Uber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere.

Von

W. Biedermann.

Hierzu Tafel XVII. — XXIII,

Ungeachtet der sehr beträchtlichen Zahl von Arbeiten, welche bis jetzt schon über den feineren Bau der nervösen Centralorgane wirbelloser Tiere vorliegen [1]), sind unsere Kenntnisse hierüber doch keineswegs befriedigende, und man darf wohl sagen, daß die Strukturverhältnisse und der Verlauf der Leitungsbahnen der ungleich höher organisierten Nervencentren der Wirbeltiere weit besser gekannt sind, als es der zweifellos einfachere Bau der Ganglien der meisten Wirbellosen ist. Dies ergiebt sich sehr bald bei einer Durchsicht der betreffenden Litteratur, wobei selbst in Bezug auf wichtige Hauptfragen, wie beispielsweise die Ursprungsverhältnisse und die Endigungsweise der Nervenfasern in den Centren, noch immer zahlreiche Lücken und ungelöste Widersprüche hervortreten. Wer mit der Untersuchungstechnik auf diesem Gebiete nur einigermaßen vertraut ist, weiß, daß der Grund hierfür im wesentlichen in der Schwierigkeit zu suchen ist, die nervösen von den nicht nervösen Bestandteilen des centralen Nervensystemes im mikroskopischen Bilde scharf und sicher zu sondern. Die meisten der üblichen Färbungsmittel wirken sowohl auf das Stützgewebe (Neuroglia) wie auf Nervenfasern und Zellen; es macht sich ein Unterschied höchstens in Bezug auf die Intensität der Färbung bemerk-

---

1) Eine ausführliche Zusammenstellung der betreffenden Litteratur giebt Nansen in seinem Buche „The Structure and Combination of the histological Elements of the central Nervous System".

bar. Daß die Orientierung im Präparate und die sichere Deutung des Gesehenen unter diesen Umständen oft große, ja unüberwindliche Schwierigkeiten bietet, ist leicht verständlich. Handelt es sich, wie in sehr vielen Fällen bei Wirbeltieren darum, das Vorkommen und die Verteilung markhaltiger Nervenfasern zu erkennen, so bietet diese Aufgabe gegenwärtig keine erheblichen Schwierigkeiten, da wir im Besitze hinreichend scharfer Tinktionsmethoden sind, durch welche die Markscheide allein gefärbt wird. Anders verhält es sich aber mit dem Nachweis markloser Nervenfasern oder der feinsten Ausläufer von Ganglienzellen, worauf es gerade vorzugsweise bei Untersuchungen über den Bau der grauen Substanz der Wirbeltiercentren sowie der Ganglien der Wirbellosen ankommt, Hier erweisen sich alle bisherigen Tinktionsmethoden als durchaus unzureichend, und erst das in neuester Zeit von Golgi angegebene Verfahren hat wieder einen wesentlichen Fortschritt wenigstens in Bezug auf die Kenntnis des feineren Baues der grauen Substanz des Rückenmarkes und Gehirns herbeigeführt.

Das große Interesse, welches die als kleine, bis zu einem gewissen Grade selbständige Nervencentren fungierenden Ganglien wirbelloser Tiere auch in physiologischer Hinsicht besitzen, bestimmte mich zu dem Versuche, eine Färbungsmethode anzuwenden, welche sich mir schon bei anderer Gelegenheit als außerordentlich geeignet zur Darstellung feinster Nervenverzweigungen wirbelloser Tiere erwiesen hatte [1]). Es ist die von Ehrlich in die histologische Technik eingeführte Färbung mit Methylenblau, welche, wie mir scheint, in ihrer vollen Bedeutung noch lange nicht genügend gewürdigt wird. Der nicht zu unterschätzende Vorteil, welchen die Anwendung dieser Methode gerade auf das Studium der centralen Nervenendigungen gewährt, liegt nicht allein in der distinkten Färbung der Achsencylinder bis in ihre feinsten Verzweigungen, sondern hauptsächlich darin, daß sie im Gegensatz zu dem bisher ausschließlich geübten Schnittverfahren gestattet, den Verlauf und die Endigungsweise der Nerven in einem gänzlich unversehrten Ganglion in situ, sozusagen auf einen Blick, zu übersehen.

Die Untersuchung, deren wesentlichste Ergebnisse im Folgenden mitgeteilt werden sollen, erstreckt sich leider nur auf sehr wenige Tiere und kann daher auch nur als der erste Schritt auf einem großen Gebiete betrachtet werden, mehr geeignet, Fragen

1) Wiener akadem. Sitzungsberichte, Bd. XCVI, III. Abt., 1887.

anzuregen als entscheidend zu beantworten. Wenn ich demungeachtet zur Veröffentlichung schritt, so konnte mich hierzu nur der Umstand veranlassen, daß eine weitere Verfolgung des Gegenstandes mir selbst in nächster Zeit kaum möglich sein dürfte; andererseits scheinen mir die beobachteten Thatsachen aber doch von hinreichendem Interesse zu sein, um ihre Mitteilung auch in der vorliegenden etwas rudimentären Form zu rechtfertigen.

Ich werde im Folgenden zunächst die Methode besprechen und hieran die Erörterung der speziellen Befunde knüpfen.

Methode.

Schon in seiner vorläufigen Mitteilung [1]) giebt Ehrlich an, daß es gelingt, das Nervensystem kleiner, durchsichtiger Tiere während des Lebens zu färben, wenn sich dieselben längere Zeit in einer Methylenblau enthaltenden Flüssigkeit befinden. So wertvoll sich dieses Verfahren in manchen Fällen noch erweisen dürfte, so habe ich doch davon Abstand genommen, da es für die Erreichung des mir zunächst vorschwebenden Zieles wenig Aussicht auf Erfolg zu bieten schien. Will man die centralen Nervenendigungen untersuchen, so ist eine gewisse Größe und andererseits eine genügende Resistenzfähigkeit der Elemente sehr erwünscht. Nun zeichnen sich aber die Ganglienzellen sowohl, wie auch die Achsencylinder im Nervensystem sehr kleiner Tiere durch eine außerordentliche Zartheit und Vergänglichkeit aus, so daß dadurch der histologischen Untersuchung selbst bei gelungener Färbung nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten erwachsen. Andererseits erscheint aber ebenso auch die Anwendung großer wirbelloser Tiere ausgeschlossen, da hier die Ganglien teils viel zu massig und undurchsichtig sind, um in toto untersucht werden zu können, teils auch nur selten vollkommen durchgefärbt werden. Es kommt daher hier wie überall sehr viel auf die richtige Wahl der Untersuchungsobjekte an, wenn man zu befriedigenden Resultaten gelangen will. Dies gilt nicht nur in Bezug auf die Größe der Tiere, sondern auch hinsichtlich des anatomischen Baues. So sind von vornherein alle Tracheaten entweder gänzlich ausgeschlossen oder doch nur ausnahmsweise brauchbar, da die vielverzweigten Tracheen, welche alle Organe umspinnen und durchsetzen, das mikroskopische Bild sehr undeutlich machen und überdies leicht zu einer Verwechslung mit Nervenverzweigungen Anlaß

1) Deutsche med. Wochenschr. 1886, Nr. 4.

geben können; doch bieten die Crustaceen, Würmer und Mollusken mehr als genügenden Ersatz.

In den meisten Fällen, wo man sich bisher des Methylenblau zum Zwecke der Nervenfärbung bediente, wurden ziemlich starke Lösungen in Wasser oder 0,5 % Kochsalzlösung in das Gefäßsystem des betreffenden Tieres oder Organes injiziert und nach einiger Zeit die Untersuchung des frischen Gewebes vorgenommen, wobei unter allen Umständen für genügenden Luftzutritt gesorgt werden muß. Bei größeren Wirbellosen steht der Anwendung dieses Verfahrens nichts im Wege, und ich habe selbst seinerzeit am Flußkrebs auf diese Weise ganz ausgezeichnete Färbungen der Muskelnerven erzielt. Auch der Bauchstrang desselben Tieres färbt sich unter Umständen sehr schön, wenn man 1—2 ccm einer starken Lösung von Methylenblau mittels einer Pravaz'schen Spritze in den Thorax injiziert. Öffnet man nach 2 bis 3 Stunden das Tier und entfernt die Muskeln des Schwanzes, so daß der betreffende Abschnitt der Ganglienkette ganz freiliegt, so zeigen sich unmittelbar nachher in der Regel nur wenige Fasern gefärbt; doch tritt in der feuchten Kammer nach einiger Zeit eine unter Umständen ganz vortreffliche Differenzierung ein, die sich allerdings hauptsächlich auf die der Luft unmittelbar ausgesetzte Dorsalseite der Ganglien beschränkt, während die ventral gelegenen Zellen nur sehr unvollständig gefärbt erscheinen.

Bei kleineren Tieren ist natürlich dieses Verfahren der Injektion entweder nur schwer oder gar nicht anwendbar, und es bleibt dann nichts anderes übrig, als die Farbstofflösung direkt auf das herauspräparierte Nervensystem einwirken zu lassen. Diese Methode erweist sich aber, wie sich zeigte, überhaupt als die bei weitem vorteilhafteste und liefert bei Beachtung der entsprechenden Kautelen vorzügliche Präparate.

Es ist selbstverständlich, daß sich allgemein gültige Regeln hier nicht wohl aufstellen lassen; vielmehr muß für jedes einzelne Objekt die am besten geeignete Art der Färbung jedesmal erst durch Versuche ermittelt werden, wobei noch außerdem zu beachten ist, daß je nach der Stärke der Farbstofflösung und der Dauer der Einwirkung die Präparate oft sehr verschieden ausfallen. Ohne hier auf Einzelnheiten des Verfahrens, welche später zu erwähnen sein werden, einzugehen, will ich nur bemerken, daß stets sehr verdünnte Lösungen benützt wurden, in welchen die Objekte nach Umständen 1—3 Stunden verblieben, um sodann

fixiert zu werden. Bekanntlich zeichnet sich die Methylenblaufärbung durch eine außerordentliche Vergänglichkeit aus, indem schon das Bedecken des frischen Präparates mit einem Deckglas genügt, um dieselbe in kürzester Zeit zum Verschwinden zu bringen. Es würde dieser Umstand die Anwendbarkeit der Methode sehr wesentlich beschränken, wenn es nicht gelungen wäre, ein geeignetes Verfahren der Fixierung zu finden. Hier bewährte sich mir vor allem das pikrinsaure Ammoniak in der Art der Anwendung, wie sie vor kurzem von S. Mayer [1]) beschrieben wurde.

Ich benütze Glyzerin, welches mit dem gleichen Volum einer gesättigten Lösung von pikrinsaurem Ammoniak gemischt und dann noch zur Hälfte mit 0,5 % NaCl-Lösung oder Seewasser verdünnt wird, je nachdem es sich um Süßwasser- oder Seetiere handelt. Hat man sich durch eine vorläufige Untersuchung bei schwacher Vergrößerung von dem Gelingen der Färbung überzeugt, so dürfen die Präparate nicht sofort in die Fixierungsflüssigkeit gebracht werden, da es sonst leicht geschieht, daß die inneren Teile der gefärbten Ganglien infolge des Luftabschlusses verbleichen, ehe die Lösung eingedrungen ist. Das folgende Verfahren erwies sich als das zweckmäßigste. Ein Streifen doppelt zusammengelegten Filtrierpapieres wird, mit der Fixierungsflüssigkeit getränkt auf einen Objektträger gebracht und die gefärbten Präparate vorsichtig darauf ausgebreitet, so daß das pikrinsaure Ammoniak nur allmählich von unten her eindringen kann. Um das Vertrocknen der Oberfläche zu verhüten, bringt man den Objektträger in eine feuchte Kammer. Handelt es sich (wie in den meisten Fällen) um kleine Ganglien, so kann man schon nach kurzer Zeit auch die freie Oberfläche mit der Fixierungsflüssigkeit benetzen, ohne ein Verbleichen befürchten zu müssen. Doch muß auch dann mit dem definitiven Einschließen der Präparate noch mindestens $^1/_2$ Stunde gewartet werden. Ich benütze hierzu die ursprüngliche unverdünnte Mischung aus gleichen Teilen Glyzerin und gesättigter Lösung von pikrinsaurem Ammoniak und besitze Präparate, welche in derselben seit mehr als 7 Monaten ihre ganze ursprüngliche Schönheit bewahrt haben. In Bezug auf die mikroskopische Untersuchung selbst ist zu bemerken, daß stets der Abbe'sche Beleuchtungsapparat bei ganz geöffneter Blendung zu benützen ist, da es, ähnlich wie bei dem Bakteriennach-

1) Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. VI, 1889, p. 422.

weis in Geweben, im wesentlichen auf die Unterscheidung stark gefärbter von schwach oder ungefärbten Teilen ankommt.

1. Hirudo medicinalis.

Ich will der folgenden Darstellung die Beschreibung des Faserverlaufes in einem der Ganglien des Bauchstranges von Hirudo zu Grunde legen, dessen Nervensystem übrigens schon mehrfach Gegenstand eingehender histologischer Untersuchung war, da sich hier die Strukturverhältnisse auch nach meinen Erfahrungen am übersichtlichsten gestalten.

Die Ganglienkette des Blutegels liegt eingeschlossen in das ventrale Blutgefäß, welches auch die aus jedem Ganglion entspringenden Nerven eine Strecke weit umscheidet und durch zahlreiche dunkle Pigmentröhrchen, welche seine Wand durchziehen, ausgezeichnet ist. Dadurch erscheint das ganze Nervensystem nach Eröffnung des Tieres als ein knotiger, schwarzer Strang. Die Verbindung der Ganglienkette mit dem umhüllenden Gefäße ist eine so lockere, daß es ziemlich leicht gelingt, den Ganglienstrang wenigstens streckenweise aus seiner Scheide hervorzuziehen. Man präpariert zu diesem Zwecke zunächst den Bauchstrang mit seiner Hülle frei und bringt ihn mit wenig Flüssigkeit (0,5 % NaCl-Lösung) auf einen Objekträger. Mittels spitzer Zupfnadeln entfernt man hierauf an irgend einer Stelle zwischen je 2 Ganglien die pigmentierte Scheide. Ist dies erst geschehen, so glückt es oft durch vorsichtiges Ziehen, größere Abschnitte des Nervenstranges mit 3 und mehr Ganglien vollkommen unversehrt zu isolieren. Es wollte mir scheinen, als ob dies leichter gelingt, wenn man den Wurm vorher durch Einlegen in sehr verdünnten Alkohol narkotisiert hat.

Die Möglichkeit, den Ganglienstrang aus seiner Scheide zu befreien, ist von größter Bedeutung für die Brauchbarkeit des Objektes, da stärker entwickelte Hüllen das Eindringen der Farbstofflösung außerordentlich erschweren oder auch gänzlich verhindern. Aus diesem Grunde ist es beispielsweise nicht möglich, vom Bauchstrang des Regenwurms, den ich zur Vergleichung gerne herbeigegezogen hätte, brauchbare Präparate zu gewinnen.

