

Anatomie und Histologie des Nervensystemes der Myzostomen.

Von

Fridtjof Nansen,

Kustos des Museums zu Bergen.

Mit Tafel XIX.

In folgenden Zeilen werde ich versuchen, eine kurze, zusammenfassende Darstellung der Resultate zu geben, zu welchen ich in meiner Arbeit über den Bau der Myzostomen¹⁾ bezüglich der Anatomie und Histologie des Nervensystemes derselben gelangt bin. Ungefähr zu gleicher Zeit mit meinen Untersuchungen erschien eine Arbeit von Dr. Franz von WAGNER in Graz, betitelt: „Das Nervensystem von Myzostoma (F. S. LEUKART).“ — Wenn die Resultate dieses Forschers, — auf dessen Arbeit ich im Laufe dieser Abhandlung mehrmals zurückkommen werde, — von den meinigen in mehrfacher Beziehung abweichen, so glaube ich diese Differenzen zum größten Teil einem ungünstigeren Material und unvorteilhafteren Untersuchungsmethoden zuschreiben zu müssen. Während dem österreichischen Forscher nur die zwei verhältnismäßig kleinen Arten: *Myzostoma cirriferum* und *glabrum* zu Gebote standen, war ich in der glücklichen Lage, meine Untersuchungen zum Teil an mehreren größeren Arten ausführen zu können. Allerdings konnte WAGNER für seine Studien frisches Material verwenden, während die mir zur Verfügung stehenden Tiere der

1) Fridtjof Nansen: „Bidrag til Myzostomernes Anatomi og Histologi.“ Mit einem englischen Resumé. Herausgegeben von Bergens Museum, Norwegen, 1885.

Mehrzahl nach auf der norwegischen „Nordhavsexpedition“ gesammelt und in gewöhnlichem Alkohol konserviert waren, jedoch in so vortrefflicher Weise, daß ihr Erhaltungszustand selbst für feinere histologische Untersuchungen nicht viel zu wünschen übrig ließ. —

Folgende Arten hatte ich Gelegenheit, in das Bereich meiner Untersuchungen zu ziehen:

Myzostoma gigas, LÜTKEN,¹⁾ einige Exemplare auf *Antedon Eschrichtii*, MÜLL. (von der „Norske Nordhavsexpedition von JAN-MAYEN“, mitgebracht).

M. giganteum, NANSEN,²⁾ nur wenige Exemplare auf *Antedon proluxa*, DUNC. und SLAD.³⁾, (von der Norske Nordhavsexpedition“ in der Nähe von Spitzbergen gesammelt).

M. Graffi, NANSEN,⁴⁾ mehrere Exemplare auf *Ant. proluxa*, D. und SL.

M. Carpenteri, GRAFF, nur ein Paar nicht gut konservierter Exemplare auf *Ant. dentata*, Say (*Ant. Sarsii*, Düb. und Kor.).

M. cirriferum, LEUCKART. Von dieser Art standen mir viele Exemplare, alle von *Ant. petasus*, Düb. und Kor., her-stammend, zur Verfügung. Zum Teil konnte ich sie frisch in der Nähe von Bergen dredschen, zum Teil erhielt ich sie durch die Güte des Herrn Ingenieurs BRUUN-HANSEN aus Romsdalen, welcher sie mit einem Telegraphenkabel bei Veblungsmes heraufgeholt hatte.

1) Von L. von Graff beschrieben: „Report on the Myzostomida etc.“ Zool. Chall.-Exped. Part. XXVII; pag. 34. — 1884.

2) Von mir l. c. pag. 5 und 69 beschrieben.

3) Auf die Autorität Dr. KORENS' hier, welcher die Comateln der Expedition früher einer Prüfung unterzogen hatte, habe ich diese Art, ohne sie näher zu untersuchen, in meiner Arbeit unter dem Namen *Ant. celtica*, Marenzeller (jetzt *Ant. quadrata*, P. H. Carpenter) angeführt. Später hat Dr. P. H. CARPENTER, welchem ich einige Exemplare zusandte, die Güte gehabt, mir mitzuteilen, daß dieselben der von DUNCAN und SLADEN in „A Memoir on the Echinodermata of the Arctic sea to the West of Greenland“ (London 1881) beschriebenen Art *Ant. proluxa*, Dunc. und Slad., beizufügen sind. Dieselben wurden von der Norwegischen Nordpolexpedition in ziemlich großer Zahl nahe bei Spitzbergen (Stat. 343., 76° 34' n. Br., 12° 51' ö. L) in einer Tiefe von 743 (engl.) Faden (1359 mtr.) bei einer Temperatur von — 1,2 Celsius gefunden. —

4) l. c. pag. 6 und 69 beschrieben.

— Von *M. glabrum* endlich standen mir einige kleinere Exemplare zu Gebote, welche mir Prof. L. v. GRAFF gütigst überlassen hatte, welche jedoch für histologische Untersuchungen weniger geeignet waren. — Zum Schluß will ich nicht unterlassen zu bemerken, daß ich letztes Frühjahr gelegentlich meines Aufenthaltes in Neapel, wo mir Prof. Dr. A. DOHRN mit großer Liberalität einen Arbeitstisch in der zoologischen Station zur Verfügung stellte, neues Material von *M. cirriferum*, *M. glabrum*, sowie eine neue, enzystierte Art, alle auf *Ant. rosaceus* lebend, einsammeln konnte. Leider war seither meine Zeit durch andere Untersuchungen sehr stark in Anspruch genommen, so daß ich noch nicht in der Lage gewesen bin, dieses Material mehr als flüchtig zu examinieren. —

Methoden der Untersuchung.

Was die Behandlung und Färbung des älteren Spiritusmaterials anlangt, so waren es namentlich zwei Methoden, welche mir ausgezeichnete Resultate lieferten, und welche ich daher für derartige Objekte nur empfehlen kann. — Die eine Methode besteht in der aufeinander folgenden Anwendung von Osmiumsäure und Hämatoxylin.¹⁾

Die Spiritusexemplare wurden ausgewaschen, dann in einprozentige Osmiumsäure gelegt und darin bis zu sechs, ja mitunter bis zu zwölf Stunden gelassen. Nachdem sie in fließendem Wasser gut ausgewaschen worden waren, wurden sie gewöhnlich in Heidelberger Hämatoxylinlösung gefärbt. In dieser Lösung können die Objekte drei bis vier Stunden, — wenn die Lösung stark verdünnt war, auch länger, — verweilen, da die Behandlung mit Osmiumsäure die Durchträngung mit dem Farbstoff etwas erschwert. Das Auswaschen geschah in verdünnter Alaunlösung. Danach wurden die Objekte in gewöhnlicher Weise weiter behandelt, in Paraffin eingebettet und in Serien von Horizontal-, Longitudinal-, oder Transversalschnitten zerlegt. Diese Schnitte wurden entweder direkt in Kanadabalsam eingeschlossen, oder vor-

1) Die erste Anweisung, älteres Spiritusmaterial mit Osmiumsäure zu behandeln, verdanke ich Dr. Fr. BLOCHMANN aus Heidelberg. Zuerst angewandt wurde diese Methode von Dr. HILGER aus Heidelberg, sowohl für Spiritusmaterial, wie auch für Material, welches mit Sublimat behandelt worden war.

her noch mit Terpentin behandelt, welchem einige Tropfen einer Lösung von Eosin oder Pikrinsäure in absolutem Alkohol zugesetzt wurden.¹⁾ — Diese Methode bietet bei Untersuchungen des Nervensystems, der Epithelien u. s. w. große Vorzüge; auch kann statt der Färbung durch Hämatoxylin eine solche mittels Boraxkarmin angewandt werden.²⁾

Die zweite Methode, welche auch recht befriedigende Resultate lieferte, bestand darin, die Spiritusexemplare in toto zu durchfärben, die überflüssige Farbe mit Säure-Alkohol zu extrahieren und in Paraffin einzubetten. Die Schnittserien wurden dann mit Pikrinsäure, in Terpentin-Alkohol gelöst, wie oben nachbehandelt. Durch dieses Verfahren erhält man eine sehr schöne und distinkte Doppelfärbung. Namentlich wird die Muskulatur stark gelb gefärbt, so daß selbst die feinsten Muskeln sichtbar sind; auch die Struktur des Nervensystemes tritt sehr schön hervor. —

Das frische Material wurde hauptsächlich zu Mazerationspräparaten benutzt. Besonders war es die HERRWIG'sche Methode (Osmium-Essigsäure in Seewasser), welche gute Resultate lieferte. Außerdem kamen auch MÜLLER'sche Flüssigkeit, sowie schwache Chromsäure-Lösung als Mazerationsmittel in Anwendung. Der Rest des frischen Materials wurde zu Schnittpräparaten verarbeitet, und zwar wurde derselbe auf die verschiedenste Weise behandelt. Goldchlorit, Silbernitrat, Pikrinschwefelsäure, Sublimat, Osmiumsäure, Chrom-Osmium-Essigsäure, sowie eine Kombination von Sublimat und Osmiumsäure — namentlich die vier letzteren mit gutem Erfolg — gelangten zur Anwendung. —

Das Nervensystem der Myzostomen.

Das Nervensystem der Myzostomen stimmt in den Hauptpunkten mit dem für Anneliden und Arthropoden gewöhnlich als

1) Mein Freund Dr. W. KÜKENTHAL in Jena, welchem ich diese Methode mitteilte, hat dieselbe mit Glück auch für andere Farbstoffe zur Anwendung gebracht (Siche „Sitzungsber. Jen. Gesellsch. f. Med. und Naturw. 1885.“ und „Zoolog. Anzeiger“, 1886. No 213, pag. 23.); — ich selber habe in der angegebenen Weise auch Nachfärbungen mit Säurefuchsin, Methylblau, Nigrosin u. a. mit Erfolg ausgeführt. —

2) Auch bei anderen Tieren (Coelenteraten, Ascidien etc.) habe ich diese Methode mit Erfolg versucht, ebenso hat James GRIEG, Kustos an Bergens Museum, dieselbe mit Glück bei Coelenteraten (Actinien, Penatuliden) angewendet. — Nur ist bei dem Gebrauch von Hämatoxylin darauf zu achten, daß die Lösung keine zu konzentrierte sei. —

typisch angenommenen überein. Im großen und ganzen erscheint es hoch entwickelt und stark differenziert. Die zentralen Teile sind ziemlich weit in die Tiefe des Körpers verlegt; der Bauchstrang zeigt sich bei mehreren Arten durch eine dicke Muskelschicht vom Ektoderm getrennt, ebenso das Gehirn, welches aber auf einer verhältnismäßig niedrigen Stufe stehen geblieben zu sein scheint.

Das Zentralnervensystem der Myzostomen besteht aus zwei Teilen: einem Schlundring, mit welchem Ganglien oder Ganglienzellenmassen (Gehirn) verbunden sind, und einem verkürzten Bauchstrang, zwar ohne deutliche Bauchganglien, aber doch mit Spuren einer Segmentierung. In Verbindung mit dem Schlundring befindet sich im Rüssel der Myzostomen ein eigentümlich ausgebildeter Nervenkomplex, welchen ich als „Rüsselnervensystem“ bezeichnet habe. —

Der Schlundring.

L. v. GRAFF beobachtete einen Schlundring ohne Ganglien, gebildet von dem ersten Paare der fünf großen peripherischen Nervenstämmen des Bauchstranges, doch scheint dieser Beobachtung, welche nur einmal gemacht wurde, eine teilweise Täuschung zu Grunde zu liegen, vielleicht veranlaßt durch eine Zufälligkeit in seinem Präparat. Daß ein Irrtum hier möglich war, ist leicht verständlich, wenn man die geringe Größe der Tiere und die unzureichenden Hilfsmittel bedenkt, welche v. GRAFF zu Gebote standen. — Daß aber BEARD in seinen zahlreichen Schnittserien keine Spur von einem Schlundring aufgefunden hat und darauf gestützt die Beobachtung v. GRAFF's gänzlich bestreitet, ist um so schwerer verständlich, als die zwei Arten (*M. glabrum* und *cirriferum*), welche er einer Untersuchung unterzogen hat, gerade bezüglich der Ausbildung des Schlundrings besonders bevorzugt zu sein scheinen. Der letzte Beobachter auf diesem Gebiet, v. WAGNER, ist zwar nach einer Richtung hin glücklicher gewesen, denn er hat sowohl auf Schnitten als auch an günstigen Quetschpräparaten einen Schlundring beobachtet; allein dadurch, daß er denselben mit dem Teil des Rüsselnervensystemes, welchen er zu sehen Gelegenheit hatte, in eine enge Verbindung brachte, sowie dadurch, daß er auf den Ursprung des Schlundringes aus dem wichtigsten Aste des vordersten Hauptnervenpaares schließt, ist er zu einer etwas falschen Darstellung gekommen.

Die Schlundkommissuren, welche den Schlundring bilden, stehen

mit dem anderen Ende des Bauchstranges in Verbindung und nehmen ihren Ursprung zwischen den zwei ersten peripheren Nerven, dieselben sind also durch dieses kleine Nervenpaar noch von dem vordersten Hauptnervenpaar getrennt (Fig. 1). — Im unteren Teile ihres Verlaufes sind die Schlundkommissuren ziemlich dünn und nicht mit Ganglienzellen in Verbindung, außerdem hat dieser Teil eine beträchtliche Länge, ein Umstand, welcher sich wahrscheinlich auf die starke Beweglichkeit des Rüssels und des damit enger verbundenen oberen Teiles des Schlundrings gründet. Dieses Verhalten ist an Schnittserien etwas schwer zu erkennen, wenn der Rüssel eingezogen ist, und damit der untere Teil der Schlundkommissuren ziemlich gewunden verläuft. In ihren oberen seitlichen Teilen erscheinen die Schlundkommissuren etwas umfangreicher, und es sind auch hier innerhalb der Scheiden kleine Anschwellungen von einigen Ganglienzellen wahrzunehmen (Fig. 3 u. 4). — Der rein dorsale Teil des Schlundrings ist namentlich median ziemlich dünn, gewöhnlich bandförmig, und läßt innerhalb der Scheide keine Ganglienzellen erkennen.

Die Schlundkommissuren umfassen den Bulbus musculosus des Rüssels in seinem unteren Teile, — also nicht wie VON WAGNER sagt: vor dem Bulbus,¹⁾ — und sind mit einer doppelten Neurilemmascheide versehen. — Innerhalb dieser Scheide liegen, wie schon gesagt wurde, nur wenige Ganglienzellen in zwar kleinen seitlichen Anschwellungen, außerhalb derselben dagegen in dem den Schlundring umgebenden Bindegewebe finden sich gewöhnlich ziemlich zahlreiche Ganglienzellen, welche zu verschiedenen Gruppen vereinigt sind (Fig. 1 u. 2). — Wir haben also hier das merkwürdige Verhalten zu konstatieren, daß innerhalb der Scheide des Schlundringes nur einige wenige Ganglienzellen belegen sind, während der unverhältnismäßig größte Teil derselben in dem umgebenden Bindegewebe eingelagert erscheint, ohne von einer allgemeinen Neurilemmascheide umgeben zu sein. Diese letztgenannten Ganglienzellen liegen gewöhnlich sowohl vor als auch hinter dem fibrillären Schlundring, doch ist die größere Zahl derselben immer hinter dem Schlundring belegen; hier erstrecken sie sich auch gegen die Bauchseite hin und bilden so eine Art zellulären Ringes (Fig. 1 u. 2). — In dem ventralen Teile dieses Ringes treten die

1) Wie sich VON WAGNER's Beschreibung erklären läßt, wurde schon oben angedeutet.

Zellen spärlicher auf und stehen, — soweit ich im stande war, diese Verhältnisse zu verstehen, — nicht mit den ventralen Teilen der Schlundkommissuren in Verbindung, sondern scheinen mit dem dorsalen Teile des Schlundringes vereinigt, vielleicht durch zwei kleine Nerven, welche, jederseits einer, vom fibrillären Ringe entspringen und gegen die Bauchseite hin verlaufen. — Diese ventral gelegenen Zellen müssen also dem dorsalen Teile des Schlundringes beigerechnet werden und sind vielleicht als die sogenannten sympathischen, sich rückwärts erstreckenden Zellenzweige zu deuten, entsprechend denjenigen, welche im hinteren Teile des Gehirns der Archianneliden beschrieben worden sind. — Der dorsale Teil des zellulären Ringes zeigt die stärkste Ausbildung, in ihm sind die meisten Ganglienzellen angehäuft. Bei eingehender Untersuchung kann man gewöhnlich unter diesen Zellen vor und hinter dem fibrillären Ring eine Art von Gruppierung wahrnehmen, welche darzuthun mir durch zahlreiche Schnittserien möglich geworden ist. Gewöhnlich waren in diesem dorsalen Teile drei bis vier Gruppenpaare zu unterscheiden, so daß sich auch hier eine bilaterale Anlage angedeutet findet, wie sie in dem fibrillären Ring konstatiert werden konnte. — Der ganze dorsale Teil des Schlundringes mit den dorsalen Gangliengruppen würde demnach als das eigentliche Gehirn, entsprechend demjenigen der Anneliden und Arthropoden, aufzufassen sein. — Die Ganglienzellen dieses Gehirns sind meist unipolar, jedoch kommen in den hinteren Teilen auch multipolare Formen vor, deren Ausläufer oft rückwärts gegen das Magenepithel gerichtet sind. — Ob diese multipolaren Zellen einem sympathischen Teile des Gehirnes beizuzählen sind, muß vorläufig noch dahingestellt bleiben.

Die oben gegebene Beschreibung des Schlundrings paßt in den Hauptzügen für die verschiedenen von mir untersuchten Arten. Bei *M. cirriferum*, *M. glabrum*, *M. gigas* und *giganteum* ist der Schlundring mit den umgebenden, meist ziemlich mächtigen Gangliengruppen leicht zu beobachten, da er gut ausgebildet erscheint. Bei *M. Graffi* dagegen, zum Teil auch bei *M. Carpenteri*, liegen die Verhältnisse etwas anders. Hier sind die umgebenden Ganglienzellen bei weitem nicht so zahlreich und von dem fibrillären Schlundring entfernt an dem hintersten Ende des *Bulbus musculosus* gelegen. Nur wenige vereinzelte Zellen waren in den Seitenteilen des Rüssels nahe dem Schlundring (Fig. 4) wahrzunehmen, während vor dem fibrillären Ring keine Zellen aufgefunden wurden. —

Der fibrilläre Ring selbst zeigt sich weniger stark entwickelt, doch kommen auch hier, wie bei den übrigen Arten, innerhalb der Scheide jederzeit Ganglienzellen vor.

Das Rüsselnervensystem.

