

Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen.

Von

Jerzy Stanislaw Alexandrowicz

aus

Brzóstów (Polen).

Hierzu Tafel 30—34 und 8 Figuren im Text.

Auf Anregung des Herrn Prof. Dr. ARNOLD LANG habe ich das seit 40 Jahren vernachlässigte Studium der Darminnervation der Krebse aufgenommen. Es ist zuerst meine Absicht gewesen, die Untersuchungen auf verschiedene Ordnungen der Crustaceen auszudehnen, doch stellte sich bald heraus, daß die technischen Schwierigkeiten der Wahl der Objekte Schranken setzen. So z. B. sind Amphipoden ihrer Größe wegen entschieden zu solchen Untersuchungen unpassend, Copepoden dagegen färbten sich nach den spezifischen Methoden nicht. Auch unter den marinen Dekapoden, die ich während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Villefranche-sur-mer¹⁾ (im Winter 1907/08) zu studieren Gelegenheit hatte, bietet nur die Languste (*Palinurus vulgaris*) günstige Verhältnisse. In Zürich wurden die Untersuchungen mit positiven Resultaten an *Astacus fluviatilis* fortgesetzt. Dank der Güte des Herrn Prof. LANG, der mir das lebende Material aus Neapel kommen ließ, ist es mir möglich gewesen, nochmals die Langusten auf einige fragliche Punkte zu prüfen.

Die Untersuchungen an Isopoden (*Oniscus*, *Porcellio*, *Armadillidium*) haben ein sehr mangelhaftes Resultat ergeben.

1) Der Direktion der Station spreche ich hiermit für die Gastfreundlichkeit meinen Dank aus.

Historisches.

A. D. KROHN (1834) war der erste, der das Eingeweidenervensystem der dekapoden Krebse als aus 2 Abschnitten: einem vorderen (Magennervengeflecht) und einem hinteren, den Hinterdarm innervierenden bestehend, richtig beschrieben und abgebildet hat (bei *Astacus*).

Der vordere Abschnitt, der schon früher entdeckt wurde und auch später mehrmals als Gegenstand der Untersuchung diente, besteht aus Nerven, die teils aus dem Oberschlund-(Cerebral-)ganglion, teils aus den gangliösen Anschwellungen der Schlundkommissuren ihren Ursprung nehmen und auf kompliziertem Wege zu Oesophagus, Magen, Leber, Herz (und zu den Geschlechtsorganen?) hinziehen.

Die Nerven des Hinterdarmes sind von KROHN entdeckt und folgendermaßen beschrieben worden:

„Die Darmnerven des Krebses geben ein näheres Verhältnis zum Bauchstrange kund. Sie entspringen nämlich aus einem Stamme, der zuweilen doppelt ist und sich vom letzten Bauchknoten gegen die untere Wand des Darmes erstreckt. Er legt sich derselben, einige Linien vom After entfernt, dicht an, und spaltet sich sogleich in zwei ansehnliche Aeste. Jeder derselben verläuft in der ganzen Länge der Seitenwandung des Darmes nach vorn. Ein unpaarer Zweig desselben Stammes ist vorzüglich für die hinterste Portion des Darmes bestimmt.“

E. HAECKEL (1857), der in seiner bekannten Abhandlung „Ueber die Gewebe des Flußkrebse“ das sympathische Nervensystem nicht unberücksichtigt ließ, fand, daß das letztere in Hinsicht auf feinere Struktur gewisse Unterschiede von Körnernerven zeigt.

Die letzten Angaben über die Darminnervation der dekapoden Krebse stammen von LEMOINE (1868), der zur Kenntnis des vorderen Abschnittes des Eingeweidenervensystems einiges Neue beigebracht hat; was aber den hinteren anbetrifft, so ist er, wie es scheint, ohne die Mitteilung KROHNS zu kennen, fast zu denselben Resultaten gekommen, die er in einigen Details ausführlicher beschreibt (bei *Astacus* und *Homarus*).

Die vorliegende Abhandlung hat zum Zweck, die feineren histologischen Verhältnisse in der Innervation des Hinterdarmes zu prüfen. Daneben mußten einige Worte über die Muskulatur des Darmes vorausgeschickt werden.

Technische Methoden.

Zum Studium der Muskulatur mußte in erster Linie die Schnittmethode in Betracht kommen. Bei der Fixierung des Darmkanals von marinen Dekapoden bin ich, wie auch GUIEYSSE (1907), dessen Arbeit im Laufe meiner zahlreichen Versuche mir in die Hände gekommen ist, auf unerwartete Schwierigkeiten gestoßen. Die von diesem Autor empfohlenen FLEMMINGS und ZENKERS Gemische fixieren die Epithelzellen zwar gut, bringen die Muskulatur jedoch, besonders das von ZENKER, zum Schrumpfen, so daß ich bei GILSONS und CARNOYS Gemisch geblieben bin, die aber keineswegs vollkommen befriedigende Resultate geben. Die Paraffinschnitte wurden hauptsächlich mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin und mit verschiedenen Nachfärbungen [sehr schön fällt die nach PRENANT mit Eosin und Lichtgrün aus (s. GUIEYSSE)] tingiert; daneben aber haben sich andere Farbstoffe, wie HANSENS Chrom- und Eisenhämatein, besonders das letztere, als brauchbar erwiesen.

Zur Färbung der Totalpräparate, die nicht in Schnitte zerlegt werden sollten, wandte ich, nach SCHULZES Prinzip der Hämateinfärbung mit vorangehender Beizung in chromhaltigen Gemischen folgende Methode an. 1) Fixierung mit absolutem Alkohol. (Ich habe dieses rasch wirkende Fixationsmittel gebraucht, um schlechterdings die längsdurchschnittenen Därme im ausgebreiteten Zustande zu erhalten — zum Studium der feineren Struktur eignen sich die Totalpräparate so wie so nicht). 2) Beizung in 0,2-proz. Kali bichrom. (in 70-proz. Alk.) — 1 Tag. 3) Färbung in $\frac{1}{20}$ -proz. Hämatoxylinlösung (in 70-proz. Alk.) — 1 Tag oder länger. 4) Auswaschen in 50-proz. Alk. Damit ist es möglich, die Muskelfasern deutlich hervortretend zu bekommen, ohne daß die starke Mitfärbung anderer Gewebe die Präparate undurchsichtig machte. Später konnte ich sehr gut den Verlauf der Muskeln an manchen Methyleneblaupräparaten studieren.

Das Methyleneblau ist nach zwei Methoden intravital: (vermittels Injektion) und supravital (Färbung in einer Lösung) angewandt worden. Ich stimme MANGOLD (1907) zu, daß man bei der ersten Art der Anwendung die störende Mitfärbung anderer Gewebe vermeidet, höchstens werden die Muskeln (und nur einzelne Fasern) durch den Farbstoff angegriffen.

Es scheint mir, daß für meine Objekte die Stärke der Lösungen nicht exakt die gleiche zu sein braucht (sie soll ungefähr um 1 Proz. herum schwanken, aber man ist auch mit schwächeren Lösungen zum Ziele gekommen, z. B. RETZIUS), auch auf die Isotonie der

Lösungen braucht man kaum einen allzu großen Wert zu legen¹⁾. Das Gelingen der Färbung hängt vielmehr vom Farbstoff selbst ab.

Ich meine beobachtet zu haben, daß die älteren Lösungen, trotz der sorgfältigen Reinigung der Flaschen, nicht so gut wie die frischen färben, deshalb habe ich sie nicht in größeren Quantitäten vorrätig gehalten, sondern einige Tage vor dem Gebrauch kleinere Mengen des Farbstoffes im destillierten Wasser konzentriert gelöst und erst unmittelbar vor der Injektion mit 3—4 Vol. Wasser, das 0,7-proz. NaCl enthält, verdünnt.

Der Farbstoff wurde den Krebsen nach MANGOLDS Verfahren „in die Bauchseite des ersten Abdominalsomits kopfwärts seitlich der Medianlinie“ in einer Menge von 0,5—2 ccm je nach der Größe der Objekte injiziert. Die dunkelblaue Färbung des Abdominalgefäßes zeigt, daß die Injektion gut gelungen ist. Das Auspräparieren des Darmkanals habe ich gewöhnlich nach $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde vorgenommen. Ich muß aber bemerken, daß man auch nach längerem Abwarten eine Färbung bekommt. In einem Falle ist sie aufgetreten, als der Krebs erst 8 Stunden nach der Injektion operiert wurde. Der herauspräparierte und in der Längsrichtung aufgeschlitzte Darmkanal wurde auf einem Objektträger mit der Außenseite nach oben ausgebreitet und in die feuchte Kammer gebracht, worin er verschieden lang (1—4 Stunden) bleiben muß, indem man von Zeit zu Zeit die Fortschritte der Färbung unter dem Mikroskop kontrolliert. Dabei leisten die stärksten Kompens.-Okulare Zeiß sehr gute Dienste, da sich viele Details mit dem apochrom. Objektiv 16 übersehen lassen, wobei die Gefahr der Beschmutzung der Linse, die bei der Anwendung von stärkeren Objektiven droht, vermieden wird.

Die Fixierung des Farbstoffes erfolgte in erster Linie vermittels der 8—10-proz. Ammoniummolybdatlösung, teils ohne, teils mit Salzsäure und Wasserstoffsperoxyd, gewöhnlich mit einem geringen Zusatz von Osmiumsäure (auf 20 ccm der Fixierungsflüssigkeit 2 Tropfen 1-proz. Osmiumsäure). In dieser Lösung wurden die Objekte 2—6 Stunden gelassen, ohne daß bei längerem Liegen ein schädigender Einfluß des Fixationsmittels zu konstatieren gewesen wäre. Nach längerem Auswaschen in Wasser kommen die

1) Nach Untersuchungen von BOTAZZI (s. HÖBER, Physik. Chemie der Zelle und der Gewebe) herrscht in den Gewebssäften der marinen Krebse ein ziemlich großer osmotischer Druck. Die Färbung aber gelingt bei dem Gebrauch von stark hypotonischen Farbstofflösungen.

Objekte ohne aufsteigende Alkoholreihe durch absoluten Alkohol (möglichst kurz) in Xylol, um in Damarlack eingeschlossen zu werden. Im absoluten Alkohol habe ich die Objekte kurze Zeit zwischen zwei Objektträger gebracht und manchmal leicht komprimiert, um sie in möglichst ausgebreitetem Zustande zu erhalten.

Die Fixierung nach BETHE vermittels Ammoniumpikrat mit nachheriger Ammoniummolybdatbehandlung (vom Gebrauche des phosphormolybdänsauren Natron kann nur abgeraten werden) habe ich zuweilen versucht, ohne dieser Methode vor der ersten einen Vorzug geben zu können, da der in den Nerven durch Ammoniumpikrat abgesetzte Niederschlag viel gröber erscheint. Auch über die Unzuverlässigkeit der Ammoniummolybdatlösung kann ich keine Klage erheben; zum wenigsten fixierte sie meine Objekte treu und dauerhaft.

Ich habe auch das Toluidinblau in derselben Weise wie das Methylenblau anzuwenden versucht und meine, daß es mit Unrecht so wenig gebraucht wird. Es gibt entschieden schönere Bilder als das Methylenblau; leider aber werden damit viel weniger Nervelemente gefärbt. Vielleicht ist das darauf zurückzuführen, daß der Farbstoff nicht frisch bezogen und nicht wie das Methylenblau *rectificatum* zur Injektion gereinigt wurde.

Ich habe mir viel Mühe gegeben, um eine Färbung der Nerven im Isopodendarme zu erzielen; alle Versuche, sowohl intravital wie supravital den Farbstoff anzuwenden, haben mich im Stiche gelassen, bis mir ein glücklicher Zufall gezeigt hat, daß, wenn man fast sofort nach der Injektion den Darm herauszieht (was leicht mit einer Pinzette durch Zug am hinteren Ende geschieht), gelegentlich eine Färbung der Nervelemente auftritt. Ich habe gewöhnlich eine größere Zahl von Objekten, und zwar eines nach dem anderen, rasch injiziert und dann nach 1—3 Minuten der Reihe nach den Darmkanal herausgezogen und in die feuchte Kammer gebracht; alle operativen Eingriffe wie das Aufschlitzen, Ausbreiten etc. sind besser zu vermeiden. Die Färbung mißlingt so wie so oft, da offenbar die Färbungsreaktion in den Geweben der Isopoden entschieden ungünstig ist: selbst in den Fällen, wo die Nerven den Farbstoff aufspeichern, genügt eine kleine Falte, die den Luftzutritt verhindert, um die Färbung an solcher Stelle vollkommen ausfallen zu lassen, während z. B. bei *Astacus* die Nerven in der ganzen Dicke des Darmes tingiert erscheinen. Die Stärke der Lösung und das Fixierungsverfahren blieben die gleichen.

Neben der Methylenblaufärbung, mit deren Hilfe die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit gewonnen sind, habe ich andere spezifische Nervenmethoden, wie Gold- und Silberimprägnationen, angewandt, jedoch mit negativen Resultaten. Nur in einem einzigen Falle ist es mir gelungen, ein Fibrillenpräparat nach der CAJALSchen Methode zu bekommen. [1) Fixierung mit 97-proz. Alkohol mit 3 Tropfen Ammoniak auf 50 ccm des Alkohols. 2) Silbernitratlösung 2,5 Proz. 3 Tage bei ungefähr 30° C. 3) „Entwicklung“ mit Hydrochinon.] Da aber diese Färbung unter mehreren Präparaten nur an einem aufgetreten ist, und zu den weiteren Versuchen mir bald das geeignete Material (kleine Langusten) fehlte, so kann ich die obigen Angaben nicht als sicher zum Ziele führende ansehen.

Bei den Isopoden bekommt man zwar eine Nervenimprägnation mit den Goldmethoden (nach RANVIER und RUFFINI) die aber die Methylenblaufärbung nicht zu übertreffen vermag. Von seltener Schönheit ist bei diesen Crustaceen das Bild der Darmmuskulatur, welches nach der Methode von BIELSCHOWSKY zu erreichen ist, falls man nach der Formolfixierung (10—15 Proz.) und gründlichem Auswaschen in Wasser die Objekte nicht, wie BIELSCHOWSKY für das Nervensystem der Wirbeltiere angibt, 1 bis 2 Tage, sondern etwa 3 Wochen in der 3-proz. Silbernitratlösung liegen läßt (darauf folgt die Behandlung mit ammoniakalischem Silber und Goldnachfärbung). Die Nerven sind in diesem Falle auch angedeutet, aber viel zu wenig distinkt.

Ergebnisse.

1. Allgemeine Orientierung und das Muskelsystem des Darmes.

Das sich vom Kaumagen bis zum After geradlinig erstreckende Darmrohr besteht bei den Dekapoden aus zwei sowohl anatomisch wie auch physiologisch unterscheidbaren Abschnitten: einem kurzen, nur wenige Millimeter messenden Mitteldarm¹⁾ und einem sehr langen Enddarm. Der erstere dient mit seinen Anhängen, Hepatopankreasdrüse, Blinddärmen (letztere kommen nicht bei allen Gattungen vor) zur Verdauung und Resorption der Nahrung (JORDAN 1904) und zeigt deswegen einige Eigentümlichkeiten im histologischen Bau, wie z. B. Mangel der das Lumen auskleidenden Chitincuticula und besondere Struktur der Epithelzellen (GUEYSSE 1907). Der hintere Abschnitt dagegen dient zur Beförderung der

1) Davon gibt es Ausnahmen, z. B. bei den Paguriden ist der Mitteldarm von beträchtlicher Länge.

unverdauten Nahrungsreste nach außen und besitzt ein resorptionsunfähiges Epithel, das von einer Cuticula überzogen ist. Im Enddarm ist auch die Muskulatur viel stärker entwickelt. Ich gehe zur Darstellung der letzteren bei *Palinurus* über.

