

Bemerkungen zur Morphologie und zur Genese des Amphioxus-Rückenmarkes.

Von Dr. Max Wolff.

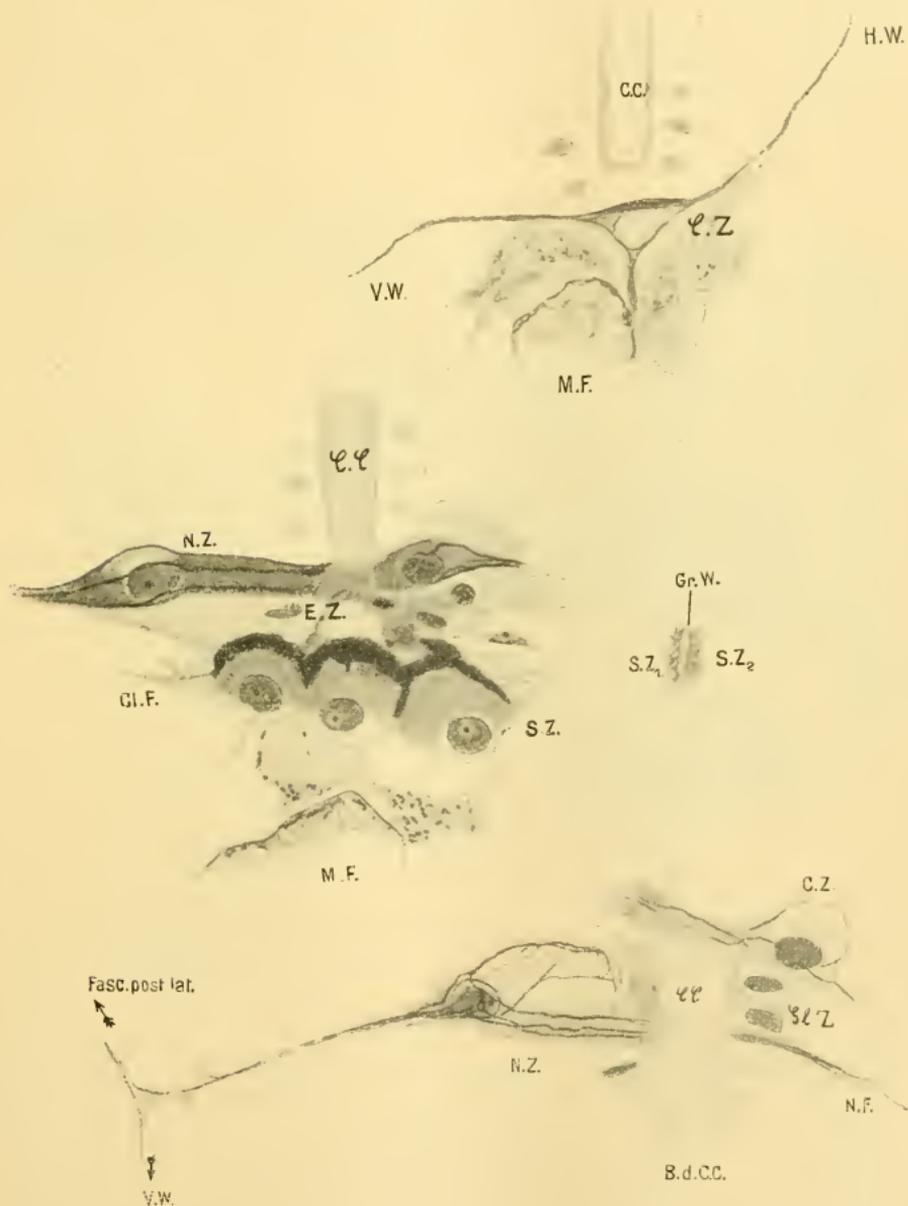
(Kaiser-Wilhelm-Institut für Landwirtschaft, Bromberg.)

(Fortsetzung.)

Chromoplastische Nervenzellen habe ich in Fig. 1 sowohl wie in Fig. 3 wiedergegeben. In Fig. 1 gehören hierher die Kommissurzellen, sowohl die den Zentralkanal durchziehenden bei *o* und *p* als auch die große innerhalb der vorderen grauen Kommissur (*Gr.C.Z.*). Besonders schön wird der chromoplastische Typus illustriert durch die von Rohde und Anderen beschriebenen Riesenzellen (Fig. 3). Die von mir abgebildete zeigt deutlich den außerordentlich gedrängten Verlauf der Neurofibrillen, die in ein dunkel gefärbtes Plasma eingebettet sind. Hierbei mag sogleich erwähnt werden, dass die Dunkel-färbung des Plasmas bei genauerer optischer Analyse in ähnlicher Weise und aus ähnlichen Gründen von der Substanz der hyaloplastischen Zellen unterschieden zu sein scheint, wie ich dies bei den Zellgrenzen an anderen Objekten und, was uns hier allein interessiert, im Bereiche des Zentralnervensystems von *Amphioxus* sehr ausgeprägt an den Sehzellen des Rückenmarks wahrgenommen habe. Ich habe solche Zellen auf Fig. 2 und 4 abgebildet und werde sie noch weiter unten genauer besprechen. Die Tatsache, dass auch sie echte Anastomosen bilden, ist meines Erachtens bisher von allen Autoren übersehen worden. Der eben erwähnte Befund im Bereiche der „Grenze“ zweier solcher Sehzellen ist durch die Detailzeichnung auf Fig. 2 rechts neben der Abbildung der drei Sehzellen wiedergegeben. Das charakteristische der Grenzwaben, wie ich in meiner Endfußarbeit die Elemente der eigentümlich differenzierten Wabenzone genannt habe, die sich an der Übergangsstelle zweier Neuroplasmen ausgebildet findet, besteht darin, dass ihr spongioplasmatischer Anteil, sei es infolge eines besonderen färberischen Verhaltens, wie etwa einer leichteren Differenzierbarkeit, sei es infolge wirklicher körperlicher Differenzen beträchtlich dünner erscheint, als die homologen Wände der benachbarten Waben der anastomosierenden Neuroplasmen. Dieser Eindruck wird gewiss auch noch dadurch verstärkt, dass, wie ich mit völliger Sicherheit aussagen kann, der Inhalt der Waben, das Hyaloplasma im Bereiche der Grenzzone bei einem gegebenen Differenzierungsgrade fast keine Farbenaffinität zu erkennen gibt, während sich das Hyaloplasma der übrigen Waben deutlich gefärbt zeigt. Ich will sogar nicht in Abrede stellen, dass vielleicht allein hierdurch die Grenzwaben als solche sich von ihrer Nachbarschaft abheben, und die chromoplastischen von den hyaloplastischen Zellen unterscheidbar werden. Was ich hier beschreibe, liegt freilich an der Grenze der optischen Leistungsfähigkeit unserer Instrumente.

