

Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbeltiere.

Von

F. K. Studnička.

Hierzu Tafel I u. II.

Dank den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten FRORIEP's¹⁾, RAMÓN Y CAJAL's²⁾, HIS's³⁾, ASSHETON's⁴⁾ und anderer ist uns jetzt der Vorgang, wie sich durch Einwachsen von Nervenfasern aus einer epithelialen Röhre der wirkliche funktionsfähige Nervus opticus entwickelt, bekannt.

Es wurde gefunden, daß der ursprüngliche, aus epithelialen Zellen gebildete hohle Stiel des Auges nur ein Leitgebilde darstellt, während die Nervenfasern entlang desselben von ihm sonst ganz unabhängig von der Retina zu dem Gehirne, einige wenige vielleicht auch in umgekehrter Richtung, wachsen. Später, als die Masse der Nervenfasern zunimmt, werden die Zellen jener Röhre, deren Lumen zu der Zeit meistens schon obliteriert ist, verdrängt, oder es werden von ihnen größtenteils die Gliazellen des Opticus, die eigentlichen Stützzellen desselben, gebildet.

Die Verhältnisse während der weiteren Entwicklung sind nicht überall dieselben; auch die Form des entwickelten Seh-

1) FRORIEP, Ueber die Entwicklung der Sehnerven. *Anat. Anz.*, 1891.

2) RAMÓN Y CAJAL, Sur la morphol. et les connexions des éléments de la retine des oiseaux. *Anat. Anz.*, 1889.

3) HIS, Histogenese und Zusammenhang der Nervenlemente. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1890.

4) ASSHETON, On the Development of the Optic Nerve of Vertebrates. *Quart. Journ. of Micr. Science*, XXXIV, 1892.

nerven weist in den verschiedenen Klassen der Vertebraten bedeutende Verschiedenheiten auf. Manchmal soll sogar lebenslang ein Lumen in dem Opticus sich erhalten, ein anderes Mal finden wir, daß die Zellen des ursprünglichen Stieles, in Stützzellen umgewandelt, einen mehr oder weniger mächtigen axialen Zellenstrang in dem Sehnerven bilden, während sie sonst gewöhnlich über den ganzen Durchmesser desselben zerstreut und voneinander durch Nervenfasern getrennt sind. Dazu kommen jetzt in der weiteren onto- und phylogenetischen Entwicklung verschiedene Kombinationen mit dem Bindegewebe, das, im Gefolge von Blutgefäßen in den ursprünglich einfachen Opticus eindringend, in ihm entweder mannigfaltigst geformte Züge und Septa bildet und ihn oft auf eine kleinere oder größere Anzahl selbständiger Stränge teilt. Anderswo können wir wieder eine Abflachung des Opticus in eine Lamelle beobachten; dieselbe ist dann entweder einfach rinnenförmig oder in viele Falten gelegt. Auch diese letztere Form kann wieder durch das Eindringen von Bindegewebe verschieden modifiziert werden.

Mit allen diesen Verhältnissen will ich mich in der folgenden Abhandlung beschäftigen und den Zusammenhang der einzelnen Formen des Sehnerven, wie wir sie bei den verschiedenen Typen der Vertebraten finden, zu verfolgen suchen. Hauptsächlich werde ich mich jedoch auf die vergleichende Anatomie der entwickelten Organe beschränken müssen.

Was die Litteratur über dieses Thema betrifft, so finde ich eine einzige größere Abhandlung, die sich eine ähnliche Aufgabe, wie wir in dieser Arbeit, gestellt hat, die Arbeit von DEYL nämlich¹⁾. Da jedoch der Verfasser derselben bei seinen phylogenetischen Untersuchungen von den Teleostiern ausgeht und die doch so wichtigen Cyclostomen, Selachier und Ganoiden, sowie auch die Amphibien zu wenig berücksichtigt, kommt er zu Resultaten, mit denen wir nicht übereinstimmen können; sonst hat er sich nur mit dem Bindegewebe, nicht dagegen, wie wir, mit den Gliazellen des Opticus beschäftigt. Weiter müssen wir besonders eine Abhandlung von UCKE, die „über die Epithelreste am Opticus“ handelt, erwähnen²⁾. Sonst sind die Angaben über die Anatomie

1) DEYL, Zur vergleichenden Anatomie des Sehnerven. Prag 1895.

2) UCKE, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 38, 1891. Die Arbeit A. ROBINSON'S, „On the Formation and Structure of the Optic Nerve“ (Journ. of Anat. and Phys., 1896) habe ich erst nach dem Schlusse dieser Abhandlung kennen gelernt.

des Sehnerven in verschiedenen Abhandlungen, besonders solchen, die entweder über das Gehirn oder andere Teile des Auges der Wirbeltiere handeln, zerstreut.

Das Material zu dieser Arbeit habe ich mir teils während meines letzten Aufenthaltes auf der k. k. zoologischen Station in Triest, im März und April 1896 gesammelt, zum großen Teile habe ich dasselbe aus den Sammlungen des Anatomischen Institutes in Jena, wo ich diese Arbeit (die ich schon in Prag in meinem privaten Laboratorium begonnen) größtenteils ausgeführt habe, erhalten. Ich spreche hier dem Herrn Hofrat Prof. Dr. FÜRBRINGER meinen aufrichtigsten Dank aus für die Erlaubnis, in seinem Institute zu Jena arbeiten zu dürfen, und dafür, daß er mich bei meiner Arbeit durch Schenkungen von wertvollem Material unterstützt hat. Ebenfalls bin ich Herrn Assistenten Dr. H. BRAUS für manche Hilfe während meines Aufenthaltes in dem Institute zu Danke verpflichtet.

I. Cyclostomen.

Sehr interessante und höchst wahrscheinlich sehr primitive Verhältnisse finden wir bei *Petromyzon*¹⁾. Das Lumen des ursprünglichen embryonalen Stieles der Augenblase verschwindet bald, aber sonst bleiben die Zellen, die jenen röhrenförmigen Stiel bildeten, lebenslang da und zwar bilden sie jetzt die centrale Partie des Querschnittes des Sehnerven, während die Nervenfasern an der Peripherie liegen und eine gegen jene Zellen scharf begrenzte Schicht bilden. Mit anderen Worten gesagt: Die Nervenfasern umwachsen von allen Seiten die ursprünglichen epithelialen Zellen, und diese stellen uns dann einen mächtigen axialen Zellenstrang in dem Sehnerven dar, der proximal dem Gehirn zu mit dem Ependym des Recessus optici, distal mit den Zellen der Retina und der Membrana pigmenti in direkter Verbindung steht.

Daß die betreffenden Zellen von den epithelialen Zellen des Augenstieles stammen, ist selbstverständlich; eine andere Frage ist die, ob das dieselben Zellen sind, oder ob wir da nur Nachkommen jener epithelialen Zellen vor uns haben. Diese letztere Frage zu lösen hatte ich nicht die Gelegenheit.

Bei jungen, etwa 25—30 mm langen Ammocoeten (Petr.

1) *P. Planeri* Bl. und *fluviatilis* L.

Planeri) ist, wie ich mich gut überzeugen konnte, jene äußere Schicht von Nervenfasern noch sehr unbedeutend (Taf. I, Fig. 1); erst in älteren Ammonoiten und entwickelten Tieren ist sie mächtiger entwickelt, immer bilden jedoch auch da die Zellen den größeren Teil des Sehnerven (Taf. I, Fig. 2, 3).

Die Zellen, die wohlgeordnet einen kontinuierlichen axialen Strang bilden, sind spindelförmig und liegen mit ihrem längsten Durchmesser quer auf die Länge des Nerven; sie laufen an ihren Enden in einen oder mehrere feine Fortsätze aus, welche, die äußere Nervenfaserschicht des Sehnerven quer durchbrechend und diese in radial geordnete Stränge teilend, an die äußere neurogliale Hülle desselben (Membrana prima HENSEN's?) sich ansetzen, wie dies übrigens unlängst von KOHL¹⁾ gut beschrieben und abgebildet wurde.

Die betreffenden Zellen sind als spinnenförmige Gliazellen des Sehnerven zu deuten: sie stammen von epithelialen (Ependym-) Zellen; sie haben die charakteristische Form der Gliazellen und auch die Bedeutung als Stützzellen. Die direkte Verbindung des axialen Stranges mit dem Ependym spricht auch für diese Deutung.

Das Bindegewebe bildet nur eine ziemlich dünne, einfache Scheide um den Opticus, dringt jedoch in denselben nicht ein. Auch die Ernährung geschieht nur von außen, was um so leichter möglich ist, da der Opticus selbst bei großen Tieren von *Petromyzon fluviatilis* ganz dünn ist.

Von den Myxinoideen, der anderen Gruppe der Cyclostomen, hatte ich die Gelegenheit, die *Myxine glutinosa* zu untersuchen. Da aber bekanntlich bei diesem Tiere die Augen ganz verkümmert sind, können hier die Befunde an dem Sehnerven keine größere morphologische Wichtigkeit haben.

Der Nervus opticus ist äußerst dünn, sonst scheinen jedoch die einzelnen Nervenfasern ganz gut entwickelt zu sein. Man sieht in ihm zahlreiche den Gliazellen gehörende Kerne, an denen man jedoch kaum eine Anordnung in einen axialen Strang beobachten kann; auch sind sie meistens longitudinal und nicht quer, wie bei *Petromyzon*, gelagert. Bei aufmerksamer Untersuchung gelingt es hie und da, die Fortsätze dieser Zellen zu entdecken (Taf. I, Fig. 4, 5).

1) KOHL, Rudimentäre Wirbeltieraugen. Bibliotheca zoologica LEUCKART's, 1892. (Der Bau des Sehnerven von *Petromyzon* wurde übrigens durch W. MÜLLER, AHLBORN und andere lange bekannt gemacht.)