An einem Querschnitt (Textfig. 1) sieht man, daß sie aus einer äußeren Ring- und inneren Längsmuschel besteht. Die Längsmuskel-fasern verlaufen in Bündel angeordnet in den wulstigen, in das Lumen des Darmes einspringenden Längsfalten, deren Zahl bei den uns interessierenden



Textfig. 1. Querschnitt durch den Enddarm von *Palinurus*. Vergr. ca. 50mal.

Gattungen 6 bei *Astacus* und 12 bei *Palinurus* beträgt, und deren vordere Grenze den Beginn des Mitteldarmes, woselbst sie vollkommen fehlen, scharf markiert.

J. FRENZEL (1885) hat richtig beobachtet, daß die Längsmuskulatur gleichzeitig ein Retraktorensystem darstellt, indem die Längsmuskelstämme unter mannigfaltiger Verzweigung schräg zum Lumen des Darmes ziehen, wo sie, zwischen die Epithelzellen eindringend, an die Cuticula inserieren (Taf. 30, Fig. 1); er nimmt aber an, daß bei *Palinurus* und *Astacus* selbständige Längsmuskeln vorhanden sein können, was ich nicht bestätigen kann, und auch bei GUIEYSSE (1907), dem ich folgende Beschreibung entnehme, ist nichts von ihrer Anwesenheit erwähnt. „La couche musculaire qui forme, pour ainsi dire, le squelette de ces colonnes¹⁾, est placée à la base en groupe de fibrilles assez denses. Les fibrilles coupées transversalement à la base du groupe, sur une coupe transversale de l'intestin, s'incurvent peu à peu en se rapprochant de l'épithélium, de sorte qu'elles se présentent de plus en plus longitudinalement; les dernières, placées complètement à plat, viennent s'insérer par petits faisceaux à la couche chitineuse, fait déjà signalé par CATTANEO. Le faisceau de fibrilles se divise en s'étalant en éventail; chaque

1) Es handelt sich um Längswülste.

fibrille élémentaire se continue par une petite fibre tendon qui, ainsi que je l'ai dit plus haut, traverse les cellules et va s'insérer à la chitine. Ces fibrilles sont excessivement fines et ne mesurent que 1 à 2 μ d'épaisseur.

Tout autour de l'intestin s'étend une couche de fibres circulaires assez peu larges. Au delà on observe une couche de tissu fibreux contenant deux ou trois vaisseaux.“

In dieser Beschreibung scheint mir nur der Ausdruck „eventail“ nicht vollkommen richtig zu sein, da die Fasern sich nicht in einer Ebene verteilen, sondern in ein Büschelchen ausgehen, was an einem Totalpräparat klar zu sehen ist. Bei keinem von den erwähnten Autoren habe ich eine Bemerkung darüber gefunden, ob alle Stämmchen nur in einer Richtung sich teilend zum Lumen ziehen, oder ob es solche kopfwärts und analwärts verlaufende Fasern gibt. Ein Längsschnitt, der nicht streng parallel zur Längsachse des Darmes geführt wird, zeigt, daß das letztere der Fall ist. Die ganze Anordnung der Muskelfasern ist auf der nach einem Totalpräparat etwas schematisch gezeichneten Fig. 2, Taf. 30 zu übersehen. Die Muskelfasern der einzelnen Längsfalten stehen mit denjenigen der benachbarten nicht in Verbindung. Es muß betont werden, worauf ich noch später zu sprechen kommen werde, daß die kopfwärts ziehenden und in dieser Richtung sich verzweigenden Fasern (dunkler gezeichnet) immer außerhalb der kaudalwärts gerichteten inserieren. Auf den Methylenblaupräparaten, die oft die Muskeln sehr schön gefärbt zeigen, sind die Kerne, die sonst auf Schnitten wegen des Bindegewebsreichtums schwer und unsicher zu unterscheiden sind, sehr deutlich wahrzunehmen.

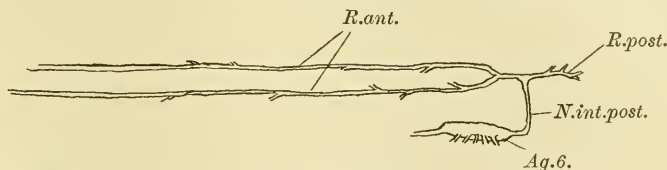
Was die Ringmuskulatur anbetrifft, so ist sie im hintersten Teile wesentlich stärker als im übrigen Enddarm, was Veranlassung gegeben hat, diesen Abschnitt, der etwa $\frac{1}{6}$ der ganzen Länge des Enddarmes einnimmt, als „Rectum“ zu bezeichnen.

Das Prinzip der Längsmuskelanordnung bleibt bei *Astacus* das gleiche, der einzige Unterschied besteht darin, daß die Muskelstämmchen viel dicker erscheinen und viel weniger steil zum Lumen herabsteigen.

2. Innervation des Darmes der Dekapoden, insbesondere von *Palinurus vulgaris* und *Astacus fluviatilis*.

Beide Untersuchungsobjekte haben sich zum Studium der Darminnervation als sehr geeignet erwiesen, da bei ihnen das

Herauspräparieren des Darmes mit großer Leichtigkeit geschieht und die geringe Dicke der Darmwand (besonders bei *Palinurus*) der Beobachtung an den Flächenpräparaten, die hier in erster Linie in Betracht kommen, selbst unter den starken Vergrößerungen keine Schwierigkeiten bietet. Bei anderen von mir untersuchten Gattungen ist es entweder fast unmöglich, Totalpräparate



Textfig. 2. *Ag. 6.* das 6. Abdominalganglion, *N.int.post.* Nervus intestinalis posterior, *R.post.* Ramus posterior, *R.ant.* Rami anteriores.

zu bekommen (*Palaemon*) oder wird die Beobachtung durch Bindegewebsreichtum (*Maja*, *Carcinus*) und starke Pigmentierung (*Scyllarus*) verhindert.

Die Krebse färben sich mit Methylenblau leicht, so daß ich nach einiger Uebung keine Präparate mehr bekam, auf welchen die Färbung vollständig mißlungen wäre; freilich sind alle Nerven-elemente an einem einzigen Präparate nie gleich gut zu sehen, auch sind die Methylenblaubilder der Innervation des *Astacus*- und *Palinurus*darmes nicht identisch, was teils auf wirklichen Unterschieden in der Nervenordnung, teils auf dem Vorzug, mit welchem gewisse Nerven-elemente bei beiden Objekten den Farbstoff aufspeichern, beruht. Das allgemeine Bild des Nervenverlaufes muß man sich also aus verschiedenen Präparaten von beiden Objekten zusammenstellen.

Wenn man ein gut gelungenes Präparat mit schwacher Vergrößerung übersieht, so erkennt man leicht den von *KROHN* und *LEMOINE* beschriebenen **Nervus intestinalis posterior**. Dieser ist ein dicker, aus vielen Fasern sich zusammensetzender Strang, der sich, sobald er den Darm erreicht, in zwei Aeste teilt, einen nach hinten verlaufenden *Ramus posterior* und einen anderen, der sich sofort abermals in 2 *Rami anteriores* teilt; manchmal gehen alle 3 Aeste von einer Stelle aus, so daß eine Dreiteilung des Hauptstammes stattfindet.

Alle diese Hauptäste geben zahlreiche Zweige ab, die, sich weiter teilend, ein Geflecht bilden, das ich als *Grundplexus* bezeichnen will. Von dickeren, aus vielen Fasern bestehenden Nerven dieses *Grundplexus* gehen dann dünnere, aber ebenfalls aus

mehreren Fasern sich zusammensetzende Zweige aus, die sich direkt zu den Ring- und Längsmuskeln begeben, zwischen dieselben eindringen und mit vielen Teilästen die Muskelfasern begleiten, indem ein Endplexus gebildet wird.

Die beiden Ausdrücke Grund- und Endplexus entnehme ich HOFMANN (1907), von denen er bei der Beschreibung der Chromatophoreninnervation der Cephalopoden „nach Analogie mit den bekannten Verhältnissen in der glatten und ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere“ Gebrauch gemacht hatte.

Die in der Wirbeltierhistologie gebräuchlichen Bezeichnungen „intra-“ und „perimuskulärer Plexus“ will er durch den Ausdruck „Endplexus“ ersetzen, da der letztere nichts über den Verlauf der Nerven in den Muskeln prämittiert. Der Unterschied zwischen dem Grund- und intramuskulären Plexus wird im Amphibienherzen folgendermaßen geschildert: „Während die Richtung der Bündel im Grundplexus im allgemeinen unabhängig ist von der Anordnung der Muskulatur, halten die Fäden des intramuskulären Plexus im ganzen und großen die Richtung der Muskelbündel ein, indem sie lange Strecken den einzelnen Muskelzellen parallel laufen, wobei sie allerdings gelegentlich umbiegen oder seitlich abschnellen, um sich zwischen andere Muskelzellen einzuschieben, oder gar auf benachbarte oder kreuzende Muskelbündel überzugehen“ (zit. nach HOFMANN [1907] p. 372).

Diese Beschreibung könnte auch für unseren Fall vollständig passen mit der einzigen Bemerkung, daß der Ausdruck „Muskelzellen“ besser durch „Muskelfasern“ zu ersetzen wäre. Um jedoch nicht vorauszugreifen, will ich auch vorläufig schlechthin von einem „Endplexus“ sprechen.

Selbstverständlich ist das Bild der Innervation von den beiden Muskelschichten des Darmes verschieden, was besonders an dem Endplexus deutlich wird, da die Anordnung desselben von der Richtung der Muskelfasern abhängig ist. Zum Studium der Ringmuskelnerven eignet sich am besten der hintere oder „rektale“ Abschnitt des Enddarmes von *Astacus*.

Der *Ramus posterior*, der dieses „Rectum“ versorgt (aber nicht allein, da auch von den beiden *Rami anteriores* und vom Hauptstamme selbst mehrere kleinere *Rami recurrentes* zu demselben Darmabschnitt hinziehen), gibt noch viele weitere Äeste ab, die sich außerordentlich reich in der Ringmuskulatur verteilen; an gelungenen Präparaten sieht man eine solche Menge von Nervenfasern, daß man die Worte *RINA MONTIS*, die MANGOLD in seinen „Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den querstreiften Muskeln der Arthropoden“ zitiert, außerordentlich zutreffend findet: „La ricchezza dei nervi è così grande

che le mie descrizioni non ne possono dare un'idea" (Taf. 31, Fig. 6).

Die zu der Längsmuskulatur ziehenden Nervenfasern sind in diesem Abschnitte des Darmes wegen der Mächtigkeit der Ringmuskulatur weniger vollständig gefärbt und nicht so leicht wie im Gebiete der Rami anteriores der Beobachtung zugänglich. Man sieht jedoch, wie die zum Grundplexus gehörenden Nerven einen Teil der Fasern in die Tiefe zu den Längsmuskeln entsenden, während der andere, oberflächlichere, für die Ringmuskeln bestimmt ist. (Die Fig. 6, Taf. 31, die aus zwei Stellen desselben Präparates kombiniert ist, zeigt ein Fragment der Ringmuskelnerven neben dem Endplexus aus der Längsmuskulatur.)

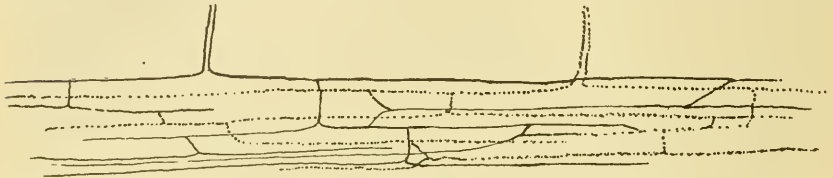
Die beiden Rami anteriores sind, trotz der Abgabe von vielen kleineren und größeren Nervenfaserbündeln, bis zum Mitteldarm als dicke, im Grundplexus dominierende Stränge zu verfolgen, wie es schon von KROHN (1834) beobachtet wurde; seine Angabe ist demnach richtiger als die viel spätere von LEMOINE (1868), der nur einen Nerv bis in den vorderen Teil des Enddarmes hinein verfolgen konnte.

In der Tat ziehen zum Mitteldarm nicht nur die beiden Rami anteriores, sondern auch einige dünnere Zweige. In diesem Abschnitte färben sich die Nerven sehr selten; es zeigt sich, daß sich die Hauptstämme (Rr. anteriores) hier nicht erschöpfen, vergeblich aber habe ich mir Mühe gegeben, ihres weiteren Verlaufes, der nach LEMOINES Vermutung zu den Genitalorganen Richtung nehmen soll, ansichtig zu werden. Am nächsten läge die Annahme, daß sie sich zur Hepatopankreasdrüse („Leber“) begeben. Die Methylenblaufärbung versagt hier vollständig, wofür ich die ungünstige Einwirkung des Drüsensekretes auf die Färbungsreaktion verantwortlich mache, die sich auch im Mitteldarm fühlbar machte. Daß das Methylenblau wie alle anderen „spezifischen Nervenmethoden“ launenhaft färbt, ist bekannt. Außer in dem eben erwähnten Falle unterbleibt mit seltenen Ausnahmen die Färbung der Nerven in der Ringmuskulatur im ganzen vorderen Abschnitte des Enddarmes. Das beweist durchaus nicht, daß da ein Mangel an Nervelementen wäre, im Gegenteil, nach einigen Stellen kann man den Schluß ziehen, daß die Nervenversorgung auch in der Ringmuskulatur außerordentlich reich ist. Dieses Verhalten erscheint um so merkwürdiger, wenn man bedenkt, daß dem zur Färbungsreaktion nötigen Luftsauerstoff viel leichter Zutritt zu der Ringmuskulatur als zu der tiefer gelegenen Längs-

muskulatur, woselbst sich indessen die Nerven vorzüglich färben, geboten wird.

Ueber den Verlauf der Nerven in der letzteren orientiert man sich am besten, wenn man die Fig. 6 (Taf. 31) und Fig. 16 (Taf. 34) mit dem Schema (Textfig. 3) vergleicht.

Vom Grundplexus ziehen zu den Längsmuskeln, keine Regel-



Textfig. 3.

mäßigkeit in der Anordnung zeigend, größere und kleinere Nervenfaserbündel. In den Längsmuskeln angelangt, teilen sie sich unter Bildung eines stumpfen Winkels, wobei der eine Teilstück kopfwärts, der andere kaudalwärts zieht und mit den vom anderen Nerven herkommenden Fasern in Anastomosen eintritt. Die von diesen nach allen Seiten abzweigenden Stämmchen dringen in die Tiefe und verzweigen sich in gleicher Weise. Derselbe Teilungsmodus wird mehrmals wiederholt, so daß das ganze Muskelbündel von Nerven durchsetzt wird, die aber in ihrer Anordnung die Richtung der Muskelfasern wiedergeben (Endplexus). Die Abbildungen können keine vollständige Vorstellung von diesem Endplexus geben. Erstens sind in der Fig. 16 (Taf. 34) nicht alle Muskelfasern mitgezeichnet (die Muskelbündel sind viel dicker), zweitens gibt die Fig. 6 (Taf. 31) nicht plastisch genug die verschiedenen Ebenen, in welchen sich die Nerven vorfinden, wieder. Auch konnten nicht alle Fasern, die man bei verschiedener Einstellung der Mikrometerschraube zu Gesicht bekommt, abgebildet werden.

Unterschiede zwischen den Darm- und den Körpernerven.