Bei den Myzostomen findet sich ein dem stomatogastrischen Nervensystem der Anneliden ¹⁾, ein dem proboscidalen Nervensystem der Pycnogoniden ²⁾ analoges System, jedoch scheint die Ähnlichkeit mit dem letzteren bei näherer Untersuchung eine mehr oberflächliche zu sein, wie später ausgeführt wird. Die Anordnung dieses Rüsselnervensystems, welches bisher von keinem Bearbeiter der Myzostomen beschrieben wurde, ist ziemlich kompliziert. Dasselbe scheint mit dem Schlundring so innig verbunden zu sein, daß man sich versucht fühlen könnte, es als einen Teil des Schlundrings aufzufassen. —

Vor dem Schlundring verlaufen jederseits nach vorn gegen die Spitze des Rüssels hin einige Nerven, nach meinen Erfahrungen drei auf jeder Seite (Fig. 1. vn', vn'', vn'''). Diese drei Nervenpaare verbinden den Schlundring mit einem vor dem Bulbus musculosus gelegenen fibrillären Nervenring, welchen ich als „Tentakelnervenring“ bezeichnen werde, weil er im Bindegewebe unter den Tentakeln des Rüssels belegen ist und Nerven in dieselben sendet. — (Fig. 1; tnr). — Dieser Tentakelnervenring ist bei den verschiedenen Arten etwas verschieden ausgebildet, hat jedoch immer bedeutende Dimensionen. Er erscheint als geschlossener Ring und ist von einer dünnen Scheide umgeben, innerhalb deren Ganglienzellen nicht auftreten. Dagegen zeigt sich bei M. Graffi dieser Ring von zahlreichen Ganglienzellen umgeben, welche in dem lockeren Bindegewebe des vorderen Rüsselendes eingelagert sind und namentlich vor dem Ring in großer Menge auftreten. Diese Zellen sind unipolar und stehen durch ihre Fortsätze mit dem

1) Zuletzt beschrieben von G. PRUVOT. „Système nerveux des Annelides polychètes“. Arch. d. Zool. exper. Paris. 1885 No. 2. — Auch EHLERS: „Die Borstenwürmer etc.“ 1868., Quatrefores: „Ann. Sc. Nat. 1850.“ u. A. —

2) A. DOHN: „Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora d. G. v. Neapel. III. Monographie. 1881.“

P. P. C. HOEK: „Report etc. of H. M. S. CHALLENGER.“ Zoology. III.

Ring in Verbindung (Fig. 5). Bei anderen Arten, z. B. bei *M. giganteum*, treten diese Zellen außerordentlich sparsam auf, ja sie fehlen fast gänzlich, dafür finden sich Ganglienzellen im Bindegewebe außerhalb des Bulbus musculosus zwischem dem Tentakelnervenring und dem Schlundring. Die Zahl dieser Zellen, welche bei *M. Graffi* nicht vorhanden sind, nimmt gegen den Schlundring hin bedeutend zu und hier gehen dieselben in die Zellen des Gehirns über. Was die Gruppierung dieser Zellen anlangt, so läßt sich wahrnehmen, daß dieselben die Neigung zeigen sich um die Verbindungsnerven zwischen dem Schlundring und dem Tentakelnervenring anzuordnen. Vor dem Tentakelnervenring kommen gewöhnlich keine derartigen Zellen vor; *M. Graffi* macht davon, wie oben beschrieben wurde, eine Ausnahme, und es scheint bei dem Nervensystem dieser Art die Tendenz vorhanden, die Zellen in dem vorderen Ende zu konzentrieren, da ja auch der Schlundring, wie wir oben gesehen haben, nur von einigen wenigen Zellen umgeben wird. —

Von dem Tentakelnervenring geht je ein Nerv für jeden Tentakel ab (Fig. 1. tn.). — Diese Tentakelnerven lassen sich bis in die Spitze der Tentakeln verfolgen, wo sie sich pinselförmig in ihre Fibrillen auflösen. Das Epithel der Tentakelspitzen erscheint ganz fibrillär und besteht, soweit ich es feststellen konnte, aus langen fibrillären Zellen, deren Kerne ziemlich weit von der Spitze entfernt gelagert sind, so daß die äußersten Spitzen deutliche Fibrillen ohne Kerne erkennen lassen. Es erscheint nun wahrscheinlich, daß die einzelnen Nervenfibern in Verbindung mit diesen langen Zellen stehen. Ob sie auch mit den Tasthaaren in Konnex treten, war nicht zu konstatieren. — Auch zu dem Epithel des Schlundes vor dem Bulbus musculosus entspringen zarte Nerven von dem Tentakelring (Fig. 5), und es scheint, als ob dieselben vorzugsweise mit den in diesem Teile des Epithels auftretenden Leisten korrespondierten. — Von mehr Interesse und Bedeutung sind vier größere Nerven, welche von dem Schlund abgehen und diesen entlang auf der inneren Seite des Muskelbulbus unter dem Schlundepithel verlaufen (Fig. 1; sn; — Fig. 5, sn; — Fig. 6.). — Diese Nerven, zwei auf jeder Seite, gehen bis zu dem hinteren Rüsselende, biegen dann um das hintere Ende des Bulbus musculosus und richten sich nach vorn gegen den Schlundring. — Ob sie aber mit dem Schlundring in Verbindung treten oder nicht, konnte leider mit Sicherheit nicht festgestellt werden, da sie hier bei dem gleichzeitigen Auftreten einer größeren

Zahl von Nerven nur schwer zu verfolgen sind. Einige Male glaubte ich allerdings eine Verbindung zu sehen, doch schien die Möglichkeit einer optischen Täuschung nicht ausgeschlossen. — Unter dem Schlundepithel bilden diese vier Schlundnerven eine Art von Nervenplexus, indem sie viele kleine Nervenäste abgeben (Fig. 6.). Auch sind zwischen den Epithelzellen viele Ganglienzellen zu bemerken. Am häufigsten treten dieselben in der Nähe der vier Nervenstämmen auf und stehen oft in direkter Verbindung mit diesen; ja am hinteren Teile des Schlundes zeigen sie die Tendenz, kleine Ganglien zu bilden. Die Schlundepithelzellen, welche sehr langgestreckt und mit langen Kernen versehen sind, und welche sich durch Osmiumsäure und Farbstoffe sehr leicht färben lassen, stehen durch lange Ausläufer mit von den Nervenästen kommenden Nervenfibrillen in Verbindung. Auf Schnitten kann man häufig diese Ausläufer, welche allmählich in die dickeren Zellen übergehen, fächerförmig von den verschiedenen Nervenästen entspringen sehen. — Dieses Epithel, welches von einer Kutikularmembran bedeckt ist, ist folglich als ein sensitives aufzufassen und wahrscheinlich als Geschmacksepithel zu deuten. (Fig. 7). — Einige Male gelang es, kleine Nervenäste nachzuweisen, welche von den Schlundnerven ihren Ursprung nahmen, die Bindegewebsmembran auf der inneren Seite des Bulbus musculosus passierten und sich zwischen den Muskeln des Bulbus ausbreiteten. Dergleichen Nerven, von dem Tentakelnervenring entspringend, waren auch auf der äußeren Seite des Bulbus musculosus zu bemerken. — Beiläufig mag hier angeführt werden, daß von dem hinteren Teile des Gehirns auf der dorsalen Seite kleine Nerven abgehen, welche zu dem Epithel des vorderen Teiles des Magens verlaufen. Diese Nerven stehen wahrscheinlich zum Teil in Verbindung mit großen Ganglienzellen, welche zwischen den Epithelzellen zu bemerken sind; während andernteils auch Nerven beobachtet wurden, welche direkt in das Epithel eintreten und sich darin verbreiten. —

Der Bauchstrang.

Der Bauchstrang ist von dem Ektoderm durch eine dünnere oder dickere Muskelschicht getrennt, deren Dimension ziemlich stark variieren kann, und zeigt meist durch seine kurze zusammengedrückte Gestalt nicht wenig Ähnlichkeit mit demjenigen der Arachniden; jedoch kann dieselbe auch mehr langgestreckt auf-

treten, z. B. bei M. Graffi. — Innerhalb der doppelten Scheide, welche den Bauchstrang umgiebt und in eine äußere kutikulare und eine innere lamellare oder retikulare zerfällt¹⁾, liegen zwei dicke, fibrilläre Längskommissuren, welche durch Querkommissuren verbunden sind. Auf der ventralen Seite verläuft in der Mitte zwischen den Längskommissuren ein intermediärer Nerv, welcher gewöhnlich durch zahlreiche, unpaare Seitenäste mit den Längskommissuren in Verbindung steht (Fig. 1 in.). — Die Zahl der von dem Bauchstrang abgehenden peripheren Nervenpaare — (die Schlundringkommissuren sind nach der oben gegebenen Darstellung ausgeschlossen) — beträgt elf: fünf Hauptnervenpaare (die fünf LOVÉN's) und 6 Paar kleinere Nerven (Fig. 1). Die zwölf Nervenpaare v. GRAFF's sind insoweit irrtümlich, als hier ein zwischen dem vierten und fünften Hauptnervenpaar gelegenes Nervenpaar, welches von SEMPER beschrieben wurde, nicht mit gerechnet ist; v. GRAFF's Zeichnung wird jedoch richtig, wenn man die Schlundkommissuren hinzufügt oder die inneren Verzweigungen des ersten Nervenpaares als solche auffaßt. — Ein unpaarer Nerv, welcher von LOVÉN und SEMPER im vorderen Ende angegeben wurde, ist nicht vorhanden; und läßt sich diese Angabe vielleicht dadurch erklären, daß beide Forscher nur eine der Schlundkommissuren oder aber daß sie nur den Ursprung derselben gesehen haben. — Die Längskommissuren sind im vorderen und hinteren Ende des Bauchstranges durch bedeutende Querkommissuren verknüpft, deren Dicke beinahe derjenigen der Längskommissuren gleichkommt (Fig. 1. QCM, QCM¹). — Zwischen diesen größeren, vorderen und hinteren Querkommissuren liegen eben solche kleinere. Unter den letzteren treten namentlich vier stärkere hervor (Fig. 1. Qcm¹ bis Qcm⁴), deren Lage mit den Zwischenräumen zwischen den fünf Hauptnervenpaaren korrespondiert, und welche auch durch Nervenfibern mit den Ganglienzellen dieser Zwischenräume in Verbindung stehen, ebenso wie sie auch Nervenfibern in die Hauptnervenstämme beider Seiten vorn und hinten senden. Zwischen diesen vier stärkeren Querkommissuren und den zwei erstgenannten stärksten Querkommissuren liegen schwächere Querkommissuren, gewöhnlich fünf, deren Anzahl und Lage also mit derjenigen der Hauptnervenpaare übereinstimmt (Fig. 1. qcm¹⁻⁵); nur bei M. Graffi

1) Über den Bau der Scheide wird später bei Besprechung der Histologie referiert werden.

sind diese Querkommissuren zahlreicher, da hier meist zwei zwischen je einem Paare der stärkern Kommissuren lagern. — Die Ganglienzellen sind hauptsächlich in dem Raume zwischen den beiden Längskommissuren, sowie auf ihrer dorsalen, äußeren Seite zwischen den Abgangsstellen der Nerven gelegen; nur ganz ausnahmsweise finden sich Ganglienzellen innerhalb der fibrillären Masse. Auf Querschnitten zeigen die Ganglienzellen eine bestimmte Anordnung; jede Gruppe von Ganglienzellen hat einen Knotenpunkt auf den Quer- oder Längskommissuren, gegen welchen die Zellenausläufer konvergieren, und an welchem sie in die fibrilläre Masse eintreten (Fig. 8). Es ist also eine ähnliche Gruppierung der Ganglienzellen vorhanden, wie sie HERMANN VIGNAL und andere bei den Hirudineen und den Chätopoden beschrieben haben. — Der getrennten Lage der Längskommissuren wegen werden natürlich diese Gruppen hier zahlreicher, und es scheinen dieselben vorzugsweise rund um die vier stärkeren, mittleren Querkommissuren angeordnet zu sein. Auf Querschnitten waren zum mindesten sechs verschiedene Paare solcher Gruppen sichtbar (Fig. 8), wie sie auch in die Figuren meiner früher citirten Arbeit (Tab. V; Fig. 9 a, b, c, d, e, f und Tab. IX Fig. 4. c,¹ c,² c,³ c,⁴ c,⁵ c,⁶) eingezeichnet sind. Auf eine detaillirte Beschreibung dieser Gruppen kann hier nicht eingegangen werden, nur soll erwähnt werden, daß die Zellen in einigen Gruppen ihre Ausläufer durch die Querkommissuren nach der entgegengesetzten Seite des Bauchstranges senden, während die Ausläufer anderer Zellen sich in der fibrillären Masse derselben Seite auflösen, wieder andere Zellen dagegen die fibrilläre Masse durchsetzen und in periphere Nerven derselben Seite übergehen — Verhältnisse, welche in dem der Histologie gewidmeten Teil näher besprochen werden sollen. — Der unverhältnismäßig größere Teil der Zellen sendet seine Ausläufer jedenfalls durch die fibrilläre Masse der Kommissuren, einige Zellen senden jedoch ihre Ausläufer direkt, ohne die fibrilläre Masse zu durchsetzen, in die peripheren Nerven. Letztere Zellen sind zu einer kleinen Gruppe über der Ursprungsstelle eines jeden der fünf Hauptnervenpaare vereinigt (Fig. 8.). — Ähnliche Zellen wurden auch in den peripheren Nerven fern vom Bauchstrang entdeckt. Diese Beobachtungen widersprechen den Angaben VIGNAL'S, denen zufolge bei den Würmern im willkürlichen Nervensystem keine Ganglienzellen ihre Ausläufer direkt in die peripheren Nerven, ohne näher die fibrilläre Masse zu passieren, senden sollen, und ferner in den peripheren Nerven selbst keine interponierten Ganglienzellen existieren sollen. Dagegen stimmen

vorstehende Beobachtungen mit den Angaben LEYDIG's, HERMANN's, HOFFMANN's, SCHULTZE's, WALTER's, QUATREFAGES' und anderer über das Nervensystem von *Hirudo* überein — Angaben, welche VIGNAL¹⁾ bestreitet, indem er die Zellen, wenigstens eines Teils dieser Autoren für „einzellige Nervenparasiten“ erklärt, während er den Rest dieser Arbeiten nicht gekannt zu haben scheint. —

Die Größe der Nervenzellen kann ziemlich stark variieren. Zum größten Teil sind es kleinere, unipolare Zellen; aber in der Mitte des Bauchstranges gelegen finden sich einige, durch ihr bedeutendes Volumen ausgezeichnete Zellen. — Bei *M. gigas*, wie auch bei *M. giganteum* sind besonders einige derartige Zellen in's Auge fallend, welche zu Paaren, — je ein Paar zwischen jeder der größeren Querkommissuren, — auf der Dorsalseite gelagert sind. Diese Zellen treten namentlich im hinteren Teile des Bauchstranges sehr regelmäßig auf und sind mit den kleineren Querkommissuren verbunden; im vorderen Teile des Bauchstranges finden sie sich gewöhnlich etwas zahlreicher; im ganzen waren sechs bis sieben solcher Zellenpaare zu bemerken (Fig. 1.). Diese Zellen sind unipolar, ihre Ausläufer, welche einander kreuzen und Chiasmen bilden, konnten durch die fibrilläre Masse der Längskommissuren hindurch in die fünf Hauptnervenpaare hinaus verfolgt werden. Auf der ventralen Seite finden sich auch große Zellen vor, jedoch ist ihr Auftreten minder regelmäßig und vorzugsweise auf den mittleren Teil des Bauchstranges beschränkt. —

Die Größe der größten Ganglienzellen kann bis 0,039 mm im Durchmesser betragen bei einer Größe des Kernes von 0,018 mm; während die kleineren Zellen ungefähr 0,013 mm und ihre Kerne 0,008 mm messen. Zwar kommen auch Zellen vor, welche noch nicht die Hälfte des zuletzt angegebenen Maßes erreichen, doch ist stets zu konstatieren, daß die Größe der Kerne eine minder schwankende ist als diejenige der Zellen selbst.

Was nun das Vorkommen von Ganglienzellen innerhalb der fibrillären Masse anlangt, so kann nur angegeben werden, daß sich einige sehr kleine Zellen finden, in gewissem Grade ähnlich den-

1) VIGNAL: „Rech. hist. s. l. centres nerveux de quelques invertébrés.“ Arch. Zool. exp. Sér. 2. Tome I. 1883.

Die Angaben VIGNAL's werden auch von SAINT-LOUP bestritten in R. SAINT-LOUP: „Rech. s. l'organ. des Hirudinées.“ Ann. Sc. nat. Tome XVIII. 1884 pag. 61. —

jenigen kleinen Zellen, welche von mir in der fibrillären Masse des Gehirns der Ascidien aufgefunden wurden.¹⁾ —

Die Segmentierung des Bauchstranges ist lange nicht so ausgesprochen und leicht zu sehen, wie man nach BEARD's Schilderung anzunehmen geneigt sein kann: „These ganglionic cells seem to be confined to the portions of the nervous system from which nerves, and especially large nerves are given off. We have indeed in their arrangement traces of a series of ganglia, which however by degeneration have lost their primitive character of segmental ganglia.“ — Wie aus meiner obigen Darstellung ohne weiteres ersichtlich ist, stimmen diese Angaben BEARD's mit meinen Beobachtungen nicht sehr überein. BEARD scheint, mit Ausnahme der stärksten, ersten und letzten, keine Querkommissuren wahrgenommen zu haben, und gerade diese sind doch um vieles leichter zu konstatieren als die eigentliche Anordnung der Zellen. Denn wegen der zusammengezogenen Gestalt des Bauchstranges liegen die Zellen sehr dicht bei einander. Die Mehrzahl derselben ist gerade zwischen den Hauptnerven gelegen sowohl auf der äußeren Seite der Längskommissuren als auch in der Mitte, — insoweit hier überhaupt davon die Rede sein kann, — und sendet ihre Ausläufer durch die vier dicken Querkommissuren. Daher, meine ich, daß aus der Lage der Zellen allein schwerlich auf eine Segmentierung geschlossen werden kann, wie es auch ungemeine Schwierigkeiten hat, die Zahl der mutmaßlichen Segmente darnach festzustellen. — Klarer findet sich dies durch die Regelmäßigkeit der abgehenden Nerven angedeutet. Der abwechselnde Austritt je eines stärkeren und eines schwächeren Nerven stimmt ja genau mit den Verhältnissen überein, wie sie von den Hirudineen, Chätopoden, Isopoden u. s. w. bekannt sind, und kann meiner Meinung nach nur von einer früher stärker ausgeprägten Segmentierung hergeleitet werden. Trotzdem ist die ursprüngliche Zahl der Segmente des Bauchstranges nicht leicht genau zu bestimmen, und habe ich in meiner erwähnten größeren Abhandlung sechs Segmente angenommen, welche sich am deutlichsten bei *M. Graffi* darstellen. — Das erste Segment, welches dem Unterschlundganglion anderer Tiere entspricht, steht mit den Schlundkommissuren in Verbindung

1) FR. NANSEN: „Forl. Meddelelse an Undersögelsler over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos *Myxine glutinosa*.“ Bergen's Mus. Aasberetn. f. 1885 u. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. 1886. —

und giebt vielleicht auch dem ersten kleineren peripheren Nervenpaar den Ursprung. — Die fünf folgenden Segmente entsprechen fünf Bauchganglienpaaren; jedes derselben giebt ein Hauptnervenpaar und wahrscheinlich das hinter diesem gelegene kleinere Nervenpaar ab — demnach würden sich sechs Segmente finden, nur läßt sich schwer bestimmen, ob nicht vielleicht in dem hintersten Ende des Bauchstranges mehrere Segmente zusammen verschmolzen sind. Wie später näher beschrieben werden soll, ist bei M. Graffi das letzte Nervenpaar auf der ersten Strecke seines Verlaufes vereinigt und mit Ganglienzellen versehen. Dieses Verhalten, wie auch der ganze Bau des hintersten Teiles des Bauchstranges überhaupt kann auf ein Vorhandensein eines oder mehrerer jetzt verschwundener, ursprünglicher Segmente oder zum mindesten Ganglien gedeutet werden. Jedenfalls ist es ungemein schwierig, sich über diesen dunkeln Punkt mit Bestimmtheit zu äußern.