Die von der Pigmentscheide befreiten Stücke der Ganglienkette werden sofort in ein Uhrschälchen mit sehr verdünnter Lösung von Methylenblau gebracht, in welcher sie etwa 2—3 Stunden verbleiben. Der Farbstoffgehalt soll so gering sein, daß die Lösung im Uhrschälchen auf weißem Grunde hell-himmelblau

erscheint. Schon nach kurzer Zeit treten sowohl in den Längskommissuren und Nervenwurzeln wie auch innerhalb der Ganglien selbst blau gefärbte Achsencylinder deutlich hervor, und man kann sich bei schwacher Vergrößerung von dem Fortschreiten und dem Grad der Färbung jederzeit leicht überzeugen. Die Dauer der Einwirkung richtet sich zum Teil nach dem Ziele, welches man bei dem betreffenden Präparate zu erreichen strebt. Hier gilt im allgemeinen die Regel, daß, wenn es auf stärkeres Hervortreten der Ganglienzellen ankommt, eine längere Einwirkung einer stärkeren Farbstofflösung erforderlich ist, als in dem Falle, wo es sich hauptsächlich nur um das Sichtbarwerden des Verlaufes von Nervenfasern handelt. Es gilt dies übrigens nicht nur für das jetzt zu besprechende Objekt, sondern, wie es scheint, ganz allgemein für die Ganglien wirbelloser Tiere. Es ist bemerkenswert, daß an einem und demselben Präparate die Färbung unmittelbar aufeinanderfolgender Ganglien weder bezüglich der Intensität noch hinsichtlich der Lokalisation eine vollkommene Übereinstimmung zeigt. Zwar sind es, wie die Vergleichung einer größeren Zahl von Präparaten bald lehrt, stets dieselben Teile, welche sich überhaupt leicht färben; aber nicht in jedem Ganglion treten auch immer alle diese gleichzeitig hervor; es ist das vielmehr nur ausnahmsweise der Fall. Oft findet man Strukturverhältnisse, welche an dem einen Präparate kaum angedeutet erscheinen, an einem 2. ganz ebenso behandelten auf das scharfste ausgeprägt, so daß es nur bei Vergleichung einer größeren Zahl von Präparaten möglich wird, einen befriedigenden Einblick zu gewinnen. Man wird aber zugeben müssen, daß dieser Mangel der Methode eigentlich einen wesentlichen Vorzug derselben bildet, da bei der außerordentlichen Kompliziertheit des Faserverlaufes innerhalb der Ganglien eine auch nur einigermaßen genügende Orientierung bei vollständiger Färbung aller nervösen Bestandteile kaum möglich sein würde. Es muß noch besonders hervorgehoben werden, daß die Untersuchung einer auch noch so großen Zahl bestgelungener Präparate noch keineswegs ein vollständiges Bild von der Anordnung und dem Verhalten der nervösen Elementarbestandteile zu liefern vermag, da, wie man bald findet, gewisse Teile (besonders Ganglienzellen) unter allen Umständen ungefärbt bleiben.

Diese Thatsache scheint mir nicht ganz ohne Belang zu sein, da sie auf eine chemische Verschiedenheit morphologisch ähnlicher Teile hinweist. In dieser Beziehung ist auch das Verhalten der symmetrischen Hälften eines und desselben Ganglions sehr

bemerkenswert. Hier gilt fast ausnahmslos die Regel, daß beiderseits dieselben Elemente gefärbt erscheinen; dies macht sich besonders auffallend dann bemerkbar, wenn nur einige wenige Zellen den Farbstoff aufgenommen haben (Taf. XVII, Fig. 1). Es liegt nahe, dieses Verhalten auf gleichartige funktionelle Zustände der betreffenden Teile zu beziehen, und es scheint nicht unmöglich, der Frage auch auf experimentellem Wege näher zu treten.

Die weitere Behandlung der gefärbten Präparate des Bauchstranges von Hirudo erfolgt dann ganz in der oben bereits erwähnten Weise, und es soll nur noch bemerkt werden, daß vor der Fixierung eine längere Einwirkung der Luft erforderlich ist, um die Nervenfärbung möglichst intensiv und vollständig zu machen. Es werden zu diesem Zwecke die bereits teilweise gefärbten Präparate nach 2—3 Stunden aus der Farbstofflösung herausgenommen und auf einem mit derselben nur eben benetzten Objektträger ausgebreitet, den man hierauf noch einige Zeit ($^1/_2$—1 Stunde) in eine feuchte Kammer bringt. Es scheint dieses „Lüften" jedoch nur bei Süßwassertieren zweckmäßig oder sogar erforderlich zu sein, während bei Seetieren nach meinen Erfahrungen stets schon innerhalb der Farbstofflösung die vollständige Differenzierung eintritt.

Bei der folgenden Darstellung kommt es mir, wie ich ausdrücklich bemerken will, nicht sowohl darauf an, eine vollständige Topographie der nervösen Bestandteile der Ganglien zu geben — eine solche wird nur durch Kombination verschiedener Methoden zu gewinnen sein — sondern lediglich auf die Schilderung derjenigen Formelemente, welche durch Methylenblau sichtbar zu machen sind. Ich werde daher auch die zahlreichen Arbeiten anderer Forscher nur insoweit berücksichtigen, als sich unmittelbare Berührungspunkte darbieten.

Wie überhaupt in den Ganglien der Wirbellosen, so sind auch bei Hirudo die beiden Hauptbestandteile, die Nervenzellen und Nervenfasern, derart orientiert, daß die ersteren eine periphere, besonders an der Ventralseite stark entwickelte Schicht bilden, während die letzteren den Innenraum des Ganglions erfüllen und dort vorwiegend jene in ihrer Struktur so schwer zu entwirrenden Anhäufungen bilden, welche seit Leydig in der Regel als „centrale Punktsubstanz" („Centralfasermasse" Hermann) bezeichnet werden. Im Laufe der Zeit sind über diesen Teil der Ganglien sehr verschiedene Ansichten laut geworden, welche von Nansen

in seiner bereits erwähnten Arbeit übersichtlich zusammengestellt wurden.

Abgesehen von dem eben beschriebenen pigmentierten Gefäß, sind die Ganglien sowohl wie die Längskommissuren und Nervenwurzeln von einer bindegewebigen, durchsichtigen Scheide („Neurilemmhülle") umschlossen, unter welcher in jedem Ganglion unmittelbar die Zellen gelegen sind (Taf. XVII, Fig. 1 *k*). Nebst dieser „äußeren Kapsel" unterscheidet HERMANN [1]), auf dessen ausgezeichnete Darstellung ich bezüglich der näheren Details verweisen muß, noch eine für die centrale Punktsubstanz bestimmte, besondere Hülle als „innere Kapsel" (Taf. XVII, Fig. 1 *k*,). Beide stehen an den Abgangsstellen der Nervenwurzeln und Kommissuren miteinander in Zusammenhang und bilden im weiteren Verlaufe deren Neurilemmscheiden (Taf. XVII, Fig. 1 *k'*). Während die äußere linsenförmige Kapsel das ganze aus zwei symmetrischen Hälften bestehende Ganglion umhüllt und nur an der ventralen Fläche membranose Scheidewände zwischen die dadurch abgesonderten Zellengruppen entsendet, bildet die innere Kapsel 2 länglich-ovale, voneinander gesonderte Räume, welche der intracentralen Fortsetzung der beiden Kommissurstränge entsprechen (Fig. 1 u. 2). Jede Häfte der innern Kapsel entsendet nach vorn und hinten sowie nach der Seite je zwei scheidenartige Fortsätze, welche den eintretenden Kommissuren, sowie den beiden Nervenwurzeln entsprechen.

Diese Verhältnisse, welche schon bei Betrachtung eines frischen Ganglions besonders von der Dorsalseite her wenigstens andeutungsweise hervortreten, sind an jedem gefärbten und aufgehellten Präparate auf das deutlichste zu erkennen (Fig. 1 u. 2). Sämtliche Ganglienzellen liegen in dem zwischen äußerer und innerer Kapsel befindlichen Raume, der ventral und lateral am meisten entwickelt, dorsalwärts allmählich niedriger wird. Das Gewebe der beiden Kapseln bleibt an mit Methylenblau behandelten Präparaten im allgemeinen ungefärbt. Nur bisweilen treten platte, unregelmäßig geformte oder spindlige Zellen mit langen dünnen Ausläufern hervor, die zweifellos als dem Bindegewebe angehörig zu bezeichnen sind.

Was nun zunächst das Verhalten der Kommissuren selbst betrifft, welche je 2 Ganglien in der Längsrichtung miteinander

1) Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis. Gekr. Preisschrift. München 1875.

verbinden, so wurde schon erwähnt, daß innerhalb derselben bei Behandlung mit Methylenblau sehr bald gefärbte Nervenfasern hervortreten, an welchen sofort die außerordentliche Verschiedenheit des Kalibers auffällt. Neben äußerst feinen, meist durch Varikositäten ausgezeichneten Fibrillen, die hier und da zu größeren Bündeln vereint sind, bemerkt man breitere, anscheinend strukturlose, hellblau gefärbte Achsencylinder, ohne daß es möglich wäre, eine regelmäßige Verteilung der einen oder anderen Elemente zu erkennen. Gewöhnlich zeichnen sich die schmalen Fasern und Fibrillen durch eine dunklere Färbung vor den breiteren aus.

In jedem der beiden Hauptkommissurstränge fällt ein breites Fibrillenbündel auf, welches nahe dem inneren Rande verläuft und leicht ins Innere des Ganglions verfolgt werden kann (Fig. 1, 3, 6 *l*).

Soll die Färbung der Kommissurenfasern fixiert werden, so muß dies in der Regel zu einer Zeit geschehen, wo die der Ganglien noch nicht vollendet ist, da entsprechend dem geringeren Volum die Nerven der Kommissuren schon wieder zu verbleichen beginnen (infolge des Absterbens?), wenn die der Ganglien erst am schönsten gefärbt erscheinen.

An fixierten Präparaten zeigen die beiden vorhin erwähnten breiten Fasern der Kommissuren meist eine sehr deutliche fibrilläre Struktur und zeichnen sich dadurch vor allen übrigen besonders aus. Wie innerhalb der äußeren Kapsel der Ganglien, so treten auch in deren Fortsetzung, der Neurilemmhülle der Kommissuren, oft gefärbte Elementarteile in Form verästelter Zellen hervor, welche jedech stets leicht von den nervösen Elementen zu unterscheiden sind. Da die Neurilemmhülle nach innen Fortsätze zwischen die Nervenfaserbündel entsendet, so findet man die erwähnten Zellformen oft in der ganzen Dicke der Kommissuren verbreitet. In der Mitte zwischen den letzteren, durch einen deutlichen Zwischenraum von den beiden Hauptsträngen getrennt, erkennt man leicht einen dritten, schmaleren Nervenstrang, den von Faivre[1]) zuerst beschriebenen „Mediannerven", welcher innerhalb einer besonderen Scheide eine größere Zahl meist sehr schmaler Fasern enthält, deren Fortsetzung man ins Innere des Ganglions verfolgen kann (Fig. 1, *m*). Die stets unverzweigten Nervenfasern der Kommissuren erscheinen sowohl bei ihrem Eintritt in das Innere des Ganglions wie auch

1) Annal. d. sc. nat., 4, Sér., Zool. VI, 1586.

bei ihrem Austritt am anderen Pole dicht zusammengedrängt, während sie innerhalb des eiförmigen Raumes einer jeden Hälfte der inneren Kapsel auseinanderweichen (Fig. 1, 2). In Übereinstimmung mit HERMANN's Angaben kann man leicht zwei Hauptzüge von Längsfasern unterscheiden, von denen der eine an der Dorsalseite jeder Ganglienhälfte längs der Innenwand der entsprechenden Abteilung der inneren Kapsel verläuft, während der andere in gleicher Weise längs der ventralen Fläche derselben hinzieht. Man kann sich davon leicht durch Heben und Senken des Tubus überzeugen, wobei sowohl bei höchster wie bei tiefster Einstellung ein System längsverlaufender Fasern und Fibrillen hervortritt.

Von den Kommissurenfasern unterscheiden sich deren intraganglionäre Fortsetzungen vor allem dadurch, daß sie zum größten Teile verzweigt sind. Nur sehr wenige durchsetzen die innere Kapsel, ohne an die „Punktsubstanz" zahlreiche kleine Astchen abzugeben, welche beiderseits von der Hauptfaser meist annähernd unter einem rechten Winkel abtreten, um sich in dem dichten Fasergeflechte zu verlieren (cf. Fig. 6), dessen weitere Bestandteile wir noch kennen lernen werden.

Nicht immer sind die eben erwähnten Seitenästchen der das Ganglion durchziehenden Längsfasern gut ausgefärbt; oft erscheinen nur die Abgangsstellen durch kleine, knotige Verdickungen angedeutet, welche durch ihre unregelmäßige Form immer leicht von Varikositäten, wie sie auch sonst oft auftreten, zu unterscheiden sind. Hier und da hat es den Anschein, als ob 2 benachbarte Längsfasern unmittelbar durch quere Kommissuren miteinander verbunden wären, indessen ist es mir nicht möglich gewesen, volle Sicherheit hierüber zu gewinnen.

Von allen ein Ganglion seiner ganzen Länge nach durchsetzenden Fasern zeichnen sich durch ihre Dicke, wie durch ihre besondere Struktur jene schon erwähnten zwei Fibrillenbündel aus, welche an der Medianseite der beiden Hauptkommissurstränge verlaufen. An jedem nur einigermaßen gelungenen Präparate sind dieselben im Innern des Ganglions leicht zu erkennen. Ihrer Lage nach gehören sie weder dem dorsalen noch dem ventralen Längsfaserzug an, sondern durchziehen, soweit sich dies bei Betrachtung von der Fläche aus erkennen läßt, etwa die Mitte des Ganglions (dem inneren oder mittleren Längsfaserzug HERMANN's entsprechend?).

Wenn die fibrilläre Struktur dieser Fasern meist schon innerhalb der Kommissuren deutlich hervortritt, so ist dies doch noch in einem viel höheren Grade im Innern der Ganglien der Fall. Hier kann man an gut gefärbten Präparaten jede einzelne Fibrille auf das schärfste von den benachbarten sondern und auf weite Strecken hin verfolgen. Fast immer zeigen die einzelnen Elemente des Bündels zahlreiche Varikositäten. Nur an zwei Stellen, und zwar im Niveau des Ursprungs der Nervenwurzeln, zweigt von dem Fibrillenbündel jeder Seite je ein Ast ab, der sich direkt in die betreffende Wurzel begiebt und mit dieser das Ganglion verläßt (Fig. 1, 3, 4, 5, 6 *l*). Auch diese 4 Seitenäste lassen die Zusammensetzung aus Fibrillen sehr deutlich erkennen (Fig. 6).