In der Darstellung der Darmnerven wurden einige Punkte berührt, die auf gewisse Unterschiede zwischen ihnen und der zur Versorgung der Skelettmuskeln der Krebse dienenden hinweisen. Um Wiederholungen zu vermeiden, habe ich diese Punkte absichtlich nicht näher erörtert, um dann diesen Unterschied, der vermutlich funktionell nicht bedeutungslos ist, klarzulegen. Sie

beruhen erstens auf der Struktur der Fasern, und dann auf ihrem Verlauf.

a) Struktur der Fasern. Im Jahre 1857 hat HAECKEL, der in seiner berühmten Abhandlung „Ueber die Gewebe des Flußkrebses“ dem Nervensystem große Aufmerksamkeit geschenkt hat, trotz der damaligen primitiven Technik einige Besonderheiten im Bau der sympathischen Nerven beobachten können.

„Die Röhren¹⁾ haben . . . ihren eigentümlichen Charakter, die geringe Breite, die Zartheit und Blässe der Scheide, die eigentümlich variköse Gerinnung des Inhalts. An diesen Merkmalen erkennt man sie leicht in dem ganzen Geflecht wieder, mit welchem der Magen von allen Seiten überspannen ist, und ebenso an den beiden seitlichen Darmnerven, welche, wie KROHN fand, sonderbarer Weise mit einem gemeinsamen Stämmchen vom letzten Bauchmarksknoten entspringen“ (p. 538).

Die Methylenblaubilder bestätigen die Richtigkeit der Beobachtungen HAECKELS. Die Dicke der Nervenfasern ist im allgemeinen viel geringer als in allen Skelettmuskelnerven, auch zeigen sie selbst in den Hauptstämmen die Neigung zur Varikositätenbildung, was in einem Grundplexus bei den Körnernerven nicht vorkommt. Nur bei größeren Krebs Exemplaren bleibt die Varikositätenbildung in den Hauptstämmen aus; in solchen Fällen kann man hier und da eine Feinstreifung der Fasern (Fibrillen) sehen.

In keinem Falle erreichen die einzelnen Nervenfasern die gleiche Dicke, wie sie in den Körnernerven desselben Kalibers zeigen. Dementsprechend ist deren Zahl in den Darmnerven viel größer. So konnte ich bei *Astacus* im Hauptstamme vor der Verzweigung etwa 60 Fasern zählen, in einem Ramus anterior im vordersten Viertel des Enddarmes 30—40. Wahrscheinlich ist die wirkliche Zahl noch größer, da man nie wissen kann, ob alle Fasern gefärbt sind; gewöhnlich sind nur oberflächlichere und dickere vom Farbstoff angegriffen, die mehr zentral gelegenen bleiben unsichtbar. Die Dicke der Fasern ist verschieden, der Durchmesser aber schwankt „bei weitem nicht in solchen Extremen wie im Cerebroventralsystem“ (HAECKEL, l. c. p. 539).

1) Ich muß bemerken, daß HAECKEL, trotz dieser alten Bezeichnung, die einer Vorstellung von den Nerven als von einem System der Röhren mit halbflüssigem Inhalt entsprach, in derselben Schrift eine Primitivfaserhypothese, die den modernen Anschauungen über die Bedeutung der Nervenfibrillen sehr nahe steht, theoretisch zu begründen versucht hat (s. auch MANGOLD 1905).

Die Scheide (Hülle) der einzelnen Nervenfasern ist sehr zart und selten wahrzunehmen. Stellenweise sieht man längliche dunklere Verdickungen, die wahrscheinlich als Kerne gedeutet werden können. In den dünneren Fasern ist davon nichts zu sehen.

Weitere Beobachtungen HAECKELS beziehen sich auf die Teilung der Nerven:

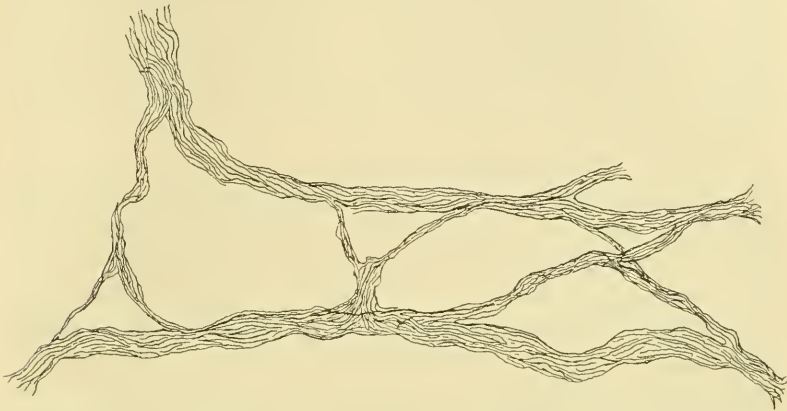
„Die allermeisten Röhren haben nahezu gleiche Breite, und dasselbe gilt auch von ihren Bifurkationen, welche deshalb wiederum ein ganz anderes Bild geben, als die der Körnernerven. Bemerkenswert ist dabei auch, daß, während bei letzteren gewöhnlich die Summe der beiden Zwillingsäste dem Lumen der Mutterröhre gleichkommt, bei den sympathischen Röhren dagegen meist alle drei (Stamm und beide Zweige) ganz gleich sind.“

Diese Beschreibung und die nach einem Nervenpräparat aus dem Magengeflecht gezeichnete Abbildung finde ich, was die Dicke der aus der Teilung hervorgehenden Aeste anbelangt, vollkommen zutreffend, daß aber alle Fasern der dickeren Nerven, in die Teiläste übergehend, sich spalten sollen, scheint mir nicht vollkommen richtig zu sein; man sieht im Gegenteil oft, wie manche dünnere Fasern, ohne sich zu verzweigen, in die Aeste der Hauptstämme übergehen. Daß dabei die Nerven an Durchmesser wenig einbüßen, ist dadurch zu erklären, daß sie durch die langen Fortsätze der weiter zu beschreibenden Ganglienzellen verstärkt werden.

Der Winkel, unter welchem die Nervenzweige abgehen, ist im Gegensatz zu dem regelmäßig spitzen der Skelettmuskelnerven sehr verschieden: bald ein spitzer oder ein rechter, bald ein stumpfer; wenn die Nervenzweige (manchmal von ansehnlicher Dicke) die Richtung nach hinten einschlagen, kann er in den Längsmuskeln sogar 180° erreichen.

b) Anastomosen. Während es MANGOLD „überhaupt nicht ein einziges Mal gelungen ist, im Bereiche der quergestreiften Skelettmuskeln der Arthropoden eine einwandfreie oder auch nur mit einiger Sicherheit als solche anzusprechende nervöse Anastomose aufzufinden“, sind solche zwischen den Darmnerven reichlich vorhanden, und zwar nicht nur im Endplexus, wo eine Täuschung möglich wäre, sondern im Verlaufe der größten Stämme, so daß jeder Zweifel an ihrem Vorhandensein ausgeschlossen ist. Die Dicke und Länge der anastomosierenden Aeste ist sehr verschieden. Eine Regelmäßigkeit in ihrem Verlauf kommt nicht vor. Man sieht manchmal, wie ein dickeres Faserbündel, aus einem Nerven heraustretend, quer über den Darm herüberzieht, indem es unter-

wegs Aeste an die Muskulatur abgibt, um dann in einen anderen Nerv überzugehen, woselbst die Richtung der Fasern eine der ersteren entgegengesetzte ist. Manchmal treten die Fasern wieder in denselben Nerven ein, von dem sie sich abgezweigt haben. Es macht den Eindruck, daß die Nerven des Grundplexus sich in einem sehr weitmaschigen Geflecht ausbreiten.



Textfig. 4. Anastomosen im Grundplexus (Enddarm von Astacus). Vergr. ca. 40mal.

Ein Fragment von solchem Geflecht, das sich allerdings selten färbt, habe ich in der Textfig. 4 abzubilden versucht.

Von dem Anastomosieren der dickeren Fasern im Endplexus konnte ich mich, wie erwähnt, öfters überzeugen. Ob auch die dünnsten Fasern ein solches Verhalten aufweisen, kann ich nicht mit solcher Sicherheit behaupten. Die Frage nach der letzten Endigung der Nerven in den Muskeln bleibt noch immer im Dunklen. In Uebereinstimmung mit MANGOLD konnte ich für meine Objekte feststellen, daß Endknöpfchen, Endbäumchen und alle derartigen Gebilde als Kunstprodukte zu deuten sind, deren Bildung, die dann stattfindet, wenn sich die Färbung von den feinsten Fasern zurückzieht, man unter dem Mikroskop beobachten kann. Ueberhaupt scheint mir die Methylenblaumethode in ihrer jetzigen Färbungsart, bei welcher die Deformierung der Fasern (Varikositäten!) die Regel ist und der wichtige Bestandteil der Nerven — die Fibrillen — nicht differenziert wird, wenn sie auch am leichtesten die Nerven zu verfolgen erlaubt, nicht dazu berufen zu sein, unsere Kenntnisse über die Endigung der Nerven in den Muskeln zu erweitern, vielmehr ist das von der Vervollkommnung der Fibrillenfärbungs-

methoden zu erwarten. Mit letzteren aber konnte ich bei meinen Objekten nicht viel erzielen.

MANGOLD nimmt an, daß die dünnsten Nervenfasern in den Skelettmuskeln der Arthropoden frei endigen. Für die Darmnerven scheint mir die Annahme eines solchen Endigungsmodus zweifelhaft zu sein. Allerdings ist die Frage nicht leicht zu entscheiden, da die Beobachtung durch die verwirrende Menge der oberflächlicher gelegenen Fasern erschwert wird und die Schnittmethode, zu der ich auch griff, kaum etwas helfen kann, aller Wahrscheinlichkeit nach aber ist in der Längsmuskulatur ein kontinuierliches Netz ausgebreitet.

Es wurde in keinem Falle beobachtet, daß der Endplexus, der sich in den Muskelbündeln des einen Längswulstes des Enddarmes ausbreitete, in einer Kommunikation mit dem Endplexus des benachbarten Wulstes stünde. Es ist demnach auseinanderzuhalten, daß im Grundplexus die Nerven über den ganzen Darm durch Anastomosen verbunden sind, während der Endplexus in der Längsmuskulatur in der Zahl von 6 oder 12 (entsprechend der Zahl der Längsfalten) in die Länge ausgezogener Netze vorkommt.

Nicht ohne Einfluß auf die obige Annahme einer Kontinuität im Endplexus sind die Resultate der Untersuchungen über die

Darminnervation der Isopoden

geblieben, über die ich trotz ihrer Mangelhaftigkeit kurz berichten will. Als Untersuchungsobjekte dienten *Oniscus*, *Porcellio* und *Armadillidium*. Die größeren anatomischen Verhältnisse sind von B. NĚMEC (1896) folgendermaßen geschildert:

„Die Isopoden (meine Angaben betreffen hauptsächlich die Oniscodeen und speziell die Gattung *Porcellio*) besitzen ein vorderes und ein hinteres Eingeweidennervensystem. Das vordere innerviert den Oesophagus, Kaumagen und die Hepatopankreassäcke. Das hintere verbreitet sich über den Mastdarm und den ganzen Mitteldarm . . .“ (Zool. Anz., p. 477).

Aus der verschmolzenen Masse der Postabdominalganglien treten nur paarige Nerven aus, und zwar gibt es deren 4—5 Paare. Die Nerven des letzten Paares sind am stärksten. Dieselben begeben sich zu den Uropoden (Kaudalanhängen). Unter dem Mastdarme jedoch entspringen aus ihnen beiderseits an demselben Orte zwei Nervenzüge. Der schwächere zieht direkt zur Analklappe und innerviert hier die Muskeln derselben. Der andere, viel stärkere, wendet sich bogenförmig hinauf und zurück zu dem Mastdarme, wo er mindestens 5 Aeste an die sphinkterartigen Muskeln desselben abgibt. Ein starker Ast wendet sich nach vorn und, an dem eigentlichen Mitteldarm angekommen, gabelt er

sich in zwei Nerven, die man parallel am Darne fast bis zum Kaumagen verfolgen kann“ (ibid. p. 479).

Man sieht, daß mit Ausnahme des indirekten Ursprungs des Nervus intestin. post. aus dem letzten Abdominalganglion in der Art der Nervenverteilung im großen und ganzen eine Analogie mit den Verhältnissen bei den Dekapoden besteht. Die beiden Darmnerven (wir wollen sie auch als Rami anteriores des N. int. post. bezeichnen) konnte ich auf den nach Methylenblau-, Gold- und BIELSCHOWSKYS Methoden gefärbten Präparaten bis zum Kaumagen verfolgen und kann das gleiche, wie bei den Dekapoden, bestätigen, nämlich, daß sich die Nerven hier nicht erschöpfen und sogar an Durchmesser, der während des ganzen Verlaufes fast der gleiche bleibt, kaum etwas verlieren. Eine Unterscheidung zwischen einem Grund- und Endplexus ist kaum zur Darstellung des Nervenverlaufes nötig. Die von den Rami anteriores ausgehenden Aestchen, die miteinander anastomosieren, legen sich mit ihren feineren Verzweigungen an die Muskelfasern, die ebenfalls miteinander in Verbindung treten. Die Anordnung der aus einzelnen Längs- und Ringfasern bestehenden Muskulatur erleichtert die Beobachtung sehr, leider sind die Nerven, wie schon gesagt, sehr selten gefärbt. Am leichtesten ist die Nervenversorgung der Ringmuskulatur an den Stellen des Darmes, wo sie nicht durch die Längsmuskelfasern verdeckt wird, zu studieren.

In der Fig. 17 (Taf. 34) sieht man ganz deutlich, wie die Zweige von den Hauptstämmen in kontinuierlichem Zusammenhang stehen (auf die an der einen Hälfte der Zeichnung abgebildeten rundlichen Elemente wolle man vorläufig nicht achtgeben).

Im Bereiche des sogenannten Sphinkters, der im vor- und drittletzten Körpersegmente aus starken Ringmuskeln besteht, konnte ich ebenfalls eine reiche Nervenverteilung konstatieren, die vermutlich nach demselben Prinzip erfolgt, nur daß hier die Nervenfasern sich zwischen die Muskeln einschieben, so daß der im vorigen Falle perimuskulär liegende Plexus zu einem intramuskulären wird.

Was den Winkel, unter welchem die dünneren Aeste von den Hauptstämmen abzweigen, anbelangt, so ist er, wie in den Darmnerven der Dekapoden, sehr verschieden. Die abzweigenden Nerven gewähren oft den Anblick, als ob in sie solche Fasern aus einem Hauptstamme hineintreten, die in demselben vom Kopfe her kaudalwärts ziehen und nicht kopfwärts, wie man erwartet hätte.

Ganglienzellen in der Darmwand der Krebsse.

Außer den obengeschilderten Nerven treten mit Methylenblau zweierlei Elemente gefärbt auf: 1) Zellen, deren nervöse Natur keinem Zweifel unterliegt, 2) Zellen, deren Definition unbestimmt bleiben muß und die ich schlechtweg als „sternförmige Zellen“ bezeichnen will.

a) Die Ganglienzellen, deren Zahl auf etwa 3—4000 zu schätzen ist, sind in der ganzen Länge des Darmes regelmäßig verbreitet. Sie sind mit wenigen Ausnahmen bipolar und ein wenig flachgedrückt (man vergleiche die Fig. 12a [Taf. 32] mit den anderen).

Ihre Länge, die bei der Languste relativ geringer ist, scheint vom Alter des Individuums abhängig zu sein und schwankt zwischen 20 und 40 μ . In anderen Beziehungen sind die Zellen der beiden Untersuchungsobjekte vollständig gleich. Ihre Kerne sind groß und färben sich gleichmäßig dunkel (in den meisten Fällen, da ich den Prozeß der Färbung so lange als möglich fortführte, um auch die Fortsätze, die den Farbstoff aufspeichern, tingiert zu bekommen, sehen die Zellen ganz dunkel aus, ohne sogar die Kerne differenziert zu zeigen). Man muß sie deshalb an den halbgelungenen Präparaten studieren; am schönsten treten sie nach der Toluidinblauinjektion auf. Aber auch in diesem Falle kann man von der feineren Struktur nicht viel sehen, man bemerkt nur einen großen Kern, der manchmal ein Gekräusel feiner Fäden in sich birgt; bei der geringen Mazeration, die oft nach der Fixierung mit Ammoniummolybdat eintritt, läßt sich eine zarte Membran der Zellen bemerken.