II. Dipnoer.

PINKUS in seiner Monographie der Gehirnnerven von *Protopterus annectens*¹⁾ giebt an, daß der Opticus dieses Tieres einen axialen Zellenstrang enthält; es würde da also nach seiner Angabe etwas Aehnliches zu finden sein, wie bei Petromyzon.

Auf einem kleinen Exemplare, das ich zu untersuchen die Gelegenheit hatte, finde ich, daß in dem Opticus wirklich die den Gliazellen gehörenden Kerne, besonders in der dem Gehirn proximalen Partie desselben, in der Mitte desselben angehäuft sind; sonst bilden sie hier jedoch keinesfalls einen so schön geordneten Strang wie bei Petromyzon (Taf. I, Fig. 6, 7).

Proximal dem Gehirn zu ist der Opticus einfach, von einer dünnen Hülle von Bindegewebe umgeben (Fig. 6), weiter da, wo er durch das Cranium in die Orbita durchtritt, und in dieser selbst sieht man an seinem Querschnitt, wie von den Hüllen abtretende Bindegewebssepta sich in die Masse des Nerven einschneiden und ihn manchmal ganz in einzelne parallele Stränge teilen. Der Opticus ist hier infolgedessen auch dicker (Fig. 7). DEYL's Abbildung (l. c., Taf. II, Fig. 17) zeigt einen Querschnitt, der wahrscheinlich aus der Nähe der Papilla n. optici stammt; der Opticus ist an demselben in eine große Anzahl von Bündeln durch das Bindegewebe getrennt. Die Präparate DEYL's stammen, wenn da keine Verwechslung mit *Ceratodus* geschehen ist, wahrscheinlich von einem besonders großen Exemplare; denn ich selbst finde einen einfacheren Bau, und auch PINKUS zeichnet den Opticus in der Nähe der Papilla als einen einfachen.

Während bei dem kleinen *Protopterus* der Opticus nicht besonders kompliziert gebaut ist, ist er bei *Ceratodus Forsteri*, wo ich aber nur die distale Partie desselben untersuchen konnte, durch dicke Bindegewebssepta mehr oder weniger vollständig in zahlreiche Bündel getrennt, deren Querschnitt meist von unregelmäßiger Form ist. Das Ganze ist von einer mächtigen gemeinsamen Hülle umgeben (Taf. I, Fig. 8).

Jedes einzelne Nervenfaserbündel des Sehnerven besitzt hier einen axialen Strang von großkernigen Gliazellen, deren Fortsätze ich

1) PINKUS, Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*, in SCHWALBE's Morpholog. Arbeiten, Bd. IV, 1895.

an meinen mit Alkohol konservierten Präparaten radiär durch die Nervenfaserschicht zu der Peripherie der Bündel verlaufen sehe. An einem Querschnitt fällt in einem Bündel immer eine größere Anzahl von jenen Kernen in den Schnitt; wo zwei Stränge des Opticus unvollkommen voneinander getrennt sind, da hängen gewöhnlich ihre axialen Stränge zusammen.

Wie sich der Opticus proximal dem Gehirn verhält, davon kann ich hier nichts angeben.

Jeder einzelne Strang des Sehnerven von *Ceratodus* hat, wie wir sehen, einen ganz ähnlichen Bau, wie der ganze Opticus von *Petromyzon*; nur sind die einzelnen Zellen desselben nicht so gut geordnet und der Zellenstrang nicht so scharf gegen die Nervenfasern begrenzt, wie dort.

Bei *Lepidosiren paradoxa*, dessen Auge ich durch die Güte des Herrn Prof. FÜRBRINGER zur Untersuchung bekommen habe, ist der Opticus (in der Nähe des Auges) ganz ähnlich gebaut, wie der des *Ceratodus*. Die Septa zwischen den einzelnen Bündeln sind jedoch nicht so dick und die Anordnung der Gliazellen nicht so schön, wie dort.

III. Amphibien.

Die einfachste Form des Sehnerven der Amphibien und wahrscheinlich des Sehnerven überhaupt existiert vielleicht bei dem *Necturus*. Der Opticus dieses Tieres soll nämlich, nach den Angaben KINGSBURY'S¹⁾ zu schließen, bis in die Hälfte seiner ganzen Länge hohl sein; er bleibt da also zeitlebens in einem Stadium, das anderswo während der Entwicklung schnell durchgelaufen wird²⁾.

Bei anderen niederen Urodelen-Amphibien finden wir in dem Opticus einen lebenslang sich erhaltenden axialen Zellenstrang, der ähnlich wie bei *Petromyzon* nur aus Gliazellen gebildet ist. Einen

1) KINGSBURY, The Brain of *Necturus*. Journal of Compar. Neurology, 1895.

2) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß ich auch bei großen Larven von *Pelobates fuscus*, wo die Nervenfasern schon längst sich entwickelt haben, die proximale Partie des Opticus hohl finde; der Recessus opticus reicht seitlich weiter in den Opticus, als es gewöhnlich der Fall ist. Auch bei *Tropidonotus* bleibt während der Entwicklung in dem Opticus ungewöhnlich lange ein Ventrikel (Taf. I, Fig. 19).

solchen Opticus beschreibt z. B. Mrs. S. P. GAGE¹⁾ von *Diemyctilus viridescens* und FISH²⁾ von *Desmognathus fusca*. Bei diesen Tieren soll der Strang wenigstens in der proximalen Partie des dünnen Sehnerven erhalten sein.

Ich selbst finde einen solchen in dem Opticus von jungen Exemplaren von *Triton taeniatus*; an älteren kann man ihn zwar auch finden, die Zellen liegen da jedoch schon weiter voneinander.

Man kann übrigens bei allen Amphibien in jungen Stadien der larvalen Entwicklung einen solchen Zellenstrang beobachten, der jedoch anfangs immer lateral (dorsal) an dem sich entwickelnden Opticus anliegt und den Rest des epithelialen Augenstieles darstellt (vergl. unsere Abbildung Fig. 14, Taf. I — Salamandra); während er bei den früher besprochenen Formen von Nervenfasern von allen Seiten umwachsen wird, stellt er uns den betreffenden axialen Zellenstrang dar. In den Fig. 11 und 12, Taf. I, zeichne ich Stadien aus der Entwicklung des Sehnerven von Triton; an einer von ihnen ist der der Oberfläche sehr genäherte Zellenstrang so getroffen, daß er wie axial liegend erscheint, an der anderen ist die Lage der Zellen am Querschnitt in einem Stadium, wo sie schon von Nervenfasern umwachsen sind, dargestellt³⁾. Später kommen sie ganz central in dem Opticus zu liegen, ähnlich wie dies die Fig. 13, Taf. I (diese jedoch von Pelobates!), darstellt. Wie die Fig. 11, Taf. I, zeigt, liegen die Zellen meistens senkrecht auf die Länge des Opticus; an der Fig. 12 sind auch die Fortsätze der Zellen angedeutet.

Bei entwickelten Exemplaren von *Salamandra maculata* finde ich nicht einen einzigen axialen Strang, sondern mehrere solche parallel verlaufende Stränge, von denen jeder gewöhnlich aus einer einzigen Reihe von quer liegenden Zellen gebildet wird (Taf. I, Fig. 15). Man kann sich die Sache durch Teilung des einheitlichen ursprünglichen Stranges innerhalb des hier dickeren Opticus erklären. Die fadenförmigen Fortsätze der Zellen sieht man auf Längsschnitten quer durch die Nervenfasermasse verlaufen (Fig. 15); auf Querschnitten sieht man wieder, daß sie meistens radiär gestellt sind und die Nervenfasermasse des Opticus ziemlich deutlich in einzelne Stränge teilen. An mit Hilfe der GOLGI'schen

1) The Brain of *Diemyctilus viridescens*. WILDER, Quart. Cent. Book, 1893, Ithaca N.Y.

2) The Brain of *Desmognathus fusca*. Journ. of Morphol., 1895.

3) Frühere Stadien der Entwicklung zeichnet ASSHETON in seiner Arbeit (l. c., Pl. XI, Fig. 7—10.).

Silberimprägnation verfertigten Präparaten würde man diese Verhältnisse, die ich nur an mit FLEMMING, Formol und Alkohol konserviertem Material studierte, sicher deutlicher sehen können.

Durch Ausbilden von mehreren Reihen von Gliazellen hat sich der Opticus zu einer Form entwickelt, wie wir sie auch bei den Fischen und bei den meisten höheren Tieren beobachten. Während es bei Salamandra solcher Reihen der Gliazellen nur eine kleine Anzahl giebt, sind sie anderswo, so z. B. bei den Reptilien, äußerst zahlreich. Es muß jedoch gleich bemerkt werden, daß die Anordnung in die betreffenden Reihen nicht so ganz regelmäßig ist; immer finden wir zwischen ihnen hier und da vereinzelt isolierte Zellen, und auch die Reihen selbst sind nicht immer vollkommen regelmäßig. Ob eine solche Reihe durch die ganze Länge des Opticus sich zieht, kann ich nicht angeben; es scheint mir das jedoch nicht wahrscheinlich zu sein.

Das Bindegewebe dringt bei den Urodelen vielleicht überhaupt nicht in den Opticus, es bildet nur eine den Gehirnhüllen analoge Scheide um denselben.

Was die *anuren Amphibien* betrifft, so liegen in ihrem Sehnerven, soweit sich derselbe ein wenig entwickelt hat — in älteren Larven und Stadien der Metamorphose (*Rana*, *Bufo*, *Pelobates*) — die Gliazellen axial, später sind sie über die ganze Breite desselben verbreitet, am dichtesten jedoch in der Mitte desselben (Taf. I, Fig. 16, *Bufo*). Von den Gliazellen und deren Fortsätzen gilt hier dasselbe wie bei den Urodelen; vielleicht ist hier nur die Anordnung derselben in die Reihen in älteren Tieren nicht so regelmäßig, wie wir bei Salamandra sahen. Das Bindegewebe kann bei entwickelten Tieren (*Rana*) manchmal im Gefolge von Blutgefäßen in der Form kleinerer Septa in den Opticus eindringen, sonst ändert es jedoch die regelmäßig cylindrische, nur in der Nähe der Papille flache Form des Opticus nicht.