Wie ich nun schon oben sagte, unterscheiden sich die chromoplastischen und hyaloplastischen Teile der Mittelform durch die eben charakterisierten färberischen, resp. strukturellen Eigentüm-

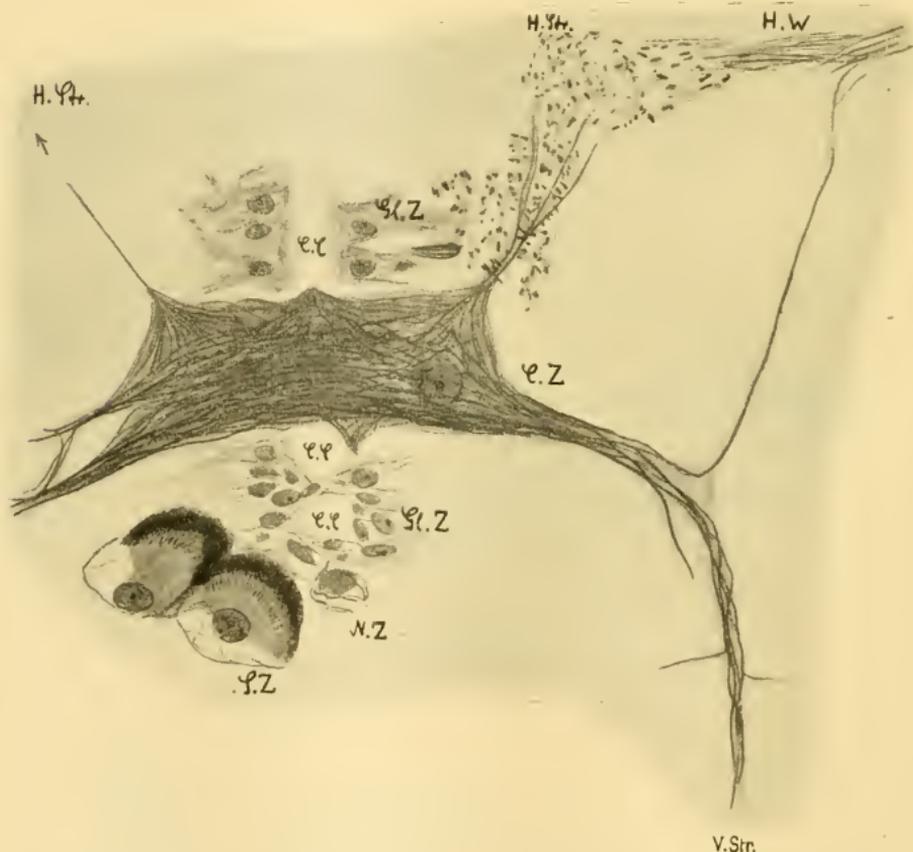
Fig. 2.



lichkeiten ihrer Plasmawaben. Rein chromoplastisch sind übrigens die Zellen des einen Typus ebensowenig, wie die des andern rein hyaloplastisch, ohne dass damit eigentliche feinere Übergänge zur Mittelform gegeben wären. Vielmehr beschränken sich die hetero-

plastischen Partien durchgängig auch auf sonst morphologisch in bemerkenswerter Weise differenzierte Teile der Zelle. Ich verweise auf den Dendriten der Riesenkommisurzelle, in Fig. 3, rechts unten, der eine Eigentümlichkeit an der Abgangsstelle eines zur hinteren Wurzel ziehenden Plasmaastes zeigt, deren Bielschowski und ich schon gelegentlich früher gedacht haben. Da nämlich, wo eine starke Fibrille (oder ein Fibrillenbündel) von dem im Hauptdendriten weiterziehenden Fibrillenwerk sich abzweigt, befindet sich

Fig. 3.



eine rein hyaloplastische Partie. In unserer Kleinhirnarbeit haben Bielschowski und ich auf Taf. 1 Fig. 5 ähnliche Stellen abgebildet und den färberischen Charakter dieser Stellen besonders hervorgehoben. Endlich gibt es hyaloplastische Zellen, die an gewissen Stellen, z. B. in der Nähe des Ursprungshügels des Achsenzylinders (vgl. die hyaloplastische Zelle bei *u* Fig. 1) oder in einem Dendriten (vgl. den Dendriten der hyaloplastischen Zelle bei *r* Fig. 1, der den Zentralkanal frei durchquert) chromoplastisches Wabenmaterial besitzen. Über die Bedeutung dieses Befundes ein Urteil abzu-

geben, dürfte zurzeit unmöglich sein. Funktionelle Ursachen sind vielleicht nicht ganz auszuschließen. Der Nachweis eines Zusammenhanges zwischen solchen und dem färberischen Verhalten von quasi eingesprengten heteroplastischen Partien könnte immerhin einiges Licht auf eine physiologische Differenzierung der drei Haupttypen werfen. Diese sind jedenfalls konstant vorhanden.

Es erübrigt noch einiges über den Faserverlauf der Rückenmarksschnitte auf Fig. 2, 3, 4 u. 5 zu sagen. Eine höchst merkwürdige Kommissurzelle aus der vorderen Kommissur ist in Fig. 2 oben abgebildet. Der Fortsatz rechts war direkt bis in die zugehörige Wurzel verfolgbar, links erschien dies sehr wahrscheinlich. Wir hätten es also hier mit der Vermittlung einer Bahn zu tun, die in der

Fig. 4.