Ungeachtet der großen Klarheit gelungener Präparate ist es doch recht schwer, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Bildung der erwähnten Seitenäste durch einfaches Abzweigen einiger Fibrillen oder durch Teilung derselben erfolgt. Nach Durchmusterung einer großen Zahl von Präparaten möchte ich mich jedoch wohl zu Gunsten der letzteren Auffassung aussprechen. Oft treten die Fibrillen an den Abgangsstellen der Seitenäste in eigentümlicher Weise auseinander, so daß ein dreieckiger Raum zwischen denselben frei bleibt. Ob und in welcher Beziehung die in Rede stehenden Fibrillenbündel zu den sogenannten „Neurochorden“ stehen, soll hier unerörtert bleiben. Jedenfalls spricht aber der Umstand, daß dieselben in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit irgendwelchen anderen nervösen Bestandteilen der Ganglien stehen, sehr für die Annahme, daß es sich hier um eine „lange Bahn“ handelt, bestimmt, gewisse höhere Centren mit den einzelnen Ganglien des Bauchstranges in eine direkte Beziehung zu setzen. Leider vermag ich über ihren Ursprung nichts mitzuteilen.

Von längsverlaufenden, aus den Kommissursträngen stammenden Fasern, welche die Ganglien durchsetzen, wäre schließlich nur noch das Bündel schmaler Fasern und Fibrillen zu erwähnen, welches, den Faivre'schen Mediannerven bildend, in der Mitte zwischen den beiden Hälften der inneren Kapsel verläuft. Auch diese Fasern geben im Innern jedes Ganglions nach beiden Seiten feine Astchen ab, durch welche offenbar eine Beziehung mit der beiderseitigen Centralfasermasse hergestellt wird.

Es war bisher nur von jenen Längsfasern die Rede, welche

ein Ganglion des Bauchstranges durchsetzen, ohne in demselben zu enden oder zu entspringen, die also mit den zelligen Elementen desselben, wenn überhaupt, nur in einem indirekten Zusammenhang stehen und offenbar bestimmt sind, in der Längsrichtung auseinanderliegende Teile des centralen Nervensystems miteinander zu verbinden. Sie sind, wie mir scheint, die einzigen Teile, welche man innerhalb eines Ganglions mit einiger Berechtigung der weißen Substanz des Rückenmarkes der Wirbeltiere vergleichen könnte. Die Ansicht, welche HATSCHEK[1]) in seinem Lehrbuch äußert, daß die Centralfasermasse der Wirbellosen in toto der „weißen Substanz", die Ganglienmasse dagegen der „grauen Substanz" im Rückenmarke der Wirbeltiere entspricht, läßt sich keinesfalls festhalten.

Sehr eigentümlich gestalten sich die centralen Ursprungsverhältnisse beziehungsweise die Endigung derjenigen Fasern, welche in den 4 von jedem Ganglion entspringenden Nervenwurzeln verlaufen.

Die bisher fast ausschließlich geübten Schnittmethoden sind wenig geeignet, über diese, wie sich zeigt, sehr komplizierten Verhältnisse hinreichenden Aufschluß zu geben, während die Färbung der Ganglien in toto Bilder von überraschender Klarheit und Übersichtlichkeit liefert.

Das, was bei Betrachtung eines gelungenen Präparates vor allem auffällt, ist einerseits die geringe Zahl gefärbter Nervenfasern in jeder Wurzel und andererseits das völlig übereinstimmende Verhalten der Fasern beider Wurzelpaare innerhalb eines Ganglions. Diese morphologische Gleichartigkeit macht zugleich die Annahme einer funktionellen Verschiedenheit der Wurzeln ziemlich unwahrscheinlich, obschon sie natürlich noch nicht als ein entscheidender Beweis gegen die Gültigkeit des BELL'schen Gesetzes bei Wirbellosen gelten kann.

In jeder Wurzel, welche nach ihrem Eintritt in das Ganglion von einem Fortsatz der inneren Kapsel umhüllt und dadurch von dem die Zellen enthaltenden Raume vollkommen abgeschlossen wird, erkennt man sofort zwei durch ihre Dicke ausgezeichnete Achsencylinder, welche zu denjenigen Teilen der Ganglien gehören, die an den mit Methylenblau gefärbten Präparaten fast immer in besonders charakteristischer Weise hervortreten. In manchen Fällen sind es überhaupt die einzigen gefärbten Wurzelfasern.

1) Lehrb. d. Zoologie, p. 138.

An der Stelle etwa, wo der scheidenförmige Fortsatz der inneren Kapsel, welche den Ursprung jeder Wurzel umhüllt, in die Kapselwand selbst übergeht, teilt sich jeder der beiden Achsencylinder in zwei Hauptäste, die sich nun ihrerseits wieder auf das reichste und in sehr regelmäßiger Weise in der Punktsubstanz verzweigen. Während jedoch die eine Faser sich ausschließlich in der gleichseitigen Ganglienhälfte verästelt, sendet die andere ihren Hauptanteil nach der anderen Seite hinüber, indem der eine stärkere Hauptast zunächst die gleichseitige Hälfte der inneren Kapsel im Niveau des Eintritts der betreffenden Wurzel durchsetzt, dann, die Medianebene fast unter einem rechten Winkel schneidend, bogenförmig längs dem inneren Rande der entsprechenden Hälfte der Punktsubstanz nach aufwärts beziehungsweise (von dem vorderen Wurzelpaare) nach abwärts verläuft (Fig. 1 *s*, 2 *s*).

Sind beide Paare der in der Medianlinie sich überkreuzenden Fasern gleichmäßig gefärbt, so kann bei flüchtiger Betrachtung leicht der Eindruck entstehen, als ob beiderseits ein durch die vordere Wurzel eintretender Achsencylinder einfach umbiegend in der anderen Wurzel das Ganglion wieder verließe (Fig. 2). Man sieht aber bald, daß es sich nur um ein enges Beisammenliegen der einander zugekrümmten gleichseitigen Fasern innerhalb der Strecke handelt, wo sie längs des Innenrandes der Punktsubstanz der anderen Ganglienhälfte hinziehen (Fig. 2). Während des ganzen Verlaufes treten zahlreiche, auch ihrerseits wieder verzweigte Astchen von dem Hauptstamme ab, die jedoch meist nicht weit verfolgt werden können. Oft kommt es nach der Kreuzung zur Bildung einer Art von „Nervenendbüschen“, indem hier die Seitenzweige besonders dicht beisammenstehen und zugleich länger werden, wobei sie nicht selten kolbig verdickt oder membranartig verbreitert erscheinen, so daß die lappigen Umrisse unmittelbar an jene Formen von Endverzweigungen erinnern, wie sie für die „Endplatten“ an quergestreiften Muskelfasern von Wirbeltieren charakteristisch sind. Ich muß auf Grund zahlreicher anderer Erfahrungen annehmen, daß es sich bei dem Auftreten derartiger Formen an dem in Rede stehenden Objekte stets um Gerinnungserscheinungen handelt. Unter allen Seitenzweigen der 4 gekreuzten Fasern sind, abgesehen von jenen, die in der „Punktsubstanz“ derselben Seite sich verästeln, jene als die stärksten zu erwähnen, welche an den Umbiegungsstellen entspringen (Fig. 2).

Man kann daher eigentlich sagen, daß jede Hauptfaser sich an der Stelle, wo sie mit der Punktsubstanz der Gegenseite in Berührung tritt, zum zweitenmal gabelt, wobei der kürzere Ast in den noch übrigen, kleineren Teil der betreffenden Hälfte der inneren Kapsel Seitenzweige entsendet (Fig. 2).

Es treten daher längs des ganzen Innenrandes jeder Hälfte der inneren Kapsel zahlreiche, in der „Punktsubstanz" sich verzweigende Nervenästchen ein, welche in ihrer Gesamtheit von 2 aus den Wurzeln der anderen Ganglienhälfte hinzutretenden Achsencylindern herstammen.

Es ist mir leider niemals gelungen, über das Verhalten der eigentlichen, feinsten Endverzweigungen der gekreuzten Fasern, die äußerst vergänglich zu sein scheinen, Aufschluß zu erhalten. Immer schienen sie frei zu enden, und ich vermochte bei größter Aufmerksamkeit keine Anastomose mit irgendwelchen, aus anderer Quelle stammenden Fibrillen zu entdecken. Gerade wie längs des ganzen Innenrandes beider Hälften der Punktsubstanz zahlreiche Nervenästchen II. Ordnung eintreten und sich daselbst weiter verzweigen, so ist das Gleiche auch an dem Außenrande der Fall. Während aber jene ausschließlich den 4 sich überkreuzenden Achsencylindern entstammen, entspringen diese jederseits der Hauptsache nach aus 4, dem äußeren, konvexen Rande der inneren Kapsel sich anschmiegenden Nervenästen (I. Ordnung), welche aus der dichotomischen Teilung je eines breiten Achsencylinders der beiden gleichseitigen Wurzeln hervorgehen (Fig. 1, 5 *s'*).

Diese hirschgeweihförmigen Verzweigungen sind es, welche für jedes gut gefärbte Ganglion von Hirudo schon ihrer Mächtigkeit wegen vor allem als charakteristisch gelten dürfen. Ihnen gegenüber treten die gekreuzten Fasern um so mehr in den Hintergrund, als das Verbreitungsgebiet derselben sich nur über eine ziemlich schmale Zone, nahe dem Innenrande der jederseitigen Centralfasermasse erstreckt, während die langen und ziemlich starken sekundären Zweige der ungekreuzten Fasern in querer Richtung fast den ganzen Innenraum jeder Hälfte der inneren Kapsel durchsetzen, ohne jedoch mit den ihnen entgegenkommenden kürzeren Zweigen der gekreuzten Fasern zu anastomosieren (Fig. 1).

An fixierten Präparaten zeigen sämtliche Verzweigungen fast immer ein eigentümlich knotiges Aussehen, indem die Ab-

gangsstellen der feinsten, meist nicht ausgefärbten Aestchen als kleine dunklere Höcker oder Spitzen hervortreten, was auch an zahlreichen anderen Fasern im Innern der Ganglien bemerkbar ist. Die Verlaufsrichtung der Astchen II. Ordnung ist sowohl bei den ungekreuzten, wie bei den sich kreuzenden Fasern im allgemeinen fast senkrecht zur Medianebene; beide verzweigen sich annähernd in einer Ebene, welche das Ganglion in eine obere (dorsale) und eine untere (ventrale) Hälfte teilt, so daß die „Nervengeweihe" zwischen dem früher erwähnten dorsalen und ventralen Längsfaserzug eingeschlossen liegen. Doch befinden sich, von der Dorsalfläche aus gesehen, die Verzweigungen der durch die vorderen (kopfwärts gelegenen) Wurzeln eintretenden, ungekreuzten Fasern in einem höheren Niveau als die, welche den hinteren Wurzeln angehören.

Außer den 8 eben besprochenen, paarweise den 4 Nervenwurzeln angehörigen Achsencylindern erkennt man in jeder Wurzel in der Regel noch eine kleinere oder größere Zahl feinerer Fasern, welche, wie wir sehen werden, teils in Zellen enden, teils aber auch, ähnlich wie jene breiten Achsencylinder, sich innerhalb der Punktsubstanz verzweigen, ohne direkt mit Zellen in Verbindung zu treten.

Was nun das Verhalten der Ganglienzellen und ihre Beziehungen zu Wurzelfasern anlangt, so konnte ich darüber Folgendes ermitteln.

Wenn man eine größere Zahl gut gefärbter Präparate überblickt, so muß es füglich auffallen, daß im Verhältnis nur sehr wenige Ganglienzellen scharf und deutlich hervortreten; ja man findet nicht gar selten alle bisher beschriebenen Leitungsbahnen auf das schönste gefärbt, ohne daß auch nur eine einzige Zelle deutlich sichtbar wäre; in anderen Fällen haben nur einige wenige, nie aber alle Zellen den Farbstoff aufgenommen (Fig. 1, 4). Hier macht sich dann auch immer jene schon erwähnte Thatsache geltend, daß in beiden Ganglienhälften stets die einander entsprechenden symmetrisch gelegenen Elemente gefärbt erscheinen.

In Bezug auf die Lage und Anordnung der Nervenzellen innerhalb der Ganglienzellen darf wohl auf frühere Bemerkungen sowie auf die ausführlichen Angaben Hermann's verwiesen werden. Hier soll nur von dem Verhalten derjenigen Zellen die Rede sein, welche mit Methylenblau darzustellen überhaupt gelungen ist. Unter diesen sind es vorzugsweise zwei in jedem Ganglion des Bauchstranges vorhandene Zellen, welche sowohl durch ihre sehr

bedeutende Größe, wie auch durch ihr sonstiges Verhalten besonders auffallen. Man erkennt sie schon vor dem Fixieren der Präparate mit unbewaffnetem Auge oder mit der Lupe als zwei blaue, meist in der Mitte des Ganglions nahe bei einander liegende Punkte. Nach Einwirkung von pikrinsaurem Ammoniak macht die ursprüngliche ziemlich intensive Tinktion einer matt graublauen oder bräunlichen Färbung Platz, durch welche sich dann diese Elemente von allen andern gefärbten Zellen des Ganglions unterscheiden, indem die letzteren meist sehr dunkel erscheinen und daher scharf hervortreten (Fig. 1).

Je eine der beiden „Riesenzellen" entspricht einer Hälfte des Ganglions, doch ist ihre Lage nicht immer eine derartige, daß man dies sofort zu erkennen vermöchte. Bisweilen sieht man sie in der Medianlinie hintereinander liegen, anderenfalls sind sie schräg gestellt oder sie rücken aus ihrer gewöhnlichen Lage in der Mitte der ventralen Fläche mehr nach dem vorderen oder hinteren Pol des Ganglions. In sehr vielen Fällen erhält man zunächst den Eindruck, daß es sich um „apolare" Zellen handelt, da es nicht möglich ist, an dem runden Zellkörper auch nur irgend eine Andeutung eines Fortsatzes zu erkennen. Doch zeigt sich an günstigen Präparaten, daß jede der beiden Zellen einen mächtigen Fortsatz abgiebt, dessen weiteres Verhalten allerdings nur selten mit genügender Deutlichkeit zu erkennen ist (Fig. 2). Von der Dorsalseite her sieht man denselben in der Regel zunächst von dem ventral gelegenen Zellkörper aus nach oben ziehen, wobei er oft spiralig gewunden erscheint, um darauf, die innere Kapsel auf derselben Seite durchsetzend, seitwärts umzubiegen. Im weiteren Verlaufe wird die an sich schwache Färbung des Fortsatzes immer blasser, und man kann daher gewöhnlich nur sehen, daß er die Richtung nach den beiden Nervenwurzeln einschlägt. Nur bisweilen gelingt es, auch noch die Teilung in 2 Äste zu erkennen, von denen jeder in eine Wurzel sich begiebt (Fig. 2). Nie konnte ich außer diesem einen sich gabelnden Fortsatz irgendwelche andere wahrnehmen, auch scheinen die beiden Gabeläste sich nicht weiter zu verzweigen, obschon ich dies bei der sehr blassen Färbung nicht mit Bestimmtheit behaupten möchte. Wäre dem wirklich so, so würde es sich hier um 2 Zellen handeln, welche außer jedem Zusammenhang mit anderen nervösen Teilen des Ganglions stehen und gewissermaßen 2 kleine Centren im Centrum darstellen, wie

dies übrigens nach Rhode auch für gewisse Zellen in den Ganglien von Stenhelais und Lepidasthenia gelten würde [1]).