Wie durch die cylindrische Form des Sehnerven, durch seine auch bei großen Tieren meistens sehr geringe Dicke, so auch durch die Verteilung der Gliazellen, die entweder einen einzigen axialen Strang bilden (*Petromyzon*, *Protopterus*, niedere Amphibien) oder anderswo doch die Tendenz haben, in der centralen Partie des Nerven zu liegen, und endlich durch den Mangel an Bindegewebssepten, die nur bei den großen Dipnoern zu finden sind, stellen sich die Sehnerven der drei früher besprochenen Gruppen sehr nahe zu einander, entschieden näher als zu den der meisten Selachier oder Ganoiden. Nur die Optici der

Dipnoer zeigen vielleicht gewisse Aehnlichkeit zu denen der Selachier. Ich werde mich hier nur auf das Konstatieren dieser Aehnlichkeit beschränken; phylogenetische Schlüsse aus derselben zu ziehen, wäre zu gewagt, da besonders hier in dem Bau des Sehnerven Konvergenzerscheinungen, wie wir noch sehen werden, eine große Rolle zu spielen scheinen.

IV. Selachier.

Bei *Chimaera monstrosa* ist der Opticus im Verhältnis zu dem großen Auge sehr dünn; er ist von cylindrischer Form, seine Gliazellen (nach den Kernen derselben zu schließen) sind über seinen ganzen Durchmesser gleichmäßig verbreitet. Das Bindegewebe dringt nur sehr spärlich im Gefolge von Kapillaren in den Opticus hinein, von Septenbildung ist da also keine Rede.

Der Bau des Opticus ist, wie aus unserer kurzen Beschreibung und aus Fig. 1, Taf. II, zu ersehen ist, sehr einfach; nur dadurch, daß die Zellen dispers liegen und nicht in mächtigeren, axialen Strängen, steht er höher als der der Cyclostomen, Dipnoer und der meisten Amphibien. Auch ein Kapillarnetz hat er nur mit höheren Amphibien gemeinschaftlich. Primitivere Verhältnisse (was die Gliazellen betrifft) finden wir, wie wir sehen werden, bei einigen Plagiostomeen.

Von den *Plagiostomeen* untersuchte ich die Sehnerven von *Hexanchus griseus*, *Scyllium canicula*, *Laemargus* sp., *Acanthias vulgaris*, *Mustelus vulgaris*, *Galeus canis*, *Alopias vulpes*, *Carcharias* sp. (kleines Exemplar), *Zygaena malleus*, *Squatina angelus*, dann embryonale Stadien von *Acanthias vulgaris* und *Pristiurus melanostomus*, weiter die Rajiden: *Torpedo marmorata*, *Raja Schultzei*, *Myliobatis aquila* und *Trigon pastinaca*.

Von dem Sehnerven der *Chimaera* unterscheidet sich der der *Plagiostomeen* dadurch, daß er in seinem entwickelten Zustande immer durch bindegewebige Septa und Balken entweder an seiner Oberfläche zerklüftet, oder in eine oft große Anzahl von selbständigen Strängen zerteilt ist. Die Blutgefäße dringen entweder mit den Septen in das Innere des Sehnerven, können aber auch allein, spärlich von Bindegewebe begleitet, die Masse desselben durchlaufen.

Schon bei einem so niedrigen Typus der Selachier, wie ihn die Notidaniden darstellen, bei *Hexanchus griseus* nämlich, finden

wir in dem Opticus ziemlich tief in seine Masse sich einschneidende, unregelmäßige Septa und einzelne, ihn durchlaufende und Blutgefäße enthaltende Balken von Bindegewebe (vgl. Taf. II, Fig. 3). Daß dieser komplizierte Bau des Sehnerven nicht von der Größe des Tieres abhängig und ziemlich konstant ist, kann man daraus schließen, daß ich bei einem sehr kleinen und einem großen Exemplar dieses Tieres einen ganz ähnlichen Bau finde.

Was die Septenausbildung betrifft, so ist von dem des Hexanchus der relativ zu dem Auge sehr dünne Opticus von *Laemargus* (von einem etwa 3 mm langen Exemplare) nicht viel verschieden, weiter der von *Squatina angelus*; nur sind bei dieser letzteren die Einschnitte der Septa besonders tief und durch sekundäre kleinere Septa kompliziert (Taf. II, Fig. 7). Auch der Opticus von *Acanthias vulgaris*, von dem wir wegen einer Eigentümlichkeit später noch einmal reden werden, hat solche in seine Masse sich einschneidende Septa (Taf. II, Fig. 8, 9), ähnlich der von *Scyllium canicula* (Fig. 2).

Einen komplizierteren Bau sehen wir an einem Querschnitte durch den Opticus von *Mustelus vulgaris*; dieser ist durch parallel verlaufende, seine ganze Masse durchtretende Septa in eine Anzahl von platten Strängen geteilt, die wie überall von einer gemeinschaftlichen bindegewebigen Hülle umgeben sind (Taf. II, Fig. 4). Hie und da sieht man zwischen den einzelnen Strängen Verbindungen, die Teilung durch die Septa ist nämlich nicht überall vollkommen. Es muß besonders hervorgehoben werden, daß diese Brücken fast immer in der Mitte der Stränge (an einem Querschnitte) liegen. Bei einem Vergleiche mit dem später zu besprechenden, bandförmigen Sehnerven der Ganoiden und Teleostier erkennt man leicht die Wichtigkeit dieser Thatsache.

Nicht viel von dem eben beschriebenen Nerven ist der des mit *Mustelus* verwandten *Galeus canis* verschieden; vielleicht ist nur der Bau nicht so regelmäßig.

Bei *Alopias vulpes* ist der Opticus durch eine große Anzahl von verschieden dicken Bindegewebssepten in viele kleinere und größere Stränge zerteilt, also noch komplizierter als bei den früher genannten Haifischen (Taf. II, Fig. 5). Den kompliziertesten Opticus finde ich bei einem nicht besonders großen Exemplar von *Carcharias sp.*; seinen Bau zeigt die Fig. 6, Taf. II.

Bei den Sehnerven von *Alopias* sowie von *Carcharias* kann man noch wenigstens die Andeutung von einer Einteilung der einzelnen Stränge in parallele Reihen sehen, sodaß sich ihr Bau

vielleicht ohne große Mühe von einer solchen Form, wie wir bei *Mustelus* finden, ableiten läßt; bei *Zygaena malleus* ist von einer solchen Anordnung schon keine Spur mehr. Der überaus lange, drehrunde Opticus ist durch Bindegewebssepta in eine große Anzahl ebenfalls meistens cylindrischer Stränge eingeteilt, die voneinander fast immer vollkommen getrennt sind, was bei den früher besprochenen Formen nicht immer der Fall war¹⁾. Wie überall, so ist auch hier natürlich der ganze Opticus von einer Hülle von dichtem Bindegewebe umgeben, und erst von dieser treten die Septa in das Innere des Sehnerven.

Der Opticus der *Rajiden* ist meist nicht, wie man meinen könnte, komplizierter gebaut als der der Squaliden. Bei *Raja*, *Torpedo* und *Myliobatis* finde ich z. B. Sehnerven, die durch in sie mehr oder weniger tief sich einschneidende Septa etwa denen von *Hexanchus* oder *Scyllium* ähnlich sind; nur bei *Trigon pastinaca* ist der Opticus in mehrere von einander durch das Bindegewebe getrennte Stränge geteilt, ähnlich etwa, wie wir bei *Alopias* sehen.

Wie bei *Chimaera* sind auch bei den Plagiostomeen die Gliazellen über den ganzen Durchmesser des Sehnerven verbreitet, und zwar liegen sie nicht vereinzelt, sondern, wie uns Längsschnitte darüber belehren können, in lange Reihen geordnet; nur hier und da sind einige vereinzelte Zellen zu finden. Fast immer liegen sie mit ihrem längsten Durchmesser quer an der Länge des Sehnerven; man kann dies an den gewöhnlichen Präparaten meistens nur nach der Lage der Kerne beurteilen und nur hier und da an besser konserviertem Materiale auch ihre Fortsätze verfolgen.

Interessant ist das Verhalten der Gliazellen in dem Sehnerven von *Scyllium canicula*. Bei dieser Form finde ich in jeder der durch die in den Opticus sich einschneidenden Septa gebildeten Falten des Querschnittes, in der Mitte derselben die Gliazellen dicht aneinander gelagert. Wie man sich wieder an Längsschnitten überzeugen kann, bilden sie da dichte axiale Zellenstränge, die analog gebaut sind wie etwa die von *Petromyzon* (vgl. Fig. 9,

1) Mit dem Befunde so kompliziert gebauter Sehnerven bei einer der niedrigsten Gruppen der Wirbeltiere fällt, glaube ich, die These DEYL's, die er in seiner Arbeit verteidigt, daß nämlich der Opticus der Wirbeltiere, von den niedersten Formen zu den höchsten fortschreitend, immer mehr und mehr durch das Bindegewebe geteilt wird.

Taf. I, und Fig. 2, Taf. II, mit den Abbildungen des Sehnerven von *Petromyzon*).

Während die Zellen anderswo in einfachen Reihen liegen, ähnlich etwa wie wir bei *Salamandra* sahen (Taf. I, Fig. 15), sind sie hier in dichte Stränge konzentriert, was wir, da es an die Verhältnisse bei den Cyclostomen, Dipnoern und manchen Amphibien erinnert, als ein primitives Verhalten betrachten müssen.