hinteren Wurzel in das Rückenmark eintritt und durch die gekreuzte vordere Wurzel es wieder verlässt. Möglicherweise also ein Reflexbogen einfachster Art. Ein ventral gerichteter Fortsatz dieser Zelle legte sich dicht an die Müller'sche Faser, ohne dass ein Eintreten in sie hätte festgestellt werden können. Merkwürdig ist auch die heteroplastische Zelle auf dem unten rechts abgebildeten Rückenmarksschnitte derselben Figur. Der nach links abgehende Fortsatz dieser Zelle gibt nach beiden Seiten feine Ästchen ab, von denen die beiden hinteren in entgegengesetzter Richtung der vorderen Wurzel und den Hinterseitensträngen zustreben. Jedes Plasmaästchen ist mit einer stützenden Neurofibrille versorgt, die, wie die Figur außerordentlich klar erkennen lässt, die direkte Fortsetzung einer aus dem Hauptbündel abbiegenden Fibrille ist. Schließlich biegt eine einzige Fibrille in den zu den Hinterseitensträngen

ziehenden Fortsatz ab. Der Plasmaast der entgegengesetzten Seite erhält eine Fibrille, die den Zellkörper nicht durchzogen hat — ihm vielmehr fremd bleibt. Während es sich hier¹⁾ um eine auf derselben Seite bleibende Bahn, die von der vorderen Wurzel zum hinteren Seitenbündel zieht, handelt, kommt durch die den Zentralkanal durchziehende kolossale Kommissurzelle (Fig. 3) eine gekreuzte direkte Leitung von der hinteren Wurzel zu den Hintersträngen zustande. Eine Verbindung zwischen den Hintersträngen beider Seiten kommt hier durch Dendriten und Axon (?) und ebenso durch Zellen zustande, die besonders auf Längsschnitten häufig wahrzunehmen sind, wie sie Fig. 5 rechts zeigt. Eine Verbindung zwischen Hinterstrang und vorderer Wurzel beobachtete ich, außer durch Kolossalzellen vermittelt (Fig. 3) und ungekreuzt, mehrfach

Fig 5.



immer wurde sie durch Kommissurzellen bewirkt, die den Zentralkanal durchzogen. In Fig. 4 ist eine solche gekreuzte Leitung abgebildet. Die sie vermittelnde Zelle fällt ähnlich, wie die Zellen auf Fig. 5, durch eine gewisse Armut an Fibrillen auf. Im übrigen ging hier aus den nächsten Schnitten hervor, dass es sich um eine echte Zelle des heteroplastischen Typus handelte. Zu demselben Typus gehören die beiden Zellen rechts und links — unten auf Fig. 5, während die höchst merkwürdige sehr fibrillenarme (im ganzen übrigens wohl etwas schlecht imprägnierte) bipolare Zelle auf derselben Figur links oben chromoplastisch ist.

Bevor ich zur Besprechung der seinerzeit von mir genau ge-

1) D. h., indem ich an meiner in früheren Arbeiten näher begründeten Anschauung festhalte, dass die Neurofibrillen nicht selbst reizleitend sind, aber höchstwahrscheinlich die Bahnung im reizleitenden Hyaloplasma uns erkennen lassen, dem sie als stützende Achsen eingebaut sind.

zeichneten Hesse'schen Sinneszellen übergehe, möchte ich der Vollständigkeit halber einiges an der Hand von damals flüchtig hingeworfenen Bleistiftskizzen veröffentlichen, das mir immerhin wichtig genug zu sein scheint, da es mich in die Lage versetzt, Angaben älterer Autoren zu bestätigen oder zu erweitern. Einige meiner Skizzen betreffen den vielumstrittenen unpaaren Pigmentfleck am Vorderende des Medullarrohres (des sogen. Gehirns). Auf

Fig. 6 (A—F).

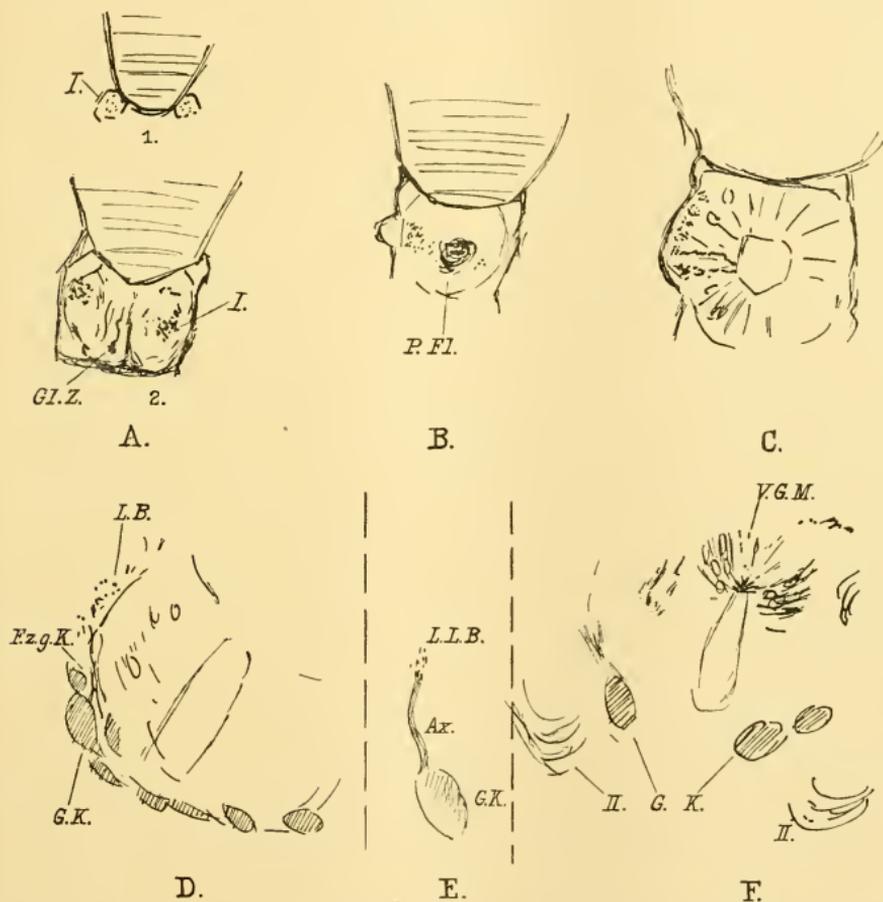


Fig. B wird die Lage dieses Pigmentfleckes ersichtlich. Lateral von ihm sind zahlreiche, gut imprägnierte Fibrillenzüge sichtbar, die wohl teilweise zum Innervationsgebiet des Pigmentfleckes gehören, über dessen feineren histologischen Bau selbst ich leider keine Aufschlüsse aus meinen Präparaten erhalten konnte. Auf dem in Fig. A₁ und ₂ abgebildeten Querschnitten sind Faserzüge getroffen, auf deren Bedeutung ich im zweiten Teil meiner Arbeit zurückkommen werde. Man sieht, dass sie hier (der Schnitt hat das äußerste Gehirrende, vor dem Pigmentfleck noch, getroffen)

einen beträchtlichen Teil der lateral und medial liegenden Fasermassen ausmachen. Auf dem hinter dem Pigmentfleck liegenden Schmitte (Fig. C) ist ihre Verbreitung schon völlig auf die dorso-lateralen Grenzstränge beschränkt. Besonders aufmerksam möchte ich hier schon auf merkwürdige Fasern machen, die in diese dorso-lateralen Bündel einbiegen und ihre weiter kaudalwärts bemerkbare Verstärkung bewirken.