Ob die von Hermann beschriebenen multipolaren zwei „Medianzellen“ [2]) in den Ganglien von Hirudo mit den von mir beobachteten identisch sind, ist mir um so zweifelhafter, als jene weder der Form noch der Lage nach mit diesen übereinstimmen. Freilich ist es mir auch nicht gelungen, andere, den letzteren mehr ähnelnde Zellformen aufzufinden. Ebensowenig vermochte ich die bipolaren, schon von Leydig [3]) beschriebenen 2 Zellen zu färben, welche jederseits zwischen den Ursprüngen der Nervenwurzeln liegen.

Zu den Zellen dagegen, welche sich fast regelmäßig färben, wenn auch nicht immer in gleicher Intensität, gehören 4 paarweise in der Nähe des Abganges der vorderen Wurzeln gelegene Elemente, welche wesentlich kleiner als die vorhin beschriebenen 2 Riesenzellen sich direkt in Achsencylinder fortsetzen, die das Ganglion in den Wurzeln verlassen (Fig. 1, 3 *g*). Der birnförmige Körper jeder dieser Zellen geht ganz allmählich in den Nervenfortsatz über, welcher auf derselben Seite, nahe dem Ursprung der betreffenden Wurzel in die innere Kapsel eindringt und nun innerhalb derselben einen mit der Konvexität der Medianebene zugekehrten Bogen beschreibt, um alsbald wieder durch eine der beiden Wurzeln das Ganglion zu verlassen (Fig. 3).

In der Regel liefert jede Zelle nur eine Wurzelfaser, doch habe ich auch Fälle beobachtet, wo der Nervenfortsatz sich dichotomisch teilte und je ein Gabelast in eine Wurzel eintrat.

Von großem Interesse ist das Verhalten der Nervenfortsätze innerhalb der Centralfasermasse. An geeigneten Präparaten, wie ein solches in Fig. 3 dargestellt ist, erkennt man, daß innerhalb der ganzen intrakapsulären Strecke zahlreiche feine Seitenästchen aus der Hauptfaser entspringen, welche sich in der „Punktsubstanz“ in ganz ähnlicher Weise verzweigen, wie dies oben schon von Fasern anderen Ursprungs geschildert wurde.

In dem gezeichneten Präparate war aber offenbar nur ein

---

1) Vergl. Bela Haller, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer, 1889, p. 39.

2) l. c. p. 35.

3) Zeitschr. f. wiss. Zool., 1849, p. 131.

kleiner Teil der sekundaren Verzweigungen wirklich gefärbt, da, wie ich mich sicher überzeugte, alle jene dunkler gefärbten Höcker und Spitzen als Ursprungsstellen feinster Ästchen anzusehen sind

Man sieht hieraus, daß Verzweigungen von Ganglienzellenfortsätzen sich auf das innigste mit solchen direkt sich verästelnder Achsencylinder innerhalb der „Punktsubstanz" durchflechten. Ob sie mit ihren feinsten Ausläufern wirkliche Anastomosen bilden, wie es vielleicht der Fall ist, konnte ich leider nicht mit voller Sicherheit nachweisen.

Es wurde schon erwähnt, daß, wenn auch die in Rede stehenden 4 Zellen fast immer erkennbar sind, die Intensität der Färbung doch erheblichen Schwankungen unterworfen ist; dies gilt weniger in Bezug auf den Nervenfortsatz als von dem Zellkörper selbst. Dieser erscheint oft gar nicht oder nur teilweise gefärbt, während der aus ihm entspringende Achsencylinder im weiteren Verlaufe deutlich hervortritt. Sehr oft ist nur die Ursprungsstelle des Nervenfortsatzes dunkel, während die Zelle sonst ungefärbt bleibt oder innerhalb derselben nur einzelne dunkle Körnchen hervortreten, die bisweilen in der Nähe des Kernes dichter angehäuft sind. Dieses Verhalten beobachtet man auch an sehr vielen anderen Zellen der Ganglien, auch an solchen, die sich in toto überhaupt niemals zu färben scheinen.

Bis zu einem gewissen Grade hat man es in der Gewalt, die Zellen in größerer Zahl stark zu färben. Es ist hierzu nur längere Einwirkung einer etwas stärkeren Farbstofflösung erforderlich. Man sieht dann oft mehrere Nervenfortsätze in die innere Kapsel derselben Seite eintreten und direkt in eine Wurzelfaser übergehen. Es kann daher keinem Zweifel unterworfen sein, daß das vorstehend geschilderte Verhalten viele der in einem Ganglion enthaltenen Zellen darbieten. Bei manchen kann man jedoch insofern ein abweichendes Verhalten konstatieren, als der stets in der Einzahl vorhandene Nervenfortsatz alsbald nach seinem Eintritt in die innere Kapsel seine Selbständigkeit verliert und sich in immer feinere Zweige teilt, die sich schließlich in der Centralfasermasse verlieren. Hierher gehören vielleicht auch gewisse ziemlich kleine, rundliche Zellen, die an stark gefärbten Ganglien in großer Zahl hervortreten und durch einen kurzen Fortsatz ausgezeichnet sind, den ich nicht weiter verfolgen konnte (Fig. 4 *d*).

So wie es eine gekreuzte Verbindung beider Ganglienhälften durch sich direkt verzweigende Achsencylinder giebt, so lassen sich auch gekreuzte Zellfortsätze in jedem Ganglion von Hirudo nachweisen.

Obschon die Zahl der Zellen, deren Nervenfortsätze dieses Verhalten zeigen, gewiß eine sehr beträchtliche ist, so sind es doch wieder nur recht wenige, die durch Methylenblau gefärbt werden. Unter diesen zeichnen sich besonders zwei am hinteren Pole jedes Ganglions nahe der Medianlinie gelegene, ziemlich große Zellen aus, deren jede einen mächtigen Fortsatz entsendet, welcher zunächst parallel der Medianebene bis fast zur Mitte des Ganglions hinzieht, um dann umzubiegen und, die gegenseitige Hälfte der Centralkapsel durchsetzend, schließlich durch die nächstgelegene Wurzel auszutreten. Zahlreiche Seitenästchen entspringen auch hier von dem Nervenfortsatz während seines Verlaufes durch das Innere des Ganglions. Da dieselben fast niemals ausgefärbt sind, so erscheinen die Achsencylinderfortsätze dicht mit kleinen Höckern und Spitzen besetzt (Fig. 4).

Betrachtet man ein Ganglion von der Ventralfläche aus oder stellt man bei Betrachtung von oben tief ein, so wird man selten eine oder mehrere Fasern vermissen, die etwa im Niveau der Kreuzungsstelle der beiden zuletzt besprochenen Nervenfortsätze in querer Richtung von einer Seite zur andern ziehen (Fig. 4 *b*, 6 *gz*).

Verfolgt man an geeigneten Präparaten eine einzelne Faser dieser (hinteren) Querkommissur, so sieht man dieselbe seitlich von den oben als „lange Bahnen" gedeuteten Fibrillenbündeln nach vorne umbiegen und parallel den letzteren das Ganglion durchziehen, um schließlich zu einer Faser der Längskommissur zu werden. Bisweilen kann man den Ursprung einer solchen Faser aus einer Ganglienzelle der Gegenseite sicher erkennen (Fig. 4 *b*, 6 *gz*).

Es handelt sich also auch hier um eine gekreuzte Leitungsbahn, durch welche, wie es scheint, die Verbindung mit einem zweiten, benachbarten Ganglion hergestellt wird. Während des ganzen Verlaufes einer solchen Faser durch den Raum der inneren Kapsel entspringen wieder zahlreiche Seitenzweige, welche sich innerhalb der Punktsubstanz weiter verästeln.

An sehr stark gefärbten Präparaten treten außer den eben besprochenen queren Kommissuren in der hinteren Hälfte des

Ganglions ebensolche auch in der Kopfhälfte hervor; doch ist es mir nicht gelungen, hier den Ursprung und Verlauf der einzelnen Fasern genügend festzustellen. Vermutlich handelt es sich aber auch hier um gekreuzte, aus Zellen der entgegengesetzten Ganglienhälfte entspringende Fasern.

Während alle bisher erwähnten Zellformen in dem bisher üblichen Sinne als „monopolare“ zu bezeichnen sind, indem es nur einen einzigen vom Zellkörper entspringenden Hauptfortsatz giebt, der sich allerdings in mannigfaltiger Weise zu verästeln vermag, kommen in den Ganglien von Hirudo doch auch multipolare Zellen vor. Wenn ich von den „Medianzellen“ Hermann's sowie den bipolaren Zellen Leydig's absehe, die ich nicht darstellen konnte, so bliebe eine unpaare in der Medianlinie nahe dem hinteren Pole des Ganglions gelegene Zelle zu erwähnen (Fig. 4 *a*), welche zu dem Faivre'schen Mediannerven in einer nahen Beziehung steht und auch zugleich mit beiden Hälften der Centralfasermasse in Verbindung tritt. Aus dem ziemlich unregelmäßig gestalteten Zellkörper, welcher oft eine eigentümlich wabige Struktur zeigt, entspringt ein dem Mediannerven sich anschließender Hauptfortsatz, der, fast die ganze Länge des Ganglions durchlaufend, Seitenzweige abgiebt, die sich beiderseits in der Centralfasermasse verlieren. Nebst diesem großen Hauptfortsatz entspringen seitlich direkt vom Zellkörper noch 2—3 kleinere Ausläufer, welche sich ebenfalls der Centralfasermasse beimischen.

Fassen wir die Resultate der vorstehenden Erörterungen zusammen, so ergiebt sich, daß die „Centralfasermasse“ („Punktsubstanz“ Leydig's) sich aus Elementen verschiedener Herkunft zusammensetzt und ein außerordentlich kompliziertes Geflecht oder vielleicht ein in sich geschlossenes Netz feinster Nervenfasern darstellt, welches teils aus der Verästelung von Ganglienzellenfortsätzen, teils aus direkt sich verzweigenden Wurzelfasern hervorgeht, wozu noch Seitenzweige der die Ganglien durchsetzenden Kommissuren-Längsfasern kommen. In dem Fig. 7 gezeichneten Schema habe ich versucht, die wesentlichsten der mit Methylenblau färbbaren Elemente in den Ganglien von Hirudo übersichtlich darzustellen.

II. Nereis pelagica.

Diese an den westlichen Klippen von Helgoland sehr häufige, ziemlich große Annelidenform eignet sich ebenfalls sehr gut zur Untersuchung der feineren Struktur der Ganglien des Bauchstranges mittels Methylenblau. In gewisser Beziehung liefern die Befunde an diesem Objekte eine sehr erwünschte Ergänzung zu den Beobachtungen an den Ganglien von Hirudo. Es gilt dies insbesondere hinsichtlich der Ganglienzellen, welche mit ihren oft enorm langen Fortsätzen und deren feinsten Verzweigungen bei Nereis in einer viel vollkommeneren Weise zur Darstellung gelangen.

Am leichtesten ist das Kopfende des Bauchstranges frei zu präparieren, und ich benutzte daher in der Regel auch nur dieses, zumal die vordersten Ganglien zugleich die größten sind. Da eine dickere, undurchsichtige Scheide fehlt, so kann man die vom Rücken her bloßgelegte Ganglienkette ohne weiteres in die Farbstofflösung bringen, auf deren Bereitung jedoch in diesem Falle mehr Sorgfalt zu verwenden ist, als wenn es sich um Süßwassertiere handelt. Die geringe Löslichkeit des Methylenblau im Seewasser bedingt es, daß leicht feinkörnige oder krystallinische Niederschläge entstehen, die an der Oberfläche der eingelegten Objekte festhaften und dieselben in störendster Weise verunreinigen. Da beim Filtrieren durch Papier ein großer Teil des gelösten Farbstoffes in diesem zurückbleibt, so muß nach Absetzen des ungelösten Rückstandes oder des gebildeten Niederschlages die klare, überstehende Lösung vorsichtig abgegossen werden. Da auch bei längerem Stehen dieser letzteren sich an den Wänden des Gefäßes ein Teil des Farbstoffes ausscheidet, so thut man gut, die Lösung jedesmal im Uhrglas frisch zu bereiten. Nach höchstens dreistündigem Verweilen in einer auf weißer Unterlage himmelblauen Lösung sind die eingelegten Stücke in der Regel genügend gefärbt, um sofort in der oben beschriebenen Weise fixiert zu werden.

Aus jedem der länglich-spindelförmigen Ganglien entspringen 4 Paare von Wurzeln, 2 stärkere und 2 schwächere, die wie das Ganglion selbst nach außen von einer lockeren, durchsichtigen Scheide umhüllt werden, die man zwar mit einiger Sorgfalt abpräparieren kann, was jedoch für das Gelingen der Färbung keineswegs erforderlich ist. Bisweilen beeinträchtigen allerdings die zahlreichen verzweigten und rundlichen Zellen, welche sich inner-

halb dieser Hülle dunkel färben, die Schönheit des mikroskopischen Bildes nicht unwesentlich. Im übrigen ist von der Stützsubstanz und den umhüllenden Teilen im Innern der Ganglien wenig oder nichts zu erkennen. Um so schärfer treten die nervösen Elemente hervor, von denen sowohl Fasern wie Zellen nach Behandlung mit pikrinsaurem Ammoniak eine fast schwarze Färbung annehmen und sich daher von dem durchsichtigen, blaßgelben Grunde überaus scharf abheben.

Längs der Dorsalfläche der Ganglienkette sieht man schon vor dem Fixieren ein breites, intensiv blaues Band verlaufen, welches sich bei mikroskopischer Untersuchung als ein Aggregat ziemlich breiter Längsfasern erweist, die innerhalb der äußeren Hülle liegen und mit dieser zusammen leicht entfernt werden können. Ich bin geneigt, dieselben für Züge von Längsmuskeln zu halten, da sie mit der Ganglienkette gar nicht zusammenhängen und auch sonst sich von Nerven beträchtlich unterscheiden.