Etwas Aehnliches finde ich auch bei *Squatina angelus*, doch ist die Anordnung der Zellen hier nicht so deutlich, wie in dem früheren Falle. Von *Hexanchus* hatte ich leider nur anatomisch konserviertes Material, an dem sich von der Verteilung der Gliazellen wenig erkennen ließ.

Was die Bildung der entweder zerstreut oder axial gelagerten Gliazellen betrifft, so stammen sie hier, wie anderswo, von dem Reste des epithelialen Rohres, das, wie ich an etwa 1 cm langen Embryonen von *Pristiurus* sehe, nach dem Obliterieren des Ventrikels als ein solider Zellenstrang an der dorsalen Oberfläche des Sehnerven anliegt. Ob alle Zellen dieses Stranges in Gliazellen sich umwandeln oder ob da doch ein epithelialer Rest am Opticus bleibt, der erst später verschwindet, konnte ich nicht entscheiden.

Am Ende dieses den Selachiern gewidmeten Kapitels muß ich noch mit einigen Worten die Befunde an *Acanthias vulgaris* erwähnen. Bei diesem Haifische dringen, wie ich mich davon an mehreren (etwa 4) untersuchten Exemplaren überzeugen konnte, in den cylindrischen Opticus von beiden entgegengesetzten Seiten zwei oder drei bindegewebige Septa, wodurch solche Formen resultieren, wie sie die Fig. 8 und 9 auf Taf. II darstellen. In der einfacheren, gewöhnlichen Form (Fig. 8) hat der Opticus durch die Septenbildung die Form eines S erhalten.

Wie wir davon später reden werden, hat der Opticus z. B. von *Acipenser* eine ganz ähnliche Form. Es handelt sich jetzt darum, ob wir da in unserem Falle nur eine Konvergenzerscheinung oder wirkliche Verwandtschaft sehen sollen. In dem ersteren Falle würden wir einen Opticus mit zufällig in der betreffenden in den Abbildungen dargestellten Weise gestellten Septen vor uns haben, in dem anderen einen sog. bandförmigen, in Falten gelegten Opticus, von dem später die Rede sein wird.

Bei dem Uebergange zu der Papille verkürzen sich die Septa, und der Opticus ist in der Nähe derselben drehrund und sieht ähnlich etwa wie die Fig. 2, Taf. II aus. Auch in embryonalen Stadien von *Acanthias* ist der Opticus ursprünglich drehrund.

Nach diesem Verhalten des Sehnerven von *Acanthias* können wir schließen, daß es sich da eher um eine auffallende Aehnlichkeit, als um wirkliche Verwandtschaft mit dem bandförmigen Opticus der Ganoiden und Teleostier handelt; dieser verhält sich, wie wir davon in dem nächsten Kapitel reden werden, in der Nähe der Papilla und in der Entwicklung ganz anders.

V. Ganoiden.

Polypterus senegalus besitzt einen Nervus opticus, der sich in seinem Bau von dem der übrigen Ganoiden bedeutend unterscheidet und am ähnlichsten vielleicht dem der Dipnoer oder einiger Selachier ist (Taf. II, Fig. 11 a b; Taf. I, Fig. 10).

Der cylindrische Opticus ist durch dünne, bindegewebige Septa mehr oder weniger vollständig in mehrere Bündel zerteilt, die alle in einer gemeinschaftlichen Hülle liegen. Die Gliazellen liegen immer in der Mitte der einzelnen Stränge, axiale Stränge in denselben bildend, ganz ähnlich, wie es z. B. bei dem *Ceratodus* der Fall ist.

Bei *Acipenser sturio* sehen wir in einer sehr einfachen Form jenen Typus des Sehnerven entwickelt, mit dem wir uns von jetzt an und besonders bei dem Besprechen der Teleostier beschäftigen, nämlich einen bandförmigen, für die Ganoiden und Teleostier so charakteristischen Opticus. Seine Existenz bei den Selachiern (*Acanthias*?) ist, wie wir sahen, nicht nachgewiesen, und bei anderen Klassen der Wirbeltiere finden wir ihn vielleicht noch unter den Reptilien bei den Cheloniern. Die Abflachung des Sehnerven in der Nähe der Papilla n. opt., wie wir solche bei manchen Amphibien, den Reptilien, Vögeln und manchen Säugtieren¹⁾ finden, hat zwar vielleicht eine ähnliche Ursache zu ihrer Entstehung, aber von einem bandförmigen Opticus kann bei diesen Tieren doch keine Rede sein.

Auf einer Querschnittserie durch die proximale Partie des Sehnerven sehen wir, daß derselbe in der Nähe des Chiasma eine fast drehrunde Form hat (Taf. II, Fig. 10 a); an weiter davon geführten Schnitten finden wir, daß sich der Nerv etwas abflacht und dabei etwas einbiegt (Fig. 10 b); endlich noch weiter wird er ganz flach und ist in der Form eines vertikal stehenden S eingebogen (Fig. 10 c).

1) Vgl. REISEK, Der Sehnerveneintritt bei manchen Nagetieren, Prag 1894. Ref. in „Bibliographie anatomique“, Paris 1894.

Der ganze Opticus ist von einer Hülle von Bindegewebe umgeben, und von dieser treten zwischen die einzelnen Falten desselben sekundäre, ganz unbedeutende Septa.

Wenn man einen solchen zuletzt beschriebenen Querschnitt allein betrachtet, so kann man leicht auf die Idee kommen, daß die sonderbare Form des Opticus dadurch entstanden ist, daß das Bindegewebe von beiden Seiten in die Masse eines ursprünglich cylindrischen Opticus in der Form von unvollkommenen Septen sich einschneidet und daß dadurch zufälligerweise jene oben beschriebene Form resultiert¹⁾. Wenn man jedoch schon von dem Chiasma die Veränderungen der Form des Sehnerven verfolgt, so kommt man zu der Ansicht, daß wir da nur mit einer Abflachung und gleichzeitiger Faltung des Nerven zu thun haben. Noch überzeugender spricht für unsere Ansicht die Verfolgung des Sehnerven bei seinem Eintritt in das Auge. Die Falten des bandförmigen Opticus werden hier weniger scharf (Taf. II, Fig. 10 e), und endlich haben wir in der schmalen, spaltförmigen Papille einen wirklichen, in die Fläche ausgebreiteten, bandförmigen Opticus vor uns.

Die Gliazellen sind über den ganzen Querschnitt des Sehnerven zerstreut, sehr viele von ihnen liegen auch ganz am Rande desselben. Die Fortsätze der Zellen sind auch an mit gewöhnlichen Mitteln (Alkohol oder Liquor Mülleri) konservierten Präparaten gut sichtbar; sie sind meist quer an die Fläche des Opticus gestellt. An manchen Stellen, wo mehrere Fortsätze dicht aneinander verlaufen — namentlich sind es Fortsätze der am Rande des Opticus liegenden Zellen — werden durch sie oft wirkliche neurogliale Septa in dem sonst ungeteilten Opticus gebildet.

Die Blutgefäße dringen, soweit ich erkennen konnte, nur in der Nähe des Chiasma, wo der Opticus noch drehrund ist, in größerer Anzahl in denselben und zwar in der betreffenden Gegend oft vom Bindegewebe begleitet. Sonst bildet das Bindegewebe nur eine gemeinschaftliche Hülle um den Opticus und die oben besprochenen Septa zwischen den einzelnen Falten desselben.

Die Form des Opticus ist bei *Acipenser sturio* ziemlich konstant. Ich schließe dies daraus, daß ich an einem etwa 3 m langen *Acipenser*, dessen Auge ich untersucht habe (aus den

1) Solche Ansichten hat z. B. DEYL in seiner Monographie ausgesprochen (l. c., S. 5).

Sammlungen des Anatomischen Institutes in Jena), dieselbe Form des Opticus gefunden habe, wie an den kleinen, nicht einmal 1 m langen Exemplaren, auf deren Sehnerven sich unsere Beschreibung und unsere Abbildungen beziehen. Auch hier hat der flache Opticus jene S-förmige Krümmung, nur ist er im Verhältnis zu seiner Größe etwas dünner.

Der Opticus von *Polyodon folium* unterscheidet sich von dem des mit ihm verwandten Acipenser nur ganz unbedeutend, weshalb wir uns hier mit ihm nicht weiter beschäftigen werden.

Viel komplizierter ist der Opticus von *Lepidosteus osseus* gebaut. Auch hier handelt es sich um einen bandförmigen Opticus, der jedoch in eine größere Anzahl (5—6) von dicht aneinander liegenden Falten gelegt ist (Taf. II, Fig. 12). An einigen Stellen verschmelzen, wie mir scheint, teilweise einzelne dieser Falten, und der Bau ist dort deshalb nicht ganz deutlich. Sehr schön kann man an meinen Präparaten die Gliazellen und deren quer an die einzelnen Falten des Sehnerven gestellte Fortsätze beobachten. Von der Hülle des Opticus treten keine Septa zwischen die dicht aneinander liegenden Falten des Opticus.

Den Sehnerven von *Amia* habe ich selbst zwar nicht untersucht, aber nach den Abbildungen, die ich von ihm in den Arbeiten von GORONOWITSCH¹⁾ und S. P. GAGE²⁾ finde, ist er vielleicht noch komplizierter als der von *Lepidosteus* und nähert sich schon dem einiger Teleostier.

VI. Teleostier³⁾.

Bei dieser für sich geschlossenen Gruppe der Fische, die nur mittelst der Ganoiden mit den übrigen Vertebraten in Verbindung

1) GORONOWITSCH, Das Gehirn und die Kranialnerven von *Acipenser*, Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1888.

2) l. c. Pl. VIII.