Fig. D zeigt die interessanten, neuerdings von Joseph in ihrem histologischen Detail genauer bekannt gemachten, im Bielschowski-Präparat als blassgelbe Körper imponierende Gebilde, die ich ihrem berühmten Entdecker zu Ehren als Kupffer'sche Zellen bezeichnen will. Auch ich vermag ebensowenig wie frühere Autoren Bestimmteres über die Bedeutung dieser Gebilde auszusagen und muss mich darauf beschränken, meinem Zweifel an der einfachen Nervenzellen- wie einfachen Sehzellennatur dieser Elemente Ausdruck zu geben. Sie stellen entschieden einen Befund dar, für den uns vorläufig alle Vergleichspunkte fehlen, die uns einigen Anhalt geben könnten, um irgendwelche Homologien oder auch nur Analogien bei verwandten niederen oder höheren Tierformen zu finden. Dagegen kann ich wohl als neu die Angabe machen, dass diese Kupffer'schen Zellen Plasmafortsätze besitzen. Meist habe ich nur einen wahrgenommen, sehr selten zwei. Ich konnte feststellen, besonders bei den lateral gelegenen Kupffer'schen Zellen, dass ihr Fortsatz gleichfalls in die lateralen Längsbündel einbiegt. Alles was wir in dieser Region von sonstigen Komponenten dieser Fasermassen mit Sicherheit kennen, ist sensible, und hierin kann immerhin ein gewisser Hinweis liegen, dass die Kupffer'schen Zellen als sensible Elemente aufzufassen sein möchten. Ich werde meine Vermutungen hierüber noch weiter unten genauer äußern. Die Art des Abganges des erwähnten einen, in allen Fällen von mir konstatierten Fortsatzes und sein fibrilläres stützendes Innengerüst ist aus der Skizze E ersichtlich. Endlich muss ich noch eines eigentümlichen, auch von Edinger studierten Organes, der ventralen Flimmergrube gedenken. Meine Skizze F gibt eine Eigentümlichkeit wieder, die die Imprägnation meiner Präparate an dieser Stelle zeigte. Es hatten sich nämlich besonders intensiv die peripheren Enden der langgestreckten und einen feinen Nervenfortsatz zentralwärts abgebenden nervösen Elemente der Flimmergrube imprägniert. Dies kann unter Umständen auf eine besondere strukturelle Differenzierung, etwa nach Art einer Stäbchenzelle, bezogen werden. Doch bin ich nicht imstande, hierüber etwas Bestimmtes auszusagen. Die grauen Partien unterhalb dieses Stäbchensaumes — mehr lateral- und dorsalwärts waren übrigens die langen Zellen in ihrem ganzen Umfange imprägniert — machte in frappantester Weise den Eindruck einer gelatinösen

Masse. Diese Ähnlichkeit mit der Rolando'schen Substanz mag immerhin nicht rein zufällig, sondern darin begründet sein, dass ja auch hier eine graue Masse vorliegt, die sehr reich an außerordentlich kleinen nervösen Elementen ist. Beides sind, wie Rosenzweig in seiner vortrefflichen Arbeit gezeigt hat, die charakteristischen Merkmale gelatinöser Massen, der Rolando'schen, wie der perikanalikulären, so dass man hier wohl von einer ventralen gelatinösen Substanz reden könnte.

Endlich habe ich noch die in Fig. 2, 3 und 4 abgebildeten Hesse'schen Sehzellen zu beschreiben. Diese liegen stets dicht über der ventral von der vorderen grauen Kommissur gelegenen Müller'schen Kolossalfaser, ohne jedoch jemals irgendwie an deren Aufbau beteiligt zu sein. Ihre Fortsätze sind meistens, wie auch schon frühere Autoren zu ihrem Leidwesen haben hervorheben müssen, nicht, oder nur auf kurze Strecken verfolgbar. Nur sehr selten konnte ich sie auf ein Mehrfaches des Sehzellendurchmessers verfolgen. Nur ein einzigesmal bis dicht in die Nähe der vorderen Wurzeln (vgl. Fig. 4 auf dem links abgebildeten Schnitte). Meist sind sie so orientiert, dass der kernhaltige Teil ventralwärts, der an die Pigmentzelle angrenzende Stäbchensaum dorsalwärts gerichtet ist. Dass auch Ausnahmen hiervon vorkommen, zeigt der Schnitt rechts auf derselben Figur. Gelegentlich können derartige Zellen miteinander anastomosieren, wie Fig. 2 und besonders schön Fig. 3 zeigt. Auffallend ist übrigens auch und m. W. bisher noch nicht beschrieben, dass das dichte Nebeneinanderliegen dreier Sehzellen einen keineswegs sehr seltenen Befund darstellt. Weiter muss betont werden, dass die Sehzellen, resp. die sie bedeckenden Pigmentkörper, immer sehr dicht am unteren Ende des Zentralkanals liegen, meistens nur durch eine ganz dünne glöse Wand von dessen Lumen getrennt werden, bisweilen, wie in Fig. 2, sogar direkt an der Bodenbildung des Zentralkanals beteiligt sind. Die dort abgebildete Sehzelle zeigt übrigens eine Eigentümlichkeit, die mir mehrfach auffiel. Die Pigmentzellen sind nämlich befähigt, kleine Fortsätze in die Zone des Stäbchensaumes hineinzuschicken. Die Entscheidung, ob es sich hierbei um präformierte Lücken oder um vorübergehende Vorbuchtung und Einstülpung des Plasmas der Stäbchenzone handelt, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Eine Fibrillenfärbung im Bereiche des Zellkörpers ist mir leider, wie übrigens auch bei den Kupffer'schen Zellen, hier — bis auf schwache Andeutungen (vgl. Fig. 3) nicht geglückt. Die Sehzellen gehören aber zum heteroplasmatischen Typus. Bemerkenswert ist noch die glöse Hülle, die bisweilen den Pigmentkörper kappenartig überdeckt. Ich konnte in ihr weder Fibrillen noch Zellgrenzen nachweisen, so dass sie mir den Eindruck einer glösen syncytialen Masse machte (vgl. Fig. 4 auf dem Schnitte links).