An der Dorsalfläche der Ganglien erkennt man wieder wie bei Hirudo zahlreiche, aus den Längskommissuren stammende, meist sehr feine Nervenfasern, die hier und da zarte Seitenästchen abgeben. Bei tieferer Einstellung treten dann zwei Hauptzüge von Längsfasern hervor, welche beiderseits längs der äußeren Grenze der Punktsubstanz verlaufen und deutlich ein ventrales und dorsales Bündel erkennen lassen. Das letztere wird ganz vorwiegend aus Fasern gebildet, welche den Nebenwurzeln entstammen, beziehungsweise in dieselben übertreten, und enthält Elemente von sehr verschiedener Dicke, während der ventrale Faserzug, sofern seine Bestandteile gut gefärbt sind, als ein geschlossenes Bündel gleichstarker Fibrillen erscheint, das in seinem Aussehen sofort an jene „langen Bahnen" bei Hirudo erinnert und wie diese je einen Ast in die zwei stärkeren Wurzeln derselben Seite entsendet (Fig. 12 *l*). Auch an der medianen Seite jeder Ganglienhälfte bemerkt man meist eine dichtere Anhäufung von Längsfasern, über deren Herkunft noch Näheres mitzuteilen sein wird. Der übrige Raum der Ganglien erscheint an gut gefärbten Präparaten nach allen Richtungen hin durchzogen von zahllosen, teils verästelten, teils unverzweigten Fasern und Fibrillen, so daß es, wie auch an stark tingierten Präparaten von Hirudo, kaum möglich ist, einzelne Leitungsbahnen auf weitere Strecken hin zu verfolgen. Während aber bei Hirudo die sich direkt verästelnden Achsencylinder im mikroskopischen Bilde vor allem hervortreten, sind es bei Nereis umgekehrt die Zellfort-

sätze und deren reiche Verzweigungen, welche als charakteristisch in den Vordergrund treten.

Unter den zahlreichen, in ihrer Größe nur wenig verschiedenen Zellen, welche in jedem Ganglion seitlich und ventralwärts eine periphere Schicht bilden, sind es wieder nur einige, welche durch Methylenblau gefärbt werden. Diese zeichnen sich sämtlich durch einen oft ungewöhnlich langen, mehr oder weniger reich verzweigten Nervenfortsatz aus, der entweder auf derselben Seite verbleibt oder in die entgegengesetzte Ganglienhälfte hinüberkreuzt, um schließlich als Achsencylinder in eine Wurzel einzutreten oder in einer Längskommissur auf- oder abwärtszuziehen (Fig. 14, Schema).

Von der Regel, daß in einem und demselben Ganglion beiderseits stets symmetrisch gelegene Zellen gefärbt werden, beobachtet man bei Nereis häufig Ausnahmen, indem innerhalb beider Hälften ungleichwertige Elemente hervortreten.

In dem in Fig. 14 entworfenen Schema sind alle diejenigen Zellen mit ihren Nervenfortsätzen dargestellt, welche ich bei Durchsicht einer ziemlich großen Zahl von Präparaten deutlich gefärbt fand. Durch die zahlreichen, in der Medianlinie sich kreuzenden Fortsätze scheint ein sehr inniger Zusammenhang beider Ganglienhälften vermittelt zu werden, während zugleich durch die oft vorkommenden T-förmigen Teilungen in der Längsrichtung auseinanderliegende Gebiete eines und desselben oder benachbarter Ganglien verknüpft erscheinen. Fast sämtliche Nervenfortsätze, beziehungsweise deren Hauptäste verlaufen, sofern sie nicht sofort in die nächst gelegene Wurzel umbiegen, eine Strecke weit parallel der Längsachse des Ganglions, und da sie hierbei jederseits längs des äußeren Randes der Centralfasermasse hinziehen, so bilden sie einen wesentlichen Bestandteil der an gleicher Stelle befindlichen, schon erwähnten Längsfaserzüge. Außer der T-förmigen Hauptteilung vieler Nervenfortsätze sieht man von allen überaus zahlreiche, feine und feinste Zweige entspringen, die ihrerseits wieder auf das reichste verästelt die Centralfasermasse nach allen Richtungen durchziehen.

Die in Fig. 8—11 mit möglichster Treue dargestellten Zellen mit ihren Nervenfortsätzen und sekundären Verzweigungen dürften das erwähnte Verhalten genügend illustrieren.

Auch bei Nereis ist es mir nie gelungen, Anastomosen von Zellfortsätzen untereinander oder mit Fasern, die aus anderer Quelle stammen, mit Sicherheit zu sehen.

Während bei der großen Mehrzahl der durch Methylenblau

darstellbaren Ganglienzellen der Nervenfortsatz seine Selbständigkeit bewahrt und entweder in eine Wurzel oder in eine Längskommissur eintritt, scheint er sich bei gewissen Zellen durch fortgesetzte Teilung vollständig innerhalb der Centralfasermasse aufzulösen. Doch sind über diesen Punkt noch weitere Untersuchungen erforderlich, und das Gleiche gilt auch in Bezug auf das Verhalten derjenigen Fasern, welche durch die Wurzeln in das Ganglion eintreten und sich hier verzweigen, ohne direkt mit Zellen in Verbindung zu treten.

Nur selten ist dies so deutlich zu erkennen, wie an den in Fig. 11—13 dargestellten Präparaten. Doch ist offenbar auch hier nur ein kleiner Teil der Verzweigungen wirklich gefärbt gewesen. Die direkte Teilung scheint übrigens in verschiedener Weise bei verschiedenen Fasern zu erfolgen. So sieht man häufig, daß eine Wurzelfaser sich zunächst in ähnlicher Weise T-förmig teilt, wie man es an vielen Zellfortsätzen beobachtet. Die beiden Hauptäste verlaufen dann parallel der Längsachse, entweder an der äußeren oder inneren Grenze der entsprechenden Hälfte der Centralfasermasse, und bilden daher ebenfalls Bestandteile der schon oft erwähnten Längsfaserzüge (Fig. 13). Aus diesen Hauptästen entspringen sehr feine Seitenzweige, welche in die Centralfasermasse eindringen.

Werfen wir einen vergleichenden Blick auf die eben geschilderten Strukturverhältnisse bei Nereis und Hirudo, so läßt sich bei aller Verschiedenheit im einzelnen doch die Übereinstimmung in den allgemeinen Zügen kaum verkennen. In beiden Fällen finden wir als wesentlichste Formbestandteile der Leydigschen Punktsubstanz ein außerordentlich kompliziertes Geflecht feiner und feinster Nervenfasern, welche aus dreifacher Quelle stammen. Einmal geben durchziehende Längsfasern während ihres Verlaufes durch das Ganglion zahlreiche Seitenzweige ab, die sich weiter verästeln; dann treten durch sämtliche Wurzeln Fasern ein, die, ohne direkt mit Zellen zusammenzuhängen, sich ebenfalls innerhalb der Punktsubstanz auf das reichste verzweigen, und endlich liefern einen wesentlichen Anteil die zahllosen sekundären Verzweigungen der Nervenfortsätze der Ganglienzellen. In beiden Fällen ließen sich ferner zwei die ganze Ganglienkette durchziehende Fibrillenbündel nachweisen, von welchen bei Hirudo in jede, bei Nereis nur in die vier dickeren Wurzeln je ein Anteil abzweigt; dieselben sind wahrscheinlich als „lange Bahnen“ zu betrachten.

III. Astacus fluv. und Oniscus.

Wenn schon die im Vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen über den Bau der Ganglien von Hirudo und Nereis noch weiterer Vervollständigung bedürfen, so gilt das in einem noch ungleich höheren Grade von den im Folgenden kurz zu erwähnenden Beobachtungen an den Ganglien der genannten Crustaceen. Ich kann als Entschuldigung für die Mitteilung dieser ganz zusammenhangslosen Bruchstücke nur wieder anführen, daß es mir hauptsächlich darauf ankam, die Anwendbarkeit der Methode auch noch in anderen Fällen zu prüfen.

Es war mir leider nicht möglich, von Flußkrebsen so kleine Exemplare in hinreichender Menge zu erhalten, wie sie voraussichtlich für die beabsichtigten Untersuchungen am vorteilhaftesten sein dürften. Junge, 3—5 cm lange Tiere werden, wie ich glaube, ein ganz vorzügliches Untersuchungsmaterial abgeben. Bei älteren, größeren Exemplaren machen sich dagegen alle schon eingangs erwähnten Nachteile sehr störend bemerkbar. Immerhin gelingt es sowohl nach Injektion einer starken Lösung von Methylenblau in den Thoraxraum, wie auch bei direkter Färbung im Uhrglas schöne und instruktive Präparate zu gewinnen, an denen wieder vorwiegend die faserigen Elemente, weniger gut die Zellen hervortreten. Von den letzteren erscheinen gewöhnlich nur kleinere Formen intensiv gefärbt. Man erkennt an denselben (Fig. 16) in der Regel leicht den reich verzweigten Nervenfortsatz, welcher sich meist ganz in dem centralen Fasergeflechte auflöst, ohne in eine Wurzel einzutreten. Die größeren und großen Ganglienzellen färben sich immer nur sehr schwach, so daß es selten gelingt, über das Verhalten ihrer Fortsätze Aufschluß zu erhalten. Ein besonders gelungenes derartiges Präparat habe ich mit möglichster Treue in Fig. 15 darzustellen versucht. Es handelt sich hier um einen ziemlich großen, jederseits zwischen den beiden Hauptnervenwurzeln gelegenen Zellkörper, in dessen Innern zahllose feine Körnchen liegen, welche auch nach dem Fixieren eine grünlichblaue Färbung behalten. Der mächtige braun gefärbte Nervenfortsatz steigt zunächst nach der Dorsalfläche des Ganglions empor, verläuft dann eine Strecke weit in querer Richtung, um schließlich in der Nähe der Medianlinie bogenförmig nach hinten umzubiegen und als Bestandteil der dritten gleichseitigen Nervenwurzel, welche jederseits aus der Längskommissur hervortritt, nach der Peripherie zu ziehen. Schon in der Nähe des Ursprungs aus

der Zelle giebt der platte, bandförmige, hier und da ein streifiges Aussehen zeigende Nervenfortsatz kleinere verzweigte Ästchen ab, und ähnliche sieht man auch im weiteren Verlaufe entspringen. An allen macht sich ein eigentümlicher Typus der Verzweigung bemerkbar, den man vielleicht am besten als dendritisch bezeichnen kann. Aus den ziemlich dicken, aber kurzen Hauptästen treten, nahe bei einander stehend, zahlreiche, sehr feine und zu Büscheln gruppierte Ästchen hervor, die oft mit einer feinen Spitze zu enden scheinen.

Ein besonders mächtiger, dem Hauptstamme an Dicke kaum nachstehender Ast, der sich auf das reichste verzweigt, entspringt von jenem an der Stelle, wo er nach hinten umbiegt, so daß man eigentlich von einer T-förmigen Teilung des Nervenfortsatzes sprechen könnte, da der nach dem vorderen Rande des Ganglions hinziehende Ast sich gewissermaßen direkt in jenen breiten, bandförmigen Achsencylinder fortsetzt, welcher durch die hinterste Wurzel austritt (Fig. 15). Die Abbildung dürfte viel besser als eine weitläufige Beschreibung eine Vorstellung von der sehr eigentümlichen und überaus komplizierten Verzweigung jenes nach vorne ziehenden, mächtigen Astes geben, welche in ihrem Charakter von dem bei den Würmern vorhandenen Typus ganz wesentlich abweicht.

Stellenweise hat es den Anschein, als ob die feineren Ästchen miteinander anastomosierten, doch läßt sich dies wegen der großen Zahl neben- und übereinander wegziehender Zweige nicht mit Bestimmtheit entscheiden.

In ganz gleicher Weise, wie diese Zellfortsätze, verzweigen sich innerhalb der Krebsganglien auch Fasern, welche durch die Wurzeln einstrahlen, ohne direkt mit Zellen zusammenzuhängen. Es sind dies auch ziemlich breite, bandartig plattgedrückte Achsencylinder, welche sich bei genügendem Luftzutritt ziemlich leicht und intensiv färben, aber auch ebenso leicht wieder entfärben, wenn der Luftzutritt irgend behindert wird. Man muß daher besonders bei dem Fixieren solcher Präparate sehr vorsichtig sein und insbesondere auch darauf achten, daß stets die dorsale Fläche nach oben gekehrt bleibt, da die in Rede stehenden Fasern und Zellfortsätze ziemlich oberflächlich verlaufen.

In ihrem Verhalten gegen den Farbstoff stimmen die bekannten riesigen längsverlaufenden Nervenfasern (Neurochorde) des Krebsmarkes vollständig mit den eben geschilderten überein. Sie erscheinen wie diese am frischen, nicht fixierten Präparate

als breite, vollkommen homogene, schön himmelblau gefärbte Bänder, welche bei Einwirkung von pikrinsaurem Ammoniak sehr oft ein eigentümlich geflecktes oder punktiertes Aussehen erhalten, indem die bräunliche Färbung sich nur auf einzelne kleine Stellen beschränkt, während alles andere farblos wird. Bei den im Ganglion sich verzweigenden breitesten Wurzelfasern ist dies aber nur innerhalb der extraganglionären Strecke der Fall, während die intraganglionären Äste und Zweige zwar auch stark abblassen, aber doch eine mehr gleichmäßige hellbräunliche Färbung annehmen.

An jedem gut gefärbten Präparate sieht man in den Wurzeln nebst den breiten Fasern noch eine sehr große Zahl schmaler, welche sich innerhalb der Punktsubstanz ebenfalls in der mannigfaltigsten Weise verzweigen, teilweise auch die Medianlinie überschreiten und so eine innige Verbindung beider Ganglienhälften vermitteln. Dazu kommen noch zahlreiche Seitenzweige von Fasern des verschiedensten Kalibers, welche, aus den Längskommissuren kommend, das Ganglion durchsetzen oder in demselben endigen. Auf diese Weise entsteht wieder innerhalb der Punktsubstanz ein unentwirrbares Geflecht von Fasern und Fibrillen, wie wir dies auch schon bei Hirudo und Nereis fanden.