Es bleibt mir noch, bevor ich weiter gehe, übrig, mit einigen Worten der Beschreibung zu gedenken, welche v. WAGNER von dem Bauchstrang giebt. — Seine Darstellung desselben stimmt im wesentlichen mit meinen Angaben überein. Die vier Querkommissuren, welche er beschreibt, sind, was Gestalt und Lage anlangt, identisch mit den von mir beobachteten vier dickeren Querkommissuren (Fig. 1, Qcm¹—Qcm⁴); dagegen hat er die dünneren Querkommissuren entweder nicht gesehen, oder, — falls er sie gesehen hat, — nicht richtig gedeutet, da ich glaube, daß die „kleinen Ballen von höchst wahrscheinlich bindegeweblicher Natur¹⁾“, welche er beschreibt, in Wirklichkeit Stückchen der dünnen Querkommissuren gewesen sind, denn meinen Beobachtungen zufolge sind derartige Bindegewebsballen nicht vorhanden. Daß v. WAGNER nicht die Einzelheiten bezüglich der Lage und Gruppierung der Ganglienzellen gesehen hat, welche oben beschrieben wurden, läßt sich leicht durch die geringe Größe der von ihm untersuchten Arten erklären. Ich konnte mich selbst bei *M. cirriferum* mannigfach überzeugen, daß diese Einzelverhältnisse hier wegen der Kleinheit der Tiere viel schwieriger zu beobachten waren, als bei den größeren, mir noch zu Gebote stehenden Arten. — Vielleicht haben auch die Untersuchungsmethoden von WAGNER's nicht so schöne Differenzierungen ergeben, als ich zu erreichen im stande war. — Was die abgehenden Nerven anlangt, so ist vor allem zu betonen,

1) loc. cit. pag. 23 und 29.

daß VON WAGNER, wie die früheren Beobachter, entweder die eigentlichen Schlundkommissuren nicht gesehen oder unrichtig aufgefaßt hat, indem er sie von dem ersten Hauptnervenpaar entspringen läßt. — Trotzdem hat er doch die Zahl der ursprünglichen Segmente oder — wie er sie nennt — Ganglienpaare zu sechs angenommen, indem er annimmt, daß die Schlundkommissuren ursprünglich von dem ersten Hauptnervenpaar getrennt waren. Gegen die Hypothese, welche VON WAGNER über die Genese des Bauchstranges entwickelt, habe ich im großen und ganzen nicht viel einzuwenden. Daß die Längskommissuren immer getrennt waren, wie sie auch heut zu Tage sind, finde ich selbstverständlich; daß sie früher, vielleicht auch ferner voneinander belegen waren, finde ich wahrscheinlich; ob sie aber deutlich ausgeprägte Ganglien enthielten, finde ich mehr zu bezweifeln, zumal es jedenfalls nicht notwendig war. — Auch werden durch die Entdeckung der kleineren Querkommissuren und die Gruppierung der Ganglienzellen die Verhältnisse andere als sie VON WAGNER vorausgesetzt hat. — Die Auffassung VON WAGNER's, die dickeren Querkommissuren als die ursprünglichen, die paarigen Ganglien verbindenden Commissuren anzusehen, wird etwas schwieriger, wenn wir sehen, daß sie durch Fibern sowohl mit den vorn und hinten abgehenden Hauptnerven als auch mit den zwischen den Ursprungsstellen beider gelegenen Ganglienzellen¹⁾ in Verbindung stehen. Jedenfalls geht daraus hervor, daß die vorliegenden Verhältnisse ziemlich verändert sind und von den ursprünglichen stark abweichen. Zudem finde ich den Bau des Bauchstranges so kompliziert, daß es bei dem jetzigen Grade unserer Kenntnis als verfrüht angesehen werden muß, eine exakte Hypothese aufzustellen. — Wir müssen uns vorläufig damit zufrieden geben, zu konstatieren, daß der Bauchstrang der Myzostomen Spuren einer gewissen Segmentierung erkennen läßt, und daß die Längskommissuren früher wahrscheinlich weiter voneinander gelagert waren.

1) Wenn die Hypothese stichhaltig wäre, müßten diese Zellen aus zwei Ganglien herkommen; demnach würden also die Zellen zweier verschiedener Ganglien mit derselben Querkommissur in Verbindung stehen. —

Das periphere Nervensystem.

Das periphere Nervensystem ist bisher von keinem Bearbeiter der Myzostomengruppe genau beschrieben worden, da bei den Zerzupfungs- oder Quetschpräparaten, an welchen die Mehrzahl der Untersuchungen angestellt worden ist, die Nerven meist an ihren Ursprungsstellen gerissen sind. Zwar haben mehrere der früheren Beobachter, unter anderen SEMPER, Vermutungen über die Ausbreitung der Nerven geäußert, jedoch stimmen diese Annahmen nur wenig mit den Thatsachen überein. Eine sehr richtige Vorstellung scheint LOVÈN, also der erste Beschreiber dieses Nervensystemes, gewonnen zu haben, wenn er sagt, daß die von ihm aufgefundenen fünf Nervenpaare — die fünf Hauptnervenpaare der späteren Forscher — nach den Parapodien gehen. Von den übrigen Forschern, welche die Myzostomen zum Teil mit den Methoden der modernen Technik, wie z. B. BEARD und v. WAGNER, untersucht haben, macht nur letzterer bezüglich des peripheren Nervensystems einige nähere Mitteilungen, welche jedoch von den meinigen¹⁾ in mehrfacher Beziehung abweichen und meiner Ansicht nach nicht ganz korrekt sind; — ein Umstand, welcher sich leicht daraus erklären läßt, daß WAGNER's Beschreibung²⁾ seiner eigenen Mitteilung gemäß „sich zum größten Teil auf die einmalige Beobachtung an einem gelungenen Quetschpräparate“ stützt. — Besonders ist er, wie schon oben erwähnt wurde, in der Deutung des ersten Hauptnervenpaares nicht glücklich gewesen, indem er dasselbe mit dem Namen: „Schlundring-Nervenpaar“ belegte und es, wie v. GRAFF, als mit dem Schlundring in Verbindung stehend beschreibt, während er die fünf Hauptnervenpaare in Beziehung zu den Fußstummeln setzt, welche letzteren er sogar einmal als Parapodien bezeichnet. — Leider kann ich hier auf v. WAGNER's Untersuchung nicht ausführlicher eingehen, sondern muß mich zu meinen eigenen Beobachtungen wenden. —

Um den gesammten Verlauf der Nerven zu studiren, ist es unerläßlich, sorgfältige horizontale, wie auch transversale Schnittserien gut konservierter und gefärbter Myzostomen anzufertigen. Durch eine sorgfältige Durchmusterung und Zusammenstellung solcher Schnittserien — namentlich von *M. giganteum* — ist es

1) loc. cit. pag. 20.

2) loc. cit. pag. 39—43.

mir endlich nach mühsamen und zeitraubenden Studien gelungen, in meiner schon oben zitierten Arbeit Taf. I, Fig. 8. Taf. II, Fig. 10, 11, 12, 13, eine, wie ich glaube, ziemlich korrekte und zuverlässige Darstellung des peripheren Nervensystemes zu geben — Auch die dieser Arbeit beigegebenen Fig. 9 u. 10 auf Taf. XIX werden hoffentlich genügen, die Haupteigentümlichkeiten des peripheren Nervensystemes zu demonstrieren, wie ich sie in Kürze beschreiben werde, indem ich zugleich auf die ausführlichere Beschreibung, sowie die zahlreicheren Abbildungen in meiner Hauptarbeit verweise. —

In Fig. 9 ist der erste linke Hauptnervenstamm mit dem hinter ihm liegenden kleinen Nerven (n), von oben gesehen, zur Darstellung gekommen; diese Abbildung genügt zugleich, um ein befriedigendes Bild der übrigen Hauptnervenstämme zu geben, bei welchen die Verhältnisse im großen und ganzen dieselben sind. — Wie leicht zu erkennen ist, teilen sich die Hauptnerven nahe ihrer Ursprungsstelle in mehrere Zweige, unter denen besonders vier stärkere leicht kenntlich sind. Dieselben zerfallen in zwei äußere und zwei innere, welche letzteren wieder aus mehreren kleineren Ästen bestehen. Die zwei äußeren Zweige, einer auf jeder Seite des Nervenstammes, N¹ und N² der Fig. 9, gehen zum Rande des Körpers, wo sie sich stark verästeln und durch diese zahlreichen kleinen Äste mit den Zellen des Randepithels in Verbindung treten, wodurch eine sensitive Funktion des letzteren angedeutet wird. Außerdem bildet jeder dieser äußeren Zweige ein wenig innerhalb von dem Ursprung jeder Zirre eine dicke Verzweigung (Fig. 9, a) oder einen Komplex, von welchem ein starkes Nervenbündel in die Zirre entsendet wird. Die Nerven dieser Bündel verlaufen unter dem Epithel der Zirren gegen die Spitzen hin und versorgen das Epithel der Seiten und Spitzen mit Nervenfibrillen, so daß die Zirren als sehr empfindliche Sinnesorgane (Tastorgane) erscheinen. — Da dieses Verhalten charakteristisch für die äußeren Zweige der Hauptnervenstämme ist, so habe ich dieselben mit dem Namen der „Zirrenzweige“ belegt. — Die inneren Zweige, Fig. 9, N³ und N⁴, dagegen treten in das Parapodium selbst hinein und versehen durch ihre kleinen Verästelungen sowohl die Muskulatur der Fußstummeln und der Hacken, wie auch die Hackendrüsen, die Parapodiendrüsen u. s. w. mit Nerven, aus welchem Grunde ich diese inneren Zweige auch „Parapodienzweige“ genannt habe. — Die Innervierung der Hackenmuskeln wird namentlich durch einen doppelten Ast (hz) besorgt, welchem in meiner früheern Arbeit

eine besondere Abbildung (Taf. III, Fig. 11) gewidmet ist. — Den Ästen, welche die Parapodiendrüsen innervieren¹⁾, habe ich den Namen der „Drüsenzweige“ beigelegt (pd). —

Außer den vier größeren Zweigen der Hauptnerven verdient noch ein kleiner, in der Mitte belegener Zweig besonders genannt zu werden. Dieser mittlere Zweig (Fig. 9, mz.) teilt sich und entsendet den einen Ast zu den Bauchmuskeln, welche gegen das Parapodium hin verlaufen (v. GRAFF's „musculus centralis“), während der andere Ast den äußeren Zweig des Hauptnerven kreuzt und in einzelnen Fällen mit einem der Zirrenzweige anastomosiert, welches Verhalten jedoch ein nicht gewöhnliches zu sein scheint. —

Die zwischen den Hauptnerven entspringenden kleinen Nerven scheinen hauptsächlich mit Muskeln in Verbindung zu stehen, öfter indessen schien es, als ob sie auch Nervenäste zu den Hoden und vielleicht auch den Ovarien entspringen ließen. Wie Fig. 9, n zeigt, scheinen sie bisweilen mit den vor ihnen liegenden Hauptnerven zu anastomosieren. — Die feinere Verzweigung eines solchen kleinen Nerven findet sich in Fig. 10 dargestellt. — Schon bei seinem Ursprung erscheint der Nerv in einen oberen (2) und einen unteren (1) Hauptast geteilt, außer welchem er jedoch noch einige sehr zarte, zur Bauchmuskulatur gehende Zweige (3) entsendet. — Der weitere Verlauf der Hauptäste ist ohne Schwierigkeit aus Fig. 10 erkennbar. — Die Mehrzahl der kleinen Nerven zeigt diesen typischen Verlauf, nur diejenigen des ersten und letzten kleinen Nervenpaares machen Ausnahmen. Das erste kleine Nervenpaar verläuft nach vorn (Fig. 1, n¹) und steht durch viele zarte Verästelungen mit dem Epithel des vorderen Körperrandes in Verbindung, auch ist zu bemerken, daß dasselbe Äste zu den sonderbaren subektodermalen Testes sendet. — Das letzte Nervenpaar (Fig. 1, n⁶) läuft den Magen und die Kloake entlang und verbreitet sich in dem hinteren Teile des Körpers; leider habe ich den genauen Verlauf dieser Nerven keiner eingehenderen Prüfung unterzogen. —

Die Entwicklung des Nervensystems der Myzostomen ist nur sehr unvollkommen bekannt. BEARD hat zwar ein Larvennervensystem beschrieben, welches sich in der Scheitelplatte ent-

1) Diese Organe habe ich in meiner ersten Arbeit Fußganglien genannt, obschon ich über ihre nervöse Funktion sehr in Zweifel war. Jetzt bin ich jedoch mehr und mehr zu der Überzeugung gekommen, daß sie drüsiger Natur sind und als Parapodiendrüsen bezeichnet werden können.

wickeln, später aber verschwinden soll, während sich für das erwachsene Myzostoma ein neues Nervensystem auf der Bauchseite entwickelt. Da nun auch BEARD, wie oben erwähnt wurde, keinen Schlundring beobachtet hat, so scheinen seine Angaben einer Richtigstellung insofern zu bedürfen, als das von ihm gesehene Larvennervensystem der ersten Anlage des Gehirns und Schlundringes (vielleicht auch des Rüsselnervensystems) gleich zu achten ist, welches letzteres sich später mit dem Bauchstrange in Verbindung setzt. — Die Entwicklung des Nervensystems der Myzostomen würde demnach ebenso wie gewöhnlich bei den Anneliden verlaufen. —

Abnormitäten und Unregelmäßigkeiten im Bau des Nervensystems kommen öfter vor, eine besonders auffallende ließ sich bei M. Graffi konstatieren. Bei einzelnen Individuen dieser Art nämlich war der Bauchstrang verschwindend klein und ungewein flach, so daß es nicht geringer Mühe bedurfte, um ihn überhaupt aufzufinden, und daß die Nervelemente selbst mit den stärksten Vergrößerungen kaum zu sehen waren¹⁾. Welcher Art die Ursachen dieser Unregelmäßigkeit sind, ob sie in einer Resorption im späteren Alter oder in frühzeitigen Entwicklungsstörungen zu suchen sind, ist leider nicht zu sagen; nur soll festgestellt werden, daß derartige Abnormitäten nur bei erwachsenen Individuen gefunden wurden, deren vegetative Organe gewöhnlich sehr gut entwickelt waren, deren Magen namentlich sich durch eine ungewöhnliche Dicke auszeichnete. Im übrigen zeigt der Körper normale Verhältnisse; das Bindegewebe und die Muskulatur der Bauchseite schien wenig entwickelt. Eine Asymmetrie des Nervensystems wurde oft am Schlundring (und im Gehirn) beobachtet. —

Histologie des Nervensystems.

Bindegewebe. Die Hüllen des Nervensystems sind zweierlei Art. Es findet sich eine äußere, derbere Scheide, welche ich das äußere Neurilemm oder im Bauchstrang Perineurium²⁾ nennen will, und eine innere Gefüge- oder Stützsubstanz, welche ich als inneres Neurilemm bezeichnen werde. —

1) Vergl. ausf. Arbeit pag. 35 und 75; Taf II, Fig. 7.

2) KRIEGER hat diese Bezeichnung benutzt in seiner Arbeit: „Über das Centralnervensystem des Flußkrebse.“ Zeitschrift f. wiss. Zool. 33. Bd., 1880, pag. 542. —

Das Perineurium des Bauchstranges erscheint als eine starke, kutikulare Membran, die auf Querschnitten durch ihre dunkle Färbung und die scharfen Konturen, namentlich des inneren Randes, stark in die Augen fällt. Diese Membran besteht aus einer gewöhnlich homogenen Substanz, in welcher selbst keine Kerne zu finden sind, während dicht an ihrer äußeren Seite Bindegewebskerne angetroffen werden (Fig. 8, K), so daß es oft scheint, als bestehe ein allmählicher Übergang von der Membran in das Bindegewebe. Dieser Befund wie die immer scharf sich abhebende Grenze der Innenseite der Membran lassen darauf schließen, daß diese Membran als eine Absonderung oder Bildung von Zellen des außen belegenen Bindegewebes und nicht von der inneren Stützsubstanz her entsteht, wie VIGNAL¹⁾ für „die dritte Scheide“ (la troisième gaine) bei Lumbricus, welche dem Perineurium der Myzostomen teilweise analog scheint²⁾, behauptet. — Die Membran ist gewöhnlich am dicksten auf der dorsalen Seite und zeigt dort auch öfter, namentlich bei M. Graffi eine eigentümliche Struktur, insofern als sie, wie ich früher gezeigt habe³⁾, in ihrem äußern Teil aus Feldern besteht, welche sich mit Karmin abwechselnd dunkler und heller färben. — Von dieser äußern Membran gehen unvollständige Septa (Fig. 8, s) in die Masse des Bauchstranges hinein, bilden auf diese Weise verschiedene Segmente und trennen die einzelnen Gruppen von Ganglienzellen. Ähnliche Septen finden sich bei Hirudineen, Krustazeen und anderen Tieren, — auch VIGNAL beschreibt dieselben bei Lumbricus als von „la troisième gaine“ entspringend. —

Die Stützsubstanz oder das innere Neurilemm.