Ich wende mich nunmehr den weiteren Aufgaben dieser Mitteilung zu, meine Befunde in Zusammenhang mit den Edinger'schen zu setzen und mit seinen und einiger anderer Autoren Angaben zu diskutieren, sowie sie in bezug auf einige histologische und phylogenetische Probleme theoretisch zu beleuchten und zu bewerten.

II. Der Edinger'sche N. I.

Ich muss hier zuerst auf den wichtigsten Punkt von Edinger's Arbeit eingehen, seine Entdeckung eines neuen vor dem bisherigen ersten gelegenen Hirnnerven. Es bereitet mir eine besondere Freude, eine so wichtige Entdeckung, wie sie der Edinger'sche Nerv darstellt, noch jetzt aus meinen Zeichnungen vollkommen bestätigen zu können. Die Prioritätsrechte Edinger's werden natürlich, wie hier sogleich bemerkt sein mag, in keiner Weise berührt. Ich hatte, als ich nach meinen Präparaten die in Betracht kommenden Skizzen entwarf, keine Ahnung davon, dass ich einen neuen Gehirnnerven vor mir hatte, und bin jetzt erst durch Edinger's Zeichnungen zur Erkenntnis der wahren Natur der damals gesehenen Strukturen geführt worden. Dass ich damals die auf Skizze A₁ u. 2, B und C wiedergegebenen Strukturen mit dem bisherigen ersten Gehirnnerven verwechseln konnte, lag daran, dass mir die Spezialwerke zurzeit nicht zur Verfügung standen. Meine Zeichnungen B und C zeigen eine frappante Übereinstimmung mit Edinger's Fig. 3b und c. Dass in Fig. 3b Edinger's die Fasermassen seines neuen ersten Gehirnnerven etwas mehr ventrolateral gelagert erscheinen als auf meiner Fig. B kann entweder daran liegen, dass ich eine weniger vollständige Imprägnation in meinem Präparat erzielt hatte, oder dass sich hier jene merkwürdigen und wie Edinger mit Recht betont, bei *Myxine* und *Amphioxus* ziemlich tief greifenden individuellen Differenzen in der Ausbildung des Zentralorganes bemerkbar machen, die vielleicht so manche Differenzen in den Angaben der Autoren, wie wir noch sehen werden, erklären mögen, immerhin im vorliegenden Falle nicht beträchtlich genug sind, um der Identifizierung nennenswerte Hindernisse in den Weg zu legen.

Das zarte Gewebe, das dem distalen Endteil des Gehirns schützend umschließt, ist leider technisch ein ziemlich diffiziles Objekt. Enblock-Versilberungen nach der Bielschowski-Methode (übrigens auch nach anderen verwandten Methoden) beeinflussen es zum mindesten nicht sehr günstig. Dies und das Abschwimmen und nicht genügende Strecken einiger weniger Schmitte meiner in Betracht kommenden 2 μ -Serie erklären es, dass mir z. B. die von Edinger so schön beobachtete und abgebildete Decussatio völlig entgangen ist.

Eigentümlich und auffallend ist die Lage des nunmehrigen

ersten Gehirnnerven nach dem Verlassen des Zentralorgans und zwar jenseits, distal von der Decussatio. Mir will es scheinen, als ob nach Edinger's Zeichnungen der Nerv in seinen Serien weniger dicht sich der Chorda ventral angeschmiegt hätte. Und es kann dort auf keinen Fall ein anderes nervöses Gebilde als der Edinger'sche Nervus primus liegen. Auch liegt die Fasermasse, mit der er sich im Zentralorgan entwickelt — vorausgesetzt, dass die Imprägnation bei Edinger und mir gleich vollständig ist, dass also nicht etwa der eine von uns mehr die dorsalwärts gelagerten (ich), der andere mehr die ventralwärts gelagerten Elemente (Edinger) eines in Wirklichkeit viel umfangreicheren Bündels imprägniert und so zu Gesicht bekommen hat —, in meinen Skizzen mehr lateral, fast genau auf der Höhe des Pigmentfleckes, und nicht ventral von diesem. Immerhin würde es wohl für die Identifizierung des von Edinger und mir gesehenen Gebildes nicht von sehr wesentlicher Bedeutung sein, in Anbetracht der starken individuellen Variationen — ob die von den Autoren beschriebenen nicht mit der Technik, wenigstens teilweise, in Zusammenhang stehen könnten, mag auch zu bedenken gegeben werden —, der Nervus primus auf meinen Skizzen nicht ganz so ventral eingetragen ist, wie ihn Edinger gefunden hat. In diesem Sinne kann es wohl als entscheidend angesehen werden, dass ich ihn jedenfalls nicht im dorsalen Teile des Markrohres gesehen habe. Mit demselben Umstande hängt es meiner Überzeugung nach zusammen, dass mir das von Edinger entdeckte frontale Organ nicht zu Gesicht gekommen ist. Den, auf meinen Skizzen mit *II* bezeichneten früher ersten, jetzt zweiten Gehirnnerv habe ich nicht näher untersucht. Der Beobachtung Edinger's, dass der Augenpunkt innerviert wird, widerspricht meine Skizze B nicht. Ebenso kann ich aus meinen Präparaten, zwar nicht mit Sicherheit, aber doch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ableiten, dass die auf meinen Skizzen als gelbe Körper bezeichneten Elemente der dorsalen Ganglienplatte mit Fasermassen in Verbindung stehen, indem sie ihre Fortsätze mit deren Zügen sich vermischen lassen, die im nummehrigen zweiten Gehirnnerven das Zentralorgan verlassen. Eine direkte Verfolgung der Fortsätze der Kupffer'schen Zellen dürfte eben nur an elektiv imprägnierten Totalpräparaten wahrzunehmen sein. Immerhin wird es auch hier seltene Bilder geben, ähnlich den in Fig. 2, 3 u. 4 mitgeteilten, wo in den tieferen, mehr kaudalwärts gelegenen Partien des Rückenmarkes, die eintretenden Wurzelfasern sich ausnahmsweise mehr oder weniger direkt von der Eintrittsstelle ab ihrem zellulären Zentrum zuwenden, so dass nicht zu dünne Schnitte in dieser Beziehung über ihren Verbleib Aufschluss zu geben vermögen.