3) Untersucht wurden die Sehnerven folgender Formen: *Hippocampus* sp., *Syngnathus acus*, *Anguilla fluviatilis*, *Esox lucius*, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, *Cobitis fossilis* und *C. barbatula*, *Ophidium barbatum*, *Solea* sp., *Arnoglossus lanterna*, *Perca fluviatilis*, *Lucioperca sandra*, *Serranus cabrilla*, *Pagellus erythrinus*, *Trigla hircundo*, *Scorpaena porcus*, *Thynnus vulgaris*, *Zeus faber*, *Gobius* sp., *Blennius ocellatus*, *Cepola rubescens*, *Lophius piscatorius*. Von den Plectognathen habe ich keine Form untersucht; nach den Abbildungen in BELA HALLEE's Arbeit „über das Centralnervensystem des *Orthogoriscus mola*“ (Morph. Jahrb., XVII, 1889) kann man jedoch schließen, daß auch hier ein gewöhnlicher, bandförmiger Opticus existiert.

steht, kann man mehrere Typen des Sehnerven unterscheiden: Die typische Form des Sehnerven ist auch hier die bandförmige, wobei er meist in sehr zahlreiche Falten gelegt ist; doch sehen wir neben dieser Form auch einfache, drehrunde Nerven und auch solche, die durch eindringendes Bindegewebe in mehrere Stränge geteilt sind. Alle diese Formen wurden schon von DEYL in seiner Arbeit unterschieden, nur können wir mit seinen Deutungen derselben nicht einverstanden sein.

Ein cylindrischer, dem der Chimaera etwa ähnlicher Opticus findet sich, worauf DEYL aufmerksam macht, und wie wir an zwei verschieden alten Exemplaren konstatieren konnten, bei *Esox lucius*; doch einen ganz ähnlichen kann man auch bei *Lophius piscatorius*, bei *Gobius* sp. (eine kleine Art der Adria) und bei *Lota vulgaris* (vgl. DEYL l. c. Taf. I, Fig. 13) finden.

Besonders bei *Lophius* konnte ich konstatieren, daß sich hier die Form des Opticus, von dem Chiasma angefangen bis zu der runden (nicht engen, spaltförmigen, wie gewöhnlich) Papilla, nicht ändert. Das Bindegewebe bildet, wie gewöhnlich, eine Scheide um den Opticus, dringt jedoch nirgends in der Form von Septen in die Masse desselben; dieselbe wird nur durch ein Netz von Kapillaren, die sie ernähren, durchzogen (Taf. II, Fig. 14).

Das Erscheinen dieser Form des Sehnerven bei so verschiedenen, weit voneinander stehenden Gattungen wie *Esox*, *Lophius*, *Lota* und *Gobius*, weiter der Umstand, daß schon bei den Ganoiden ein wirklich bandförmiger Opticus zu finden ist, führt uns zu dem Schlusse, daß wir da in dem drehrunden Opticus kaum mit einer primitiveren Form desselben zu thun haben; dieselbe kann eher als eine sekundär acquirierte betrachtet werden.

Die gewöhnlichste Form des Teleostiopticus ist, wie schon gesagt wurde, die eines in longitudinale Falten zusammengelegten Bandes, die schon im Jahre 1663 von MALPIGHI MARCELLI, später von ALBRECHT HALLER und mit der Zeit noch mehrmals beschrieben wurde.

Wir finden da alle möglichen Uebergänge von einer Form, in der der Opticus rinnenförmig in eine einzige Falte gelegt ist (*Ophidium barbatum* z. B., Taf. II, Fig. 16), bis zu so komplizierten Formen, wie ich sie z. B. bei dem *Serranus cabrilla* (Taf. II, Fig. 13) finde¹⁾. Immer, auch bei den kompliziertesten,

1) Verschiedene Formen zeichnet z. B. DEYL in seiner Arbeit, l. c. Taf. I—III. Mit näherem Beschreiben der einzelnen Formen werde ich mich hier nicht beschäftigen, für die Morphologie wenigstens hätte dies keine Bedeutung.

kann man die einzelnen Falten verfolgen. Wie bereits MALPIGHI und BERGER¹⁾ angegeben haben, und wie ich mich auch an dem Opticus eines großen Exemplares von *Thynnus* überzeugen konnte, läßt sich der aus seiner äußeren Hülle befreite Opticus ziemlich leicht in die Fläche ausbreiten.

Daß es sich da wirklich um einen abgeplatteten Opticus und nicht um einen cylindrischen, der durch Septenbildung zufällig seine eigentümliche Form erhalten hat, handelt, erkennt man daraus, daß da sehr oft wirkliche bindegewebige Septa überhaupt fehlen (Taf. II, Fig. 13), sonst kann man sich davon auf dieselbe Weise, wie wir es beim Acipenser sahen, überzeugen. Man muß nur die Veränderungen der Form des Sehnerven auf einer Querschnittserie einerseits in der Richtung zu dem Chiasma, andererseits zu der Papilla n. opt. verfolgen. In der ersteren Gegend kann man alle Uebergänge bis zu der cylindrischen Form, die er in dem Chiasma hat, verfolgen (Taf. II, Fig. 18 a—c), in der letzteren seinen Uebergang in die enge, spaltförmige Papilla, wobei die einzelnen Falten immer dicker und zugleich kürzer werden (Taf. II, Fig. 15). Dieses finde ich z. B. bei *Solea sp.*, *Zeus faber*, *Perca fluviatilis*, *Lucioperca sandra* etc.

Nicht in allen Fällen kann man jedoch diese Uebergänge verfolgen; manchmal, so z. B. bei *Serranus cabrilla* oder *Trigla hirundo*, sieht man, daß in dem Uebergange zu der Papille einzelne Falten des ursprünglich regelmäßig bandförmigen Sehnerven miteinander verschiedenartig verschmelzen, anderswo wieder durch unregelmäßig verlaufende, sekundäre Septa sich in mehrere Stränge teilen, sodaß der Opticus da, wo er die Sclera durchtritt, einen ganz anderen Habitus bekommt, und an seine ursprüngliche Form erinnert da schon nichts mehr (Taf. II, Fig. 13 links). Etwas Aehnliches sehen wir auch in dem Chiasma, wo in solchen Fällen die Falten bis ganz nahe an das Gehirn sich erhalten und unregelmäßig werden.

Solche Befunde, die ich da eben erwähnt habe, darf man jedoch nicht als Beweise gegen die Deutung des gewöhnlichen Teleostier-Opticus als eines bandförmigen benutzen; es handelt sich da sicher nur um eine sekundäre Modifikation der ursprünglichen einfacheren Verhältnisse, wie wir sie übrigens schon bei den phylogenetisch so wichtigen Ganoiden finden.

1) BERGER, Beitr. zur Anatomie des Sehorgans der Fische, Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1882.

Als eine Komplikation des Baues des bandförmigen Opticus kann ich jene Form des Opticus bezeichnen, die ich z. B. bei *Hippocampus* finde. Der ganze Opticus ist in eine Anzahl kleinerer Stränge zerfallen, die scheinbar voneinander unabhängig nebeneinander liegen; bei näherem Betrachten kann man jedoch in ihrer Anordnung leicht noch die ursprüngliche Form eines bandförmigen Opticus, der nur durch sekundäre Septa sich geteilt hat, erkennen (Taf. II, Fig. 17). Solche sekundäre Septa kann man übrigens sehr oft bei ganz regelmäßig bandförmigen Nerven beobachten¹⁾, doch gewöhnlich sind sie sehr dünn und unbedeutend, während sie hier, was ihre Dicke betrifft, von den Septen zwischen den einzelnen Falten sich kaum unterscheiden.

Endlich komme ich zu einer Form des Sehnerven der Teleostier, die nach DEYL²⁾ für *Silurus*, *Amiurus* und für *Cobitis* charakteristisch sein und eine besondere phylogenetische Bedeutung haben soll. Der Opticus soll hier aus mehreren Strängen bestehen, die durch Bindegewebe voneinander getrennt sind.

Es handelt sich da entweder um einen cylindrischen oder um einen bandförmigen Opticus, der während des Durchtrittes durch die Sclera sich in mehrere Stränge teilt, die während des weiteren Verlaufes sich vermehren und deren jeder in einer selbständigen Papille endigt³⁾.

Ich halte natürlich den Opticus der genannten Tiere nicht für einen selbständigen Typus, den man für dem Opticus des *Ceratodus* verwandt halten könnte, wie dies DEYL thut, sondern nur für eine Modifikation eines der früher beschriebenen Typen, die nur das Ende des Opticus in seinem Uebergange zu der Papille betrifft.

Als einen interessanten Befund muß man den der mehrfachen Papillae nervi optici bezeichnen. Außer bei *Cobitis barbatula* (DEYL beschreibt sie von *Cobitis fossilis*) finde ich solche auch bei zwei anderen, weit voneinander stehenden Tieren, nämlich bei dem *Polypterus senegalus* und in Larven von *Bufo sp.* Da die Sache jedoch mit dem Thema unserer Arbeit nicht direkt zusammenhängt, werde ich mich mit derselben hier nicht weiter beschäftigen.

1) *Scorpaena porcus*, *Serranus cabrilla* (Taf. II, Fig. 13), *Lucio-perca sandra*, *Anguilla fluvitalis*. Bei der letzteren Art ist der in der Nähe des Auges einfach rinnenförmige Opticus durch solche Septa geteilt.

2) Vgl. auch seine Mitteilung im *Anat. Anzeiger*, 1895.

3) DEYL, l. c. Taf. I, Fig. 14 a—i (*Cobitis*), Taf. II, Fig. 15 a, b (*Silurus*), Taf. II, Fig. 16 a—f (*Amiurus*).

Die Gliazellen liegen in dem Sehnerven der Teleostier immer über den ganzen Durchmesser zerstreut; wie bei den Ganoiden verlaufen auch hier die Fortsätze der Zellen quer auf die Dicke der Lamelle des bandförmigen Sehnerven.