Der Raum zwischen dem Perineurium und den Nervelementen (Ganglienzellen, fibrillären Längs- und Querkommissuren, intermediärem Nerv) ist von einem retikulären, zum Teil geschichteten Bindegewebe erfüllt, welches ich als „inneres Neurilemm“ bezeichnen werde. Zwar ist das, was frühere

1) VIGNAL, „Rech. hist. s. l. centres nerveux de quelques invertébrés“. Arch. zool. exp. Sér. 2. Tom. I 1883.

2) CLAPARÈDE in seinen „Untersuchungen über den Regenwurm“ (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869) leitet im Gegensatz zu VIGNAL diese Scheide von den außen liegenden Schichten, in welchen die Muskeln liegen, her. —

3) l. c. pag. 27; Taf. IX, Fig. 2 und 2a.

Autoren inneres Neurilemm genannt haben, nur ein Teil dessen was ich darunter verstehe, doch habe ich der Einfachheit halber den Namen für das Ganze adoptirt. — Das innere Neurilemm kann sehr verschieden stark entwickelt sein, besonders wichtig erscheint es bei M. Graffi¹⁾. Das innere Neurilemm dient, wie gesagt, als Stützsubstanz, indem es alle Zwischenräume zwischen den Nerven-elementen ausfüllt und kann in vieler Beziehung mit der Neuroglia der Wirbeltiere verglichen werden. In dem retikulären Gewebe finden sich zahlreiche Kerne eingestreut²⁾, welche an Größe und Ansehn den Bindegewebskernen des Körperparenchyms sehr ähnlich sind. Zwar glaubte ich zwei Arten von Kernen unterscheiden zu können, größere, welche sich schwächer färbten, und kleinere, welche sehr stark Farbe aufnahmen³⁾; jedoch scheint dieser Unterschied kein ganz feststehender zu sein. — Die Kerne sind stets in den Fibern des Gewebes oder in den Knotenpunkten, wie in der Mitte der Maschen gelegen und treten besonders zwischen den Ganglienzellen, oft rings um denselben auf⁴⁾. — Das innere Neurilemm versieht die Ganglienzellen und zum Teil auch deren Fortsätze mit Bindegewebskapseln oder Hüllen, welche verhältnismäßig stark sind und bei Anwendung besonderer Färbemethoden (besonders mit Osmiumsäure und Hämatoxylin) sehr deutlich hervortreten. — Diese Kapseln mit ihren Verzweigungen sind es auch, welche, wie ich glaube, oft zur Beschreibung multipolarer Ganglienzellen Veranlassung gegeben haben. — Mit ähnlichen Hüllen oder Membranen sind auch die fibrillären Stämme (Längs- und Querkommissuren, intermediärer Nerv u. s. w.) versehen. — Diese Membran der fibrillären Stämme wird also identisch sein mit der „innern Kapsel“, welche HERMANN⁵⁾ bei *Hirudo* beschrieben hat, nur ist zu betonen, daß ich dieselbe als einen Teil meines inneren Neurilemms betrachte. — Von dieser Membran gehen auch zuweilen freie Septen in das Innere der fibrillären Längskommissuren hinein, namentlich sind dieselben dort deutlich zu konstatieren, wo größere periphere Nerven entspringen⁶⁾ oder wo stärkere Bündel von Ganglienzell-

1) NANSEN, l. c. Taf. V, Fig. 10.

2) NANSEN, l. c. Taf. V, Fig. 8, 9, 11, 12, 15, B, auch Fig. 4—7; Taf. IX, Fig. 4, 5.

3) NANSEN, l. c. Taf. V, Fig. 11, B' u. B und Fig. 12. —

4) l. c. Taf. IX; Fig. 8 a'. —

5) HERMANN, „Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*“. München 1875. pag. 28.

6) NANSEN, l. c. Taf. V, Fig. 16, g; pag. 28.

fortsätzen hineintreten. — In diesen Scheidewänden sind gewöhnlich einige, wenn auch nur wenige Bindegewebskerne belegen, und somit erklärt es sich, daß solche Kerne auch öfter scheinbar in der fibrillären Masse gefunden werden. —

Da die sogenannte „Bindegewebssubstanz“ im Bauchstrang der Oligochäten ganz dasselbe Gebilde wie mein inneres Neurilemm zu sein scheint, so dürfte es vielleicht nicht ohne Interesse sein, hier an einige Bemerkungen VEJDOVSKY's ¹⁾ zu erinnern. — Nach ihm wird das „innere Neurilemm“ einzig und allein von den nervösen Elementen abgesondert, doch sagt VEJDOVSKY nichts Bestimmtes darüber, wie er sich diese Entstehung denkt. — Er äußert sich nur dahin, daß „das Maschenwerk der Bindesubstanz zwischen den Ganglienzellen keinesfalls aus dem „Neurilemm“ ²⁾ abstammt, sondern aus den ursprünglichen Ganglienzellmembranen entsteht“. — Wie aber die Entstehung dieser Membranen zu denken ist, und wie man sich eigentlich die Entstehung des erwähnten „Neurilemms“ vorzustellen hat, wird nicht errörtert. Werden vielleicht, seiner Auffassung nach, die Zellmembranen von dem Protoplasma der Ganglienzellen abgesondert, entsteht dann die Bindesubstanz durch Absonderung aus diesen Membranen, und wird endlich das sogenannte „innere Neurilemm“ wieder durch Absonderung aus dieser Substanz gebildet? Dann allerdings muß ich seine Auffassung durchaus bestreiten, zumal mir seine Gründe nur wenig überzeugend scheinen. — Ich fasse das von mir beschriebene „innere Neurilemm“ als ein besonderes Gewebe auf, welches von besonderen bindegewebsähnlichen Zellen gebildet wird, deren Kerne zahlreich im Bauchstrang vorkommen, sowohl zwischen den Ganglienzellen, wie auch in der „Punktsubstanz“, jedoch in letzterer nur sparsam. — Von diesen Zellen werden die Kapseln der Ganglienzellen wie auch die Membranen der fibrillären Kommissurstämme gebildet. — Sollte indessen VEJDOVSKY meinen, daß die Stützsubstanz denselben Ursprung wie die Ganglienzellen hätte, daß also beide ektodermale Gebilde wären, dann allerdings würde ich sehr geneigt sein, mich seiner Ansicht anzuschließen, obgleich ich noch nicht wage, eine bestimmte Behauptung darüber zu formulieren. — Zwar habe ich bei den Myzostomen, wie VEJDOVSKY bei

1) VEJDOVSKY: „System und Morphologie der Oligochäten.“ Prag, 1884.

2) „Neurilemm“ hier ist also nicht identisch mit dem, was ich „inneres Neurilemm“ nenne, dagegen ist es dem oben beschriebenen Perineurium entsprechend.

den Oligochäten, gefunden, daß diese Verhältnisse auch bei den Individuen derselben Art mannigfachen Veränderungen unterliegen, doch dürfte dies kaum auffallend erscheinen, wenn wir uns erinnern, daß auch die Entwicklung des ganzen Nervensystems bei verschiedenen Individuen¹⁾ stark abweichend sein kann und Verhältnisse zeigt, welche von dem Alter des Tieres nicht unabhängig sind. — Ich glaube, daß die hier geschilderten Verhältnisse mehr allgemeiner Natur und bei vielen Tiergruppen wiederzufinden sind, wenn auch mehr oder minder kompliziert oder differenziert.

Wenn man die Literatur durchmustert, muß es gewiß auffallen, welche Verwirrung bis jetzt in der Beschreibung der verschiedenen Schichten der Neurilemmscheide herrschte, da nur wenige Autoren bezüglich der Darstellung derselben übereinstimmen. — Im ganzen genommen, kann man sagen, daß die Neurilemmscheide der Myzostomen mit der bei den Anneliden (vielleicht den Vermes) und Arthropoden gewöhnlich beschriebenen übereinstimmt. — Das Neurilemm und die Stützsubstanz der Krustazeen, von YUNG²⁾, KRIEGER und VIGNAL³⁾ eingehend studiert, sind denjenigen der Myzostomen ziemlich ähnlich, nur muß ich hervorheben, daß mir, trotz LEYDIG's⁴⁾ und VIGNAL's bestimmter Behauptung bezüglich der Krustazeen, doch bei den Myzostomen die äußere derbe Scheide von dem außen gelegenen Bindegewebe abzustammen scheint. — Bei den Pyknogoniden ist zwar dies Verhalten noch nicht eingehender untersucht worden, immerhin aber scheint es nach den Beschreibungen DOHRN's⁵⁾ und HOECK's⁶⁾ wahrscheinlich, daß dasselbe doppelte Neurilemm auch hier vorhanden ist. — Das Neurilemm der Arachniden ist von SCHIMKEWITSCH⁷⁾ beschrieben worden, und soweit ich seine Beschreibung verstanden habe, scheinen auch bei ihnen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. — Bei *Peripatus* hat schon BALFOUR⁸⁾ ein doppeltes Neurilemm beobachtet. — Trotz

1) Siehe oben: „Unregelmäßigkeiten im Bau d. Nervensystems“.

2) YUNG: „Rech. s. l. structure ect. du système nerveux central chez les Crustacées décapodes“. Arch. Zool. expérim. T. VII. 1878. pag. 427.

3) l. c. pag. 314.

4) LEYDIG: „Handbuch der vergleichenden Histologie.“

5) DOHRN: „Die Pantopoden des Golfes von Neapel“. Fauna und Flora d. Golf. v. Neapel. III. Monogr. 1881.

6) HOECK: Zoolog. Challeng. Exped. Part III.

7) SCHIMKEWITSCH: „Anatomie de l' Epeire.“ Ann. Sc. nat. T. XVII. 1884.

8) BALFOUR: „The anat. a. developm. of *Peripatus capensis*“. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIII. 1883.

der verschiedenen Darstellung des Neurilemms der Hirudineen¹⁾ scheint doch auch hier dieselbe Duplizität vorhanden zu sein, wie sie bei vielen wahren Chätopoden festgestellt worden ist. — Daß auch die Mollusken ein ähnliches Verhalten zeigen, glaube ich aus den Beschreibungen VIGNAL's²⁾ und BELA HALLER's³⁾ schließen zu können. VIGNAL beschreibt Bindegewebszellen zwischen den Ganglienzellen und spricht in den Worten: „Je pense que ces cellules sont une forme simplifiée des cellules araignées des centres nerveux des mammifères,“ seine Auffassung dahin aus, daß diese Gebilde den Neuroglia-Zellen der Wirbeltiere gleichzusetzen seien. — HALLER hat deutlich gezeigt, daß die Ganglienzellen von dem Neurilemm versehen werden.

Die peripheren Nerven haben dasselbe doppelte Neurilemm wie der Bauchstrang. Das äußere Neurilemm, der „primären Scheide“ HERMANN's entsprechend, ist eine direkte Fortsetzung des Perineuriums des Bauchstranges und umhüllt die Nerven als eine verhältnismäßig starke Membran (Fig. 14 und 15), auf deren äußerer Seite, namentlich in den feineren Nervenästen, oft starke Anhäufungen von Bindegewebskernen zu bemerken sind. — Das innere Neurilemm, HERMANN's „sekundäre Scheide“, erscheint als eine direkte Fortsetzung des inneren Neurilemms des Bauchstranges; es dringt in das Innere der Nerven ein und trägt dazu bei, denselben den von HERMANN bei *Hirudo* beschriebenen gefächerten Bau zu geben, der auch bei beinahe allen Evertebraten vorzuliegen scheint. — Das innere Neurilemm bildet bald stärkere, bald schwächere Septen, welche sich im Nerveninnern derart verzweigen, daß es mir in Wirklichkeit nicht gelang, zu konstatieren, wo die Verzweigungen dieses Neurilemms enden und wo die eigentliche Nervenstützsubstanz, das Spongionplasma, beginnt. — Ich neige der schon von HERMANN, VIGNAL u. a. ausgesprochenen Ansicht zu, daß eine jede Nervenfasern von feinen Neurilemmscheidewänden umgeben wird (siehe später). —

Die Ganglienmassen des Gehirns haben, wie schon angeführt wurde, keine besonderen Scheidewände. Die einzelnen Ganglienzellen liegen im Bindegewebe des Körperparenchyms eingebettet und sind mit einer besonderen Bindegewebsmembran ver-

1) Vergl. LEYDIG, HERMANN, HOFFMANN (Nat. Verh. der Holl. Maatsch. d. Vetensch. 3. D. IV. 1. Stück. 1880), VIGNAL und REMY SAINT-LOUP (Ann. Sc. nat. T. XVIII. 1884) u. a.

2) l. c. pag. 337.

3) Siehe später.

sehen. Im vorderen Rüsselende bei *M. Graffi* wurde beobachtet, daß die hier lagernden Ganglienzellen sehr oft in einer Vakuole belegen waren und jede mit einer Bindegewebskapsel versehen war¹⁾. Diese direkte Einbettung der Ganglienzellen des Gehirns in das Körperparenchym ist es, welche mich bezüglich des Ursprungs der Bindesubstanz des Nervensystems stutzig macht. — Gehirn und Schlundring sind ziemlich hoch differenziert und weit vom Ektoderm entfernt. Kann man nun annehmen, daß die Bindesubstanz durch Degeneration verloren gegangen ist? Oder war sie nie vorhanden? Oder kann man hieraus schließen, daß Gehirn und Schlundring aus dem Bindegewebe des Körperparenchyms und nicht aus dem Ektoderm entstehen? Fragen, auf welche eine befriedigende Antwort zu geben jetzt kaum möglich ist.

Ganglienzellen.

Im Bauchstrang zeigen die Ganglienzellen eine sehr verschiedene Größe, und es finden sich, wie ich in meiner Arbeit ausführlich gezeigt habe²⁾, neben sehr kleinen Zellen auch einige auffallend große. Auch *VON WAGNER* hat dies beobachtet und teilt die Ganglienzellen je nach ihrer Größe in zwei Gruppen ein: „in große und kleine“³⁾, zwischen denen sich jedoch nach meiner Erfahrung häufig Übergangsformen finden. — Wenn dann *VON WAGNER* weiter sagt, daß er „die ersteren stets auf die ventrale Fläche der Bauchganglienmasse beschränkt“ fand, so kann ich ihm darin nicht ganz beistimmen, wenigstens habe ich bei den von mir untersuchten Arten große Ganglienzellen sowohl ventral wie dorsal in dem mittleren Längsraum zwischen den beiden Längskommissuren gefunden. Bei *M. giganteum* und *M. gigas* war, wie schon erwähnt wurde, ein Paar sehr großer Zellen sogar regelmäßig in dem Raume zwischen den größeren Querkommissuren vorhanden (Fig. 1, g z.“⁴⁾, während auch auf der ventralen Seite große Zellen auftreten (Fig. 8, d.). — Zwar ist bei *M. Graffi* die Anordnung der großen Zellen minder regelmäßig, doch sind sie auch hier zum Teil dorsal gelegen⁵⁾. — *V. WAGNER* fand für eine seiner großen Zellen „eine Länge von

1) *NANSEN*, loc. cit. pag. 29, Tab. IV, Fig. 6 u. 7.

2) loc. cit. pag. 30.

3) loc. cit. pag. 45.

4) loc. cit. Tab. V, Fig. 11. — Tab. IX, Fig. 3, c¹ Fig. 5, C.

5) loc. cit. Tab. V, Fig. 10.

0,03 mm bei einer Breite von 0,019 mm, während eine andere 0,019 mm in der Länge und 0,016 mm in der Breite maß“. — Da einige der von mir untersuchten Myzostomenarten viel größer sind als diejenigen, welche v. WAGNER zu Gebote standen, so war zu erwarten, daß auch die Größe ihrer Ganglienzellen eine bedeutendere wäre; und in der That ist dies der Fall. Wie ich früher angegeben habe, beobachtete ich Zellen von 0,039 mm Breite und mit einem Kern, welcher 0,018 mm im Durchschnitt maß (Kernkörperchen 0,005 mm). Die kleinen Ganglienzellen des Bauchstranges sind von sehr verschiedener Größe; so fanden sich bei *M. giganteum* Zellen von nur 0,004 — 0,005 mm Breite, mit Kernen von demselben Durchmesser, während sie doch gewöhnlich größer sind und eine Breite von 0,012—0,015 mm mit einem Kern von 0,008—0,011 mm Durchschnitt besitzen. — Die Kerne variieren minder in der Größe als die Ganglienzellen selbst. So fanden sich Zellen, welche 0,03 mm breit waren und einen Kern von 0,009 mm besaßen, während andere bei einer Breite von 0,014 mm Kerne von ungefähr demselben Durchmesser (also bis 0,014 mm) zeigten. — Kleine Zellen desselben Bauchstranges hatten eine Breite von 0,008 mm und Kerne von gleichem Durchschnitt. In den kleinen Zellen erfüllen die Kerne gewöhnlich ganz das dem Ausläufer entgegengesetzte dickere Ende. — Die Ganglienzellen des Schlundringes und des Gehirnes sind mehr gleichartiger Größe; bei *M. giganteum* z. B. waren sie im Durchschnitt 0,017 mm breit und besaßen Kerne von 0,008 mm Durchschnitt.