Ich habe noch einiges über die morphologische Bewertung des von Edinger entdeckten Kopfnerven hinzuzufügen und werde dazu

um so mehr veranlasst, als ich annehmen muss, dass Edinger absichtlich eine gewisse Reserve beachtet und nur von einem neuen Kopfnerven spricht. Es ist nun die Frage, was man hier unter Kopfnerven verstanden wissen will. Auffallend ist jedenfalls, dass Gegenbaur's Auffassung des Archencephalon der Acranier insofern nicht weiter durch die Edinger'sche Entdeckung berührt wird, als auch der neue Nerv ein Sinnesorgan ausschließlich zu innervieren scheint und im übrigen also nichts an der Gegenbaur'schen Angabe ändert, dass jede anderweite periphere Beziehung des Urhirns vermisst wird. Und ich möchte mich nach allem auch heute nicht entschließen, von eigentlichen echten Gehirnnerven bei *Amphioxus* zu sprechen. Der Nervus II liegt in seinem Abgange ziemlich genau auf der Höhe des kaudalen Endes, der, wie angegeben, so außerordentlich variablen und daher nur sehr wenig einen Ventrikel andeutenden Erweiterung des Zentralkanals. Ich rechne also mit Gegenbaur von hier den Anfang des Rückenmarkes. „So wenig das Archencephalon der Acranier dem Gesamthirn der Cranioten homodynam ist, ebensowenig ist jenes Anfangsstück des Rückenmarks der Medulla oblongata der Cranioten homodynam. Es liegt in ihm eben ein indifferenten Zustand vor, der mit seiner Differenzierung zugleich eine folgende bedeutende Strecke in die Medulla der Cranioten übergehen lässt. Da dieser Vorgang bei den Acraniern sich noch nicht vollzog, besteht kein Grund, die von jener Übergangsstrecke abgehenden Nerven anders zu beurteilen als die übrigen. Ich betrachte daher sämtliche hinter dem Archencephalon entspringenden Nerven als Rückenmarks- oder Spinalnerven.“ Da nun Edinger sehr richtig, meiner Meinung nach, die Langerhans'schen Abbildungen einen die Riechgrube versorgenden Nerven recht skeptisch beurteilt, würde der Edinger'sche Nerv der erste sein, der, wenn seine histologische Differenzierung eine solche Sonderstellung berechtigt erscheinen lassen sollte, als vorderster Hirnnerv, wie sich Edinger übrigens an einer Stelle auch ausdrückt, bezeichnet werden könnte. Über die Bedeutung dieser Befunde in vergleichender anatomischer Beziehung hoffe ich mich an dieser Stelle recht bald einmal aussprechen zu können.

III. Die Wachstumserscheinungen im *Amphioxus*-Rückenmark.

Es ist nicht meine Absicht, auf die bekannten im Laufe der Embryonalentwicklung sich geltend machenden Verlagerungen einzugehen, die vom Rückenmark höherer Vertebraten gut bekannt sind und dort besonders als Verkürzung, resp. als Zurückbleiben des Längenwachstums des Zentralorgans im Verhältnis zu den es umhüllenden Skelettelementen imponieren. Nur andeuten möchte ich, dass dieser Vorgang nur eine gewisse prinzipielle Ähnlichkeit zu haben, oder mindestens ein Symbol dessen zu sein scheint, was

an sekundären Umlagerungsbefunden im Nervensystem ganz allgemein uns aufzufallen pflegt: Umwege, die von Nerven gemacht werden, wie sie speziell bei *Amphioxus* in dem Abbiegen der eintretenden Wurzelfasern, ferner im intra-zentralen Verlaufe des zweiten, dadurch scheinbar ventral austretenden Gehirnnerven, endlich aber — und sehr augenfällig — in der Anordnung von grauen Elementen an Orten gegeben sind, wo eine primäre Entstehung einfach unverständlich sein würde, nämlich im Lumen des Zentralkanals. Die Erklärung, die ich für diesen Befund gebe, ist, wie ich schon früher mehrfach hervorgehoben habe, nichts weniger als neu, wird aber merkwürdigerweise gerade von der neueren Neurologie wenig beachtet, ich meine damit die, in klarer Form und mit eingehender vergleichender anatomischer Begründung wohl zuerst von Gegenbaur formulierte Auffassung, dass der Grundgedanke der bekannten Theorie von Kleinenberg in der Tat allgemein gültig ist und so allenthalben ein primärer plasmatischer Zusammenhang zwischen zentralem und peripherem Element einer, und andererseits, in spezifisch nervös differenzierter Weise wenigstens, zwischen den Elementen des Zentrums untereinander bestehe. Von dessen weiterem Geschick hat besonders Fürbringer angegeben, dass intermediäre Wachstumsvorgänge onto- und phylogenetisch die primäre neurolasmatische Brücke in mannigfachster Weise zerren und verschieben, dergestalt, dass der Verlauf dieser Verbindung, auch dann, wenn sie gerade auf dem sonderbarsten Umwege zustande kommt, wie bei den N. recurrentes, den Weg der Wanderung angibt, die, infolge jener Wachstumsprozesse, der eine oder beide Pole der neuromuskulären Differenzierung angetreten haben. Gegenbaur selbst hat sich in bezug auf die erwähnten, merkwürdig gelagerten Zellen im Zentralkanal von *Amphioxus* dahin geäußert, dass diese bedeutend umfänglicheren „außer der Reihe der den Zentralkanal begrenzenden Nervenzellen“ sich findenden Elemente „wohl durch Erlangung eines außerordentlichen Umfanges in den Zentralkanal selbst gerückt sind. Dieser Anschauung pflichte ich durchaus bei, und es bliebe, wie gesagt, danach nur zu beantworten, wie diese Zellen primär gelagert und auf welchem Wege sie speziell verlagert sind. Da mir embryologisches Material nicht zur Verfügung steht und voraussichtlich auch nicht zur Verfügung stehen wird, möchte ich doch vorläufig wenigstens meine Meinung äußern, deren Richtigkeit ich zwar nicht direkt, aber, wie ich hoffe, indirekt beweisen kann. Ich glaube übrigens, mich kurz fassen zu können. Gestreift habe ich die Frage zum ersten Male in meiner Mitteilung über die Ehrlich'sche Methylenblaufärbung (Arch. f. Anat. u. Physiologie, Anat. Abt. 1902), später habe ich in meiner Arbeit über das Cnidarier-Neuron (Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1903) die prinzipielle Richtigkeit des Kleinenberg'schen Gedankens in