Das Bindegewebe bildet eine gemeinsame Hülle um den Opticus, der gefaltet die Gestalt eines Cylinders hat. Von der Hülle treten gewöhnlich Septa zwischen die Falten des Sehnerven, können jedoch auch fehlen (bei *Blennius* oder *Serranus* [Taf. II, Fig. 13] z. B. finde ich dies sehr deutlich), der Opticus liegt dann ziemlich frei in der röhrenförmigen Hülle. Von den hier und da vorkommenden sekundären Septen, die den Opticus in kleinere Stränge teilen, war schon oben die Rede.

Die Blutgefäße sehen wir dort, wo wir einen cylindrischen Opticus vor uns haben, in diesen hineintreten und dort ein Netz von Kapillaren bilden; dort, wo wir einen bandförmigen Opticus finden, verlaufen sie oft nur an seiner Oberfläche (vgl. die Fig. 18 b, Taf. II), doch in einzelnen Fällen (*Cyprinus carpio* z. B.) finde ich viele größere Blutgefäße, die gerade in der Mitte der Nervenmasse des bandförmigen Nerven verlaufen.

Aus der Entwicklung des cylindrischen Nerven können wir hier nichts Besonderes mitteilen; eine sehr wichtige Thatsache ist jedoch die, daß die charakteristische Form des bandförmigen Opticus sehr früh in der ontogenetischen Entwicklung sich bildet. Ich sehe z. B. bei 2 cm langen Embryonen von *Perca fluviatilis*, daß der schon abgeflachte Opticus rinnenförmig in eine Falte gelegt ist. Es handelt sich da sicher ursprünglich um nichts anderes, als um eine Fortsetzung der Einstülpung der primitiven Augenblase auch auf den Opticus, der dadurch die rinnenförmige Form bekommt; bei der weiteren Entwicklung entwickeln sich, wie man sich das leicht vorstellen kann, die weiteren Falten, oder der Opticus verbleibt lebenslang auf jenem Stadium, wie wir es z. B. bei *Ophidium* finden (Taf. II, Fig. 16).

VII. Reptilien.

Bei den von mir untersuchten Formen von Reptilien¹⁾ finde ich drei verschiedene Typen des Sehnerven. Der eine von ihnen

1) Chelonier: *Amyda mutica*, *Emys europaea*; *Hatteria punctata*; *Alligator lucius*. Saurier: *Platydictylus mauritanicus*, *Uromastix spinipes*, *Anguis fragilis*, *Chamaeleo vulgaris*, *Lacerta vivipara*, *L. muralis*, *Varanus* sp. Schlangen: *Tropidonotus natrix*, *Coronella austriaca* (?).

ist vielleicht für die Chelonier charakteristisch, den anderen finde ich bei den Sauriern, der Hatteria und dem Alligator, den dritten endlich, den kompliziertesten, bei den von mir untersuchten Schlangen.

Bei den *Cheloniern*, *Amyda mutica* und *Emys europaea* finde ich einen bandförmigen Opticus, der ganz einfach rinnenförmig zusammengelegt ist (Taf. I, Fig. 17), bei *Amyda* finde ich noch Andeutungen einer zweiten Falte. Man könnte ihn auch für einen cylindrischen Opticus halten, der bis in die Mitte seines Durchmessers durch ein Septum geteilt ist, doch glaube ich, daß die erstere Erklärung die richtigere sei.

An eine wirkliche Verwandtschaft dieser Form des Opticus mit dem ganz ähnlich aussehenden der Ganoiden wird man kaum glauben können, da jene beiden Tiergruppen doch ziemlich weit voneinander stehen; aber jedenfalls ist die Form in diesem wie in jenem Falle durch eine ähnliche Ursache entstanden, durch Fortsetzung der embryonalen Fissur der primitiven Augenblase auf die ganze Länge des Opticus. Die ganze Form des Sehnerven ist übrigens nichts Besonderes; ich finde auch bei Embryonen von Gecko und von *Tropidonotus* (ältere Embryonen) den Opticus, jedoch nur in der Nähe der Papille, von rinnenförmiger Gestalt; übrigens gelangen, wie bekannt, auch bei den Säugetieren die Arteria und Vena centralis retinae nur durch einen Einstülpungsprozeß in das Innere des Sehnerven.

Das Bindegewebe dringt mit den Blutgefäßen in die Spalte des Opticus hinein, und bei *Amyda* teilt es ihn sogar, jedoch nicht vollständig, durch sekundäre Septa noch weiter.

Die Gliazellen sind über den ganzen Querschnitt des Opticus zerstreut, doch liegen sie am dichtesten in der Mitte desselben in einzelnen Gruppen (Taf. I, Fig. 17).

Von anderen Reptilien finde ich die vielleicht einfachsten Verhältnisse bei der *Hatteria*. Der Opticus ist hier drehrund, erst in der Nähe des Auges und besonders der engen Papilla flacht er sich allmählich ab. Die Gliazellen sind über den ganzen Querschnitt des Opticus gleichmäßig verteilt. Der Opticus, der sonst das Aussehen eines Amphibienopticus hat, ist nur, wie es bei den Amnioten allgemein der Fall ist, verhältnismäßig dicker und muß daher durch ein größeres Netz von Kapillaren, die nur durch spärliches Bindegewebe verfolgt sind, versorgt werden. Sonst bildet das Bindegewebe, wie gewöhnlich, nur eine Hülle um den Opticus, jedoch keine Septa in demselben.

Der Opticus der *Saurier* ist hauptsächlich dadurch charak-

terisiert, daß die Gliazellen, die wir auch anderswo allgemein sahen, in longitudinalen Reihen liegen, durch ihre dichten Fortsätze die Nervenmasse des Nerven sehr deutlich in einzelne Stränge teilen. Wir sahen schon bei *Petromyzon*, weiter bei den Amphibien (*Salamandra*!) und bei den Ganoiden (*Acipenser*!), daß die Fortsätze der Gliazellen im Innern des Sehnerven eigentümliche Septa zwischen den Nervenfasern bilden können; bei den Reptilien sind diese Septa, die durch Ausläufer vieler Zellen gebildet werden, besonders dick, und ein solcher Opticus mit seinen neuroglialen Septen hat oft einen ähnlichen Habitus, wie z. B. ein Selachier- oder Säugetier-Opticus, der durch bindegewebige Septa zerteilt wird. Vgl. Taf. I, Fig. 18 (*Varanus*).

Dieses Verhalten des Sehnerven, das schon in jungen Stadien der Entwicklung desselben zu beobachten ist (*Gecko*, *Ptychozoon*¹⁾), ist besonders schön an den Sehnerven der größeren Formen der Saurier, so bei *Chamaeleo*, *Varanus*, *Uromastix*, zu sehen; weniger deutlich ist es bei *Lacerta* oder *Anguis*. Die Gliazellen, deren Fortsätze da eine solche Bedeutung haben, liegen, wie man besonders gut an jüngeren Stadien der Entwicklung an Längsschnitten sehen kann, quer zu der Länge des Sehnerven und zwar in manchmal sehr langen, parallelen Reihen (ähnlich wie jene, die in Fig. 15, Taf. II, dargestellt sind). Es ist interessant, daß bei dem Eintritte in das Chiasma die Gliazellen des Sehnerven aufhören aufzutreten, so daß wir da eine scharfe Grenze vor uns haben; in dem Chiasma fehlen sie fast ganz (junge Stadien von *Lacerta*!).

Immer liegen die Gliazellen in einer großen Anzahl solcher longitudinaler Reihen; nur bei *Platydictylus mauritanicus* sind jene Reihen weniger zahlreich, und die Gliazellen sind mehr in der Mitte des dünnen Sehnerven konzentriert. Vielleicht können wir dies Verhalten als ein primitiveres auffassen.

Das Bindegewebe in dem Opticus läßt sich immer von den neuroglialen Septen gut unterscheiden, sowohl durch seine Farbe wie auch durch einen anderen Habitus der Kerne (vgl. Taf. I Fig. 18 rechts); es ist in dem Opticus ziemlich spärlich, es verfolgt nur die Blutgefäße, die den Opticus ziemlich reichlich versorgen und in ihm ein Netz bilden, sonst ist es nur hie und da in größerer Menge zwischen den einzelnen Strängen von Nervenfasern vorhanden und hilft da öfter auch die Septa zwischen den-

1) Unsere Fig. 19, Taf. I, zeigt ein ganz ähnliches Verhalten bei dem Opticus von einem *Tropidonotusembryo*.

selben bauen. In embryonalen Stadien des Sehnerven kann man gut beobachten, wie die Blutgefäße in den Opticus eindringen, und auch da kann man meist ziemlich deutlich die Elemente des Bindegewebes von den Gliazellen unterscheiden.

Von den *Crocodiliern* untersuchte ich nur den Opticus von einem *Alligator lucius*; derselbe hatte, wie der der Saurier, eine drehrunde Form, und das Bindegewebe war in ihm ähnlich wie bei jenen Tieren gestaltet. Ueber die Gliazellen kann ich hier nichts angeben. An Embryonen von *Crocodylus sp.*¹⁾ hat der Opticus dieselbe Form, und die Gliazellen sind über seinen ganzen Querschnitt ziemlich regelmäßig verbreitet.

Eine von der eben beschriebenen ganz verschiedene Form hat der Opticus der *Schlangen*, wie ich mich an *Tropidonotus natrix* und an *Coronella sp.* überzeugen konnte.