Jeder Zweifel an der nervösen Natur der beschriebenen Elemente wird durch die Resultate der Färbung mit der CAJALSchen Methode, welche die Fibrillengitter in den Zellen (bei *Palinurus*) zum Vorschein bringen, beseitigt (Taf. 30, Fig. 3, 4, 5).

Ob in diesem Gitter die Fibrillen miteinander in Verbindung treten oder bloß ein Geflecht bilden, kann ich auf Grund meiner Präparate nicht entscheiden — was sie mir zeigten, habe ich in den Abbildungen wiederzugeben versucht. Die Zahl der Fibrillen in einem Fortsatz konnte auch nicht bestimmt werden, da sie dort meist wie verklebt erscheinen.

Die Ganglienzellen sind in der Regel bipolar, zuweilen — allerdings selten — trifft man aber auch tripolare Zellen (Taf. 31, Fig. 7), deren Anwesenheit ich lange Zeit für unsicher gehalten

habe, bis das Fibrillenpräparat die Frage entschied (Taf. 30, Fig. 4 und 5 *tr*). Man sieht, daß der eine Fortsatz schwächer als die beiden anderen sein kann. Eine bestimmte Regelmäßigkeit im Auftreten oder Anordnung dieser Zellen konnte nicht beobachtet werden, auch scheint mir, daß ihnen keine besondere Funktion zukommt und daß sie als seltenere „Varietäten“ der bipolaren Zellen zu deuten sind.

Der eine Fortsatz der bipolaren Zellen¹⁾ zieht zum Lumen hin und dringt zwischen die Epithelzellen ein, um dort frei zu endigen; ob er die Cuticula durchbohrt, konnte nicht konstatiert werden, da man auf den Schnitten die Cuticula immer von den Epithelzellen (wahrscheinlich durch die Einwirkung des Ammoniummolybdats) losgetrennt erhält. Eine Beziehung zu den feinen Chitinhärchen, mit denen die Cuticula des Palinurusdarmes besetzt ist, konnte nicht beobachtet werden und scheint auch nicht zu existieren, da die Zahl der Härchen, die alle unter sich gleich sind, viel größer als die der Zellen ist.

Der von dem entgegengesetzten Pol ausgehende Fortsatz schlägt die Richtung mehr oder weniger direkt zu der Außenwand des Darmes ein, indem er sich unterwegs mit den gleichen Fortsätzen der anderen Zellen verbindet.

Ich glaubte einige Zeit annehmen zu dürfen, daß es Zellen gebe, deren beide gleichlange Fortsätze in die anderen Zellen übergehen. Es hat sich aber herausgestellt, daß in diesen Fällen, wo die Färbung am besten gelingt, alle Zellen gleichartig sind und jede mit einem Fortsatz frei im Epithel endigt. Der andere längere Fortsatz scheint ebenfalls nicht mit den Zellen, neben welchen er vorbeizieht, in Verbindung zu treten, sondern vereinigt sich erst mit den Fortsätzen der letzteren in ein Bündel. Dabei kommen

1) Als ich schon meine Untersuchungen abgeschlossen hatte und die Literatur über die anderen Fragen aus der Darmhistologie der Krebse durchgesehen habe, fand ich im Aufsätze WALLENGRENS „Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sogenannten Intestinaldrüsen bei den Dekapoden“ (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX, p. 323) folgenden Passus: „Um die Ausbreitung der in den Wänden des Hinterdarmes gelegenen bipolaren Nervenzellen, von denen ich schon früher mit Methylenblau schöne Bilder bekommen hatte, näher zu studieren, versuchte ich die von RETZIUS in seiner letzten Arbeit (Biol. Untersuch., Bd. X, Stockholm 1899) mit so schönem Erfolg angewandte Versilberungsmethode. Zwar konnte ich nicht die peripheren Ausläufer der Zellen finden, aber ich bekam die Mündungen der Intestinaldrüsen sehr distinkt schwarz gefärbt usw.“

(vielleicht nur künstliche?) Verklebungen einiger Fasern vor, niemals aber wird aus vielen Fortsätzen eine einheitliche dicke Faser gebildet. Ueber das Gesagte kann man sich leicht an den Fig. 8, 9 (Taf. 31), Fig. 13, 14 (Taf. 32), Fig. 15 (Taf. 33), Fig. 16 (Taf. 34) orientieren (die schwach gefärbten multipolaren Zellen an der Fig. 8 und 9 wolle man vorläufig außer acht lassen). Man bemerkt, daß zu den gemeinsamen Bündeln oft von den ziemlich entfernten Zellen Fortsätze geschickt werden, die bei dem *Astacus* meist in der Längsrichtung, bei *Palinurus* auch quer über die Darmwand ziehen. Ihr Verlauf bei *Astacus* ist sehr schwer zu verfolgen, und die Aufschlüsse über ihr Schicksal sind hauptsächlich auf Grund der Präparate vom *Palinurus*darm gewonnen. Auf den Abbildungen habe ich versucht, die verschiedenen Ebenen, in welchen sich die Nervelemente befinden, durch verschiedene Abtönung der Farbe wiederzugeben. Um eine Vorstellung von der Verbreitung der Ganglienzellen zu geben, habe ich alle diejenigen, die im Gesichtsfelde des Mikroskopes zu finden waren (Vergrößerung 60mal) in die Fig. 14 (Taf. 32) mit dem Zeichenapparat eingetragen; gleichzeitig sieht man auch, wie die nach oben aufsteigenden (dunkler gezeichneten) Fasern sich zu Bündeln anordnen. Auf die letzteren wurde beim Zeichnen der Fig. 15 (Taf. 33) das Hauptaugenmerk gelegt, andere dagegen, auf demselben Präparate gefärbte Elemente mußten der Klarheit des Bildes halber in der Zeichnung teilweise weggelassen werden. Durch diese Figur wird das längere Beschreiben überflüssig gemacht, man wolle nur folgende Punkte beachten. Aus den Fortsätzen der Ganglienzellen wird an der Oberfläche des Darmes (außerhalb der Ringmuskelschicht) ein Geflecht gebildet, in dem die Fasern in zahlreichen Anastomosen nach allen Richtungen hin verlaufen. Oft ist zu sehen, wie die aus einem Bündel ziehenden Fasern nach Erreichen dieses Geflechtes verschiedene Wege einschlagen. Der größte Teil der Fasern zeigt eine Tendenz kaudalwärts zu ziehen, und in dieser Richtung sieht man diese Fasern verlaufen, in einige dickere Bündel vereinigt, die im ganzen Geflecht dominieren. (In der Fig. 15 ist keines von diesen angetroffen worden.)

Das ganze Geflecht tritt zu dem Grundplexus, der vom *Nervus intest. posterior* gebildet wird, in engere Beziehungen, indem die Wege des letzteren durch die Fasern des ersteren benutzt werden und höchstwahrscheinlich ziehen die Nerven beider nebeneinander zu den Muskeln. (Man beachte in der Fig. 15 [Taf. 33] den dicksten Nervenstrang und seinen großen Ast, die zentraler Her-

kunft sind, wie sie mit dem allgemeinen Geflecht in Verbindung bleiben; einige Andeutungen an die Muskelnerven sind bei *Rmn* und *Lmn* zu sehen).

Selbst in den Hauptstämmen sind diese aus den Fortsätzen der Ganglienzellen sich zusammensetzenden Faserbündel, die meist kaudalwärts ziehen, zu finden. Erst jetzt wird das früher Gesagte klar, daß die Hauptstämme an Durchmesser wenig verlieren, weil sie durch die Fortsätze der Ganglienzellen verstärkt werden. Es sei noch hervorgehoben was früher verschwiegen wurde, daß dies offenbar dieselben Fasern sind, die in die Teiläste der größeren Nerven übergehen, ohne früher eine Teilung zu erleiden.

Es ist mir nicht gelungen, eine Faser von dem Punkte des Austritts aus einer Ganglienzelle in ihrem weiteren Verlaufe im Geflechte zu verfolgen, ohne sie in der verwirrenden Menge der anderen Fasern aus dem Auge zu verlieren. Deshalb ist es mir nicht möglich, aus den anatomischen Daten ein Schema der Nervenverteilung zu konstruieren.

Es kann sonderbar erscheinen, daß, wenn eine solche Verbindung der beiderlei nervösen Elemente besteht, in der früheren Darstellung des Verlaufes des Nervus int. post. nur von diesem die Rede war, jetzt dagegen in denselben Nervensträngen Fasern von verschiedener Herkunft unterschieden werden. Nun ist dies dadurch zu erklären, daß die Ganglienzellenfortsätze im *Astacus* darne in ihren peripheren Bahnen hartnäckig der Färbung widerstehen, so daß ich berechtigt war zu glauben, nur oder in weit überwiegender Zahl die Fasern des N. int. post. vor mir zu haben, bei *Palinurus* dagegen ist das Entgegengesetzte der Fall, da in den Hauptstämmen (zentraler Herkunft) nur die dickeren Fasern, von denen die Ganglienzellenfortsätze als feinere Faserbündel leicht unterschieden werden können, gefärbt erscheinen. Ihre Zahl ist groß und die Verflechtungen so mannigfaltig, daß die bestgefärbten Stellen des Präparates nicht gezeichnet werden konnten, ohne durch das Zusammendrängen der in verschiedenen Ebenen liegenden Elemente auf einer Fläche zu falschen Vorstellungen über ihre Anordnung Anlaß zu geben.

Im Vergleich mit diesen Verhältnissen bei *Palinurus* scheint bei *Astacus* ein gewisser Unterschied zu herrschen, indem ein Teil der Ganglienzellenfortsätze sich in die Stämme des Grundplexus einschleibt, wo er kaudalwärts verläuft, während die anderen Zellenfortsätze direkt in den Endplexus übergehen (Taf. 34, Fig. 16). Die Richtung der Fasern konnte nicht konstatiert werden. Un-

abhängig von diesen gehen manche Fasern nach vorn, über ihren weiteren Verlauf gibt die anatomische Erforschung keine Aufschlüsse. Ein ähnliches, oberflächliches reiches Faserengeflecht wie bei *Palinurus* konnte nicht beobachtet werden.

Ueber die

Ganglienzellen (?) im Darne der Isopoden

kann ich nichts Bestimmtes mitteilen. Die Onisciden, auf welche ich wegen der Leichtigkeit der Präparation, geringen Dicke der Darmwand und günstigen Lage der Muskulatur große Hoffnungen hegte, haben mir eine unangenehme Täuschung bereitet. Es ist schon erwähnt worden, daß die Färbung der nervösen Elemente nur an der Oberfläche vorkommt. Darum ist die Färbung der Ganglienzellen (wenn sie überhaupt vorhanden sein sollten, was wohl zu denken ist) fast unmöglich gemacht. Wenn aber auch trotzdem einige Elemente als Ganglienzellen gedeutet werden könnten, so schließt eine unangenehme Komplikation in der Färbung jede Sicherheit aus. Es treten nämlich in den Nerven, die sonst aus dünnen Fasern bestehen und längliche, offenbar zu dem einhüllenden Bindegewebe gehörende Kerne unterscheiden lassen, manchmal massenhafte vakuolenartige Varikositäten auf, die an einigen Stellen den Kernen oder selbst den kleinen Zellen täuschend ähnlich sind (Taf. 34, Fig. 17).

Solche Kunstprodukte (vielleicht manchmal Kerne?) sind oft als Ganglienzellen gedeutet worden [siehe darüber HOFMANN (1907) und HOLMGREN (1907, Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXI, p. 207)]. Da die Fibrillenmethoden mir versagten, so muß ich, um nicht in Unsicherheiten zu verfallen, die Frage nach dem Vorkommen der Ganglienzellen im Isopodendarme offen lassen.

b) Die sternförmigen Zellen (Taf. 31, Fig. 10), die ich nur bei *Astacus* beobachten konnte, sind von unregelmäßiger Gestalt und scheinen ein wenig flachgedrückt zu sein. Sie liegen unmittelbar dem Epithel an und scheinen manchmal Fortsätze zwischen die Epithelzellen einzuschieben. Es muß hervorgehoben werden, daß die Färbung der Fortsätze (die in der Zahl von 5—10 vorkommen) nie eine ganz deutliche ist; bald sind die Varikositäten vorhanden, bald hat man ganz dünne Fädchen vor sich, die oft wie durch ein Schwimmhäutchen verbunden sind. Es macht manchmal den Eindruck, daß der Farbstoff von einer Zelle auf die nebenliegenden Bindegewebsfasern übergeht und so das Bild einer multipolaren Zelle vorgetäuscht wird. Obwohl das in der

Tat vorkommen kann, so ist doch das Vorhandensein der sternförmigen Zellen als sicher zu betrachten. Die Bezeichnung habe ich A. S. DOGIEL entnommen, der sie für ähnliche Gebilde in der Wirbeltierhistologie, die früher wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Nervenzellen als solche beschrieben wurden, nach ihm aber auf Grund von vielen Untersuchungen zu Bindegewebeelementen zu rechnen sind, gebraucht hatte. DOGIEL hat diese Zellen in sehr verschiedenen Organen gefunden, so im Darne, im Centrum tendineum des Diaphragmas, in der sehnigen Haut der Bauchmuskeln, in den Wänden der Blutgefäße und im Unterhautzellgewebe.

Von den letzteren schreibt er:

„In dem Unterhautzellgewebe bildeten die erwähnten Zellen, indem ihre Fortsätze sich untereinander verbanden, ganze Netze und erinnerten außerordentlich an jene peripheren Nervenzellen, welche von mehreren Forschern für viele wirbellose Tiere beschrieben wurden“ (Arch. f. Anat. u. Phys., 1899, p. 153).

Gerade für *Astacus* ist dieser Vergleich passend. Die oben geschilderten, sternförmigen Zellen gleichen in vielen Beziehungen den in der Peripherie des Krebses liegenden Elementen, deren Natur bis jetzt zweifelhaft ist. Es handelt sich um Zellen, die BETHE (1896) bei *Astacus* entdeckt und als subepidermal gelegene multipolare Nervenzellen beschrieben hat. Dagegen hat HOLMGREN (1896) auf Grund seiner Untersuchungen bei *Palaemon* ähnliche Elemente als mesenchymatische Zellen aufgefaßt und die nervöse Natur der BETHESchen Zellen in Zweifel gezogen. Mittlerweile haben NUSBAUM und SCHREIBER (1897) die Anwesenheit eines Zusammenhanges zwischen dem subepithelial gelegenen, aus multipolaren Zellen bestehenden Geflechte und den Nervenfasern konstatiert und die BETHESche Auffassung aufrecht erhalten. SCHREIBER (1898) hat nochmals die Golgifärbungen angestellt und ist zu denselben Resultaten gekommen. Indessen ist HOLMGREN (1898) bei seiner Meinung geblieben, indem er NUSBAUM und SCHREIBER eine neue Entdeckung von mit den BETHESchen nicht identischen Zellen zuschreibt, letztere dagegen nach seiner früheren Auffassung für Bindegewebelemente hält. Doch ist BETHE (1903) damit nicht einverstanden.

Es findet sich im Aufsätze NUSBAUMS und SCHREIBERS eine Bemerkung, daß diese Nervenetze überall „an der ganzen Peripherie des Leibes“ auch „unter dem Epithel aller Teile der Kiemen und teilweise auch unter dem Epithel des langgestreckten Enddarmes“ zu finden sind (Biol. Centralbl. 1897, p. 629).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß es sich hier um die von mir mit dem indifferenten Namen „sternförmige Zellen“ belegten Elemente handelt, was aber deren Funktion anbetrifft, so kann ich mit den erwähnten Autoren nicht ohne weiteres einverstanden sein. NUSBAUM selbst hat später (1899) die BETHESchen Zellen als mesenchymatische Elemente aufgefaßt.