dem allgemeinen Sinne der sehr engen genetischen Beziehungen darzutun versucht, die in der primären Zusammengehörigkeit der einmal nach der perzeptorischen, — das anderemal nach der effektorischen Seite hin differenzierten Elemente gegeben ist. Ich hatte im besonderen nachgewiesen, dass es nur nötig ist, von jener, aus dem damaligen Stande der Entwicklungsgeschichte sich erklärenden, irrigen Annahme Kleinenberg's zu abstrahieren, dass die Pole jener Differenzierung der direkten Umbildung entgegengesetzter Teile ein und derselben Zelle ihre Entstehung verdanken, während in Wirklichkeit die entscheidende Differenzierung mehr oder weniger eng benachbarte Elemente der Keimblätter betrifft, die sämtlich primär, indem bei der Zellteilung Plasmabrücken persistieren, untereinander verbunden sind, — dass wir also, wie auch vor allem aufs glänzendste durch die neuesten Untersuchungen von Braus bestätigt wird, in der Gegenbaur'schen Lehre von den Interzellularstrukturen und ihrer Bedeutung als dem primär gegebenen und nie eine morphologische Kontinuitätsunterbrechung erleidenden Substrat der Reizleitung, den Schlüssel haben, der uns das Verständnis für die gegebenen Befunde erschließt und uns in den Stand setzt, sie als Produkte von Verlagerungen und Verschiebungen, wie sie die differenten Wachstumsprozesse der einzelnen Organe und Gewebe bedingen, auf sehr einfache Zustände zurückzuführen.

Unter diesem Gesichtspunkte, den ich seinerzeit auch in diesem Centralblatt (Bd. 25) entwickelt und mit den Resultaten der neuesten Arbeiten von Bielschowsky, Braus, Held und mir zu rechtfertigen gesucht habe, erscheinen nun die oben geschilderten eigentümlichen Strukturverhältnisse des *Amphioxus*-Rückenmarkes in einem besonderen Lichte.

In erster Linie findet die so außerordentlich merkwürdige Verlagerung von zum Teil riesigen Nervenzellen aus dem Bereiche der grauen und weißen Massen heraus in das Lumen eines durch ihre rinnenförmige Einfaltung geschaffenen Rohres, des Zentralkanales nämlich, eine Erklärung, die wohl Anspruch darauf erheben kann, vorläufig wenigstens am meisten zu befriedigen. Ich meine, dass hier weder die His'sche Neuroblastentheorie noch selbst die Held'sche Lehre von der sekundären Konkreszenz ausreicht, die das Schicksal aller Kompromisse geteilt hat, der zu ihrer Begründung aufgewandten Mühe zum Trotz ihrem Autor wenig Dank einzutragen. Wie will man es wahrscheinlich machen, dass Nervenfortsätze durch Hohlräume, tentakelartig tastend, einen Weg, einen bestimmten noch dazu, der zu einem zugehörigen Innervationsgebiet leitet, einzuschlagen vermögen.

Ich glaube, dass jene Kolossalzellen nicht einmal bloß, wie Gegenbaur meint, durch ihr eigenes Wachstum in das Lumen

des Zentralkanals gedrängt sind, wenigstens nicht nur und direkt durch das positive Dickenwachstum. Einen wesentlich bedeutenderen Anteil an der ganzen Verlagerung müsste meiner Meinung nach dem negativen Faktor zukommen, der allerdings wohl in engem Zusammenhang mit jenem positiven steht — wenn nämlich die enorme Plasmaansammlung im Kernbereiche auf Kosten des Längenwachstums der Plasmafortsätze erfolgt —, der also in einem Zurückbleiben des Wachstums gewisser Teile jener Neurone gegeben ist.

Im allgemeinen — es wird gut sein, sich das noch einmal klar zu machen —, verhalten sich ja die Nervenzellen im Laufe der Ontogenese so, dass der eigentliche Zellkörper relativ an Volumen abnimmt, nämlich im Verhältnis zu den Dendriten, in die er ausgezogen wird. Ich habe in meiner Cnidarierarbeit, an die bekannte Entdeckung Alt mann's anknüpfend, „dass sich im Medullarrohr die Mitosen nur in den jüngsten, inneren, dem Lumen des Zentralkanals zunächst liegenden Partien, genetisch betrachtet also nur in den ersten Stadien der Tiefenwanderung der nervösen Elemente, vorfinden“, darauf hingewiesen, dass es sich, indem auch das Cnidarierneuron ein gleiches Verhalten zeigt, dabei um ein „hervorstechendes Merkmal der Neurogenese“ zu handeln scheint. Der gesicherte Tatbestand ist folgender: „Sehr frühzeitig verlieren die Nervenzellen im Gegensatz zu den anders differenzierten Zellen die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren. Sobald sich diese Differenz ausbildet, beginnt die Ausläuferbildung der Nervenzellen.“ Was mir damals nur sehr wahrscheinlich schien, diesen Tatsachen zufolge, indem ich mir vorstellte, „wenn sich eine Zellart nur in der ersten Zeit der Embryonalentwicklung vermehrt, während die anderen Zellarten diese Fähigkeit noch lange beibehalten, so müssen die interzellularen protoplasmatischen Verbindungsbrücken zwischen der ersten und der zuletzt genannten dabei außerordentlich ausgezogen, in die Länge gezogen werden, der Druck des sich ausgiebiger vermehrenden Gewebes vermag sogar das andere, falls die Zellelemente beider eine hierfür günstige Form besitzen, in die Tiefe herabzudrücken“, — diese „einfachste und vorläufig mit nichts in Widerspruch stehende Erklärung“ ist bis heute nicht nur nicht widerlegt, sondern durch die ganz ausgezeichneten Arbeiten von Braus sogar auf das Sicherste fundiert worden. Ich fühle mich also um so mehr berechtigt, die Strukturverhältnisse des *Amphioxus*-Rückenmarkes als Produkt besonders zweier, bei ihrer Gestaltung Ausschlag gebender Faktoren zu analysieren: erstens der primären Kontinuität aller (mit alleiniger Ausnahme gewisser mesenchymatischer) Gewebelemente, zweitens gewisser, zum Teil freilich noch nicht genügend bekannter Wachstumsprozesse resp. Wachstumsdifferenzen. Dass dieser zweite Faktor in Wirklichkeit realisiert