Membran der Ganglienzellen. v. WAGNER scheint der Ansicht zu sein, daß den Ganglienzellen jegliche Hüllen fehlen, wenigstens sagt er bezüglich der großen Zellen: „Eine Zellmembran fehlt, ebenso eine umhüllende Bindegewebskapsel,“ und spricht damit eine Anschauung aus, welcher ich nicht beipflichten kann. — Vielleicht fehlt eine eigentliche Zellmembran (?), eine Bindegewebskapsel dagegen ist vorhanden, da sowohl große wie kleine Zellen von dem inneren Neurilemm oder der Stützsubstanz mit einer solchen versehen werden. —

Struktur der Ganglienzellen. — Das Zellplasma hat eine feine, spongiöse oder fibrilläre Struktur. Auf Querschnitten zeigt es allerdings ein feinmaschiges Aussehen, welches von der Zellstützsubstanz (*Spongioplasma* ¹⁾), herrührt. Diese Stützsubstanz bildet aber meiner Meinung nach nicht ein spongiöses Gerüstwerk,

1) LEYDIG: „Zelle und Gewebe.“ Bonn 1885, pag. 165.

zwischen dessen Maschen sich das weiche Hyaloplasma, — die Nervensubstanz im eigentlichen Sinne — diffus ausbreitet, wie LEYDIG meint, sondern scheint mir mehr oder minder vollkommene Röhren zu bilden, durch welche das Hyaloplasma zum Teil in Stränge isoliert wird. Namentlich scheint dies der Fall zu sein in dem Ausläufer, welcher auf Längsschnitten eine, wenn auch sehr schwache, so doch deutliche Längsstreifung erkennen läßt. — In der Zelle selbst ist eine Konvergenz der Fibrillen gegen die Ausläufer hin leicht zu konstatieren, jedoch ist das wahre Verhältnis sehr schwer klarzustellen. — Das Zellplasma zeigt zwar auf Querschnitten ein ganz spongiöses Aussehen, allein in einer durch Mazerationsflüssigkeiten isolierten Ganglienzelle erscheint dasselbe mehr fibrillärer Natur. Eine definitive Behauptung will ich bei dieser Gelegenheit über diesen Punkt nicht aufstellen, sondern behalte mir vor, später nach umfassenderen und eingehenderen Untersuchungen darauf zurückzukommen; nur so viel will ich noch darüber bemerken, daß die deutliche Konvergenz der Fibrillen gegen die Austrittsstelle des Ausläufers hin auch für eine mehr fibrilläre und minder diffus-spongiöse Struktur des Hyaloplasmas zu sprechen scheint¹⁾. v. WAGNER sagt, „das Zellplasma ist vorwiegend äußerst feinkörnig, oft indessen auch homogen“, welchen Unterschied ich an mehreren Ganglienzellen nicht gefunden habe. — Die Kerne, welche bezüglich ihrer Größe, wie oben gesagt wurde, nicht so stark wie die Zellen variieren, zeigen gewöhnlich eine ganz deutliche, körnige Chromatinstruktur und besitzen ein, zuweilen auch mehrere Kernkörperchen. — In einigen Fällen habe ich eine direkte Kernteilung beobachtet (Fig. 13), da der Kern sich, wie es scheint, nur durch eine Verlängerung und Abschnürung teilt. Dieser Kernteilung folgt wahrscheinlich auch eine Zellteilung, wenigstens glaube ich eine Tendenz dazu öfter bemerkt zu haben. — Die Kern- und Zellteilung im Nervensystem überhaupt und in demjenigen niederer Tiere besonders ist ja nur wenig bekannt; immerhin erscheint es nicht unmöglich,

1) Es muß hier bemerkt werden, daß die Beschreibung der Struktur des Ganglienzellprotoplasmas in meiner früheren Arbeit insofern angefochten werden könnte, als sie sich zum Teil auf die großen Zellen in den Fuß- oder Parapodiendrüsen bei M. Graffi stützt. — Jedoch stimmen, was das vorliegende Problem betrifft, diese Zellen so vollständig mit den Ganglienzellen überein, daß an der Beschreibung nichts Wesentliches geändert zu werden braucht. —

daß ein derartiger Teilmodus Regel ist, wenigstens bei niederen Tieren.

Form der Ganglienzellen.

VON WAGNER sagt, daß die großen Ganglienzellen stets multipolar und auch die kleinen häufig multipolar sind. Das stimmt nicht mit meinen Beobachtungen überein, da ich, auf sie gestützt, als gewöhnliche Form und als Grundform die unipolare Zelle hinstellen muß. — Namentlich habe ich, soweit meine Untersuchungen gehen, die großen Zellen ausgeprägt unipolar gefunden. — Unter den kleinen Zellen wurden mit Sicherheit multipolare Formen konstatiert. — Vorwiegend fanden sich dieselben in dem hinteren Teile des Gehirns, welcher meiner Ansicht nach dem sogenannten „sympathischen“ Teil des Gehirnes vieler Anneliden gleichzustellen ist, während im Bauchstrang nur wenige Zellen mit Sicherheit als multipolar nachgewiesen werden konnten. — Trotz dieser meiner ziemlich negativen Resultate bezüglich der multipolaren Ganglienzellen¹⁾ möchte ich doch die so bestimmt gemachte Angabe v. WAGNER's nicht geradezu verneinen. Vielleicht läßt sich dieselbe erklären, wenn man bedenkt, daß die von mir beschriebenen Bindegewebskapseln mit ihren Verzweigungen und anastomosierenden Scheidewänden leicht den Zellen ein multipolares Aussehen geben können (Fig. 13), und wenn man sich erinnert, daß VON WAGNER diese Bindegewebskapseln nicht gesehen hat. Wie die Antwort auf diese Frage auch ausfallen mag, so muß ich doch annehmen, daß jede Ganglienzelle, ob unipolar oder multipolar, nur einen, wirklich nervösen Ausläufer besitzt. Haben die Ganglienzellen mehrere Ausläufer, so sind dieselben bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren als sogenannte protoplasmatische Ausläufer aufzufassen, deren Funktion meiner Ansicht nach darin besteht, für eine bessere Ernährung der Zelle Sorge zu tragen. — Da nun die Mehrzahl der Ganglienzellen in der Stützsubstanz außerhalb der fibrillären Masse der Kommissuren (LEYDIG's Punktsubstanz) gelegen ist und stets von Nahrungsflüssigkeit umspült werden kann, so finden sich hier gewöhnlich unipolare Zellen, während die wenigen in der fibrillären Substanz

1) Auch BEARD hat multipolare Ganglienzellen beschrieben.

gelegenen Zellen dagegen stets multipolar sind ¹⁾). Wenn man die Frage aufwirft, wie ich diese meine Auffassung der Ganglienzellen stützen kann, und warum ich verneine, daß die protoplasmatischen Ausläufer die Korrespondenz zwischen den einzelnen Zellen vermitteln, so lautet meine Antwort folgendermaßen. Erstens habe ich mich nie von der Verbindung zweier Ganglienzellen durch ihre Ausläufer überzeugen können; sollte dies aber dennoch der Fall sein, so muß ich in erster Linie die Gegenfrage aufwerfen, wie dann eine Korrespondenz zwischen den unipolaren Zellen zustande kommt, und wie es ferner zu erklären ist, daß das Vorkommen der multipolaren Zellen ein verschiedenes ist; denn bisweilen treten sie in einzelnen Tiergruppen, Gattungen oder Arten ungemein zahlreich auf, während sie bei nahe verwandten Tieren in verschwindend kleiner Zahl vorhanden sind ²⁾). Läßt dieses Verhalten auf eine so wichtige Funktion der protoplasmatischen Ausläufer schließen, und kann man annehmen, daß eine solche Verbindung so ganz nach Belieben abgebrochen werden kann? Oder giebt dieses Verhalten nicht vielmehr eine gute Stütze ab für meine Auffassung? Wie bekannt, hat GOLGI ³⁾ in Pavia schon längst dieselbe Auffassung für das Nervensystem der Säugetiere ausgesprochen. Meine eigenen Untersuchungen über das Nervensystem niederer Wirbeltiere, besonders der Myxine, haben mich zu gleichen, bemerklichen Resultaten geführt, welche ich demnächst in einer besonderen Arbeit, von Bergen's Museum herausgegeben, zu veröffentlichen gedenke. Meine Präparate, welche durch besondere Färbemethoden (GOLGI's Chrom-Silbermethode) diese Resultate so klar demonstrierten, daß sie meiner Meinung nach keinen Zweifel aufkommen lassen, zeigen, daß von einer Korrespondenz der Ganglienzellen durch die protoplasmatischen Ausläufer bei den untersuchten, und allem Anscheine nach dann auch bei allen Wirbel-

1) Ein ähnliches Verhalten zeigt sich auch im Gehirn der Aszidien, wie ich feststellen konnte. (Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Vol. XVIII. pag. 215. 1881, und „Bergens Museums Aarsberetning für 1885. pag. 62 und 63).

2) Ihre Anzahl kann sogar bei Individuen derselben Art sehr verschieden sein. Von Interesse sind hier einige Äußerungen VEJNOVSKY's (l. c. pag. 89) bei der Besprechung von *Dendrobaena rubicula*: „Bei einzelnen Individuen dieser Art kommen zwar die unipolaren Ganglienzellen namentlich in den hinteren Körpersegmenten in der größten Anzahl vor; dagegen findet man andere Exemplare von *Dendrobaena*, wo die Ganglienzellen nur multipolar sind.

3) GOLGI's Arbeiten siehe Anfang.

tieren keine Rede sein kann. Diese Thatsachen mit dem oben Gesagten im Verein dürften wohl genügen, meine Behauptung, daß ein ähnliches Verhalten sich auch bei den Wirbellosen finde, zu begründen. Die Frage, wie dann die Verbindung zwischen den Ganglienzellen hergestellt wird, werde ich später beantworten. Vorher dürfte es sich empfehlen, den Verlauf der wirklich nervösen Ausläufer oder, wie ich sie der Kürze halber nennen werde: der Nervenaufläufer, zu verfolgen, nachdem sie die Zellen verlassen haben. — Die Nervenaufläufer lassen sich in zwei verschiedene Gruppen einordnen. Diejenigen der einen Gruppe durchlaufen die fibrilläre Masse des Zentralnervensystems und treten in einen peripheren Nerven ein, dort jeder eine Nervenfasern, oder besser einen Nervenzylinder bildend (Fig. 12). Diejenigen der anderen Gruppe lösen sich, anstatt die fibrilläre Masse zu durchsetzen, in ihr durch Verzweigung in zahlreiche Fibrillen auf und tragen zur Bildung des später zu beschreibenden Fibrillengeflechts bei (Fig. 11). — Je nachdem die Nervenaufläufer der ersten oder zweiten Gruppe angehören, lassen sich zwei Typen von Ganglienzellen unterscheiden: erstens solche, deren Ausläufer direkt periphere Nervenzylinder bilden, und denen ich den Namen zylinderbildende Ganglienzellen oder motorische Ganglienzellen beilegen möchte (warum ich den letzteren Namen wählte, werde ich später begründen); zweitens solche Ganglienzellen, deren Ausläufer sich in dem zentralen Fibrillengeflecht auflösen, und welche ich geflechtbildende oder sensitive Ganglienzellen nennen werde. Die motorischen Ganglienzellen liegen vorwiegend dorsal (Fig. 8, a, b, c, f), die sensitiven dagegen vorzugsweise ventral (Fig. 8, e, z³, d, z²). Wie kommt nun zwischen diesen Zellen die Korrespondenz zustande? Für die geflechtbildenden Zellen untereinander läßt sich eine Verbindung leicht denken, denn sie sind durch das Fibrillengeflecht innig verbunden, anders aber steht es mit den zylinderbildenden Zellen. Wie ich nun bemerkt zu haben glaube, geben die Nervenaufläufer dieser Zellen auf ihrem Weg durch die fibrilläre Zentralmasse feine Seitenäste ab. An jeder Stelle, wo ein solcher Ast abgegeben wird, zeigt der Nervenaufläufer eine kleine seitliche Auftreibung, wie sie in Fig. 27 dargestellt ist. Durch diese Seitenäste würden also auch die zylinderbildenden Zellen mit dem zentralen Fibrillengeflecht in Verbindung gesetzt, und daraus folgt, daß durch das Fibrillengeflecht eine Korrespondenz zwischen den Nervenaufläufern beider Ganglienzellentypen her-

gestellt wird, also keine direkte Verbindung zwischen den Ganglienzellen selbst besteht. — Wie ich später ausführen werde, scheinen mir diese Verhältnisse von größtem Interesse für die Bestimmung der physiologischen Bedeutung der Ganglienzellen zu sein.

Die fibrilläre Masse (LEYDIG's Punktsubstanz).

Jeder, welcher sich nur ein wenig mit dem Studium der Histologie des Evertbratennervensystemes beschäftigt hat, wird zugeben, daß in der Streitfrage nach dem feineren Bau der fibrillären Masse oder der sogenannten LEYDIG'schen Punktsubstanz das letzte Wort noch nicht gesprochen ist. Nachdem viele Autoren, wie HERMANN ¹⁾, H. SCHULTZE ²⁾ u. a. LEYDIG's Darstellung bestritten haben, erscheint LEYDIG mit dem Buch: „Zelle und Gewebe“ (Bonn 1885) auf dem Plan, in welchem er seine frühern Behauptungen über die Punktsubstanz, allerdings modifiziert, dann aber sagt ³⁾: „Die jetzt möglichen Vergrößerungen lassen aber finden, daß das „Streifige“ von Längszügen eines schwammigen Gerüstes herrührt und das „Körnige“ auf die Knotenpunkte eines feinen Zwischennetzes zu denken ist. Die Haupt- und Längszüge des Maschenwerkes rufen die Abgrenzung in „Fibrillen“ hervor, aber zwischendurch zieht ein zartes Schwammgefüge, in dessen Räumen die homogene, eigentliche Nervensubstanz enthalten ist. — Die „Fibrillen“ HERMANN's sind Teile des Gerüstes, Haupt- oder Längszüge des Maschenwerkes, welches erst die eigentliche Nervensubstanz einschließt“. Diese Äußerungen eines hochverdienten Forschers sind so bemerkenswert, daß sie gewiß die größte Aufmerksamkeit auf sich lenken müssen. — In jüngster Zeit sind zwei bemerkenswerthe Arbeiten des ungarischen Forschers BELA HALLER erschienen, auf welche ich jedoch, wie auf die übrige Literatur, erst zurückkommen werde, wenn ich meine Befunde bei den Myzostomen dargelegt habe.

Die peripheren Nerven.

Der Einfachheit wegen soll zuerst die Struktur der Nerven besprochen werden. Die Nervenfasern, welche die peripheren Nerven

1) l. c.

2) H. SCHULTZE: „Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. 1879.

3) l. c. p. 166.

bilden, haben eine Röhrenstruktur; sie bestehen aus einer inneren weichen Substanz, der eigentlichen, von LEYDIG Hyaloplasma genannten Nervensubstanz, welche in Kanäle oder Röhren einer derberen Stützsubstanz, dem Spongioplasma LEYDIG's, eingeschlossen ist. Auf Längsschnitten namentlich mit Osmiumsäure und Haematoxylin behandelter Präparate zeigen die Nerven eine deutliche Längsstreifung (Fig. 14), welche durch die von dem Spongioplasma gebildeten Scheidewände dadurch hervorgerufen wird, daß sie sich als stärker gefärbt von dem heller gebliebenen Hyaloplasma gut abheben. — Daß das Spongioplasma eine Röhre bildet, ist aus Fig. 14 a. leicht ersichtlich, welche einen gebogenen und dadurch halb querschnittenen Nerven zeigt, an welchem die schräggeschittenen Röhren oder Kanäle sich deutlich als Netz mit ovalen, längs-gestreckten Maschen darstellt. — Ob diese Spongioplasmaröhre nur eine Neurilembildung ist, wie HERMANN in seiner ausgezeichneten Beschreibung des Nervensystems von *Hirudo*¹⁾ meint, oder ob es nicht wenigstens teilweise ein eigenes, durch Absonderung von den Nervenfasern entstandenes Gebilde ist, wage ich vorläufig nicht bestimmt zu entscheiden. — Der Querschnitt eines Nerven (Fig. 15) läßt die intensiv gefärbten Spongioplasmaröhren leicht erkennen; dieselben haben hier das Aussehn eines zusammenhängenden Netz- oder Gerüstwerkes, welches den ganzen Nervendurchschnitt erfüllt, und welches mit den Maschen der Bindegewebssepten des Neurilemms (s) so innig verbunden scheint, daß es sehr schwer zu sagen ist, wo das eine aufhört und das andere anfängt. Wie ich schon oben ausgesprochen habe, bin ich der Ansicht, daß sich das Neurilemm wirklich bei der Bildung der Röhren beteiligt. — Diese röhrenförmigen Nervenfasern sind meiner Meinung nach den gewöhnlichen Nervenfasern der Wirbeltiere gleich, nur ist zu bemerken, daß die letzteren mehr differenziert sind. Den von dem Spongioplasma umhüllten Hyaloplasmastrang in der Nervenfasern der Wirbellosen möchte ich als „Nervencylinder“ bezeichnen; derselbe würde also das Homologon des Achsencylinders sein, wie schon WAGNER²⁾, WALDEYER³⁾, LEYDIG u. a. ausgesprochen haben. —

Was den feineren Bau dieses Nervencylinders anbetrifft, so kann

1) loc. cit. pag. 51. —

2) WAGNER: „Göttinger Nachrichten.“ 1850. N. 59.

3) WALDEYER: „Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Achsencylinders bei Wirbellosen und Wirbeltieren etc.“. Zeitschr. f. ration. Medic. 3 Reihe. XX 1863.

ich nichts mit Sicherheit behaupten. — Auf Längsschnitten am Nervencylinder glaube ich eine sehr zarte Längsstreifung bemerkt zu haben, wie sie schon in den Ausläufern der Ganglienzellen zu sehen war (Fig. 17). Diese Streifung rührt wahrscheinlich von einem sehr feinen Spongioplasmagefüge her, welches ich auf Querschnitten als ein zartes Netz gesehen zu haben glaube. Dieses Gefüge kann aber kaum einen so ganz schwammigen Bau haben, wie LEYDIG zu vermuten scheint, da es sonst schwerlich eine Längsstreifung hervorzubringen im stande sein würde, vielmehr bin ich der Ansicht, daß es durch Bildung sehr feiner Röhren dazu beiträgt, das Hyaloplasma des Nervencylinders, wenn auch vielleicht nur teilweise, in außerordentlich feine Stränge oder Fibrillen zu spalten. Diese Fibrillen würden den von HERMANN und SCHULTZE beschriebenen Primitivfibrillen nahe stehen. — Nie ist es mir gelungen, mich von einer punktierten Beschaffenheit der Nervenfaserquerschnitte zu überzeugen; zwar zeigen die Nerven im Querschnitt stets ein punktiertes Aussehen, allein die dunklen Punkte finden sich meist nur in den Spongioplasmascheidewänden und lassen sich entweder als Knotenpunkte derselben, namentlich da, wo sich mehrere Scheidewände verbinden, oder als geronnenes Hyaloplasma, welches an den Scheidewänden anklebt, deutlich erkennen. — Zwar habe ich auch dunkle Punkte in dem Nervencylinder gesehen, jedoch waren dieselben so unregelmäßig, daß ich es für wahrscheinlich halten muß, daß sie durch Gerinnung des Hyaloplasma entstanden sind.

Die Nervencylinder zeigen eine verschiedene Dicke; so habe ich z. B. Nervencylinder von 0,001 bis 0,006 mm Durchmesser in demselben Nerven beobachten können.