Die nervöse Natur der sternförmigen Zellen im Darmkanal schien mir auf den ersten Blick sehr zweifelhaft zu sein, weil ich nie feststellen konnte, daß die sich miteinander verflechtenden Fortsätze mit den Muskeln oder Nerven in Verbindung stehen. Am ehesten wäre die Annahme möglich, daß die bipolaren Ganglienzellen mit einem Fortsatz in diese Netze übergehen (Taf. 31, Fig. 8 und 9), jedoch an besser gelungenen Präparaten ist das Vorbeiziehen der Ganglienzellfortsätze neben den sternförmigen Zellen deutlich zu sehen. Weiter habe ich diese fraglichen Zellen nur bei *Astacus* gefunden, nie aber bei *Palinurus*, wo sonst das Nervensystem des Darmes nur geringe Unterschiede zeigt. Diese Betrachtungen führen zu dem Schluß, daß aller Wahrscheinlichkeit nach den sternförmigen Zellen die nervöse Natur abgesprochen werden kann.

Kurz zusammengefaßt haben die histologischen Untersuchungen über die Darminnervation der dekapoden Krebse folgendes ergeben.

1) Der vom letzten Abdominalganglion kommende Nervus intestinalis posterior, der zur Innervation des End- und Mitteldarmes (vielleicht auch anderer Organe, Leber, Geschlechtsorgane) dient, bildet in der Darmwand einen oberflächlich gelegenen, aus dickeren miteinander anastomosierenden Nervenfaserbündeln bestehenden Grundplexus, von dem Nerven zu der Ring- und Längsmuskulatur abgehen, wo sie sich in einem Endplexus ausbreiten. Der Endplexus in der Längsmuskulatur ist in jedem Längswulste (die in der Zahl von 6 [*Astacus*] und 12 [*Palinurus*] vorkommen), von dem des benachbarten isoliert.

2) In der ganzen Ausdehnung des End- und Mitteldarmes befinden sich bipolare (selten tripolare) Ganglienzellen, deren kürzere Fortsätze zum Lumen des Darmes ziehen und sich zwischen die Epithelzellen einschieben, die längeren dagegen die Richtung zur Außenwand des Darmes einschlagen, sich zu Bündeln vereinigen und ein Geflecht bilden, das mit dem Grundplexus des Nervus

intest. post. in Kommunikation steht. Wahrscheinlich ziehen die Fasern beiderlei Herkunft (vom letzten Abdominalganglion und von den Ganglienzellen der Darmwand) auch gemeinsam zu den Muskeln hin.

3) Die ähnlich wie die Nervelemente sich mit Methylenbau färbenden sternförmigen Gebilde sind als Bindegewebszellen zu deuten.

Bei den Isopoden (*Oniscus*, *Porcellio*, *Armadillidium*) ist ein Anastomisieren von feineren Verzweigungen zweier Darmnerven beobachtet worden. Das Vorkommen der Ganglienzellen konnte wegen der sich bildenden Artefakten nicht einwandfrei festgestellt werden.

Um in die Leistungen des eben geschilderten Nervensystems einen Einblick zu gewinnen, habe ich einige Versuche angestellt über

3. Die Peristaltik im Krebsdarme.

Ueber die Bewegungen des Darmes von *Palinurus* und *Maja* liegen einige Experimente von BOTAZZI (1902) vor. Er zieht jedoch aus seinen Beobachtungen Schlüsse, ohne auf die anatomischen Verhältnisse Rücksicht zu nehmen, indem er erstens im Enddarm selbst zwei „physiologisch“ (?) unterscheidbare Abschnitte: den „eigentlichen Mitteldarm“ und „Enddarm“ oder „Rectum“ annimmt (der wirkliche Mitteldarm wird „pylorischer Abschnitt“ genannt), und zweitens die Schwäche der peristaltischen Bewegungen im „Mitteldarm“ neben der Annahme der myogenen Natur dieser Bewegungen durch Mangel an Muskelementen erklären will, was direkt den Tatsachen widerspricht.

Die Einwirkung des Nervus intestinalis posterior auf die Darmperistaltik konnte ich in einigen Fällen mittels Induktionsstromreizungen bestätigen, wenn auch dieses Experiment bei *Astacus* wegen technischer Schwierigkeiten manchmal unsicher oder negativ ausfällt. Maßgebend für diesen Punkt sind die Beobachtungen BOTAZZIS:

„Wenn man bei der *Maja* einen elektrischen Reiz ausübt auf den sogenannten abdominalen Nervenstrang, welcher vom hinteren Rand des G. thoracicum abzweigt, so erregt man lebhafte Bewegungen des Intestinums und der Afteröffnung; und beim *Palinurus* beobachtet man solche Bewegungen infolge der Reizung eines kleinen Nervs, der sich vom G. caudale s. VI abdominale zum Enddarme begibt, wo er sich verästelt, indem er gegen die vorderen Abschnitte vorrückt“ (Zeitschr. f. Biol., Bd. XLIII, p. 363).

Um die Bewegungen des isolierten Darmes zu studieren,

wandte ich die von MAGNUS gebrauchte Methode der Untersuchung am überlebenden Gewebe in RINGERScher Lösung an.

Die Krebsdärme wurden sorgfältig herauspräpariert, vom Kaugen abgetrennt; um die Afteröffnung nicht zu verletzen, wurde ein kleines Stück der Schwanzflosse in dieser Gegend gelassen, dabei aber wurde jede Verbindung mit der Bauchganglienkette ausgeschlossen.

Nach kurzer Zeit treten in den in die RINGERSche Lösung¹⁾ gebrachten Därlen Kontraktionen auf, die mit einer gewissen Rhythmizität den ganzen Darm in der Flüssigkeit hin und her verschieben. In der Regel bewegten sich die mit Nahrung erfüllten Därlen energischer und länger, als die leeren. Manchmal (allerdings selten) blieben sie vollständig bewegungslos; letzteres Verhalten, da die Sterblichkeit der Krebse in den Fischhandlungen, woher ich das Material bezogen habe, ziemlich groß war, meine ich auf pathologische Veränderungen in den Darmgeweben zurückführen zu dürfen.

Die Bewegungen konnten noch nach 36-stündigem Verbleiben in der RINGERSchen Lösung konstatiert werden, ohne daß ich nach MAGNUS' Verfahren durch die Lösung den Sauerstoff hindurchperlen ließ.

Zum Studium der Natur dieser Bewegungen mußte der Darm an beiden Enden festgehalten oder aus der Flüssigkeit herausgenommen und auf einen Objektträger gebracht werden.

Der erste Versuch, den ich angestellt habe, hatte die Frage zu beantworten bezweckt, ob sich der Darm nur als Ganzes zu bewegen vermag, oder ob auch Stücke davon diese Fähigkeit besitzen. Die Resultate sind positiv für die zweite Annahme ausgefallen: die abgeschnittenen Darmstücke von verschiedener Länge (manchmal kaum $\frac{1}{2}$ cm lang) nehmen nach kurzer Zeit ihre rhythmischen Bewegungen wieder auf, die, wenn sie auch nicht so lange Zeit dauern wie bei intaktem Darne, immerhin stundenlang sich fortsetzen können. Nur bei ganz kleinen, etwa 1—2 mm langen Stückchen konnte keine Bewegung wahrgenommen werden.

Auf Grund dieser Versuche meine ich annehmen zu dürfen, daß die Bewegungen in jedem Punkte des Darmes ausgelöst werden können. Die direkte Beobachtung des in-

1) Ich habe die starke Form dieser Lösung (mit 0,95 Proz. NaCl) gebraucht.

takten, mäßig gefüllten Darmes zeigt, daß diese Bewegungen, die durch Kontraktion augenscheinlich nur der Längsmuskulatur hervorgerufen werden, aus schwachen, sich kopfwärts fortpflanzenden Wellen bestehen, die an verschiedenen Orten ihren Ausgangspunkt haben. An Lebhaftigkeit der Bewegung überwiegt das hintere Ende des Darmes ¹⁾. Zu den schwächeren Wellen kommt von Zeit zu Zeit in rhythmischen Abständen (ungefähr jede 10 Sek.) eine kräftigere, vom hinteren Ende ausgehende, nach vorn verlaufende Welle, die ebenfalls nur die Längsmuskulatur zu beanspruchen scheint.

Dieses eigentümliche Phänomen der Antiperistaltik, das im Gegensatz zu den Vorstellungen über die Darmperistaltik, die auf exakten Beobachtungen an manchen durchsichtigen Wirbellosen und an Säugetieren (z. B. das Studium der Darmbewegungen mittels Röntgenstrahlen nach Fütterung mit Bismutum subnitricum) basieren, steht, hat mir den Anlaß gegeben, zu prüfen, ob auch andere Besonderheiten in den Darmbewegungen bei den Krebsen im Vergleich mit den Säugetieren obwalten.

Lokale Reflexe. In Uebereinstimmung mit BAYLISS und STARLING konnte MAGNUS am überlebenden Katzendarme demonstrieren, daß „überhaupt jeder lokale Reflex eine bestimmte und zweckmäßige Wirkung hervorruft, nämlich Kontraktion oberhalb und Hemmung unterhalb, und daß dieser durch das Nervensystem der Darmwand vermittelte doppelte Reflex die Grundlage abgibt für die normale Darmperistaltik, durch welche der Darminhalt vom Magen bis zum Coecum hinabbefördert wird . . .“ Es „kann durch Beobachtung mit bloßem Auge festgestellt werden, daß manchmal auf Kneifen mit der Pinzette auf der einen Seite eine kräftige ringförmige Kontraktion, auf der anderen Erschlaffung eintritt (PFLÜGERS Arch., Bd. CII, p. 132).

Nichts Derartiges kommt beim Krebsdarm vor. Ein Kneifen mit der Pinzette ruft außer der lokalen Kontraktion eine verstärkte Peristaltik oberhalb und unterhalb des Angriffspunktes hervor. Das gleiche läßt sich mit den Induktionsströmen erzielen: auf elektrischen Reiz treten eine sehr starke lokale Kontraktion der Muskulatur (hauptsächlich der Ringfasern) und Bewegungen des Darmes ebenfalls zu beiden Seiten des Angriffspunktes ein, seltener

1) Es ist auch der Grund gewesen, warum BOTAZZI die rhythmischen Bewegungen nur in diesem Abschnitt des Darmes beobachten konnte.

lassen sich (bei konstantem Reiz) lange, rhythmische, kopfwärts verlaufende Wellen beobachten, deren Ausgangspunkt leider nicht genau festgestellt werden konnte. Gelegentlich ist eine von der Reizstelle kaudalwärts absteigende schwache Welle zu sehen; es ist aber schwer zu bestimmen, welche Art der Muskulatur dabei beteiligt wird, da durch die lokalen Kontraktionen die Wellenbewegung verdeckt bleibt. (Es muß bemerkt werden, daß es oft nicht gelingt, die gleichen Effekte zu bekommen.) Es macht oft den Eindruck, daß im Falle, wenn im ungereizten Darms an irgendwelcher Stelle besonders deutlich die Kontraktionen auftreten, bei der Reizung mit den schwachen Strömen dieselben verstärkt werden, gleichviel ob man die Elektroden in einer gewissen Entfernung oberhalb oder unterhalb von diesen Stellen ansetzt.

Eine Hemmung auf einen lokalen Reiz hat sich in keinem Falle dokumentiert.

Ich habe einige Zeit erwogen, ob der Enddarm der Krebse *mutatis mutandis* nicht dem Colon der Säugetiere zu analogisieren sei, bei dem in der Regel eine Antiperistaltik mit einer Peristaltik alterniert. Einiges sprach dafür: im vordersten Teile des Darmes habe ich in einem Falle die Verschiebung der in diesem Abschnitte oft fast flüssiger Nahrung nach vorn beobachtet; ich meinte, daß nachher die Antiperistaltik ganz wie im Colon einer Peristaltik Platz machen würde, und daß ich nur zufälligerweise immer die erste gesehen habe. Zu meinem großen Erstaunen aber habe ich bemerkt, daß bei den rhythmischen jede 10 Sek. von Anus bis zum Mitteldarm in der Längsmuskulatur verlaufenden antiperistaltischen Wellen eine Kotsäule von festerer Konsistenz zum After hin verschoben wurde und sogar in 13 Minuten eine Strecke von ungefähr $1\frac{1}{2}$ cm zurücklegte. Es ist also klar, daß dieser paradoxe Effekt der Antiperistaltik im Mechanismus der Bewegung selbst zu suchen ist.

Wesentlich gefördert hat mich bei meinen Untersuchungen die BIEDERMANNsche Darstellung der Peristaltik in einer Schneckensohle. Es ist mir aufgefallen, daß eine Schnecke durch die an ihrer Sohle vom hinteren Ende nach vorn verlaufenden Wellen vorwärts bewegt wird. Die Art und Weise, in welcher dies geschieht, hat BIEDERMANN in folgender Beschreibung, die ich in extenso anführe, veranschaulicht.

„Denken wir uns eine Längslinie der Sohle (ax) in gleiche Abschnitte geteilt, und nehmen wir der Einfachheit wegen an, es pflanze sich ein einziger Wellenzug in der Richtung von a nach x

fort, so wird, da die ganze Sohlenfläche infolge ihrer Klebrigkeit der Unterlage fest anhaftet, bei Kontraktion der hintersten Strecke (*a b*) zunächst der Punkt *a* an *b* herangezogen (bis α) und durch die dabei gleichzeitig entstehende Verdickung stärker gegen die



Unterlage angepreßt. Tritt dann Erschlaffung ein, während die Kontraktion auf *bc* übergreift, so rückt ebenso der Punkt *b* an *c* heran (bis β), und es wird dadurch das unterdessen erschlaffte Stück (*ab*) wieder auf seine frühere Länge ($\alpha\beta$) ausgedehnt und befindet sich daher als Ganzes um die Länge der Verkürzung einer solchen Teilstrecke in der Richtung nach *x* hin verschoben. So schreitet der Vorgang wellenartig von Querschnitt zu Querschnitt fort und führt, unterstützt von den namentlich vorn am Kopfe in Wirksamkeit tretenden Quer- und Längsmuskeln der Hauptmasse des Fußes, zur Vorwärtsbewegung des ganzen Tieres (PFLÜGERS Arch., Bd. CVII, p. 17).

Denken wir uns jetzt, daß die Schnecke am Rücken festgehalten wird, die Unterlage dagegen leicht verschiebbar ist, so wird

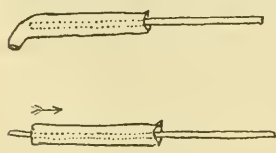


Fig. 5.

die letztere bei fortwährendem Wellenspiel in der Schneckensohle allmählich nach hinten befördert. Es wird also derselbe Effekt der Wellenbewegung wie in einem Krebsdarm erreicht, wo bei den nach vorn verlaufenden Wellen der Inhalt nach hinten getrieben wird. Um

allen Argumenten, die gegen diesen Vergleich sich wenden könnten, die Spitze abzubrechen, habe ich folgende Versuche angestellt.