Der Opticus ist hier, wie bei den großen Sauriern, in einzelne Stränge geteilt; da jedoch dort die Fortsätze der Gliazellen die wichtigste und das Bindegewebe nur eine ganz nebensächliche Rolle bei der Begrenzung der Stränge spielt, werden hier die einzelnen Stränge vielleicht nur durch Bindegewebe voneinander getrennt. Es sind das Fortsätze, die von einer feinen inneren Hülle des Opticus auslaufen (einer Pia mater), die den Opticus ganz in selbständige, parallele Stränge teilen, so daß er ähnlich wie jener von *Ceratodus* aussieht²⁾ (Taf. I, Fig. 20). Die Gliazellen liegen da nicht zwischen den einzelnen Strängen, nur hier und da liegt eine an der Oberfläche derselben, sonst sind sie alle in das Innere der einzelnen Stränge konzentriert und bilden in ihnen axiale Zellenstränge auf eine ganz ähnliche Weise, wie wir früher bei *Ceratodus* sahen (vgl. Taf. I, Fig. 8 mit Fig. 20).

Da wir bei früheren Stadien der Entwicklung von *Tropidonotus* einen Opticus sehen, der von dem der Saurier sich durch nichts unterscheidet (Taf. I, Fig. 19), müssen wir annehmen, daß der Opticus jene oben beschriebene Form ziemlich spät annimmt. Das Bindegewebe dringt reichlicher in ihn als in den der Saurier, und die Gliazellen konzentrieren sich auf eine uns nicht bekannte Weise im Inneren der Stränge.

Die Form des Sehnerven der Ophidier hat sich, wie davon besonders die eben erwähnten früheren Entwicklungsstadien der-

1) Aus der Präparatensammlung des Anatomischen Institutes zu Jena.

2) Nur daß bei *Ceratodus* die Hülle einfach ist!

selben zeugen, ganz selbständig innerhalb der Gruppe der Ophidier entwickelt und mit der sonst sehr ähnlichen Form des Sehnerven der Haifische oder besonders der Dipnoer überhaupt nichts zu thun.

VIII. Vögel und Säugetiere.

Mit der Anatomie des Sehnerven der Vögel und der Säugetiere wollen wir uns in dieser Arbeit nicht näher beschäftigen und werden uns nur auf einige allgemeinere Betrachtungen beschränken.

Die Form des Sehnerven, der cylindrisch und nur in der Nähe der Papille bei den Vögeln und manchen Säugetieren abgeplattet ist, müssen wir etwa von der des Saurier-Opticus ableiten. Während dort das Bindegewebe nur ziemlich spärlich in dem Opticus entwickelt war, finden wir hier mächtigere Balken und ganze Septa, die ein bindegewebiges Gerüst bilden, in dem die Nervenfasern verlaufen (Taf. I, Fig. 21 — Gallus). Durch dieses Bindegewebe ist in dem Opticus der *Vögel* eine Teilung der Nervenfasermasse in mehrere Stränge wenigstens angedeutet, in dem flachen, der Papille genäherten Ende desselben sogar durchgeführt; und zwar verlaufen oft, in der flachen Partie des Nerven vielleicht immer, jene Septa parallel zu einander quer an die Fläche des Nerven ¹⁾.

Bei den *Säugetieren* ist das Bindegewebsgerüst des Opticus noch mächtiger entwickelt; bei *Lepus* z. B. sehe ich die Teilung in einzelne Stränge meistens nur angedeutet, während sie beim Menschen vollkommener durchgeführt ist, wie dies ohnehin aus den Arbeiten, die über den Bau desselben handeln, bekannt ist ²⁾.

Die Gliazellen der Vögel und Säugetiere sind über den ganzen Querschnitt desselben verbreitet; über die näheren Verhältnisse derselben verweise ich auf die in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten über dieselben, die mit Hilfe der GOLGI'schen Methode durchgeführt wurden ³⁾.

1) Untersucht wurden die Sehnerven von *Anas domestica*, Gallus, Turdus, Strix und Picus.

2) Vergl. z. B. SCHWALBE's Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, 1878.

3) MICHEL, Ueber das Vorkommen der Neurogliazellen in dem Sehnerven, der Chiasma und dem Tractus opticus. Sitzb. Phys.-med. Ges. Würzburg, 1893.

GREEF, Die Morphologie u. Phys. d. Spinnenzellen im Chiasma, Sehnerven und in der Retina. Arch. f. Anat. u. Phys., 1894.

Der Nervus opticus und der Nerv des Pinealorganes.

Die proximale Partie des Pinealorganes entwickelt sich bekanntlich bei den Cyclostomen, wo dieses Organ am besten entfaltet ist¹⁾, zu einem Nerven, der als dem Sehnerven vollkommen analog zu betrachten ist. Aus einer epithelialen Röhre entwickelt sich bei jenem, wie bei diesem, durch Einwachsen der Nervenfasern aus der Retina der definitive Nerv²⁾. Die Zellen des ursprünglichen Stieles gelangen in dem Nervus pinealis zwischen die Nervenfasermasse und werden wahrscheinlich auch in Stützzellen umgewandelt. Wie ich in der Fig. 12, Taf. I (l. c.), zeichne, liegen sie oft in der Mitte des ziemlich dicken Nerven und bilden einen axialen Strang; also ist da etwas Aehnliches zu finden wie in dem Sehnerven.

Es ist sehr interessant, daß schon ein so wenig differenzierter Nerv, wie der des Pinealorganes, in einzelne parallele Stränge zerfallen kann. In mehreren Fällen fand ich eine Teilung desselben in zwei, in einem Falle eine solche in eine größere Anzahl von Strängen (Taf. I, Fig. 11, l. c.). Ich schließe daraus, daß man der Teilung des Sehnerven in einzelne durch Bindegewebe getrennte Stränge keinesfalls eine solche Wichtigkeit zuschreiben darf, wie es manchmal geschieht.

In der That finde ich, daß z. B. bei Protopterus und bei Ceratodus, die einer einzigen Tiergruppe angehören, einerseits ein einfacher, andererseits ein in viele Stränge geteilter Opticus existiert. Auch unter den Reptilien finde ich solche Unterschiede zwischen den Sauriern und den Schlangen, weiter auch unter den verschiedenen Formen der Haifische. Durch welche Umstände die Teilung bedingt ist, kann man nicht sagen; vielleicht ist sie auch von der Dicke des Sehnerven (bei der Species, nicht dagegen bei dem Individuum!) abhängig; aber auch da finden wir z. B. den dünnen Opticus der Natter geteilt, den dicken eines Varanus ungeteilt. Nicht ohne Interesse ist vielleicht der Umstand, daß sich,

1) Vergl. STUDNIČKA, Sur les organes pariétaux de Petromyzon Planeri. Sitzungsber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wiss., 1893.

2) Die Bildungsweise des Pinealnerven von Petromyzon ist eine ganz ähnliche, wie die des Sehnerven: Fig. 15, 16, 17, Taf. II, l. c.

wie ich in einem Falle konstatieren konnte, die von einer einzigen Schicht von Epithelzellen gebildete Röhre, der Stiel des rudimentären Pinealorganes (der Epiphyse) von *Lophius piscatorius*, wenn auch nur auf kurze Strecke, in zwei parallele Teile spalten kann ¹⁾).

Jena, im Juli 1896.

1) Vergl. Fig. 12, 13, 14, Taf. I, in meiner Abhandlung: „Zur Anatomie der sog. Paraphyse des Wirbeltiergehirns.“ Sitzb. d. kgl. böhm. Ges. d. Wissensch., 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe einer ABBE'schen Camera lucida und der Mikroskope von C. Reichert-Wien resp. C. Zeiß-Jena gezeichnet.

Tafel I.

Fig. 1. Der Nervus opticus und ein Teil des Auges (*r* Retina; *p* Pigmentosa) von einem 30 mm langen Ammocoetes von *Petromyzon Planeri*. Reichert Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 2. Ein Längsschnitt durch einen Sehnerven von einem großen Ammocoetes derselben Art. Reichert, apochrom. homog. Imm. $\frac{1}{12}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 3. Ein Querschnitt durch denselben Nerv. Reichert Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 4. Ein Längsschnitt durch den Opticus von *Myxine glutinosa*. Reichert, apochrom. homog. Imm. $\frac{1}{12}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch denselben Nerv. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 6. Ein Querschnitt durch den Opticus von *Protopterus annectens*, in der Nähe des Gehirns.

Fig. 7. Derselbe, außerhalb des Craniums. Reichert, Obj. 6, Ok. 2.

Fig. 8. Ein Querschnitt durch den Opticus von *Ceratodus Forsteri*. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 9. Ein Teil eines Längsschnittes durch den Opticus von *Scyllium canicula* (Formol. kons.). Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 10. Ein Teil aus einem Querschnitt durch den Opticus von *Polypterus senegalus*. Reichert, Obj. 7, Ok. 2.

Fig. 11. Ein Längsschnitt durch den Opticus einer etwa 2 cm langen Larve von *Triton taeniatus*. Reichert, homog. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4.

Fig. 12. Ein Querschnitt durch einen ähnlichen Nerv. Reichert, apochr. homog. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4.

Fig. 13. Ein Querschnitt durch den Opticus einer in der Metamorphose begriffenen Larve von *Pelobates fuscus*. Reichert, Obj. 6, Ok. 2.

Fig. 14. Ein Querschnitt durch die untere Partie des Zwischenhirns von *Salamandra maculata* mit dem Sehnerven, den Rest des zelligen embryonalen Stieles des Auges zeigend. Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 15. Ein Längsschnitt durch den Opticus von einer entwickelten *Salamandra maculata*, die Verteilung der Gliazellen zeigend (etwas schematisiert). Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 16. Teil eines Querschnittes durch den Opticus von *Bufo variabilis*. Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 17. Ein Querschnitt durch den Opticus von *Emys europaea*. (Die äußere Hülle desselben ist nicht gezeichnet.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 18. Ein Teil aus einem Querschnitt durch den Opticus von *Varanus sp.* Aus einer Partie desselben, wo das Bindegewebe sehr spärlich ist; nur rechts sieht man einen Strang desselben (*b*). (*bg* ein Blutgefäß; *g* Fortsätze der Gliazellen.) Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 19. Ein Querschnitt durch den Opticus eines etwa 1 cm langen Embryos von *Tropidonotus natrix*. [Das Lumen des Ventrikels ist noch erhalten (*v*), an einer Seite desselben haben die Zellen noch den Charakter epithelialer Zellen (*e*), während an der anderen sich die Gliazellen (*g*) bilden.] Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 20. Ein Teil aus einem Querschnitt des Opticus von *Tropidonotus natrix* (erwachsenes Exemplar). Die äußere Hülle — *a*; die innere (Pia mater), die die Septa zwischen den einzelnen Strängen der Nervenfasern bildet, — *i*. Reichert, Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 21. Ein Teil aus einem Querschnitt durch den Opticus von *Gallus domesticus*. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Tafel II.