Die centrale Fibrillenmasse (Punktsubstanz der beiden Längskommissuren)

setzt sich aus zwei Hauptbestandteilen zusammen: aus durchlaufenden Nervencylindern und einem durch die ganze Masse ausgebreiteten Fibrillengeflecht. Im Durchschnitt hat die Centralmasse ein ziemlich schwammiges Aussehen, aber bei näherer Untersuchung zeigt sich, daß dieses Aussehen demjenigen überschnittener Nerven sehr ähnlich ist, nur daß die Maschen des Netzwerkes viel feiner sind. — (Am besten lassen sich diese Verhältnisse an einer Serie von Querschnitten durch die Ursprungsstelle eines Nerven untersuchen). — Ich

schließe nun, daß die Maschen ebenso wie in den Nerven von den stärker gefärbten Spongioplasmascheidewänden herrühren und daß dadurch auch hier das Hyaloplasma in Stränge oder Fibrillen isoliert wird. Der Verlauf der dickeren Stränge, welche die durchlaufenden Nervencylinder repräsentieren, ist oft leicht zu verfolgen, namentlich sind sie zahlreich auf Quer- und Horizontalschnitten nach den Abgangsstellen der Nerven verlaufend zu beobachten. — Sie kommen von Ganglienzellen oder von den Querkommissuren her und gehen entweder durch die Längskommissuren in die Nerven hinein oder lassen sich die ganzen Längskommissuren entlang verfolgen und treten dann oft in geringer Zahl in die Schlundkommissuren ein. — Diese letzteren Nervencylinder finden sich besonders zahlreich auf der inneren dorsalen Seite jeder Längskommissur vereinigt (Fig. 1) und sind von auffallender Dicke, wodurch sie auch auf Querschnitten leicht erkennbar werden (Fig. 8 lc.)¹⁾. Eine geringere Zahl dünnerer, längsverlaufender Nervencylinder finden sich auf der äußeren Seite jeder Längskommissur in gleicher Höhe mit den Ursprungszellen der peripheren Nerven (Fig. 1). — Die Bedeutung der längsverlaufenden Nervenglieder ist augenscheinlich dieselbe wie diejenige der längslaufenden Nervenfasern im Rückenmark der Wirbeltiere. — Zwischen den durchlaufenden Nervencylindern und in der gesamten centralen Masse breitet sich ein mächtiges Geflecht feiner Cylinder oder Fibrillen aus. Dieselben bilden jedoch, wie ich oben ausführte, kein wirkliches Netzwerk, sondern ein kompliziertes Geflecht; daß sie wie ein Netzwerk aussehen, verursacht die Färbung des Spongioplasma. Die Fibrillen, welche dieses Geflecht bilden, sind zum Teil Seitenäste derjenigen Zellenausläufer, welche direkt in periphere Nervenglieder übergehen, zum Teil Zweige derjenigen Zellenausläufer, welche sich gänzlich in diesem Geflecht auflösen, zum Teil endlich — wie ich später zeigen werde — Wurzeln derjenigen Nervenfasern, welche aus diesem Geflecht entspringen.

Der Ursprung der peripheren Nervencylinder ist von zweierlei Art. Entweder gehen sie direkt von den Ganglienzellen aus und sind, wie oben beschrieben wurde, eine direkte Fortsetzung der Nerven ausläufer oder

1) NANSSEN, l. c. Tab. V, Fig. 10, 12 d; 16 und Tab. IX, Fig. 4 lt.

sie entspringen nur in dem Fibrillengeflecht (Fig. 8, pc.), indem mehrere Fibrillen des Geflechtes sich zu einem peripheren Nervencylinder vereinigen. Die erste Art von Nervencylindern entspringen, wie es scheint, vorzugsweise dorsal von den dort gelegenen Ganglienzellen, während die zweite Art ihren Ursprung vorzugsweise ventral nimmt (Fig. 8). — Die Nervenfasern der Nerven teilen sich bei ihrem Eintritt in die Fibrillenmasse der Längskommissuren allem Anschein nach in zwei Hauptbündel, ein dorsales und ein ventrales; es kann also auch hier von dorsalen und ventralen Nervenwurzeln gesprochen werden, wie sie HERMANN für *Hirudo* beschrieben hat. Die mehr dorsal entspringenden Nervencylinder will ich als motorische, die mehr ventral entspringenden als sensitive Nervencylinder bezeichnen.

Zum Schluß möge es mir noch gestattet sein, mich mit einigen Worten über den Bau der intermediären Nerven zu äußern, zumal derselbe von besonderem Interesse ist. — Der intermediäre Nerv besteht aus einigen wenigen groben längslaufenden Nervencylindern, die durch eine starke, bindegewebsähnliche Masse getrennt und umschlossen sind. Septen, sowohl als Scheide werden namentlich von innerem Neurilemm gebildet. — Hier und da geben die Nervencylinder in einer Seitenkommissur zarte Aste ab, welche sie mit dem Fibrillengeflecht der Längskommissuren in Verbindung setzen. — Diese Aste haben die gewöhnlichen Röhrenstruktur der Nervenfasern; jeder derselben steht nur mit einem Nervencylinder der intermediären Nerven in Verbindung, was namentlich auf Querschnitten leicht zu beobachten ist (Fig. 16). Diese Nervencylinder der intermediären Nerven können als ein sehr gutes Beispiel dienen, um zu zeigen, daß Nervencylinder keinen isolierten Weg durch das centrale Nervensystem zurücklegen, sondern, daß sie dort, wo sie nicht durch das fibrilläre Geflecht gehen, durch Seitenäste mit demselben in Verbindung stehen.

Anhang.

Allgemeine Betrachtungen über die Histologie des Centralnervensystemes im Tierreiche.

Es sei mir gestattet, zum Schluß eine kurze Übersicht derjenigen Resultate meiner Untersuchungen zu geben, welche an allgemeine Fragen über den Bau des Nervensystemes im Tierreiche anknüpfen. — Obschon LEYDIG in seiner interessanten Arbeit: „Zelle und Gewebe“ seiner Ansicht über die verschiedenen Arten der Ganglienzellen und Nervenfasern der Wirbellosen an keiner Stelle ausdrücklich Worte leiht, so glaube ich ihn doch nicht mißverstanden zu haben, wenn ich annehme, daß auch er zwei Arten von Ganglienzellen wie von Nervenfasern bei Wirbeltieren und bei Wirbellosen gefunden hat. — Bei der Besprechung des Nervensystemes der Wirbeltiere sagt er selbst¹⁾: „Die Fortsätze der Ganglienkugeln gehen dort nicht unmittelbar in Nervenfasern über, sondern nachdem sie sich in fibrilläre Punktmasse aufgelöst haben, verschmelzen sie mit der molekulären grauen Substanz. Daneben kommt es aber auch so gut wie bei Wirbellosen vor, daß einzelne Fortsätze von Ganglienkugeln sich sofort zum Achsencylinder der markhaltigen Nervenfasern gestalten.“ LEYDIG scheint dabei die Meinung zu hegen, daß die letzterwähnte Ursprungsweise der Nervenfasern bei Wirbellosen nur sehr selten auftritt, und daß nur die bei dem Austritt der Nerven peripherisch gelegenen Ganglienzellen derartige Ausläufer haben. Auch LEYDIG'S Ansicht über die Struktur der Punktsubstanz kann ich nicht ganz zustimmen; warum, soll später näher erörtert werden. — Ungefähr gleichzeitig mit meiner Arbeit über die Anatomie der Myzostomen erschien eine sehr bemerkenswerte Arbeit BÉLA HALLER'S über das Nervensystem der Rhipidoglossen²⁾, in welcher

1) loc. cit. p. 178.

2) B. HALLER: „Untersuchungen über marine Rhipidoglossen II“. Morph. Jahrb. XI. 1885. p. 321—436.

dieser verdiente Forscher zu Resultaten gelangt, welche in mehreren Punkten mit den meinigen in überraschend schöner Weise übereinstimmen. — Wie ich schon an anderer Stelle erwähnt habe¹⁾, hat auch HALLER eine zweifache Ursprungsweise der peripheren Nervenfasern beobachtet, entweder unmittelbar aus Ganglienzellen oder aus dem „Nervennetz“, welche Beobachtungen sich mit meinen Resultaten²⁾ decken. — In anderen und zwar wichtigen Beziehungen stimmen aber die Ansichten HALLER's nicht mit den meinigen überein. Über die Struktur der Punktsubstanz ist HALLER zu einer anderen Auffassung gelangt als ich, wenn er ein retikuläres Fibrillennetz beschreibt, in welchem die Verzweigungen der Ganglienzellenausläufer und die Verästelungen der Fibrillen anastomosieren und wirkliche Maschen bilden, so daß ein zusammenhängendes, schwammiges Netzwerk entsteht, welches sich durch die ganze fibrilläre Masse hindurch ausbreitet. — Vergleicht man jedoch die äußerst sorgfältigen Abbildungen HALLER's³⁾ mit denjenigen von LEYDIG⁴⁾ und von mir⁵⁾, dann ist leicht ersichtlich, daß das, was HALLER als Fibrillennetz beschreibt, von LEYDIG und mir als Spongioplasmagebilde aufgefaßt wird. Drei verschiedene Beobachter haben demselben Gebilde drei verschiedene Deutungen gegeben. Auch was die Entstehung dieses Gebildes (Nervennetz HALLER's, Geflechtwerk NANSEN's) betrifft, stimmen HALLER und ich nicht überein. — Nach HALLER's Ansicht nehmen, mit Ausnahme derjenigen Ausläufer, welche in Nervenfasern übergehen oder mit denjenigen anderer Zellen anastomosieren oder korrespondieren, alle Ausläufer der multipolaren Zellen an der Bildung dieses Nervennetzes teil, eine Ansicht, welcher ich nicht beipflichten kann, welche jedoch, wie HALLER erwähnt, schon GERLACH⁶⁾ in seiner

1) FR. NANSEN: „Foreløbig Meddelelse om Undersøgelse over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos Myxine glutinosa“. Bergens Museums Aarsberetning for 1885, p. 76.

Ibid.: „Preliminary communication on some investigations upon the histological structure of the central nervous system in the Ascidia and in Myxine glutinosa.“ Translated by W. S. DALLAS, F. L. S. in: The Annals and Mag. Nat. Hist. 1886, p. 224.

2) Ibid. loc. cit. pag. 34 u. 75.

3) l. c. Fig. 17, 36, 37 etc.

4) l. c. Tab. VI, Fig. 132.

5) l. c. Tab. IX, Fig. 4 u. 5.

6) J. GERLACH: „Von dem Rückenmark“, in STRICKER, „Handbuch der Lehre von den Geweben“. Leipzig 1872, pag. 684.

Beschreibung des Rückenmarkes der Wirbeltiere ausgesprochen hat. — Der dritte Punkt, über welchen HALLER und ich verschiedener Meinung sind, resultiert aus seiner Behauptung, daß die Ganglienzellen durch direkte Anastomosen in Verbindung stehen sollen. — Zwar habe ich meine Untersuchungen, die Histologie des Nervensystemes betreffend, noch nicht auf Mollusken ausgedehnt, allein ich glaube annehmen zu dürfen, daß es sich hier um Verhältnisse sehr allgemeiner Natur und Verbreitung handeln muß, und daß ein Schluß von den Verhältnissen, wie ich sie bei den von mir untersuchten Tiergruppen gefunden habe, auch auf die Mollusken nicht zu gewagt erscheinen kann. — Ich muß daher konstatieren, daß in dem Nervensystem der von mir untersuchten Tiere keine Anastomosen beobachtet wurden, welche zweifellos und sicher als solche zu erkennen waren¹⁾. Was endlich die vielen von HALLER beschriebenen Kernaussläufer betrifft, so will ich bemerken, daß in einzelnen Fällen auch mir ähnliche Bilder vorgekommen sind, daß dieselben jedoch immer als durch optische Täuschung oder als künstlich hervorgerufen erkannt wurden. — Vor kurzem ist nun abermals eine kurze Abhandlung HALLER's²⁾ erschienen, in welcher er seine früheren Anschauungen aufrecht erhält und zugleich eine kurze Übersicht über die an anderen Tiergruppen (Anneliden, Arthropoden, Wirbeltiere) gewonnenen Resultate giebt. Überall findet er Bestätigung seiner Ansichten, nur weichen das Nervensystem der Anneliden und Wirbeltiere einerseits von demjenigen der Mollusken andererseits insofern ab, als bei ersteren an dem Aufbau der Punktsubstanz auch ein bindegewebiges Netz Anteil nimmt, während dies bei letzteren nicht der Fall ist, sondern die „Punktsubstanz ausschließlich von Fortsätzen der Ganglienzellen gebildet“ wird. — Bei den Mollusken sind „aber sehr primäre Verhältnisse, denn bei den Medusen nimmt Bindegewebe an der Bildung des Nervenringes ebensowenig wie bei anderen Cölenteraten Anteil“. — Auch meiner Arbeiten thut B. HALLER Erwähnung, und da er nach seiner eigenen Angabe des Nor-

1) NANSEN l. c. pag. 63—64, 74—75. — Ann. and Mag. Nat. Hist. 1886, pag. 215—223.

2) B. HALLER: „Über die sogenannte LEYDIG'sche Punktsubstanz im Centralnervensystem“. Morph. Jahrb., Bd. XII, pag. 325—332, 1886.

wegischen nur wenig kundig ist, hat er sich in den Hauptsachen an einen Brief gehalten, in welchem ich ihm über die Punkte, bezüglich deren ich anderer Ansicht bin als er, kurz referierte. Leider trägt augenscheinlich die Kürze meines Briefes Schuld, daß B. HALLER meine Ansichten über das centrale Geflecht und die Nervenaufläuffer nicht ganz korrekt aufgefaßt hat, wie aus der später folgenden Darstellung hervorgehen wird. — Ich will nicht tiefer in die sehr umfangreiche Litteratur über das Nervensystem der Wirbellosen eindringen, wie dies schon oft und gut von anderen Autoren gethan worden ist, nur zwei Arbeiten möchte ich noch in Erinnerung bringen, weil die in denselben niedergelegten Resultate sich mit den meinigen decken. — SOLBRIG¹⁾ hat in dem Nervensystem der Gastropoden keine direkten Anastomosen zwischen zwei Ganglienzellen beobachtet; auch haben nach ihm die Nervenfasern eine doppelte Ursprungsweise, entweder eine direkte, wenn sie unmittelbar von Zellausläufern gebildet werden, oder eine indirekte, wenn sie aus einer granulierten, fein fibrillären Masse entstehen, in welche sich die Ausläufer von Ganglienzellen auflösen. — Endlich will ich noch eines Verfassers erwähnen, dessen Arbeiten gerade hier von größtem Interesse sein müssen, nämlich des hervorragenden Nervenhistologen CAMILLO GOLGI²⁾ in Pavia, dessen epochemachende Befunde gerade nicht so allgemein bekannt zu sein scheinen, als sie verdienen. Was die

1) SOLBRIG: „Über die feinere Struktur der Nervelemente bei den Gastropoden“. München 1870.

2) C. GOLGI: „Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso (con 24 tavole)“. Milano 1886.

Ibid.: „Recherches sur l'histologie des centres nerveux.“ Arch. de Biol. T. III (1883), IV (1883) und VII (1886).

Ibid.: „Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso“. Mem. prem. d. R. Istit. Lombardo. Rivista di Frenatria e di Medic. leg. Reggio Emilia 1883.

Ibid.: „Considérations anatomiques sur la doctrine des localisations générales“ (Resumé de l'auteur). Arch. Ital. Biol. T. II. — Gazzetta degli Ospitali III, No. 61—64, 67, 69—72.

Ibid.: „Origine du tractus olfactorius et structure des lobes olfactifs de l'homme et d'autres mammuifères“. Arch. Ital. Biol. T. I, 1882, p. 454.

Ibid.: „Sull' origine centrale dei nervi. Giornale internaz. d. Scienze med. 1881, pag. 15.

Ibid.: „Studi istologici sul midollo spinale“. Arch. Ital. p. I. mal. nerv. 1881, pag. 155—165.

Feinheit, Zuverlässigkeit und Schönheit der Untersuchungsmethoden GOLGI's betrifft, so lassen dieselben alle bisher in der Nervenhistologie angewandten weit hinter sich zurück und haben infolgedessen auch zu so überraschenden Resultaten geführt. — Ich habe das Glück gehabt, GOLGI's eigene Präparate einsehen zu können, welche mir bei meiner Anwesenheit in Pavia im Jahre 1886 mit größter Liebenswürdigkeit zur Disposition gestellt wurden. — Selbst habe ich dann die GOLGI'schen Methoden oder Modifikationen derselben bei verschiedenen Tieren mit großem Erfolg angewandt, selbst bei einem so tiefstehenden Tiere, wie Myxine, erhielt ich im Gehirn und Rückenmark die deutlichsten Reaktionen und kann nur sagen, daß zur Zeit keine andere Methode auch nur annähernd soviel zu leisten imstande ist oder als Ersatz dienen könnte. — GOLGI's Befunde wurden namentlich von LIVIO VINCENZI¹⁾ und ROMEO FUCARI²⁾ bestätigt; letzterer hat auch kürzlich sehr interessante Mitteilungen über seine Untersuchungen am Gehirn der Knochenfische (*Tinca vulgaris*)³⁾ veröffentlicht, welche ebenfalls GOLGI's Anschauungen bestätigt.

Struktur der Nervenfasern.

Die Nervenfasern, dünne und dicke, centrale und periphere, sind immer als Röhren zu betrachten, welche aus einer äußeren, derberen Scheide oder Hülle und einer in dieser eingeschlossenen inneren, halbflüssigen, öltartigen Substanz zusammengesetzt sind. Die Hülle besteht aus dem LEYDIG'schen Spongioplasma, die innere Substanz entspricht seinem Hyaloplasma. In den markhaltigen Fasern der Wirbeltiere scheint noch ein dritter Bestandteil, das Mark, hinzuzukommen. Das Hyaloplasma zeigt meiner Auffassung nach sowohl bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren (Achsenzylinder) eine schwache Längsstreifung. Bei

1) L. VINCENZI: „Sulla morfologia cellulare del midollo allungato e istmo dell'encefalo“. Mem. d. R. Acc. d. Sc. d. Torino, Ser. II, Tome XXXVII.

Ibid.: „Note histologique sur l'origine réelle de quelques nerfs cérébraux“. Arch. Ital. Biol., T. V, 1884, pag. 109.

2) R. FUCARI: „Sull'origine delle fibre nervose nel strato molecolare delle circonvoluzioni cerebellari dell'uomo“. Att. d. R. Acc. d. Sc. d. Torino, Vol. XIX, 1883.