Sehr instruktive Präparate erhält man von Oniscus, wenn man den ganzen Bauchstrang im Uhrglas färbt; sie sind vielleicht am meisten geeignet, eine Vorstellung von der ganz außerordentlichen Kompliziertheit der centralen Nervenendigungen zu geben. Namentlich sind es Fasern, welche aus den Wurzeln stammen, aber auch solche der Kommissuren, die sich innerhalb der „Punktsubstanz“ auf das zierlichste dendritisch verästeln, so reich, wie man dies bei Würmern niemals beobachtet (Fig. 17—20). Besonders dicht erscheint das Fasergewirr in der Nähe der Wurzelursprünge (Fig. 17, 18), sowie längs des vorderen Randes jedes Ganglions. Wie beim Flußkrebs färben sich auch hier nur wenige, meist sehr kleine Zellen, deren Nervenfortsatz, wie es scheint, vollständig in der Centralfasermasse aufgeht. Über das Verhalten der größeren Zellen müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

IV. Übersicht der Ergebnisse.

Obschon die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen sich nur auf ein sehr kleines Material beziehen und daher naturgemäß weitere Verallgemeinerungen nicht gestatten,

so möchte ich doch nicht unterlassen, einige Bemerkungen bezüglich der möglichen physiologischen Bedeutung einiger in allen Fällen wiederkehrenden Strukturverhältnisse hinzuzufügen, welche, wie es scheint, auch bei den Wirbeltieren gegeben sind.

Vom physiologischen Gesichtspunkte aus interessiert vor allem die Frage, in welcher Weise im Centrum motorische und sensible oder allgemeiner centrifugal und centripetal leitende Fasern miteinander anatomisch verknüpft sind. Man wird hier vor allem die Thatsache im Auge behalten müssen, daß, wenigstens unter gewissen Verhältnissen (wie z. B. bei der Strychninvergiftung), die dem Centrum (Rückenmark der Wirbeltiere) auf der Bahn irgend eines sensiblen Nerven zugeleitete Erregung ganz diffus irradiert. Ist das Rückenmark mit einer genügenden Dosis des Alkaloids vergiftet, so wird von allen wirksamen, ihrem Orte nach noch so verschiedenen sensiblen Reizen eine gleichzeitige Zusammenziehung aller Skelettmuskeln ausgelöst. Diese Thatsache scheint nur erklärbar, wenn im Rückenmarke nicht nur sämtliche motorische Fasern untereinander, sondern auch mit sämtlichen sensiblen Fasern auf das innigste zusammenhängen oder, wie man sich vielleicht vorsichtiger ausdrücken kann, in leitender Verbindung stehen. Die histologische Untersuchung hat bisher dieses physiologische Postulat nur in sehr ungenügender Weise zu stützen vermocht. Zwar lag es nahe, in den großen multipolaren Ganglienzellen der Vorderhörner mit ihren zahlreichen, verästelten „Protoplasmafortsätzen“ und dem direkt in eine vordere Wurzelfaser übergehenden Deiters'schen Fortsatz jene Elemente zu erblicken, durch welche die von der Peripherie kommenden, funktionell verschiedenen Nervenfasern im Centrum anatomisch verkettet werden. Diese Vorstellung fand auch ihren Ausdruck in der von Gerlach vertretenen Lehre, derzufolge aus den Protoplasmafortsätzen der Ganglien ein äußerst reiches Netz feinster Nervenfibrillen hervorgehen sollte, welches nicht nur die Vorderhornzellen untereinander, sondern auch mit den im Hinterhorn gelegenen Ganglienzellen sowie mit hinteren Wurzelfasern verknüpft, welche nach Gerlach, ohne vorher mit Zellen in direkte Verbindung zu treten, sich sofort in ein feines Fasernetz auflösen sollen. Obschon nicht vollkommen sicher begründet, gewann diese Lehre doch eine große Verbreitung, da sie eben auch den physiologischen Bedürfnissen am besten zu entsprechen schien. Man kann sagen, daß seit Gerlach in der Rückenmarks-Histologie,

wenigstens in bezug auf den feineren Bau der grauen Substanz und die Frage der centralen Nervenendigungen, kein wesentlicher Fortschritt gemacht wurde, bis in neuester Zeit Golgi mit Hilfe seiner neuen Methode unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete mit einem Male in ungeahnter Weise förderte.

Ich werde auf die grundlegenden Untersuchungen Golgi's [1]), deren ausführliche Veröffentlichung noch aussteht, hier nur insoweit eingehen, als mir Berührungspunkte zwischen seinen Befunden an Wirbeltieren und meinen eigenen Erfahrungen an Wirbellosen gegeben zu sein scheinen. In Übereinstimmung mit Gerlach nimmt auch Golgi ein allgemeines Nervennetz an, welches vom Rückenmarke aus „sich durch das verlängerte Mark hindurch in das feine Nervennetz fortsetzt, welches in gleicher Weise in sämtlichen Schichten der grauen Substanz des Gehirns existiert". (l. c. p. 376.) An der Bildung dieses Netzes beteiligen sich im Rückenmarke Fibrillen verschiedenen Ursprungs, einmal solche, welche aus der Verzweigung von Nervenfortsätzen der Ganglienzellen hervorgehen, ferner solche, die aus der direkten Verästelung einstrahlender Wurzelfasern, sowie gewisser, den Strängen der weißen Substanz angehöriger Fasern stammen. Bezüglich der Ganglienzellen, welche im ganzen Rückenmarke im wesentlichen denselben Bau zeigen, weichen Golgi's Angaben von den bisher geltenden Anschauungen hauptsächlich in 2 Punkten ab: erstlich findet Golgi den allen Zellen, und zwar stets in der Einzahl zukommenden Deiters'schen oder Nervenfortsatz verzweigt, und zweitens schreibt er den Protoplasmafortsätzen, welche weder direkt noch indirekt den Ausgangspunkt von Nervenfasern bilden, wohl aber nahe Beziehungen zu den Blutgefäßen und Bindegewebszellen haben sollen, lediglich eine trophische Funktion für die Zellen zu. „Vom Standpunkte ihrer spezifischen Funktion betrachtet, können sonach sämtliche Nervenzellen des Rückenmarkes als monopolar angesehen werden." (l. c. p. 375.) Je nachdem der Nervenfortsatz seine Individualität bewahrt und nur wenige Seitenzweige abgiebt, oder sich vollkommen im centralen Nervennetz auflöst, unterscheidet Golgi zwei Typen von Zellen und ebenso auch nach der Art ihrer Endigung im Centrum 2 Typen von Fasern. Die einen stehen direkt mit Nervenzellen in Verbindung, aus deren Nervenfortsatz sie hervorgehen; sie geben während ihres centralen Verlaufes nur wenige, durch reiche Ver-

1) Anatom. Anzeiger, V. Jahrg., 1890, No. 13—15.

ästelung an der Bildung des allgemeinen Nervennetzes sich beteiligende Seitenfibrillen ab. Der andere Typus wird durch Fasern repräsentiert, welche nicht direkt mit Nervenzellen in Verbindung treten, sondern nach ihrem Eintritt in die graue Substanz sich daselbst auf das kompliziertesto verzweigen und so ebenfalls zur Bildung des allgemeinen Nervennetzes beitragen.

Da nach Golgi's Untersuchungen die (motorischen) vorderen Wurzeln des Rückenmarkes ausschließlich aus Fasern des ersten Typus bestehen, während die hinteren (sensiblen) Wurzeln ebenso ausschließlich sich aus Fasern des zweiten Typus zusammensetzen, so scheint der so charakteristische, morphologische Unterschied der Verschiedenheit der Funktion zu entsprechen.

Wenn man mit diesen Ergebnissen der sehr ausgedehnten Untersuchungen Golgi's die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen an den Ganglien des Bauchstranges wirbelloser Tiere vergleicht, so kann die weitgehende Übereinstimmung in Bezug auf das allgemeine morphologische Verhalten der im Ganglion wurzelnden Nervenfasern sowie der Zellen und ihrer Fortsätze nicht verkannt werden.

Schon in den Wurzeln selbst wie in den Längskommissuren machen sich auffallende Verschiedenheiten der darin verlaufenden Fasern bezüglich ihrer Kaliberverhältnisse geltend; doch lassen sich hieraus mit Rücksicht auf ihren funktionellen Charakter um so weniger sichere Schlüsse ziehen, als sowohl breite wie schmale Fasern im Centrum in ganz gleicher Weise endigen können. Während viele derselben nach ihrem Eintritt in das Ganglion sich innerhalb der „Punktsubstanz" auf das reichste verzweigen und dort in keinem direkten Zusammenhang mit Zellen stehen, lassen sich andere Achsencylinder ohne Schwierigkeit bis zu Ganglienzellen verfolgen, von deren Nervenfortsatz sie einfache Verlängerungen darstellen.

Es liegt sehr nahe, diese beiden Fasertypen mit jenen zu vergleichen, welche Golgi bei seinen Untersuchungen über die centralen Endigungen der vorderen und hinteren Wurzeln aufstellen konnte, und demgemäß auch bei den Wirbellosen die direkte Verzweigung als ein Charakteristikum sensibler Fasern anzusehen, die unmittelbar aus Zellen entspringenden Achsencylinder dagegen für motorisch zu halten. Freilich kann sich diese Annahme vorläufig nur auf einen Analogieschluß stützen, da ein gesonderter Verlauf funktionell zusammengehöriger Wurzelfasern vor ihrem

Eintritt ins Centrum wie in den vorderen und hinteren Spinalwurzeln bei Wirbellosen nicht vorzukommen scheint. Möglicherweise läßt sich der Frage durch Untersuchung der Degenerationserscheinungen nach Wurzeldurchtrennung, die auch bei Wirbellosen nicht undurchführbar erscheint, näher treten.

Auch den beiden von Golgi im Rückenmarke unterschiedenen Zellformen lassen sich analoge aus den Ganglien der Wirbellosen an die Seite stellen. Hierfür liefern schon die bisher vorliegenden Untersuchungen reiches Material [1]). Die große Mehrzahl der von mir beobachteten Ganglienzellen gehört Golgi's I. Typus an, indem der oft außerordentlich lange Nervenfortsatz seine Selbständigkeit, ungeachtet der Abgabe einer oft sehr großen Zahl von Seitenzweigen, bewahrt und schließlich durch eine Wurzel austritt oder in einer Längskommissur weiterverläuft. Abgesehen von der vielleicht reicheren Verästelung, möchte als Unterschied von den motorischen Rückenmarkszellen einerseits das Fehlen der Protoplasmafortsätze (alle von mir beobachteten Zellen mit einer einzigen Ausnahme sind auch im anatomischen Sinne monopolar), und andererseits die häufig vorkommende dichotomische oder T-förmige Teilung des Nervenfortsatzes zu erwähnen sein. Hält man mit Golgi diejenigen Zellen, deren Nervenfortsatz bei seiner Verzweigung vollkommen im centralen Nervennetz aufgeht, für sensorisch, so fällt auf, daß sich analoge Formen in den Ganglien der von mir untersuchten Würmer nur spärlich und in ziemlich unvollkommener Weise darstellen lassen. Zahlreich und mit reichverzweigtem Nervenfortsatz finden sie sich dagegen bei Astacus, wo sie jene, meist ziemlich kleinen Zellformen darstellen, welche immer zuerst und am intensivsten gefärbt erscheinen.

Mit Rücksicht auf das oben erwähnte physiologische Postulat einer allseitigen, leitenden Verbindung motorischer und sensibler Elemente innerhalb der nervösen Centren, erscheint offenbar als die nächstliegende Annahme die eines direkten anatomischen Zusammenhanges der verschiedenen, die „Centralfasermasse" bildenden nervösen Elemente, so daß diese letztere im Sinne Gerlach's und Golgi's als ein äußerst kompliziertes, in sich zusammenhängendes Netzwerk aufzufassen wäre. So sehr auch stellenweise meine Präparate zu Gunsten dieser Anschauung zu sprechen

1) Vergl. insbesondere die Arbeiten von Rawitz (Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. XX, N. F. XIII, 1887).

scheinen (vergl. Fig. 6), so konnte ich doch zu keiner vollen Gewißheit kommen, da die allerfeinsten Ramifikationen in der Regel nur unvollständig zur Darstellung gelangen. Sicher ist, daß innerhalb der gröberen Nervenverzweigungen keinerlei Anastomosen vorkommen.

Für das Vorhandensein eines äußerst feinen Nervennetzes innerhalb der „Punktsubstanz" in den Ganglien der Wirbellosen sprechen übrigens auch die Resultate mehrerer neuerer Arbeiten. Während man früher die Punktsubstanz meist als einen „Filz" oder als ein „Geflecht" oder „Gewirr" feinster Fäserchen bezeichnete, behaupten Rawitz [1]) und Bela Heller [2]) neuerdings mit großer Bestimmtheit die Existenz eines feinsten Nervennetzes, das entweder allein, oder gestützt durch ein ähnliches, nur gröberes bindegewebiges Netzwerk, den wichtigsten Bestandteil der „Punktsubstanz" bilden würde.

Wie dem nun auch sei, ob ein centrales Nervennetz existiert oder ob die funktionell verschiedenen Elemente im Centrum in anderer Weise miteinander in Beziehung gesetzt sind, unter allen Umständen werden die Verhältnisse der centralen Erregungsleitung außerordentlich komplizierte sein müssen. Dies ergiebt sich unmittelbar aus den anatomischen Befunden. Es kann auch bei den Wirbellosen nicht davon die Rede sein, die anatomische Grundlage eines Reflexbogens in schematischer Weise als eine Gruppe miteinander anastomosierender Zellen mit zu- und ableitenden Nervenfasern zu betrachten, sondern die Verhältnisse gestalten sich schon auf einer relativ niedrigen Stufe der Entwickelung viel komplizierter und zum mindesten ebenso verwickelt wie bei den Wirbeltieren. Dies gilt insbesondere auch in Bezug auf den Reichtum der Verzweigung von Nervenfasern und Zellfortsätzen innerhalb der Centralorgane. Beiläufig sei hier daran erinnert, daß, wenigstens bei manchen Wirbellosen, auch die peripheren Nervenendigungen vielfach durch auffallend reiche Verzweigungen ausgezeichnet sind. Bekannt sind ja die zahlreichen Teilungen von Nervenfasern schon innerhalb der feineren Stämmchen und Äste bei den Krebsen und wer je einen mit Methylenblau gut gefärbten Krebsmuskel mit den

---

1) Das centrale Nervensystem der Acephalen, Jenaische Zeitschr., Bd. XX, 1887.

2) Studien über marine Rhipidoplossen, Morph. Jahrb., Bd. XI, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Central-Nervensystems höherer Würmer, Wien 1889.

darin enthaltenen überaus reichen Nervenverzweigungen gesehen hat und damit die räumlich viel beschränktere Verästelung des Achsencylinders innerhalb der motorischen „Endplatten“ der Wirbeltiermuskeln vergleicht, wird dem Gesagten zustimmen müssen.