ist, kann nicht bezweifelt werden. Seit den klassischen Arbeiten von Hatscheck wissen wir, dass auch bei *Amphioxus* die spezifischen Elemente des Nervengewebes frühzeitig die Fähigkeit der Vermehrung durch Zellteilung verlieren, während das glöse Gewebe weiter wuchert. Hierzu kommt noch, dass nach Schluss des Zentralkanales die übrigen Organsysteme sich außerordentlich entwickeln und vergrößern. Diese beiden Wachstumsvorgänge haben notwendig vor allem den einen Effekt, dass das physiologische Zentrum des Neurons immer weiter von demselben Zentrum des innervierten Gewebeelementes abgedrängt wird, — der eine Prozess betrifft also die Verbindung zwischen Zentrum und Peripherie, der andere den Schaltapparat, der die verschiedenen Stationen im Zentrum selbst miteinander verkettet. Beide haben zunächst eine Beanspruchung der verbindenden Fasern auf Zug zur Folge. Wenn wir uns fragen, was geschehen muss, wenn diese Fasern auf jenem Zug nicht durch entsprechende Dehnung zu reagieren vermögen, so müssen wir antworten, dass eine Streckung stattfinden muss, die den zwischen je zwei fester fixierten Punkten liegenden Teil der Leitung beeinflusst. Und auf solche Weise wird es dann allerdings möglich, dass Elemente an Orte verlagert werden, an denen wir sie sonst nun und nimmer sehen würden, wie z. B. im Lumen des Zentralkanales.

Ich habe im ersten Teil dieser Arbeit Angaben über den Verlauf der Fortsätze der eben erwähnten Elemente gemacht, aus denen der Leser hoffentlich ein anschauliches Bild von dem auffallenden Verhalten dieser Elemente gewonnen hat, die, wenn wir an die Befunde bei den übrigen Vertebraten denken, durchgehends im Verhältnisse zu dem winzigen Markrohr wahrhaft riesige Dimensionen haben, — was übrigens auch von anderen Bildungen, nicht zuletzt vom Zentralkanal gesagt werden muss. Ich meine, dass sie förmlich in dem vom Markrohr selbst gebildeten Kanale aufgehängt zu sein scheinen, indem sie vielfach auf günstig geführten Schnitten gleichzeitig eine außerordentlich direkte Verbindung mit entfernteren Teilen des Zentralorganes teils direkt erkennen, teils mit großer Sicherheit vermuten lassen. Das Bild der Aufhängung drängte sich beim Studium dieser Verhältnisse besonders angesichts der Tatsache auf, dass ich beobachtete, wie eine einzige Zelle direkte Verbindungen ventral und dorsalwärts, nicht bloß etwa zu den dort verlaufenden Faserzügen, sondern auch zu den Wurzeln selbst entsendet. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich vermute, dass die Stellen, wo eine solche Faser in die Längsbündel um oder in die Spinalwurzeln einbiegt als fixe Aufhängepunkte oder Lager dienen, wenn, infolge von Wachstumsvorgängen Zerrungen der angedeuteten Art eintreten. Es seien z. B. zwei solche Punkte gegeben für die Fortsätze der auf Fig. 2 oben abgebildeten Zelle.

gleich der hinteren Raphe der Acranier und der Cranioten zu sein. Ich glaube, dass ich Gegenbaur recht verstanden habe, wenn ich ihn für diese Auffassung zitiere. Er sagt vom Rückenmark der Cranioten: „Die bei der ersten Sonderung fast flache Anlage (Medullarplatte) gestaltet sich massiver unter Vermehrung ihrer Formelemente, und lässt so einen an seiner Oberfläche noch mit dem Ektoderm verbundenen soliden Zellstrang entstehen, welcher immer tiefer sich einsenkt. Von der Oberfläche her ist eine ins Innere des Stranges dringende Trennung der Elemente nach beiden Hälften bemerkbar, ohne dass eine deutliche Spalte besteht. Erst später kommt eine kanalartige Bildung zum Vorschein, der Zentralkanal des Rückenmarks, nahe der ventralen Seite des letzteren (*Petro-myxon* Calberla). Ähnlich verhalten sich auch die Teleostei. In beiden Abteilungen verhält sich somit die Genese des Rückenmarkes verschieden von jener des Gehirns. Ich halte diesen Zustand, von welchem sich noch Anklänge bei den Amphibien finden, für einen primitiveren jenem gegenüber, welcher in einer größeren Ausbreitung der Medullarplatte und einer allmählich durch Erhebung ihrer Ränder erfolgenden Rinnebildung sich darstellt, aus welcher mit Zusammenschluss der Ränder der Rinne das Medullarrohr hervorgeht. Schon bei den Selachiern waltet dieser Prozess und besteht ebenso in höheren Abteilungen. (Schluss folgt.)

Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt.

Eine biologische Skizze¹⁾.

Von Privatdozent A. Mordwilko.

Es ist allgemein bekannt, dass die Ameisen sich der Blattläuse gewissermaßen in der gleichen Weise bedienen, wie der Mensch des Melkviehs. Von Linné an, welcher die Blattläuse „die Kühe der Ameisen“²⁾ nannte, werden diese Insekten von verschiedenen späteren Autoren (L. Huber, A. Forel, J. Lubbock u. a. m.) als die Kühe, die Ziegen, das Vieh, die Haustiere der Ameisen bezeichnet.

1) Die vorliegende Skizze bildet eine abgekürzte Umarbeitung (mit nur unbedeutenden späteren Abänderungen der entsprechenden Stellen und Zusätzen) der russischen Arbeit des Autors: „Zur Biologie und Morphologie der Aphiden“ (Horae Soc. Entom. Rossicae, Bd. 33, 1901 (Separ. pp. 341—398, 438—452). — Im Jahre 1902 erschien ein kleiner Aufsatz von H. Schouteden unter dem Titel: „Les Aphides radiceoles de Belgique et les Fourmis“ (Annal. Soc. entom. Belgique, T. 47, 1902, pp. 136—142), in welchem der Autor ein Verzeichnis derjenigen Ameisen gibt, welche Blattläuse auf den Wurzeln verschiedener Pflanzen besuchen.

2) „Hae (d. h. die Blattläuse) formicarum vaccae“ (Linné, Systema naturae, ed. XII, 1766, I. 1, p. 733).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Wolff Max

Artikel/Article: [Bemerkungen zur Morphologie und zur Genese des Amphioxus-Ru^ckenmarkes. 196-212](#)