In ein Stück des Krebsdarmes ist ein dünnes Holzstäbchen möglichst vorsichtig eingesteckt worden, indem ein kleines, 1 mm langes Stückchen vom hinteren Ende hängen blieb (Textfig. 5). (Dazu wurde die hintere Hälfte des Enddarmes, etwa $\frac{1}{2}$ cm vom After abgeschnitten, genommen.) Nach kurzer Zeit sah man das freihängende Stück sich auf das Holzstäbchen heraufziehen und sich langsam nach vorn bewegen, so daß nach einiger Zeit ein kurzes Stück des Holzstäbchens entblößt wurde. Der Darm wandert also langsam nach vorn. Allerdings kann das verletzte vordere Ende nicht vorwärts gleiten und man könnte den Einwand machen, daß es sich bloß um ein Zusammenziehen des Darmes handle. Ich habe also das Holzstäbchen mit dem Darne etwa in der Mitte mit einer Schere durchschnitten, so daß das Darmstückchen sich in Stellung wie auf nebenstehender Textfig. 6 auf dem Holzstäbchen vorfand. Dieses Darmstück (kaum 1 cm

lang) wanderte allmählich nach vorn und hatte nach einer Stunde vollständig das Holzstäbchen verlassen. Ein Auspressen des letzteren durch die Ringmuskulatur ist unmöglich anzunehmen, da der Vorder- rand des Darmstückes nach der Operation in etwas erweitertem Zustande geblieben ist (s. Fig.) und die Wellenbewegung im hinteren Ende deutlich wurde.



Textfig. 6.



Textfig. 7.

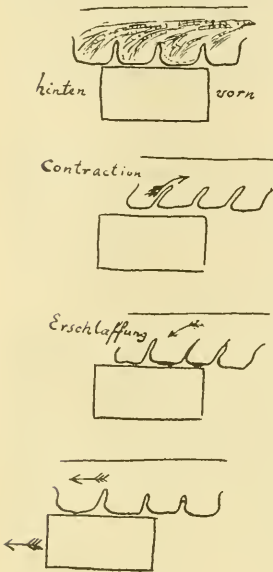
Damit meine ich jeden Einwurf

gegen die Analogisierung der Leistungen der Antiperistaltik in einer Schneckensohle und im Darne der Krebse beseitigt zu haben.

Um das Gesagte verständlicher zu machen, muß ich an die Muskelanordnung im Enddarme erinnern. Es wurde bemerkt, daß, wie Fig. 2 (Taf. 30) zeigt, die in der Richtung nach vorn sich verästelnden Bündel immer eine oberflächlichere und mehr seitliche Lage behalten. Ihre Insertionspunkte kommen demnach in die mit *x* in der Textfig. 7 bezeichneten Punkte zu liegen, indem die nach hinten ziehenden Muskelfasern zwischen den Epithelzellen der Längswülste selbst inserieren. Man muß noch beachten, daß es, wie die Fig. 1 (Taf. 30) zeigt, auch quere Falten in den Längswülsten gibt. Von den beiden Insertionen einer Muskelfaser ist die vordere als *punctum fixum* zu betrachten, gegen welches die hinteren Insertionsenden der Muskelfaser sich bewegen können. Als Resultat der Kontraktion einer Muskelfaser ist demnach die Verschiebung der Querfalte nach vorn und nach oben anzunehmen. Nichts ist leichter, als sich von der Richtigkeit des Gesagten mit Hilfe des Mikroskopes zu überzeugen. Man bemerkt gleich, wie die Querfalten eine nach der anderen, manchmal mehrere, manchmal nur einige, nach vorn gezogen werden; unter dem Mikroskop sieht man auch, daß die schwächeren peristaltischen Wellen nicht alle Längsfalten gleichzeitig durchlaufen, sondern daß die Bewegungen eines jeden Längswulstes von denen des benachbarten unabhängig sind; nur bei den stärkeren Wellen (aber nicht immer) konnte ein Zusammenwirken der ganzen Längsmuskulatur konstatiert werden. Wie bei den geschilderten Darmbewegungen die Beförderung des Inhaltes vor sich geht, soll die nebenstehende Textfig. 8 deutlich machen.

Die Querfalten der Darmwand werden durch den Zug der Muskeln nach vorn verlagert, indem sie sich gleichzeitig leicht vom Kotballen abheben, um das Gleiten nach vorn möglich zu machen. Nach der Erschlaffung der Muskeln werden die Quer-

falten wieder nach hinten geschoben, da sie aber jetzt dem Kotballen anliegen, so wird er mit ihnen nach hinten befördert. Welche Kraft die letztere Arbeit auszuführen vermag, läßt sich durch unmittelbare Beobachtung nicht entscheiden. BIEDERMANN hat gezeigt, daß das Vorwärtskriechen der Schnecke durch „eine Kraft, durch welche die Muskeln am Vorderende der Sohle nach jedes-



Textfig. 8.

maliger Kontraktion wieder passiv gedehnt und nach vorn in der Richtung des Kriechens verlängert werden“, ermöglicht wird. Dies geschieht bei der Schwellung des Fußes „durch einen der Aufrichtung und Steifung erektiler Organe vergleichbaren Vorgang“. In unserem Falle findet etwas ähnliches nicht statt. Man muß eher an die elastischen Elemente der Darmwand (z. B. Cuticula) denken, die nach der Kontraktion der Längsmuskulatur und dem Vorwärtsgleiten der Querfalten die letzteren wieder in ihre ursprüngliche Lage mit einer gewissen Kraft zu bringen streben. Ein Teil der Arbeit kommt vielleicht der Ringmuskulatur zu.

Lassen wir nochmals BIEDERMANN sprechen (l. c. p. 25):

„Neben dieser passiven Streckung kommt vielfach auch noch eine aktive, durch rechtläufige peristaltische Kontraktionen von Quermuskeln bewirkte Verlängerung des Fußes vor, welche erst einsetzt, wenn dieser das Maximum seiner passiven Streckung erreicht hat und dann unter bedeutender Verschmälerung der betreffenden Sohlenpartie der Lokomotion unmittelbar dient. Unter allen Umständen bleiben aber die bei unseren Landschnecken rückläufig-peristaltischen Kontraktionswellen der Längsmuskeln der Sohle die Hauptursache der gleitenden Bewegung.“

Das letztere kann für viele Fälle auch bei dem Krebsdarm angenommen werden. Ich konnte sogar unter dem Mikroskop bei ziemlich rascher Beförderung des Darminhaltes nichts von der Ringmuskulatur wahrnehmen. Manchmal schien sie vorzukommen, aber schwach und undeutlich. Man könnte zu der Vermutung kommen, daß die ganze Wirkung der Ringmuskulatur auf einer konstanten tonischen Kontraktion beruhe. Wenn aber schon vom

theoretischen Standpunkte sich gegen diese Annahme gewisse Bedenken erheben, so wird sie wenigstens in ihrer Einseitigkeit der Deutung der Ringmuskulaturfunktion durch folgende Beobachtung unzulässig gemacht. In 2 Fällen konnte ich nämlich eine rhythmische Kontraktion der Ringmuskelfasern konstatieren, die mit einer großen Energie einen dicken Kotballen analwärts zu treiben versuchten. Von der Kontraktion der Längsmuskeln ließ sich keine Spur wahrnehmen, was ich dadurch erklären will, daß die Darmwand derartig gedehnt war, daß ein Vorwärtsgleiten der Darmfalten unmöglich gemacht wurde.

Ob bei den normalen Darmbewegungen solche rechtläufige peristaltische Wellen vorkommen, konnte ich mich nicht genügend überzeugen. Es ist möglich, daß sie bei der Beobachtung ohne die nötigen Instrumente vermißt werden konnten¹⁾, immerhin spricht schon die Tatsache, daß die Längsmuskulatur viel stärker ist, dafür, daß ihr der größte Teil der Arbeit anheimfällt.

Die Ergebnisse der Versuche können folgendermaßen zusammengefaßt werden. Der Inhalt des Enddarmes wird durch die kopfwärts verlaufenden mehr oder wenig rhythmisch entstehenden Kontraktionswellen in der Längsmuskulatur nach hinten befördert. Die verschieden starken und langen Wellen können in jedem Punkte des Darmes ihren Ausgangspunkt haben und sich innerhalb nur eines Längswulstes fortpflanzen.

Die stärksten, durch den ganzen Enddarm verlaufenden Wellen werden im hinteren Ende des Darmes ausgelöst. Im dem Falle wo die Darmwand durch einen dicken Kotballen stark gedehnt wird, treten energische rhythmische Kontraktionen der Ringmuskulatur auf, die den Darminhalt analwärts treiben.

Meine Versuche haben keinen Anspruch darauf, von der Physiologie der Peristaltik im Krebsdarm ein vollständiges Bild zu geben. Ich habe sie angestellt, um auf die Funktion des obengeschilderten Nervensystems ein gewisses Licht zu werfen. Aus den allgemeinen Schlüssen, die weiter unten folgen, ist zu ersehen, daß das nur zum Teil gelungen ist.

Aus obiger Darstellung ist leicht zu ersehen, mit welchem Recht BIEDERMANN auf das Studium gewisser wirbelloser Tiere hinweist (und selbst ein treffliches Beispiel gibt), das das Eindringen

1) Uebrigens kann man nicht sicher sein, ob das Verhalten des herauspräparierten Darmes vollkommen mit dem des normalen identisch sei.

in den Mechanismus der Darmperistaltik ermöglicht. Die Bewegungen der Schneckensohle und des Krebsdarmes zeigen noch andere analoge Erscheinungen, z. B. „jedes Stückchen (der zerschnittenen Schneckensohle) pulsierte wie ein Herz“ . . . „es kann anscheinend jede beliebige Stelle (Querlinie) der Sohlenfläche den Ausgangspunkt peristaltischer Wellen bilden“ (PFLÜGERS Arch., Bd. CXI, p. 260). Die Analogie ist selbstverständlich nicht vollkommen, da der Effekt der Darmbewegungen nicht gleichwertig bleiben darf: er muß von der Masse, Beschaffenheit und Disposition des Inhaltes abhängig sein — die Wellen entstehen unregelmäßig an beliebigen Stellen. In dieser Hinsicht muß in der Bewegung der Schneckensohle eine viel größere Regelmäßigkeit herrschen, die auch in der Tat vorkommt. „Es macht den Eindruck, daß im Vergleich zu den nur gelegentlich auftretenden periodischen Bewegungen anderer Teile der Körperoberfläche die Peristaltik der Mittelsohle eine gewissermaßen fixierte, in ihrem ganzen Ablaufe nur wenig veränderliche physiologische Erscheinung darstellt . . .“ (l. c. p. 265). Auf diesem Klavier, wie sich v. UEXKÜLL ausdrückt, wird nur eine einzige Melodie gespielt, und wenn ich diesen Vergleich neben der Schneckensohleperistaltik auch auf die des Krebsdarmes erweitern darf, so wird im ersten Falle dieselbe Melodie immer gleich, im zweiten bald mit einem Finger, bald mit Akkorden gespielt.

Allgemeine Schlüsse und Ueberblick der Resultate.

1. Sind die peristaltischen Bewegungen myogener oder neurogener Natur?

In der oben erwähnten Abhandlung kommt BOTAZZI zu dem Schluß, daß die von ihm beobachteten Bewegungen im Enddarme von Maja und Palinurus „höchst wahrscheinlich myogener Natur sind“.

Ohne Bedenken ist diese Auffassung nicht.

Das erste erhebt sich, wenn man sich die Frage vorlegt, wozu wäre eine solche Fülle von verschiedenen Nervelementen nötig, wenn sie bei der Entstehung und Leitung der Bewegung nichts zu tun hätten.

Das zweite betrifft die Theorie „des myogenen Ursprungs der Bewegungen“ selbst.

Diese Theorie hat von vielen Seiten eine strenge Kritik erfahren, so daß fast in allen Fällen, wo sie seit ENGELMANN zur Deutung der „unwillkürlichen“ Bewegungen herangezogen wurde, sie allmählich vor einer anderen Theorie, die in den nervösen Elementen reizauslösende und -leitende Faktoren erblickt, zurücktreten mußte.

Die schwerwiegenden Argumente, die v. UEXKÜLL, BETHE, MAGNUS, BIEDERMANN u. a. gegen die „myogene“ Theorie angeführt haben, brauche ich nicht zu wiederholen. BIEDERMANN formuliert sein Urteil folgendermaßen: „Man darf . . . schon heute mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten . . ., daß automatisch-rhythmische Bewegungen (speziell Peristaltik) sonst in der Regel unter der Herrschaft nervöser Elemente, sei es eines Zentralorganes im engeren Sinne des Wortes, sei es peripherer Nervenzentren, stehen (ibid. Bd. CXI, p. 254).

Es gibt verschiedene Beweise, die von allgemeiner Gültigkeit dieser Theorie sprechen, so daß ich meine, nicht fehlzugehen, wenn ich die Darmperistaltik der Krebse, vom Standpunkte dieser Theorie ausgehend, erklären will.

Die erste Frage, die wir uns vorlegen müssen, ist die, wo befindet sich das nervöse Zentrum oder die Zentren, welche die Peristaltik beherrschen.

Aus dem oben angeführten Zitate erfahren wir, daß es Fälle gibt, wo die Peristaltik unter der Herrschaft des Zentralnervensystems stehen kann. Als Beispiel soll der Hautmuskelschlauch der Würmer dienen (ibid. p. 255): „Hier, wo Bau und motorische Funktion dem Darne so ganz entsprechen, kann zurzeit nicht der geringste Zweifel bestehen, daß die peristaltischen Bewegungen der beiden Muskelschichten ausschließlich von der zentralen Ganglienkette des Bauchmarkes vermittelt werden Hier handelt es sich aber freilich um eine ‚zentrale‘ Peristaltik“, die sofort sistiert, wenn die Verbindungen mit dem Zentralnervensystem aufgehoben werden.

Daß es sich in keinem Falle um ähnliche Verhältnisse bei unserem Objekt handelt, geht schon aus der einzigen Tatsache hervor, daß ein herauspräparierter Darm die Bewegungen fortsetzt und seine Funktion auszuführen vermag.

Wir müssen uns also nach den Einrichtungen umsehen, die in der Darmwand selbst vorhanden sein sollen und den Bewegungen Impulse geben — nach unserer Voraussetzung der Gültigkeit der

„neurogenen“ Theorie für die Peristaltik sollen es nervöse Apparate sein. Solche nervöse Apparate, denen vermutlich die Selbständigkeit der Bewegungen zuzuschreiben ist, sind in allen Fällen gefunden worden, wo die entsprechenden Organe eingehender histologischer Untersuchung unterzogen wurden.

Freilich ist in manchen Fällen ihre Bedeutung nicht von physiologischer Seite geprüft worden, die dem histologischen Befunde eine Erklärung geben konnte (z. B. des Nervennetzes im Darmkanal von *Helix aspersa* [ALB. GRIEB, *Memorie della Soc. Ital. delle Sc.*, T. VI, No. 9, Napoli 1887], des Nervennetzes im Darmkanal von *Pontobdella* [APÁTHY]); andererseits aber ist sie nach Möglichkeit erforscht worden (Seeigelarbeit v. UEXKÜLL, Schneckensohleperistaltik BIEDERMANN, Versuche von MAGNUS etc.).

Welcher Art nervöse Apparate sind — ihren Leistungen entsprechend — im Darne der Krebse zu erwarten?

Die Bewegungsfähigkeit der einzelnen kleinen Stücke zwingt zur Annahme, daß die reizauslösenden Zentren in der ganzen Länge des Darmes vorkommen müssen.

Der zweite Anhaltspunkt, der eine relative Einfachheit des ganzen Systems postuliert, wird aus dem Vergleiche mit der Darmperistaltik der Säugetiere gewonnen.

So haben die nervösen Zentren im Darne der Säugetiere verschiedene Aufgaben, wie z. B. 1) Auslösung von zweierlei Bewegungen (Pendelgewegungen und normale Peristaltik), 2) komplizierte Regulation der normalen Peristaltik (Kontraktion oberhalb, Hemmung unterhalb); 3) Regulation der Peristaltik und Antiperistaltik, die unter gewissen Bedingungen vorkommen kann.

Im Vergleiche mit diesen komplizierten Leistungen haben die nervösen Zentren im Krebsdarme eine viel einfachere Aufgabe und es läßt sich wohl denken, daß sie demgemäß viel primitiverer Natur sind.