Die Vorstellung, welche man sich von der Erregungsleitung im Centrum auf Grund der anatomischen Befunde bilden kann, hängt sehr wesentlich mit von den Annahmen ab, welche man bezüglich des feineren Baues der Achsencylinder macht; aber schon dieser letztere Begriff ist bei den Wirbellosen sehr schwankend. Wenn es noch Berechtigung hat, die breiteren, rundlichen oder bandartig-flachen Fasern, denen man bei den meisten Wirbellosen innerhalb der peripheren Nervenstämme, sowie in den Nervenwurzeln und Kommissuren begegnet, als „Achsencylinder“ zu bezeichnen, so gerät man doch schon in Zweifel bei jenen feinen, meist durch variköse Anschwellungen ausgezeichneten Fasern, welche an gleicher Stelle wie die erstgenannten, und mit ihnen oft in gemeinsamer Scheide eingeschlossen, verlaufen. Auch diese Verhältnisse lassen sich durch die Methylenblaufärbung in unübertrefflicher Klarheit darstellen. Schon Waldeyer[1]) kam bei seinen Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Achsencylinders bei Wirbellosen zu dem Resultate, daß manchen Evertebraten das Äquivalent einer „Nervenfaser“ der Wirbeltiere im morphologischen Sinne überhaupt mangelt. So erscheinen bei den Acephalen sämtliche aus einer Ganglienabteilung austretenden Fasern in ein einziges großes Bündel von „Achsen fibrillen“ zusammengefaßt, und ähnliche „Fibrillen“ sieht man entweder einzeln oder zu mehr oder weniger geschlossenen Bündeln vereint in den Nerven und Kommissuren anderer Wirbellosen neben scheinbar strukturlosen, breiteren „Fasern“ dahinziehen. Ein gutes Beispiel solcher Fibrillenbündel liefern auch jene oben als „lange Bahnen“ gedeuteten 2 längsverlaufenden Züge im Bauchmark von Hirudo und Nereis. Dieselben sind auch deshalb von besonderem Interesse, weil man an den Abgangsstellen der Seitenäste, wenigstens in manchen Fällen, recht deutlich eine Verzweigung einzelner Fibrillen zu erkennen vermag, was vielleicht darauf hinweist, daß Ähnliches auch bei anderen sich verästelnden Nervenfasern der Fall ist, wo bei Färbung mit Methylenblau die fibrilläre Struktur nur undeutlich oder gar nicht

1) Zeitschr. f. rationelle Medizin, 1863.

zum Ausdruck kommt. Daß dieselbe auch in solchen Fällen vorhanden ist, scheint mir aus der oft konstatierten Thatsache hervorzugehen, daß, wie besonders bei Oniscus, gewisse Fasern, welche innerhalb der Kommissuren keine Spur fibrillärer Struktur erkennen lassen, im Innern eines Ganglions als ein Bündel feinster Fibrillen erscheinen. Immerhin bleibt es auffallend, daß die große Mehrzahl der breiten Fasern und sogar jene, welche stets als klassisches Beispiel fibrillärer Struktur der Nervenfasern wirbelloser Tiere angeführt werden, die Neurochorde von Astacus, bei Färbung mit Methylenblau im frischen Zustande vollkommen homogen erscheinen.

Nimmt man demungeachtet die „Fibrillen" („Achsenfäden" Kölliker's) als allgemeine Elementarbestandteile der Nervenfasern wirbelloser Tiere an, so erhebt sich sofort die weitere Frage, ob denselben isoliertes Leitungsvermögen zukommt, auch wenn eine Mehrheit von ihnen zur Bildung einer breiteren Faser zusammentritt. Da, wie es scheint, bei Wirbellosen feinste Nervenfasern vorkommen, welche nur eine einzige Fibrille enthalten, so liegt die Bejahung der aufgeworfenen Frage sehr nahe, um so mehr als auch gewisse Strukturverhältnisse der nervösen Centren nur unter dieser Voraussetzung verständlich erscheinen.

Unter der Voraussetzung nämlich, daß die oben beschriebenen, monopolaren Ganglienzellen, deren Fortsatz direkt in eine Wurzelfaser übergeht, wirklich motorischen Charakter besitzen, und unter der weiteren Vorausssetzung, daß sie zugleich diejenigen Teile sind, welche die Reflexübertragung vermitteln, sieht man sich zu der Annahme gedrängt, daß der Nervenfortsatz Erregungsimpulse sowohl in centrifugaler wie auch in centripetaler Richtung leitet. Denn da die Zelle außer durch die feinen, reichverzweigten, sekundären Seitenästchen des Nervenfortsatzes sonst in keiner Verbindung mit anderen nervösen Teilen des Ganglions steht, jene aber wahrscheinlich mit den feinsten Ausläufern der direkt im Centrum sich verzweigenden (sensiblen?) Nervenfasern in leitender Verbindung stehen, so könnten centripetal gerichtete Impulse nur unter Vermittelung der sekundären Zweige der Achsencylinderfortsätze den als Reflexcentren fungierenden Ganglienzellen zugeleitet werden. Dies würde offenbar leichter verständlich, wenn jeder Nervenfortsatz aus einer Summe funktionell verschiedener und isoliert leitender Fibrillen besteht. Es könnte dann, wie Kölliker[1]) bei Besprechung der Untersuchungen von Golgi und

Nansen hervorhebt, „eine motorische Zelle vom centralen Nervennetze aus durch gewisse Fibrillen ihres Achsencylinderfortsatzes centripetal erregt werden und durch andere centrifugale Wirkungen entfalten."

Alle derartigen Erwägungen werden aber wohl erst dann einen größeren Wert beanspruchen dürfen, wenn durch fortgesetzte vergleichende Untersuchungen unsere Kenntnisse vom feineren Bau der nervösen Centren noch erheblich weiter fortgeschritten sein werden, als es zur Zeit der Fall ist.

---

1) Handbuch d. Gewebelehre, I, 6. Aufl., p. 155.

Erklärung der Abbildungen.

(Tafel XVII.)

Sämtliche Figuren sind mit dem Prisma nach Präparaten gezeichnet, welche mit Methylenblau gefärbt und hierauf mit pikrinsaurem Ammoniak fixiert wurden.

Fig. 1—7. Hirudo medicinalis.

Fig. 1. Ganglion des Bauchstranges. Zeiss D. 2. *k* äußere Kapsel; *k*, innere Kapsel; *c* und *c*, Hauptkommissurstränge; *m* Mediannerv; *l* lange Bahnen; *s* ungekreuzte (sensible?) Wurzelfasern; *s*, gekreuzte Wurzelfasern; *g* monopolare (motorische?) Ganglienzellen.

Fig. 2. Ganglion mit 4 sich kreuzenden Wurzelfasern, die an die Punktsubstanz sekundäre Zweige abgeben. Die eine der beiden großen Ganglienzellen läßt deutlich den sich gabelnden Nervenfortsatz erkennen. (Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 1.)

Fig. 3. Teil eines Ganglions mit den sekundären Verzweigungen des Nervenfortsatzes einer (motorischen?) Ganglienzelle. (Buchstabenbezeichnung wie früher.)

Fig. 4. Ganglion mit sich kreuzenden Zellfortsätzen.

Fig. 5. Eine Ganglienhälfte mit der geweihförmigen Verästelung einer ungekreuzten (sensiblen?) Wurzelfaser, stärker vergrößert. Zeiss F. 2.

Fig. 6. Ganglienhälfte mit sehr vollständig gefärbtem Fasergeflecht der Punktsubstanz; *gz* Nervenfortsätze von Ganglienzellen; *cf* durchziehende verästelte Kommissurenfasern. Zeiss F. 2.

Fig. 7. Schematische Darstellung der wesentlichsten, in den Ganglien von Hirudo durch Methylenblau darstellbaren Elemente. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 8—13. Nereis pelagica.

Fig. 8. Seitlicher Teil eines Ganglions. Zeiss D. 2. *Lf* = seitlicher, dorsaler Längsfaserzug. Ganglienzelle, deren Nervenfortsatz bogenförmig in die Wurzel *w* derselben Seite umbiegt und zahlreiche verzweigte Ästchen an die Punktsubstanz abgiebt.

Fig. 9. Teil eines Ganglions mit Zellen, deren Nervenfortsätze teils gekreuzt (*m*), teils ungekreuzt (m_r) in dieselbe Wurzel eintreten und sich vorher reich verästeln.

Fig. 10. Teil eines Ganglions mit 2 Zellen, deren sehr lange Fortsätze sich kreuzen und sehr zahlreiche sekundäre Zweige abgeben; nach längerem Verlaufe dichotomische Teilung des Hauptfortsatzes; der eine Teil tritt in eine der beiden schmalen Wurzeln (w_r) ein. *gz* Nervenfortsätze, welche von (nicht gezeichneten) Ganglienzellen der linken Hälfte stammen. T-förmige Teilung des einen.

Fig. 11. Teil eines Ganglions. *s* direkt sich verästelnde Wurzelfasern; *g* Ganglienzellen, deren Nervenfortsatz in eine Wurzel derselben Seite umbiegt und mehrere sekundäre Zweige abgiebt.

Fig. 12. Seitlicher Teil eines Ganglions. Man erkennt den Eintritt mehrerer Wurzelfasern, die sich im Ganglion direkt verästeln, sowie das ventrale seitliche Fibrillenbündel (*l*), von dem ein Anteil in die Wurzel *w* abzweigt.

Fig. 13. Seitlicher Teil eines Ganglions. T-förmige Verzweigung einer Wurzelfaser.

Fig. 14. Schematische Darstellung einiger durch Methylenblau darstellbaren Zellen mit ihren Nervenfortsätzen und sekundären Verzweigungen.

Fig. 15 und 16. Astacus fluviatilis.

Fig. 15. Große Ganglienzelle aus dem dritten Bauchganglion mit plattem, bandförmigem Nervenfortsatz und der dendritischen Verzweigung eines mächtigen Seitenastes; der Hauptfortsatz tritt in eine Wurzel derselben Seite ein.

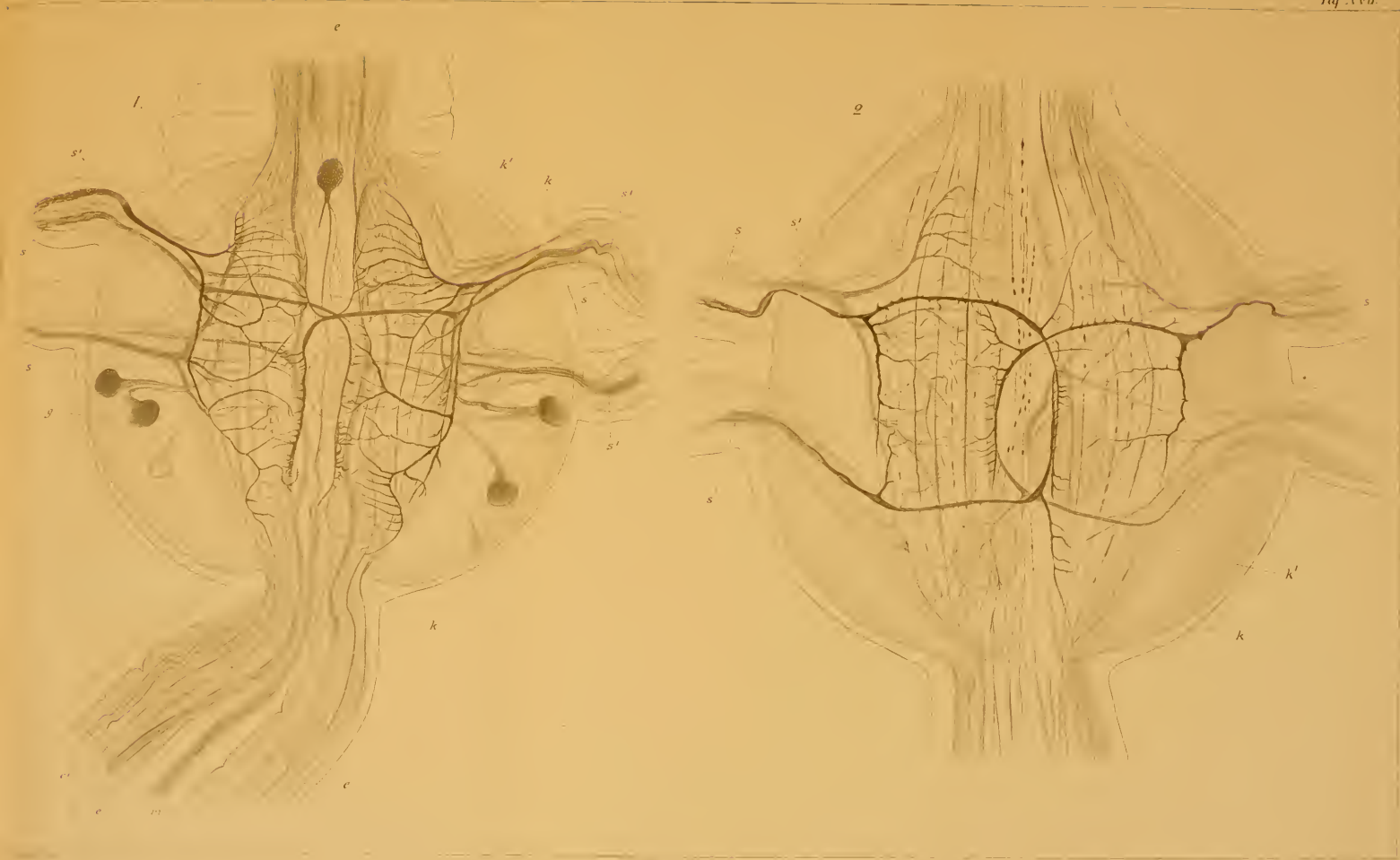
Fig. 16. Kleine Ganglienzelle mit reich verzweigtem Nervenfortsatz.

Fig. 17—20. Oniscus murarius.

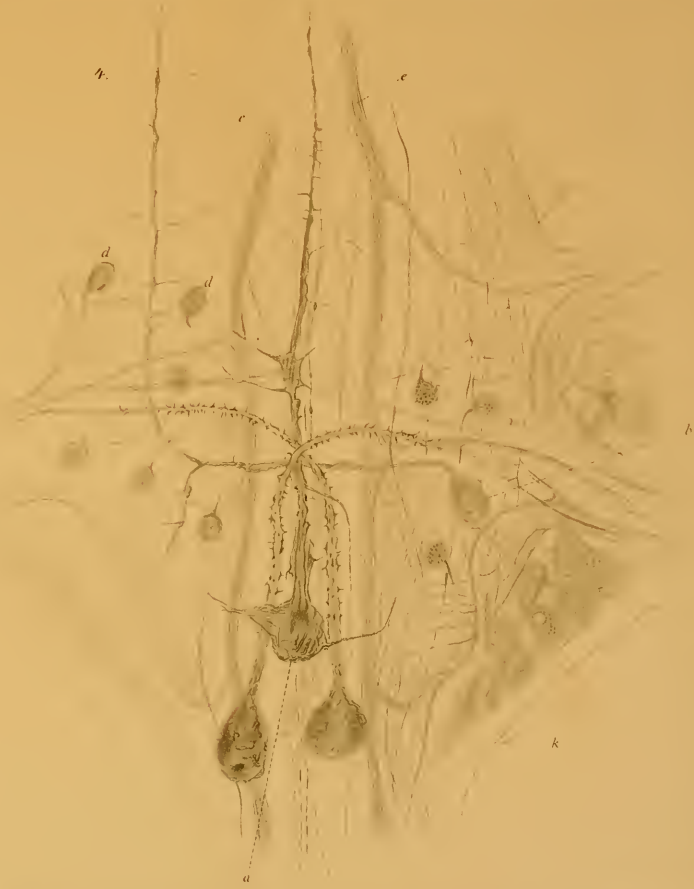
Fig. 17. Ein Bauchganglion mit den Längskommissuren und Nervenwurzeln. Übersichtspräp. Zeiss A. 2.