3) Ibid.: „Ricerche intorno alla fina anatomia dell'encefalo dei Teleostei“. Boll. Scient. No. 2, 1886.

den gewöhnlich angewandten Methoden (Chromsalz-Osmiumsäure-Behandlung etc.; Karmin-, Hämatoxylin-, Anilinfarben) färbt sich sowohl bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen vorzugsweise die Spongioplasmascheide der Fasern, während das Hyaloplasma hell und ungefärbt bleibt. Daher zeigen auch die Querschnitte peripherer Nerven sowie centraler Fibrillenmasse, namentlich bei Wirbellosen, eine in die Augen fallende Netzstruktur. Denkt man sich viele solcher Röhren mit gefärbten Scheiden so dicht aneinander gelagert, daß die Scheiden verschmelzen, dann muß auf dem Querschnitt eine netzförmige Struktur, auf dem Längsschnitt eine Längsstreifung zu sehen sein. Denkt man sich nun aber ein filzartiges Geflecht solcher sehr feiner Röhren, dann muß ein Schnitt durch diese Masse ein Netzwerk zeigen, dessen Maschen den Durchschnitten der Röhren entsprechen, also ein Bild, wie es nach LEYDIG, HALLER u. a. Schnitte durch die fibrilläre Masse (LEYDIG's Punktsubstanz) des centralen Nervensystems darbieten. Über die Zuverlässigkeit dieser Verhältnisse der Nervenfasern oder Röhren der peripheren Nerven wie der centralen fibrillären Masse habe ich mich bei den nicht wenigen verschiedenen, von mir untersuchten Tieren so vollkommen überzeugen können, daß ich keine Zweifel mehr hegen kann. Zwar habe ich Mollusken bisher nicht in das Bereich meiner Untersuchungen gezogen und kann mich daher nicht direkt gegen die von HALLER gegebene Beschreibung aussprechen, doch finde ich a priori keinen Grund, anzunehmen, daß diese Tiere andere Verhältnisse darbieten sollten, wenn es auch nicht unmöglich erscheint, daß ein inneres Bindegewebsnetz fehlt und im großen und ganzen primitivere Verhältnisse vorhanden sind; auch muß ich hervorheben, daß vielleicht das von HALLER beschriebene Bindegewebsnetz und das von mir beobachtete Spongioplasmanetz zwei verschiedene Bildungen sein können¹⁾. Die fibrilläre Masse (LEYDIG's Punktsubstanz) wird also nach meiner Auffassung bei Wirbellosen und Wirbeltieren weder von einer spongiösen Masse im Sinne LEYDIG's, noch von einem retikulären Netz im Sinne HALLER's gebildet, sondern von einem filzartigen, dichten Geflecht feinsten Nervenfasern oder Nerven-

1) Daß auch bei Mollusken ein inneres Neurilem, dem von mir beschriebenen entsprechend, vorhanden ist, wenigstens in ihren peripheren Nerven, ist aus den Beobachtungen VIGNAL's (l. c.) u. a. leicht ersichtlich.

röhrchen, in welchem viele durchlaufende Nervenfasern, gröbere und feine, hinziehen. — An der Bildung dieses centralen Nervengeflechts beteiligen sich, wie auch GOLGI für die Wirbeltiere gefunden hat, folgende Teile:

- 1) die Seitenfibrillen derjenigen Nervenfortsätze (der Ganglienzellen des ersten Typus), welche direkt in einen peripheren Nerven- oder Achsencylinder übergehen;
- 2) die sämtlichen Äste derjenigen Nervenfortsätze (der Zellen des zweiten Typus), welche sich vollständig in dem Geflecht auflösen;
- 3) die Seitenfibrillen der peripheren Nerven- oder Achsencylinder, welche in der unter 1 angegebenen Weise entspringen;
- 4) die Fibrillen derjenigen Nerven- und Achsencylinder, welche in toto aus dem centralen Geflecht entspringen; und endlich
- 5) die Seitenfibrillen der längsverlaufenden, centralen Nerven- oder Achsencylinder, wie der im intermediären Nerven verlaufenden.

Die Ganglienzelle.

Die von GOLGI gemachten diesbezüglichen Beobachtungen glaube ich in ihren Hauptzügen sowohl für Wirbeltiere wie für Wirbellose bestätigen zu können. — Es lassen sich zwei Arten von Zellenfortsätzen unterscheiden: protoplasmatische Fortsätze (GOLGI's prolungamenti protoplasmatici), welche zur Ernährung der Zelle dienen, und nervöse Fortsätze (GOLGI's prol. nervosi oder prol. funzionali), welche nervöse Funktion besitzen. — Jede Ganglienzelle besitzt einen, aber nur einen Fortsatz der letzten Art; ist eine Zelle multipolar, so sind alle übrigen Fortsätze protoplasmatischer Natur. Die protoplasmatischen Fortsätze verzweigen sich zwar, aber anastomosieren nicht, dienen also nicht zur Korrespondenz zwischen den einzelnen Zellen. — Von der Richtigkeit dieses Verhaltens habe ich mich namentlich bei Wirbeltieren, besonders am Rückenmark von Myxine, durch Anwendung der prächtigen Resultate liefernden GOLGI'schen Silbermethode eklatant überzeugen können, wie meine demnächst erscheinende Abhandlung darüber zeigen wird. Die protoplasmatischen Fortsätze treten hier in der klarsten Weise gefärbt oft in erstaun-

licher Anzahl auf; doch habe ich keine einzige Anastomose mit Sicherheit entdecken können, trotzdem ich viele hundert Präparate danach durchsucht habe¹⁾. — Die protoplasmatischen Fortsätze gehen beinahe immer bis zum peripheren Rand, um dort zu enden. Für die Wirbellosen habe ich zwar eine so sicher funktionierende Untersuchungsmethode nicht gefunden, doch glaube ich durch die angewandten Methoden zu den gleichen Resultaten gekommen zu sein. — Schon a priori muß ich annehmen, daß nur wenig für eine Korrespondenz der Zellen durch die protoplasmatischen Ausläufer spricht, denn wie läßt sich bei dieser Voraussetzung eine Korrespondenz der unipolaren Zellen denken? Wie schon oben erwähnt, sind es namentlich die tiefer im centralen Nervensystem gelegenen Zellen, welche multipolar sind, so z. B. im Gehirn der Ascidien und im Bauchmark der Myzostomen, während die oberflächlich gelegenen Zellen unipolar sind, weil sie mit der das Nervensystem umspülenden Ernährungsflüssigkeit leicht in Berührung kommen.

Nach der Art der nervösen Fortsätze lassen sich zwei Typen von Ganglienzellen unterscheiden, wie schon GOLGI angegeben hat:

- 1) Ganglienzellen, deren nervöser Fortsatz abwechselnd feine, sich verzweigende und im fibrillären Geflecht verlierende Seitenäste abgiebt, aber seine Individualität nicht verliert, sondern sich in den Achsencylinder einer Nervenfasern umwandelt;
- 2) Ganglienzellen, deren Nervenfortsatz sich in verwickelter Weise verzweigt und vollständig in der Bildung des fibrillären Geflechtes aufgeht.

Die Nervenfasern. Ursprung und Verlauf.

Die Nervenfasern zerfallen nach ihrem Ursprung ebenfalls in zwei Kategorien, entsprechend den zwei Typen von Ganglienzellen:

1) Ich kann nicht eindringlich genug davor warnen, sich durch anscheinende Anastomosen täuschen zu lassen. Oft glaubte ich Anastomosen gefunden zu haben, aber fast immer erwiesen sich dieselben bei der Untersuchung mit stärksten Vergrößerungen (ZEISS, homog. Imm. $\frac{1}{18}$) als Trugbilder. Ich will nicht in Abrede stellen, daß Anastomosen zwischen zwei Ganglienzellen vorhanden sein können, da ich selbst in ganz vereinzelt Fällen zweifelhaft geblieben bin, doch glaube ich, daß solche Anastomosen als Überbleibsel von Zellteilungen aufgefaßt werden müssen.

- 1) Nervenfasern, welche eine direkte Fortsetzung des nervösen Fortsatzes einer Ganglienzelle des ersten Typus sind und feine Seitenäste an das Nervengeflecht abgeben;
- 2) Nervenfasern, welche mit keiner Ganglienzelle in direkter Verbindung stehen, sondern durch Vereinigung vieler feiner Nervenfasern aus dem Nervengeflecht entstehen.

Keine dieser peripheren Nervenfasern hat also einen isolierten Verlauf. Doch auch die centralen Nervenfasern — d. h. diejenigen, welche in der centralen Fibrillenmasse längs verlaufen — sind nicht isoliert, sondern geben wenige zarte Seitenfibrillen ab, welche sich in dem Fibrillengeflecht verlieren. — In der angegebenen Weise kommt also aus diesen Bestandteilen bei Wirbeltieren und bei Wirbellosen das centrale Nervengeflecht zustande, welches die Korrespondenz zwischen den Nervenfasern oder den Nervenfortsätzen vermittelt. Die Ganglienzellen stehen also nicht in direkter, sondern nur in indirekter, durch die Nervenfortsätze vermittelter Verbindung.

Wirft man nun endlich die Frage auf, ob der oben angegebene morphologische Unterschied der Ganglienzellen und Nervenfasern auch auf einen physiologischen Unterschied schließen läßt, so muß, wenigstens was die Wirbeltiere betrifft, diese Frage mit ja beantwortet werden. — Schon GOLGI und die nach seinen Methoden arbeitenden Forscher VINCENZI und FUCARI haben nachgewiesen, daß die Ganglienzellen, deren Nervenfortsätze direkt Achsencylinder bilden, allem Anschein nach motorische sind. Dies läßt sich am besten dort demonstrieren, wo diese Zellen, wie im Rückenmark, oft mit den Nervenfasern der vorderen Nervenwurzeln in direkter Verbindung stehen, was GOLGI in jüngster Zeit bei neugeborenen Katzen bis zur Evidenz erwiesen hat. Auf dieselbe Weise läßt sich unschwer nachweisen, daß die durch die hinteren Nervenwurzeln eintretenden Nervenfasern sich verzweigen, ihre Individualität verlieren und sich in dem fibrillären Geflecht auflösen. Von der Richtigkeit dieser Angaben konnte ich mich an eigenen Präparaten von Säugetieren in klarster Weise überzeugen. Auch an niedriger stehenden Tieren, z. B. bei *Myxine*, ist es mir jetzt gelungen, dieselben Verhältnisse nachzuweisen. Dagegen habe ich, wie schon GOLGI, VINCENZI und FUCARI gefunden, daß die Größe der Zellen in keiner Beziehung bestimmend für ihre Funktion ist, ebenso wenig wie ihre Lage. Ich habe beide Zellformen in den vorderen, wie in den hinteren Hörnern der grauen Substanz, bei *Myxine*

sowohl median wie lateral gefunden, doch soll bemerkt werden, daß Zellen des ersten Typus vorwiegend in den hinteren Hörnern zu finden sind. Zwar sagt GOLGI bezüglich seiner Vermutungen über die physiologische Funktion der verschiedenen Ganglienzelltypen, daß sie nur Hypothesen seien; doch sind diese Hypothesen so wahrscheinlich, daß sie kaum mehr den Namen solcher verdienen, und ich kann nur GOLGI vollständig beipflichten, wenn er sagt: „*le cellule nervoso-motrici sono colle fibre nervose in rapporto diretto, non isolato*“. — Trifft dies aber für die Zellen des ersten Typus zu, so dürfte er auch berechtigt sein, anzunehmen, daß die Ganglienzellen des zweiten Typus sensitiv sind, und zu sagen: „Die sensitiven Ganglienzellen stehen mit den Nervenfasern nur in indirekter Verbindung.“ Statt von Ganglienzellen des ersten und zweiten Typus zu sprechen, dürfte es sich fernerhin empfehlen, motorische und sensitive Ganglienzellen und dementsprechend auch motorische und sensitive Nervenfasern zu sagen, unter motorischen diejenigen der ersten, und unter sensitiven diejenigen der zweiten Kategorie zusammenfassend.

Die oben gemachten Angaben über die physiologische Funktion der Zellenformen etc. stützen sich auf den Bau des Wirbeltiernervensystems. Kann nun angenommen werden, daß diese Angaben auch für die Wirbellosen Geltung besitzen? — Können auch bei diesen motorische und sensitive Zellen und Fasern in gleicher Weise unterschieden werden? Ich glaube, daß eine gewisse Berechtigung vorliegt, diese Fragen mit ja zu beantworten. — Denn es wäre doch, bei der überraschenden Übereinstimmung bezüglich des feineren Baues, höchst sonderbar, wenn nicht auch eine ebensolche Übereinstimmung bezüglich der physiologischen Leistung vorhanden sein sollte. — Ich trage deshalb kein Bedenken, diese Bezeichnungen auch auf die Wirbellosen auszudehnen. — Zum Schluß möchte ich noch auf eine Übereinstimmung zwischen dem Rückenmark der Wirbeltiere und dem Bauchstrang der Wirbellosen hinweisen. — Ich glaube nämlich auch in der Gruppierung der Zellen und Fasern eine Übereinstimmung bemerkt zu haben, welcher zwar noch keine allzu große Bedeutung beigelegt werden kann, welche aber doch nicht ohne Interesse scheint¹⁾. Im Rücken-

1) Siehe darüber meine vorläufige Mitteilung, das Nervensystem der Ascidien und Myxine betreffend, loc. cit. pag. 75, und Ann. Mag. Nat. Hist. vol. XVIII, pag. 223.

mark finden sich, wie schon erwähnt wurde, die motorischen Zellen vorzüglich auf der ventralen Seite, in den vorderen Hörnern, wo auch die motorischen Fasern, diejenigen der vorderen Nervenwurzeln, entspringen. Die sensitiven Ganglienzellen dagegen sind vorzugsweise in den hinteren Hörnern belegen, und die sensitiven Nervenfasern, diejenigen der hinteren Wurzeln, entspringen dorsal. Gerade das umgekehrte Verhalten glaube ich, wie früher ausgeführt wurde, in dem Bauchstrang der Myzostomen gefunden zu haben. — Dort liegen die Ganglienzellen des ersten Typus, also die motorischen, wesentlich dorsal, während sich die sensitiven Zellen oder diejenigen des zweiten Typus namentlich ventral finden. — Bei den Nervenfasern habe ich einen dieser Lagerung entsprechenden Verlauf gefunden. — Auf Querschnitten des Bauchstranges, welche den Ursprung eines der größeren Nerven getroffen hatten, war leicht zu beobachten, daß die in den Bauchstrang eintretenden Nervenfasern sich teilen, und daß einige Teilfasern dorsal verlaufen, also motorische Nervenfasern sind, während andere mehr oder minder ventral gerichtet sind, also als sensitive Nervenfasern aufgefaßt werden müssen (Fig. 8, pc)¹). Im Bauchstrang der Myzostomen sind, wie oben beschrieben wurde, auch die längsverlaufenden groben Nervenfasern vorzugsweise dorsal in den Längskommissuren gelegen. — Ähnliche Verhältnisse wie bei den Myzostomen habe ich auch bei anderen Anneliden, z. B. bei *Nereis*, *Lumbricus* u. a., feststellen können. — Eine Teilung der Nervenfasern bei ihrem Ursprung in mehrere Bündel haben schon CLAPARÈDE, HERMANN u. a. beobachtet. — Grobe, längsverlaufende Nervenfasern sind oft dorsal belegen, so z. B. „die riesigen Nervenröhren“ im Bauchstrang vieler Oligochäten. — Über die nervöse Natur dieser Fasern kann jetzt kaum noch ein Zweifel obwalten²). — Bei vielen Anneliden

1) Siehe meine frühere Arbeit über Myzotomen, Taf. IX, Fig. 4 und 5.

2) LEYDIG hat in einer vor kurzem erschienenen Notiz (Zoolog. Anzeig. 1886, Nr. 234) die nervöse Natur dieser „Röhren“ verteidigt. Ich selbst habe dieselben auf Schnitten von *Lumbricus* studirt, welche mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixiert und mit Hämatoxylin gefärbt waren, und habe dieselbe spongioplasmatische Struktur wie in den Nervenfasern der Myzotomen gefunden. Das Spongioplasma zeigt sich auf Querschnitten als ein feines Reticulum, welches von querschnittenen feinsten Spongioplasmaröhren herrührt, welche das

kommen zwar auch grobe längsverlaufende Nervenfasern vor, welche nicht eigentlich dorsal liegen. Dr. E. RHODE¹⁾ hat bei Aphroditeen (Sthenelais, Polynoe, Sigalion) derartige Fasern beschrieben, welche ventral, central, zum Teil auch dorsal verlaufen. Ich selbst habe bei Nereis vier bis sechs solcher Fasern im Bauchstrang gefunden, teils ventral, teils central gelegen. Da jedoch in den Bauchganglien jederseits eine Masse Fibrillengeflecht (Punktsubstanz) noch mehr ventralwärts gelagert auftritt, so kann auch hier eine ähnliche Tendenz, wie sie oben angedeutet wurde, gefunden werden.

Ähnliche Verhältnisse sind auch bei vielen Crustaceen vorhanden; in den Ganglien des Bauchmarkes von Homarus kann man sich sehr leicht davon überzeugen, daß die groben Längsfasern vorwiegend dorsal verlaufen, während das feine Fibrillengeflecht namentlich ventral gelegen ist; ebenso lassen sich dorsale und ventrale Nervenwurzeln leicht unterscheiden.

Nach B. HALLER's Darstellung sind im Pedalstrang vieler Mollusken die Nerven-elemente ähnlich gruppiert wie im Bauchstrang der Myzostomen. — Die motorischen Zellen und Fasern liegen namentlich dorsal, die sensitiven Elemente ventral. — Dieses Verhalten scheint also bei den Wirbellosen bis zu einem gewissen Grade allgemein zu sein.

Bei den Wirbeltieren finden sich im Rückenmark gerade die umgekehrten Verhältnisse; die sensitiven Elemente liegen hier vorzüglich dorsal, die motorischen dagegen meist ventral. Bei den niedersten Wirbeltieren, z. B. Myxine, Petromyzon u. a., verlaufen weiterhin im ventralen Teile des Rückenmarks grobe längsverlaufende Fasern (die MÜLLER'schen Fasern)²⁾. — Dieses Verhalten war a priori zu erwarten, wenn überhaupt eine Homologie zwischen dem Bauchstrang der Wirbellosen und dem Rückenmark der Wirbeltiere vorhanden ist; denn dann entspricht die Ventral-

Hyaloplasma isolieren. — Sehr ähnliche Bilder, nur um vieles deutlicher, finden sich auf Querschnitten der groben Nervenfasern des Bauchmarkes der Crustaceen (HERMANN); auch bei Nereis u. a.

1) EMIL RHODE: „Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden.“ Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Ak. d. Wissenschaften, Berlin, XXXIX, 1886, pag. 781.

2) Es ist sehr naheliegend, daß diese Fasern, wie schon LEYDIG (Zelle und Gewebe) andeutet, Homologa der groben Nervenfasern im Bauchmark vieler Wirbellosen sind. Bezüglich des Baues, der Lage, des Ursprungs etc. stimmen sie auffallend überein.

seite des Bauchstranges der Wirbellosen der Dorsalseite des Rückenmarks der Wirbeltiere, und umgekehrt. — Bevor ich diese Betrachtung schließe, will ich hervorheben, daß ich hier nur auf eine scheinbare Übereinstimmung aufmerksam machen wollte. Dieselbe kann sehr leicht eine tiefe Bedeutung haben, doch sind diese Verhältnisse noch viel zu wenig genau untersucht, um ein abschließendes Urteil aus ihnen gewinnen und mehr als bloße Vergleiche auf sie basieren zu können.