Als das einfachste Nervensystem, das gleichzeitig das phylogenetisch älteste sein muß, ist das diffuse Nervennetz in der Form, wie es bei gewissen Cölenteraten vorkommt, anzusehen. Die Erregung wird von der Reizstelle nach allen Seiten hin mit starker Dekreszenz fortgeleitet. Als erste Komplikation in solchem Netze tritt die Ausbildung längerer Bahnen, wie sie histologisch im Darne der *Pontobdella* von APÁTHY nachgewiesen wurden, auf. In dem bekannten Bilde sind Fibrillen dargestellt, die durch Ganglienzellen hindurchziehen, ohne sich an der Bildung des Fibrillengitters zu beteiligen. Die physiologische Bedeutung solcher „Bahnen“ ist klar: Die Erregung wird nicht mehr diffus sich ausbreiten, sondern es wird auf einen Reiz außer an der nächsten Stelle,

auch an entfernten, vielleicht schon in einer bestimmten Richtung eine gleich starke Antwort gegeben. Es ist leicht verständlich, daß sogar für die einfachsten Darmbewegungen eine diffuse Ausbreitung der Erregung vollständig unzweckmäßig wäre und daß die Vervollkommnung des nervösen Netzes im Dienste der peristaltischen Darmbewegungen in der Ausbildung der längeren Bahnen, die eine bestimmte Richtung besitzen, mit gleichzeitigem Zurücktreten der die diffusen Erregungen vermittelnden kurzen Verbindungen Hand in Hand gehen muß. Wir können weiter theoretisieren und behaupten, daß vielleicht die herausgebildeten Bahnen verschieden lang sein können und dementsprechend, mit gleichzeitiger sukzessiver Isolierung der Ganglienzellen, eine kompliziertere Funktion durch ein einfaches System ausgeführt werden kann.

Ich habe mich genötigt gesehen, diese Betrachtungen, die kaum gezwungen erscheinen und zum wenigsten eine theoretische Wahrscheinlichkeit besitzen, vorzuschicken, weil man gegen den Schluß, den ich aus dem physiologischen und histologischen Befunden ziehen will, einige Bedenken erheben kann, ich will nämlich in den oben beschriebenen bipolaren Ganglienzellen den Sitz der Bewegungsimpulse, die bei Krebsdarm die Peristaltik in Gang setzen, suchen.

Ich muß gestehen, daß in der obigen Auffassung auch der Gedanke eine Rolle spielte, daß nach allen theoretischen Erwägungen autonome nervöse Einrichtungen im Krebsdarme existieren müssen, und da es mir kaum möglich schien, daß irgendwelche andere Nerven-elemente auf so vielen Präparaten sich der Beobachtung entziehen würden, so blieb mir keine andere als die obige Annahme übrig. Um mich jedoch nicht durch die Theorie verführen zu lassen, habe ich die größte Aufmerksamkeit den fraglichen und zweifelhaften Punkten geschenkt.

Dem Einwande, daß diese bipolaren Nervenzellen einfache rezeptorische Elemente darstellen, die erst im Bauchmark in die effektorischen den Reiz übertragen — wird entgegengesetzt, daß die Sinneszellfortsätze auf dem kürzesten Wege zum Zentralorgan ziehen würden, ohne ein so kompliziertes Geflecht (s. Fig. 15, Taf. 33) zu bilden; auch das Heraustreten der sensiblen Fasern aus den größeren Stämmchen wäre unzweckmäßig, und die Ursache, warum einige Fasern nach vorn, also in einer direkt dem Zentralorgan (das im letzten Abdominalganglion zu erblicken wäre) entgegengesetzten Richtung den Weg einschlagen, müßte vollständig

unerklärbar bleiben; auch ist es wenig wahrscheinlich, daß ein herauspräparierter Darm so komplizierte Leistungen ausführen könne, trotzdem der Weg von den sensiblen Elementen (deren Zahl auf ihre große Bedeutung hinweist) zu den Effektoren unterbrochen wurde.

Nach den Daten der Wirbeltierphysiologie hat man sich gewöhnt, zum Zustandekommen eines Reflexes zwei Elemente als notwendig anzunehmen: 1) eine rezeptorische (Sinnes-)Zelle, 2) eine motorische Ganglienzelle. Die Tatsachen aus der Histologie der niederen Tiere belehren uns, daß, wo ein einziges Netz das ganze Nervensystem ausmacht, der Unterschied zwischen den rezeptorischen und motorischen Zellen fortfallen, und der ganze Vorgang in einer einzigen Zelle sich abspielen muß. Es ist nach BETHE (1898) im perinukleären Fibrillengitter der Ort, wo der Reflexbogen zustande kommt, zu erblicken. Es steht nichts im Wege, anzunehmen, daß bei der fortgehenden Individualisierung der Zellen aus dem Verbande mit den anderen, diese Fähigkeit ihnen beibehalten bleibe und daß also in unserem Falle der eine (und zwar vom Lumen des Darmes ziehende) Fortsatz rezeptorischer, der andere effektorischer Natur sei.

Wie die effektorischen Fasern verteilt werden, darüber gibt die histologische Beobachtung keine genauen Aufschlüsse; wir wissen nur, daß die Hauptmasse der Zellfortsätze in dem gemeinsamen Geflecht nach hinten zieht, sich mit den Aesten des Nervus intestinalis posterior verflechtet, um wahrscheinlich mit diesen zu den Muskeln zu ziehen.

Der Reiz wird also den Muskeln immer in einer gewissen Entfernung hinter der Reizstelle zugeleitet. Damit meine ich auch zu erklären, daß die Darmstücke unter einer gewissen Größe sich nicht mehr bewegen konnten.

Die Annahme der Anwesenheit von längeren und kürzeren Bahnen im Geflechte der Ganglienzellfortsätze ist unsicher, jedoch sowohl vom anatomischen wie vom physiologischen Standpunkte nicht ausgeschlossen.

Die Entstehung der starken, vom hinteren Ende des Darmes ausgehenden Wellen dadurch erklären zu wollen, daß ein Teil der Zellfortsätze aus dem ganzen Darne dorthin die Reize zuleitet, scheint mir überflüssig zu sein. Die Stärke der Bewegungen im „Rectum“ kann folgendermaßen erklärt werden:

1) Alle Fortsätze der in diesem Abschnitte vorhandenen Ganglienzellen (die hier zum mindesten ebenso zahlreich als in anderen Teilen sind) müssen, da sie nicht nach hinten gehen können, in demselben ihren Angriffspunkt in der Muskulatur haben und, wenn sich zu ihnen noch von vorn ziehende Fasern, wenn auch nicht aus der ganzen Länge des Darmes, sondern von der nächstliegenden Gegend zugesellen, so sind hier die Erregungsimpulse wesentlich stärker als im übrigen Darne.

2) Die Nahrung wird auf ihrem Wege zum After allmählich zu Ballen zusammengepreßt, so daß im Endabschnitte des Darmes eine Kotsäule von festerer Konsistenz entsteht, die selbstverständlich einen viel stärkeren und gleichmäßigeren Reiz gleichzeitig auf viele rezeptorische Fortsätze der Zellen ausübt. Damit ist neben der Intensität der Erregungsimpulse, die zur Entstehung der rhythmischen, starken, sich weit in der Längsmuskulatur fortpflanzenden Wellen Anlaß geben, auch diese Tatsache zu erklären, daß die Kontraktionen der Muskelbündel in verschiedenen Längsfalten mehr koordiniert auftreten als bei den kurzen und schwachen Wellen, die gewöhnlich nur einen Längswulst in Bewegung bringen. Letzteres Phänomen, das leicht zu beobachten ist, soll vielleicht damit in Einklang gebracht werden, daß es bei *Astacus* motorische Fasern gibt, die in den Grundplexus nicht übergehen, sondern direkt im Endplexus (Taf. 34, Fig. 16) ihren Angriffspunkt haben, und da dieser Endplexus mit demselben der benachbarten Längsfalten nicht kommuniziert, so ist es wohl zu denken, daß auf einen geringen Reiz, der eine Gruppe von Zellen nur in einer Längsfalte trifft, lediglich in derselben eine Antwort erfolgt.

Man darf vermuten, daß bei der Languste, wo alle Zellfortsätze sich in einem Plexus verflechten und wo eine Menge von Verbindungen in der Querrichtung existiert, aus diesen anatomischen Verhältnissen eine größere Koordination der Bewegungen zu erwarten ist; leider habe ich mit diesem Objekt keine Experimente machen können.

Was die motorischen Ganglienzellfortsätze, die den Weg nach vorn einschlagen, anbetrifft, so meine ich, daß sie zur Ringmuskulatur ziehen. Es sei an diese Fälle erinnert, wo starke Kontraktionen oberhalb eines dicken Kotballens beobachtet wurden. Man darf vermuten, daß sie durch den starken Reiz der sensiblen Fortsätze der Ganglienzellen, die unterhalb (kaudalwärts) von der Kontraktionsstelle sich finden müssen, hervorgerufen worden waren. Was die

2. Erregungsleitung in den Muskeln

anbelangt, so will, ich ohne theoretische Erörterungen, die man in den Schriften der schon erwähnten Autoren findet, zu wiederholen, annehmen, daß sie auf dem nervösen Wege vermittelt wird. Leider konnte ich nie eine Färbung erzielen, die den Endplexus der motorischen Fasern allein darstellte; es ist daher unmöglich, denselben von dem Endplexus des Nervus intestin. posterior zu unterscheiden, da die Annahme am nächsten liegt, daß die Fasern beider Art, wie im Grundplexus so auch hier vereinigt verlaufen¹⁾. Eine unmittelbare Bezugnahme auf die histologischen Verhältnisse ist also unmöglich und man wird zu theoretischen Spekulationen gedrängt.

Bei der Konstruktion des hypothetischen Planes, nach welchem die motorischen Fasern in den Längsmuskeln verteilt werden, muß man folgende Tatsachen im Auge behalten.

1) Es findet die Erregungsleitung in den Muskeln nur in einer Richtung statt.

2) Es werden die Erregungen auf kürzere Strecken mit stärkerem Dekrement und auf längere mit schwächerem Dekrement geleitet.

Um dem ersten Postulat zu genügen, kann man sich die motorischen Fasern im Endplexus folgendermaßen angeordnet denken.

Man möge sich erinnern, wie die Aeste des Nervus int. post., bei den Muskeln angelangt, sich sofort teilen und ihre Verzweigungen nach vorn und hinten laufend miteinander anastomosieren usw. (Taf. 31, Fig. 6). Nun kann man sich vorstellen, daß die motorischen Fasern bei der Teilung in den Muskeln der von ihnen begleiteten Nerven (aus dem N. int. post.) nur in die nach vorn ziehenden Aeste übergehen und bei den weiteren Verzweigungen immer die Richtung nach vorn behalten. Die Erregung wird also von einem Angriffspunkte der motorischen Nervenfasern immer kopfwärts in der Längsmuskulatur geleitet.

Wenn wir vor weiteren Konsequenzen unserer bisherigen Auffassung nicht scheuen, so muß diesem motorischen Endplexus das Leitungsvermögen der Kontraktionswellen zugeschrieben werden.

1) Es muß ausdrücklich bemerkt werden, daß hier von einer substantiellen Vereinigung keine Rede ist und daß die Frage nach der Art der Verbindung im Endplexus ganz offen gelassen werden muß.

Durch die Untersuchung über die Erregungsleitung in der der Zentren beraubten Ringmuskulatur des Katzendarmes ist MAGNUS zu der Ansicht geführt worden, „daß es nämlich Nervennetze gibt, die nur der Erregungsleitung dienen und denen die Eigenschaften von Zentren fehlen“.

Eine Leitung der Erregung in einem kontinuierlichen Endnetz nimmt HOFMANN bei dem Phänomen des „Wolkenwanderns“ in der Haut der Cephalopoden an. Wenn auch dieses Phänomen unter abnormen Bedingungen entsteht, so ist es doch interessant, weil es eine Leitung in einem Endnetz, das von den zentralen Verbindungen abgetrennt ist und selbst keine Zentren (nach HOFMANN) besitzt, möglich macht.

Zur Erklärung dieser Erscheinung hat HOFMANN eine „Dehnungshypothese“ aufgestellt, die darauf beruht, daß durch eine Kontraktion der Muskelfasern und durch den von diesen auf die Nervengeflechte ausgeübten Zug die letzteren in Erregung gesetzt werden.

Vielleicht läßt sich diese Auffassung auch in unserem Falle anwenden. Tatsächlich ist das Dekretement in den sich weit fortpflanzenden Wellen ziemlich gering: schwieriger ist, durch die „Dehnungshypothese“ die Entstehung der kürzeren Wellen sich vorzustellen. Man muß für die letzteren annehmen, daß eine ziemlich große Dekreszenz bei der Fortpflanzung der Wellen stattfinden kann, die vielleicht vom Zustand der Nerven, durch welche die Erregung geleitet wird, abhängig ist; ich meine nämlich, ob nicht die lokalen Reize dem Endplexus eine größere Reizbarkeit verleihen können, und in dieser Weise den Weg für die Hauptwellen gangbarer machen. In der Tat sind die letzteren an gefüllten Därmen zu beobachten; freilich ist das Herüberwandern der Wellen über inhaltslose Partien zu konstatieren, ob und in welchem Grade sie dabei abgeschwächt werden, darüber könnten vielleicht genaue physiologische Experimente einen Nachweis liefern.

Zu der obigen Auffassung sei noch bemerkt, daß der Ausgangspunkt der stärkeren Wellen ganz zweckmäßig am hinteren (analwärts gerichteten) Ende jeder Kotsäule zu liegen kommen soll; letzteres kommt in der Tat vor und ist dadurch zu erklären, daß, wie schon erwähnt, der Kot immer am hinteren Ende eine festere Konsistenz annimmt und dementsprechend einen stärkeren Reiz (wir nehmen an, daß er mechanischer Natur ist) ausüben kann.

Der Zweck dieser Erwägungen war, zu zeigen, daß die Annahme der Erregungsleitung in der Muskulatur auf dem nervösen Wege nicht ohne Analogie in der Physiologie ist und daß sie, in unserem Falle angewandt, aufrecht erhalten werden kann.

Wie die Erregung in der Ringmuskulatur geleitet wird und ob eine Koordination mit den Bewegungen der Längsmuskulatur vorhanden sei, muß unerörtert bleiben, da keine genügenden Anhaltspunkte vorliegen.

Man hätte vielleicht erwartet, daß, nachdem in den Bewegungen des Krebsdarmes und der Schneckensohle eine Analogie festgestellt wurde, dieselbe auch in der Innervation sich geltend mache. Ich habe schon bemerkt, daß diese Analogie nicht zu weit zu treiben ist. Die große Regelmäßigkeit der Bewegungen einer Schneckensohle muß in der Anordnung der nervösen Elemente ihren Ausdruck finden. Das kommt in der Tat vor; BIEDERMANN meint, „daß die ganze Anordnung des Nervennetzes der beweglichen Sohle zu dem Wellenphänomen in der nächsten Beziehung steht“. Schon aus den histologischen Verhältnissen im Nervensystem des Krebsdarmes könnte man schließen, daß eine Regelmäßigkeit der Bewegungen nicht obwalten kann. Sie existiert auch in der Tat nicht.

Ob die Loslösung der Zellen aus dem Verbande mit den anderen bis zu vollständiger Individualisierung phylogenetisch verfolgt werden kann, ist noch eine Frage, die zu entscheiden ist.