Fig. 18. Gegend des Wurzelursprungs. Verzweigung von Nervenfasern, die im Ganglion nicht direkt mit Zellen in Verbindung treten. Zeiss F. 2.

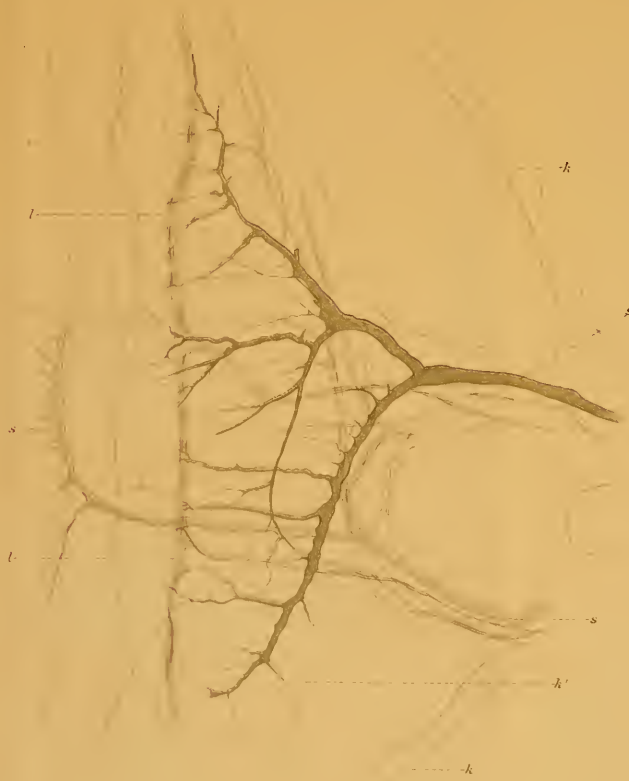
Fig. 19 und 20. Intraganglionäre Verästelungen von 2 eintretenden Wurzelfasern, die nicht direkt mit Ganglienzellen zusammenhängen.


e
I.
s'
k'
k
s'
s
s
s
g
s'
k
c
e
m
g
s
s'
s
s
k'
k

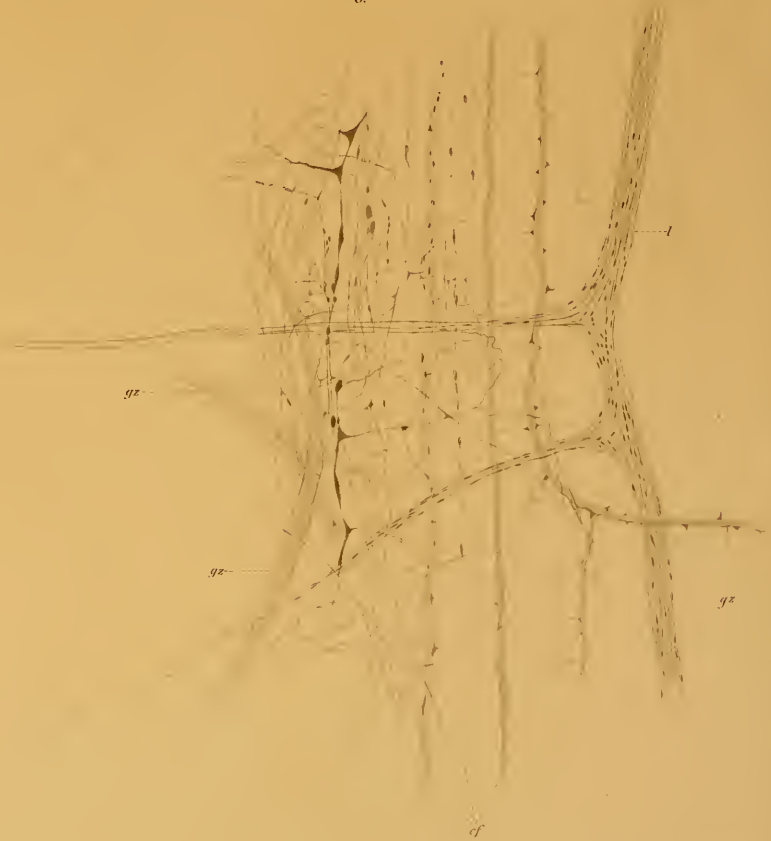
3.
c
s
s'
k
k'
c


4.
c
c
d
d
b
k
a

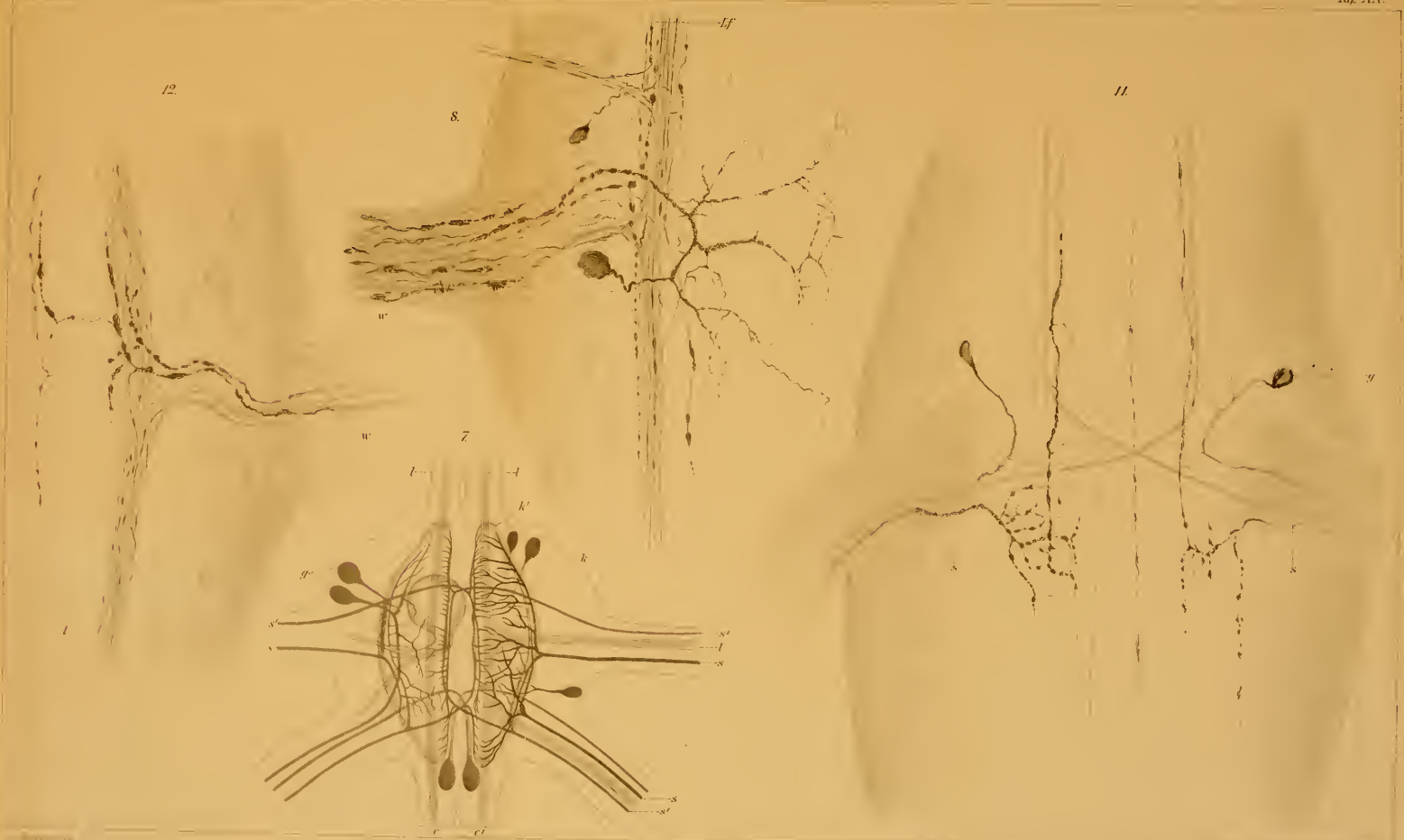
5.



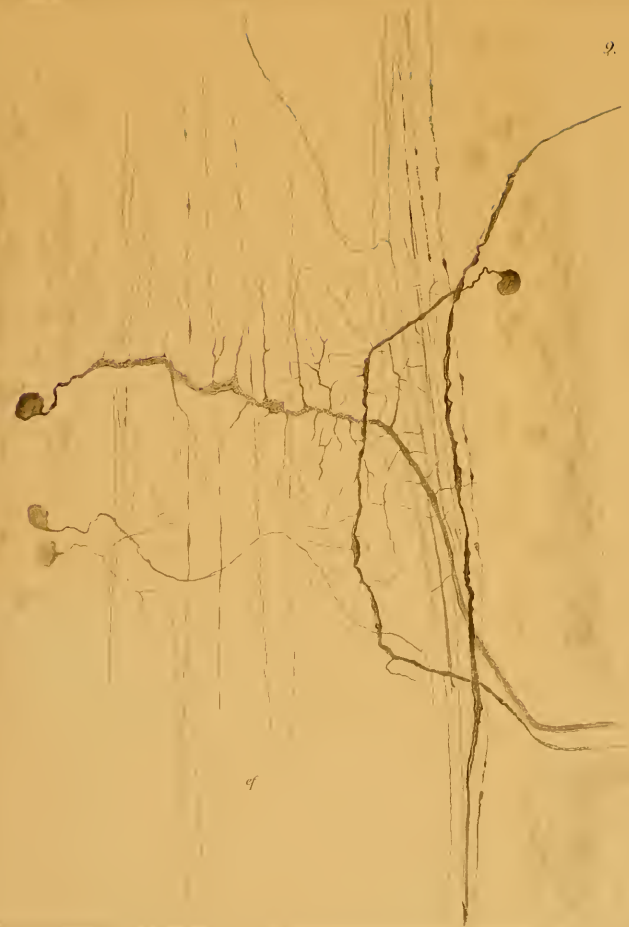
6.



Gustav Fischer, Jena.

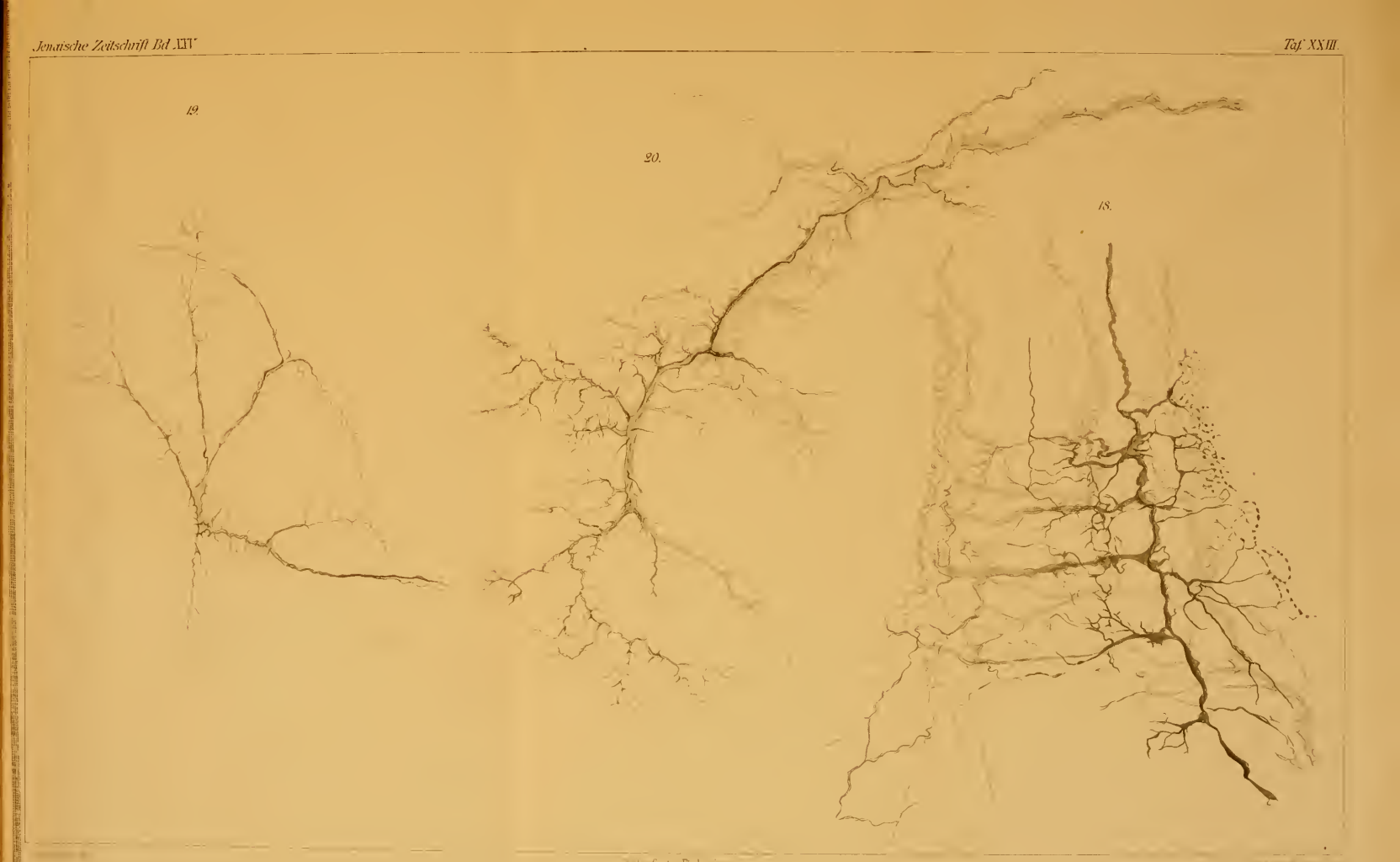


Gustav Fischer


9.
m
m'
q

10.
gz
gz
w'
w

15.
14.
16.
13.
13.
17.



Verlag von Gustav Fischer

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: NF_18

Autor(en)/Author(s): Biedermann W.

Artikel/Article: Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. 429-466