Querschnitte von Sehnerven der Selachier, Ganoiden und Teleostier. Bei der Reproduktion auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 1. *Chimaera monstrosa*. (Die Kerne der Gliazellen sind ein-gezeichnet.) Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 2. *Scyllium canicula*. (Vergl. auch Fig. 9, Taf. I.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 3. *Hexanchus griseus*. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Fig. 4. *Mustelus vulgaris*. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Fig. 5. *Alopias vulpes*. Reichert, Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 6. *Carcharias sp.* Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 7. *Squatina angelus*. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 8, 9. *Acanthias vulgaris*. (Von zwei verschieden großen Exemplaren.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 10 a—e. *Acipenser sturio*. a aus der Nähe des Chiasma, e aus der Nähe der Papilla n. opt. Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 11 a, b. *Polypterus senegalus*. (Vergl. auch Taf. I, Fig. 10.) Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 12. *Lepidosteus osseus*. Reichert, Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 13. *Serranus cabrilla*. (Aus der Nähe des Auges; rechts sind die einzelnen Falten noch deutlich, links sind sie schon in kleinere Teile zerfallen und der ursprüngliche Bau des Nerven nicht mehr deutlich.) Reichert, Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 14. *Lophius piscatorius*. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

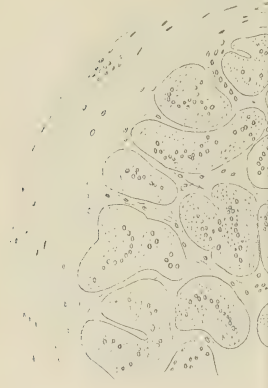
Fig. 15. *Blennius ocellatus*. (Der Opticus während des Durchtrittes der Sclera.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 16. *Ophidium barbatum*. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 17. *Hippocampus* sp. Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 18 a—c. *Solea* sp. (Fig. a aus der Nähe des Chiasma n. opt. In der Fig. b sind die Blutgefäße eingezeichnet.) Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Fig. 19. *Arnoglossus lanterna*. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.



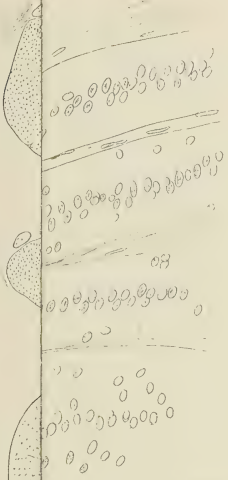
19.



20.



5.



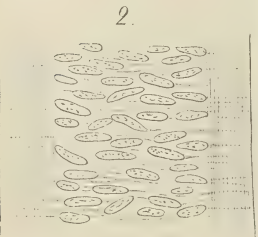
10.



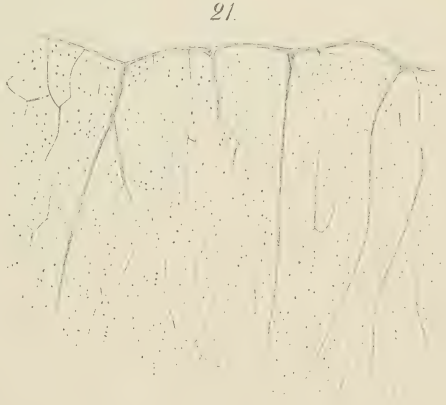
16.



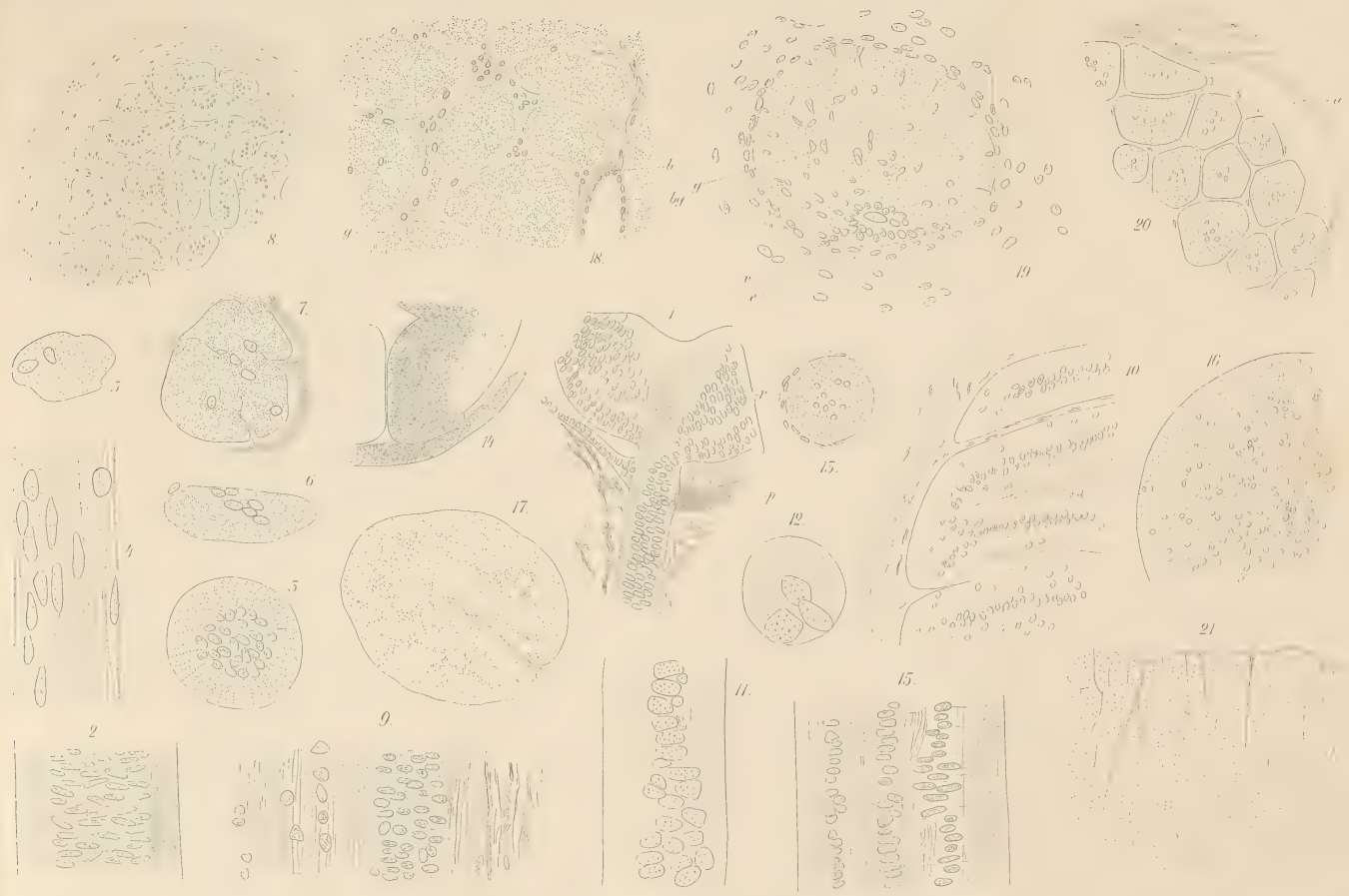
4.



2.

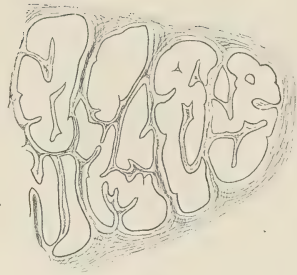


21.

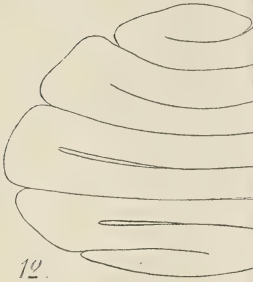




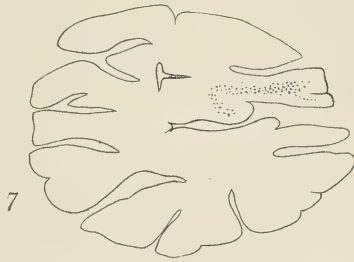
1.



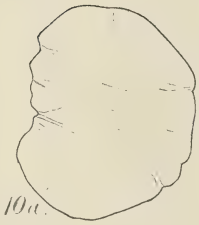
5.



12.



7.



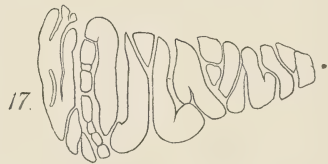
10a.



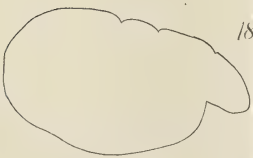
9.



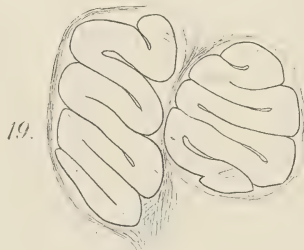
11a.



17.



18.



19.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [NF_24](#)

Autor(en)/Author(s): Studnicka F. K.

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbeltiere. 1-28](#)