Endlich möchte ich noch mit einigen Worten eine Frage erörtern, welche zwar rein physiologischer Natur ist, die aber nach den oben gegebenen anatomischen Befunden sehr nahe liegt; die Frage nämlich nach dem physiologischen Wert und der Bedeutung, welcher, falls die oben gegebenen anatomischen Daten richtig sind, den Ganglienzellen beigelegt werden müssen.

Betrachten wir zuerst die Reflexbewegungen, so werden wir sehen, daß unsere Ansicht über den Weg, welchen eine Empfindung zurückzulegen hat, um in Bewegung umgestaltet zu werden, den oben erörterten anatomischen Befunden gemäß umgestaltet werden muß. Ein sogenannter Reflexbogen besteht, wie bekannt, aus drei Faktoren, der centripetal leitenden Faser, dem übertragenden Centrum und der centrifugal leitenden Faser. — Das übertragende Centrum nun ist es besonders, über welches unsere bisherige Anschauung einer Modifikation bedarf. — Dieses Centrum wurde nach der gewöhnlichen Auffassung als aus zwei Ganglienzellen, einer sensitiven und einer motorischen, und ihrem Verbindungsstück bestehend angesehen (Tafel XIX, Fig. 18), während die Nervenfasern, jedenfalls die centrifugalen (motorischen), ganz isoliert verlaufen. — Nach den neueren Untersuchungen ist nun das übertragende Centrum ein ganz anderes, da die Ganglienzellen vom „Reflexbogen“ ganz ausgeschlossen werden. — Keine Nervenfasern hat einen ganz isolierten Verlauf; durch feine Seitenäste oder Fibrillen stehen sie alle mit dem centralen Fibrillengeflecht in Verbindung; die Ganglienzellen stehen, wenigstens in der Regel, nicht durch einen protoplasmatischen Ausläufer in Konnex; das centrale Fibrillengeflecht muß demnach als übertragendes Centrum angesehen werden; denn wie anders sollte eine Übertragung statthaben. — Zwar könnte man sagen, daß „die Eindrücke zu einer sensitiven Zelle“ durch das Geflecht und den Nervenfortsatz herantreten, daß sie von dieser Zelle wieder durch denselben Fortsatz und

das Geflecht auf den Nervenfortsatz einer motorischen Zelle und durch diesen auf die motorische Zelle selbst übertragen werden, und daß endlich der Reiz von der motorischen Ganglienzelle durch denselben Fortsatz und durch die centrifugale Nervenfasern geleitet wird, um endlich auf einen Muskel übertragen zu werden. — Diese Ansicht könnte zwar — ja, sie muß sogar ausgesprochen werden, — von allen denjenigen, welche die alte Theorie, daß die Ganglienzellen das Centrum einer jeden Nervenwirksamkeit seien, um jeden Preis aufrecht erhalten wollen. Mir indessen erscheint eine solche Auffassung zu künstlich und unnatürlich. Welches Recht haben wir z. B. anzunehmen, daß ein Reiz, welcher einer motorischen Faser übertragen ist, erst nach der Zelle laufen soll, und nicht direkt nach dem peripheren Ende? — Wir wissen ja, daß ein Reiz, mechanischer oder chemischer Art, zwischen Centrum und peripherem Ende angreifend sofort centrifugal verläuft. — Demnach erscheint mir die Annahme gerechtfertigt, daß die Ganglienzellen aus dem Reflexbogen auszuschließen sind, und daß das centrale Fibrillengeflecht ausschließlich als übertragendes Centrum fungiert. — Ein Reflexbogen würde also aus folgenden drei Faktoren bestehen, einer centripetal leitenden (sensitiven) Nervenfasern, dem centralen Fibrillengeflecht als übertragendem Centrum, und einer centrifugal leitenden (motorischen) Nervenfasern (Tafel XIX, Fig. 18).

Wenn dies das Verhältniß bei Reflexbewegungen war, wie steht es dann mit den willkürlichen Bewegungen? — Geht die Übertragung des psychomotorischen Reizes von dem psychomotorischen Centrum in die centrifugal leitende Faser ebenfalls nicht durch die motorische Ganglienzelle? Ich meine nein. Die Übertragung geschieht auch hier durch das Fibrillengeflecht, in welches von der vom psychomotorischen Centrum kommenden Nervenfasern Fibrillen abgegeben werden (Fig. 20 psf). — Dadurch wird der Reiz direkt auf die centrifugal leitende Faser übertragen. — Wie es sich nun in den psychomotorischen und psychosensitiven Centren mit der nervösen Wirksamkeit verhält, ist viel schwieriger zu erklären. Ob z. B. der psychomotorische Reiz nicht ursprünglich von centralen Ganglienzellen her stammt, oder ob nicht jeder sensitive Eindruck Ganglienzellen als letztes Centrum hat, ist außerordentlich schwierig, wenn nicht unmöglich zu entscheiden. — Doch muß ich gestehen, daß ich keinen Grund finde, warum angenommen werden sollte, daß es sich anders als in den Centren der Reflexbewegungen verhielte, zumal die anatomischen Verhält-

nisse dieselben sind. — In den psychomotorischen wie den psychosensitiven Centren sind, wie schon GOLGI, unzweifelhaft meiner Ansicht nach, erwiesen hat, und wie ich bestätigen kann, sensitive und motorische Ganglienzellen gemischt, und es findet sich auch hier wie überall in der centralen Substanz (graue Substanz der Wirbeltiere, Punktsubstanz der Wirbellosen) ein sensitiv-motorisches Fibrillengeflecht, welches auch psychisches Geflecht genannt werden könnte. — Dieses Fibrillengeflecht, und nicht die Ganglienzellen, ist nun meiner Meinung nach als eigentlicher Träger der Psyche aufzufassen.

Welchen physiologischen Wert haben aber nun die Ganglienzellen? Erinnern wir uns dessen, was oben über die protoplasmatischen Fortsätze gesagt worden ist, so müssen wir ihnen wesentlich eine nutritive Bedeutung zuschreiben. — Sie bilden die Ernährungscentren für die Nervenfasern, periphere wie centrale, sowie für das centrale Fibrillengeflecht. — Bei höher entwickelten Tieren, wo die Nerventhätigkeit stärker ist, häufig auch bloß ihrer Lagerung wegen, sind die Zellen multipolar geworden, um ihrer Funktion besser gerecht werden zu können. — Bei geistig höher entwickelten Tieren ist das centrale Fibrillengeflecht, wie oben erwähnt wurde, stärker entwickelt und komplizierter gebaut, wie auch die Nervenfortsätze der Ganglienzellen reicher verästelt sind.

Erklärung der Tafel XIX.

Fig. 1. Halbschematische Darstellung des centralen Nervensystems von *M. giganteum*. — Dorsale Ansicht.

tn = Tentakelnerven. — *tnr* = Tentakelnervenring
vn', *vn''*, *vn'''* = die drei Verbindungsnerve zwischen Tentakelnervenring und Schlundring (*sr*). — *sn* = die vier Schlundnerven. — *g zr*, *g zr'*, *g zr''* = Ganglienzellen, den Rüssel als einen Ring umgebend (der Deutlichkeit halber sind nur einige Zellen eingezeichnet; die Ganglienzellen zwischen Tentakelnervenring und Schlundring sind aus demselben Grunde gar nicht eingezeichnet). — *g zr'* = Ganglienzellen, hinter dem Schlundring belegen. — *g zr''* = Ganglienzellen auf der Ventralseite des Rüssels. — *scm* = Schlundkommissuren. — *n¹—n⁶* = die sechs kleinen peripheren Nervenpaare. — *hn¹—hn⁵* = die fünf peripheren Hauptnervenpaare. — *QCM*, *QCM'* = die zwei Hauptquerkommissuren (erste und letzte). — *Qcm¹—Qcm⁴* = die vier mittleren, größeren Querkommissuren. — *qcm¹—qcm⁵* = die fünf kleineren Querkommissuren. — *in* = intermediärer Nerv. — *gz* = Ganglienzellen auf der dorsalen Seite zwischen den Ursprüngen der Nerven. — *gz'* = Ganglienzellen am Vorderende auf der ventralen Seite des Bauchstranges. — *gz''* = großes Ganglienzellenpaar zwischen den größeren Querkommissuren. — *gz'''* = Ganglienzellen in den peripheren Nerven. — *lc* = grobe Nervencylinder, die Längskommissuren auf der inneren dorsalen Seite durchziehend.

Fig. 2. Idealer Querschnitt durch den Rüssel von *M. giganteum* in der Gegend des Schlundringes, die Schlundringkommissur (*sr*) und die diesen umgebenden, in 4 Gruppen (*gr*¹—*gr*⁴) geordneten Ganglienzellen zeigend. — *sn* = Schlundnerven.

Fig. 3. Ein Stück des Schlundrings, stark vergrößert, um zu zeigen, daß die Ganglienzellen (*gz*) außerhalb der Scheide (*sch*) wie auch innerhalb derselben (*igz*) belegen sind.

Fig. 4. Querschnitt des Schlundringes von *M. Graffi*, einem Horizontalschnitt entnommen.

gz = die äußerst sparsam außerhalb der Scheide gelegenen Ganglienzellen. — *igz* = Ganglienzellen innerhalb der Scheide.

Fig. 5. Idealer Querschnitt des Rüssels von *M. Graffi* vor dem Muskelbulbus, den Tentakelnervenring (*tnr*) zeigend. — *sn* = Ursprünge der Schlundnerven. — *vn'*, *vn''*, *vn'''* = Ursprünge der drei Verbindungsnerve, zum Schlundring gehend. — *n* = kleine Nerven, mit dem Epithel des vorderen Schlundes in Verbindung stehend. — *tn* = Tentakelnerven. — *gz* = Ganglienzellen, welche vor dem Tentakelnervenring liegen. — *mr* = Muskelring.

Fig. 6. Verbindung eines der vier Schlundnerven mit dem Tentakelnervenring (*tnr*). — *sn* = Schlundnerv. — *n* = von demselben abgehende Nervenzweige, einige anastomosierend. — *nz* = vom Tentakelnervenring abgehende Nervenzweige.

Fig. 7. Schnitt des sensitiven (Geschmack?) Schlundepithels, einem Längsschnitte des Rüssels von *M. Graffi* entnommen. — *ez* = sensitive Epithelzellen (Geschmackszellen?). — *sn* = Schlundnerv. — *gz* = Ganglienzellen. — *cu* = Cuticula. — *m* = Muskeln des Bulbus.

Fig. 8. Idealer Querschnitt durch die Mitte des Bauchstranges von *M. giganteum*, links durch den Ursprung eines Hauptnerven, rechts zwischen zwei Nerven hindurchgehend, in der Mitte eine der größeren Querkommissuren längs durchschnitten zeigend. — *a*, *a'* = mittlere Gruppe von Ganglienzellen, deren Ausläufer die Querkommissuren durchlaufen und meist direkt in periphere Nerven übergehen, namentlich dorsal (*a*). — *b*, *c*, *d*, *e* = Gruppen von Ganglienzellen, welche ihre Ausläufer in die Längskommissuren senden, wo sich einige in dem fibrillären Geflecht auflösen (gewöhnlich in *d* und *e*), während andere entweder in die peripheren Nerven

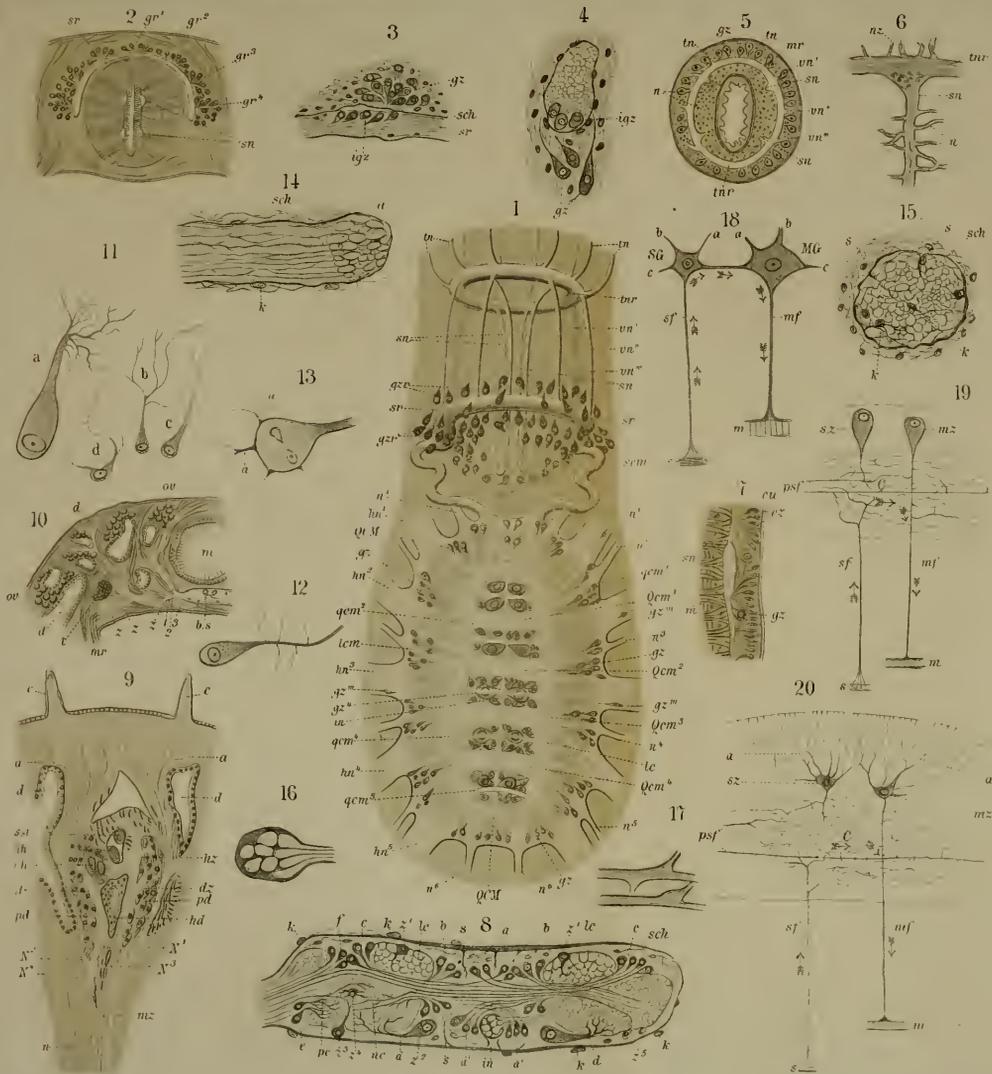
der Gegenseite (gewöhnlich in *c*) oder derselben Seite (gewöhnlich in *b*) übergehen. — *f* = Gruppe von Ganglienzellen, auf der dorsalen Seite des Ursprungs des Hauptnerven gelegen, welche ihre Ausläufer direkt in die Nerven senden. — z^1, z^2, z^3, z^4 = Ganglienzellen, deren Ausläufer sich in dem fibrillären Geflecht auflösen. — z^5 = ventrale Ganglienzelle, deren Ausläufer in die Querkommissur hineingeht. — *pa* = periphere Nervencylinder der ventralen Nervenwurzel, aus dem fibrillären Geflecht entspringend. — *nc* = Nervencylinder der Querkommissur, sich in dem fibrillären Geflecht auflösend. — *in* = intermediärer Nerv. — *sch* = äußere Neurilemmscheide. — *s* = von dieser entspringende Septen. — *B* = Bindegewebskerne. — *lc* = grobe dorsale Nervencylinder, die Längskommissuren ihrer ganzen Länge nach durchziehend.

Fig. 9. Verbreitung des ersten linken Hauptnervenstammes, in einem idealen Horizontalschnitt dargestellt. — N^1, N^2 = Tentakelnervenringe. — *a* = Komplex oder Knoten derselben, von welchen die Nervenbündel in die Cirren (*c*) gesandt werden. — N^3, N^4 = innere Nervenzweige oder Parapodienzweige. — *hz* = Hackennervenzweig. — *dz* = Drüsen-nervenzweig. — *pd* = Parapodiendrüsen. — *mz* = mittlerer unpaarer Nervenzweig. — *hd* = innerer Zweig der Hackendrüse, überschritten. — *s, st* = Stützstab. — *hh* = Haupthacken. — *rh* = Reservehacken. — *d* = Darm. — *n* = kleiner Nerv, hinter dem Hauptnervenstamm entspringend (Fig. 1 *nr*) und mit ihm wahrscheinlich anastomosierend.

Fig. 10. Querschnitt von *M. giganteum*, ein wenig idealisiert, um die Verzweigung eines der kleinen Nerven zu zeigen (Fig. 1 *n^4*). — *1, 2* = die zwei Hauptzweige. — *3* = kleine ventrale Zweige, zu den Bauchmuskeln gehend. — *z* = kleine ventrale Nervenzweige. — *bs* = Bauchstrang. — *mr* = Musculus retractoris internus. — *A* = Hoden. — *oo* = Eier. — *d* = Darm. — *m* = Magen mit Flimmerepithel.

Fig. 11. Ganglienzellen mit Ausläufern, die sich in dem fibrillären Geflecht auflösen. — *a* = große ventrale Zelle (Fig. 8 *d*). — *b, c* = zwei Formen kleiner ventraler Zellen. — *d* = Zelle, in dem centralen fibrillären Geflecht der einen Längskommissur gelegen.

- Fig. 12. Ganglienzelle mit Ausläufer, welcher direkt in einen peripheren Nerven übergeht und auf dem Weg durch das fibrilläre Geflecht kleine Seitenäste abgiebt.
- Fig. 13. Ganglienzelle mit Kern, welcher sich in direkter Teilung befindet. — *a* = Bindegewebssepten.
- Fig. 14. Längsschnitt eines peripheren Nerven, welcher einer Biegung wegen rechts halb quer getroffen ist, wodurch der fächerartige Bau deutlich hervortritt. — *B* = Bindegewebskerne. — *sch* = äußere Neurilemmscheide. — *a* = Ende mit überschrittenem Nervencylinder.
- Fig. 15. Querschnitt eines peripheren Nerven, an welchem der fächerförmige Bau deutlich hervortritt, mit bald feineren, bald gröberen Nervencylindern. — *sch* = äußere Neurilemmscheide. — *s* = Septen derselben, in den Nerven hineingehend. — *B* = Bindegewebskerne.
- Fig. 16. Querschnitt des intermediären Nerven an einer Stelle, wo ein Seitenast abgegeben wird.
- Fig. 17. Stückchen zweier Ganglienzellenausläufer, stark vergrößert, um die Verdickungen an den Ursprungsstellen der Seitenäste und die schwache Längsstreifung zu zeigen.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [NF_14](#)

Autor(en)/Author(s): Nansen Fridtjof

Artikel/Article: [Anatomie und Histologie des Nervensystemes der Myzostomen. 267-321](#)