Die Beobachtungen der Darmbewegungen bei den durchsichtigen marinen Copepoden führen zum Schluß, daß die Vervollkommnung des sie vermutlich beherrschenden Nervennetzes¹⁾ eine ziemlich geringe ist. Man sieht, wie neben allgemein antiperistaltischen²⁾, ziemlich unregelmäßigen Wellen manchmal eine starke Kontraktion der Ringmuskulatur kaudalwärts von den großen

1) Die Unabhängigkeit der Darmbewegungen von Zentralnervensystem ist von W. B. HARDY und W. Mx. DOUGALL (On the structure and functions of the alimentary canal of *Daphnia*. Proceed. of the Cambridge Philos. Soc. Vol. VIII, 1893) folgendermaßen beschrieben: „... The rhythmic movement of the proctodaeum appear to be independent of the central nervous system, for they are maintained long after all signs of life have vanished, and may be shown by the proctodaeum when isolated and completely as possible in normal salt solution“ (zitiert nach BOTAZZI, 1902).

2) Auf dem Intestinum bemerkten sie im eigentlichen Sinne „... a constantly occurring peristalsis which consists of waves occurring at regular intervalls. These start at the junction of mesenteron and proctodaeum and run forwards, ultimately dying away in the liver diverticula“. „... The proctodaeum also exhibits a rhythmical movement which consists of peristaltic waves starting from the anus and travelling forwards to the junction with the midgut“ (ibidem).

Nahrungspartikeln den Darm einschnürt, so daß die Nahrung nach vorn und erst dann nach hinten geschleudert wird. Ist das vielleicht dadurch zu erklären, daß die Verbindung der Zellen im Netze fortbesteht und die Ausbreitung des Reizes in allen Richtungen möglich macht? Doch gewinnt auch hier die Ausbildung gewisser „Bahnen“ die Oberhand, weil der Zweck der Bewegung in einer Richtung erreicht werden muß.

Es kann die Grundlage, auf welcher alle diese hypothetischen Betrachtungen konstruiert wurden, dadurch erschüttert werden, daß eine vollständige Individualisierung der Zellen aus dem Nerven-netze bis jetzt nicht bekannt war. Es fehlen tatsächlich im geschilderten System Assoziationselemente, und in den sternförmigen Zellen solche zu erblicken, schien mir nach dem, was von ihnen gesagt wurde, kaum möglich zu sein. Andererseits ist es gewagt, anzunehmen, daß jede Zelle „auf eigene Faust“ wirke, ohne daß eine Reizsummutation stattfände. Man erwäge folgendes:

1) Tatsächlich wird nie eine einzige Zelle, sondern, da dieselben in nahen Abständen zu liegen kommen, immer eine Gruppe von Ganglienzellen gereizt.

2) Ein Verband zwischen den Zellen (die untereinander gleich sind) würde immer zu einer diffusen Ausbreitung des Reizes führen und damit könnte oft eine unzumutbare Wirkung hervorgerufen werden.

3) Wenn sich Gruppen von Zellen verbinden sollten, so würde das die ungleiche Verteilung der Nerven-elemente mit sich führen, was nicht stattfinden darf.

4) Ob eine Reizsummutation im Endplexus nicht stattfinden kann, ist selbstverständlich unsicher, aber nicht ausgeschlossen.

Für alle Fälle meine ich, in meinen Hypothesen nicht über das Zulässige hinausgegangen zu sein.

3. Die Funktion und Bedeutung der Verbindung mit dem Zentralnervensystem,

die in unserem Falle durch den Nervus intestinalis posterior bewerkstelligt wird, ist in den bisherigen Erörterungen ganz außer Acht gelassen. Die Peristaltik des Darmes ist ohne Verbindung mit der Ganglienkette beobachtet und als autochthon entstehendes Phänomen gedeutet worden. Man könnte meinen, daß die peripheren nervösen Einrichtungen, die, wie man sich auszudrücken pflegt, die Eigenschaften zentraler Organe besitzen, vollständig unabhängig vom Zentralnervensystem bleiben können.

Dem aber widersprechen die Tatsachen.

Selbst bei einer so weitgehenden Autonomie, wie sie den nervösen Netzen der Seeigelschale zukommt, die v. UEXKÜLL eine „Reflexrepublik“ nannte, machen sich nach dem Durchschneiden der Radialnerven gewisse Störungen deutlich. Unter vielen Beispielen will ich an die Experimente an dem Colon erinnern. ELLIOTT und BARCLAY-SMITH¹⁾ haben gezeigt, daß, wenn man bei einem Hund alle sympathischen und Beckennerven durchschneidet und das Rückenmark zerstört, die normale Ernährung und Defäkation möglich ist, doch sind die Funktionen des Colons deutlich gestört; bei der Ratte werden nach derselben Operation die Colonbewegungen träge und schwach, es treten Anhäufungen des Kotes ein. Kurz, die Abhängigkeit der peripheren nervösen Apparate vom Zentralnervensystem ist unbestritten. Sie kann größer und kleiner werden, indem es sich um „quantitative Unterschiede in der Autonomie des peripheren Gangliennetzes²⁾“ handelt. Die Bedeutung und Funktion der Zentren ist Gegenstand der eingehenden Untersuchungen JORDANS über Pulmonaten gewesen, wo er die verschiedenen Hypothesen einer gründlichen Kritik unterwirft. Es würde zu weit führen, hier seine Argumente anzuführen; es sei in dieser Beziehung auf die Originalarbeit verwiesen. Ich möchte nur seine Schlußfolgerung vorbringen. Er gibt zu, daß die Zentren als „Knotenpunkte zahlreicher Leitungsbahnen“ funktionieren können. „Gewiß ist das eine ihrer wichtigsten Aufgaben, vor allem aber sind sie „Reservoirs“ von Energie, die auf Grund ihres mehr oder weniger hohen Potentials das ihnen unterstellte Nervenmuskelsystem in seiner automatischen Funktion zu leiten vermögen, nach dem universellen Gesetze vom Energieausgleich — bei den Schnecken vorläufig.“

Es ist vielleicht möglich, anzunehmen, daß in unserem Falle die Bedeutung der zentralen Verbindung als Leitungsbahn vollständig verloren gegangen ist, es können dabei die Ergebnisse der histologischen Untersuchung (Mangel der für das Zentralnervensystem bestimmten rezeptorischen Elemente) verwertet werden. Die Autonomie der Darmperistaltik ist überhaupt sehr groß. „Den höchsten Grad der Selbständigkeit erreicht schließlich das eigene Nervensystem (die Ganglienplexus) und damit die Peristaltik des

1) Siehe MAGNUS' Referat in *Ergebn. der Physiol.*, 1908.

2) BIEDERMANN, PFLÜGERS *Arch.*, Bd. CXI, p. 287.

Darmes der Wirbellosen und der Wirbeltiere „wo der Einfluß übergeordneter Zentren gänzlich zurücktritt“ (BIEDERMANN, PFLÜGERS Arch., Bd. CVII, p. 55). In jedem Falle kommt ihnen eine gewisse Regulierung der Bewegungen zu.

Wenn ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen überblicke, so haben sie mich zu folgender Vorstellung über die Darminnervation der Krebse geführt.

1) Das Nervensystem des Krebsdarmes besteht aus autonomen nervösen Einrichtungen, die mit dem Zentralnervensystem in Verbindung stehen.

2) Das autonome Nervensystem, das zur Aufgabe hat, die Peristaltik in Gang zu setzen und zu beherrschen, besteht aus bipolaren Zellen, die den einen (rezeptorischen) Fortsatz zum Lumen des Darmes schicken, der zweite dagegen, effektorischer Natur, tritt mit den Fortsätzen anderer Zellen in ein Geflecht ein, von dem die Fasern zu den Muskeln ziehen, woselbst sie in einem Endplexus die Erregung zu leiten vermögen.

3) Der vom letzten Abdominalganglion kommende Nerv mit seinen zahlreichen Verästelungen in der Muskulatur, wo er sich mit den motorischen Fasern vereinigt, hat die Regulierung der automatischen Bewegung zu besorgen.

Am Anfang dieser Arbeit schwebte mir als Ziel vor, durch die vollständige Kenntnis des Verlaufes einer jeden Nervenfaser in den Mechanismus der Peristaltik einen klaren Einblick zu gewinnen. Es stellte sich bald heraus, daß das nicht in vollem Umfange sich erfüllen ließ. Abgesehen von der ganz mangelhaften Erforschung des Nervensystems im Isopodendarme, enthält die anatomische Darstellung der Dekapodendarminnervation viele Lücken. Es mußte deshalb bei dem Ueberblicke der ganzen Anordnung und der Funktion des beschriebenen Nervensystems einiges Hypothetische eingeschoben werden. In keinem Falle aber ist eine Vermutung ausgesprochen worden, die das mikroskopische Bild gegen sich hätte; vielmehr spricht das letztere für eine große Wahrscheinlichkeit des Vorgebrachten. So darf ich mit v. UEXKÜLL schließen: „Ich habe mich bemüht, keinen Zweifel darüber walten zu lassen, wo die Unsicherheit beginnt. Ein berechtigter Vorwurf kann meines Erachtens nicht erhoben werden, wenn es

nicht gelingt, ein Problem völlig zu erschöpfen. Dagegen ist eine Darstellung zu verwerfen, die das ungenügende Resultat verschleiert und die Grenzen des Bekannten und Unbekannten gegeneinander verschiebt.“

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. ARNOLD LANG und Herrn Prof. Dr. KARL HESCHELER meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Herrn Prof. LANG bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für gütigst geschafftes Material besonders verpflichtet. Herr Prof. HESCHELER ist mir in allen Schwierigkeiten, die sich einem Anfänger bieten, hilfreich zur Seite gestanden. Desgleichen bin ich der Assistentin des Zoologischen Institutes, Frä. Dr. MARIE DAIBER, Dank schuldig.

Einige Experimente sind im physiologischen Institute ausgeführt worden. Für die Liebenswürdigkeit und das Entgegenkommen spreche ich Herrn Privatdoz. Dr. RUDOLF HÖBER auch hier meinen Dank aus.

Erklärung der Tafeln.

Alle Zeichnungen mit Ausnahme der Fig. 1 sind nach den Totalpräparaten mit Hilfe des Zeichenapparates ausgeführt worden. Die angegebenen Linsensysteme beziehen sich auf Apochromatobjektive und Kompensationsokulare von Zeiß.

Tafel 30.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Enddarm von *Palinurus*. *rm* Ringmuskulatur. Eisenhämatoxylinfärbung. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 2. Längsmuskulatur des *Palinurus*darmes. Halbschematisch nach einem Methylenblaupräparate. Die kopfwärts ziehenden Bündel sind dunkler gezeichnet. Auf einem Teile der Figur sind sie nicht abgebildet, um ihre hinteren Insertionsenden, die nach innen von den vorderen liegen, zu zeigen. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 3. Bipolare Ganglienzelle aus dem *Palinurus*darme. CAJALS Silberfärbung. Hom. Imm. 2 mm, num. Apertur 1,30, Komp.-Ok. 8.

Fig. 4. Tripolare Ganglienzelle aus dem *Palinurus*darme. Dieselbe Methode und Vergrößerung.

Fig. 5. Ganglienzellen aus dem *Palinurus*darme; *tr* tripolare Zelle. Dieselbe Methode. Hom. Imm. 2 mm, num. Ap. 1,30, Komp.-Ok. 4.

Tafel 31.

Methylenblaufärbung. Ammoniumpikratfixierung (nach BETHE).

Fig. 6. Verbreitung des Nervus intestinalis posterior in der Darmmuskulatur von *Astacus*. *gr* zum Grundplexus gehörender Nerv, *Rmn*, *Lmn* Ring- und Längsmuskelnerven. Eine aus verschiedenen Stellen kombinierte Figur. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 7. Tripolare Ganglienzelle aus dem *Astacus*darme. Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 8. Vereinigung der Ganglienzellfortsätze zu einem Bündel und die zweifelhafte Verbindung mit den sternförmigen Zellen. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 9. Letztere bei stärkerer Vergrößerung. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 10. Sternförmige Zellen aus dem *Astacus*darme. Obj. 4, Ok. 8.

Tafel 32.

Fig. 11, 13 und 14 Methylenblau-, Fig. 12 Toluidinblaufärbung. Ammoniummolybdatfixierung.

Fig. 11. Bipolare Ganglienzellen aus dem Darne von *Astacus* (*a*) und von *Palinurus* (*b*). Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 12. Ganglienzellen aus dem AstacUSDarme. Die Zelle *a* ist von der Kante gesehen. (Die Zellen sind ein wenig flachgedrückt.) Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 13. Vereinigung der Zellfortsätze zu einem Bündel (im AstacUSDarme). Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 14. Das gleiche bei Palinurus. *dr* die sich mit Methylenblau färbenden Intestinaldrüsen. Obj. 16, Ok. 4.

Tafel 33.

Fig. 15. Ganglienzellen aus dem Palinurusdarme und der von ihren Fortsätzen gebildete Plexus. Die dicksten Nervenfaserbündel, mit welchen das ganze Geflecht in Verbindung steht, stellen die Aeste des Nervus intestinalis posterior dar. Bei *r* (rechts unten) sieht man die verschiedene Richtung der Fasern. Bei *Rmn* und *Lmn* die Andeutung der Ring- und Längsmuskelnerven. Methylenblau. Ammoniummolybdatfixierung. Obj. 16, Ok. 4.

Tafel 34.

Fig. 16. Verbreitung des Endplexus in der Längsmuskulatur, an dem die Ganglienzellfortsätze Anteil nehmen. Astacus. Methylenblau. Ammoniummolybdat. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 17. Die Nerven im Darne von Porcellio (Isopoda). Die beiden Rami des Nervus intest. poster. stehen miteinander vermittels des kontinuierlichen Netzes in Verbindung. An der einen Seite sind zahlreiche Varikositäten (Kerne? Zellen?) abgebildet. Ein aus mehreren Präparaten zusammengesetztes Bild. Methylenblau. Obj. 16, Ok. 4.



Literaturverzeichnis.

Ich führe nur diese Abhandlungen an, die das Thema meiner Arbeit unmittelbar berühren. Größere Zusammenstellungen findet man bei BETHE (1903) und MANGOLD (1905). Ueber die Arbeiten aus dem Gebiete der Physiologie der Darmperistaltik liegen in Ergebnissen der Physiologie zwei Referate vor: von STARLING (1902, Abt. 2) und MAGNUS (1908).

- 1834 KROHN, A. D., Ueber die Verdauungsorgane des Krebses. Isis v. OKEN.
- 1857 HAECKEL, ERNST, Ueber die Gewebe des Flußkrebse. MÜLLERS Archiv.
- 1868 LEMOINE, V., Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'Écrevisse. Annales des Sc. Natur., 5. Série, IX. Zoologie.
- 1885 FRENZEL, JOH., Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.
- 1888 CATTANEO, G., Sulla struttura dell intestino dei Crostacei Decapodi e sulle funzione delle loro glandule enzimatiche. Atti Soc. Italian. Sc. Natur., Vol. XXX.
- 1896 BETHE, A., Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von *Astacus fluviatilis*. Anat. Anz., Bd. XII.
- 1896 HOLMGREN, E., Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz., Bd. XII.
- 1896 NĚMEC, B., Ueber das Eingeweidenervensystem einiger Isopoden. Zool. Anz., Bd. XIX.
- 1897 APÁTHY, S., Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. zool. Station Neapel, Bd. XII.
- 1897 NUSBAUM, J., und SCHREIBER, W., Beitrag zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems bei den Crustaceen. Biol. Centralbl., Bd. XVII.
- 1898 BETHE, A., Das Zentralnervensystem von *Carcinus maenas*. II. Teil. 3. Mitteil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.
- 1898 SCHREIBER, W., Noch ein Wort über das peripherische sensible Nervensystem bei den Crustaceen. Anat. Anz., Bd. XIV.
- 1898 HOLMGREN, E., Zum Aufsätze SCHREIBERS „Noch ein Wort usw.“. Anat. Anz., Bd. XIV.

- 1899 DOGIEL, A. S., Ueber den Bau der Ganglien in den Geflech-
ten des Darmes und der Gallenblase der Menschen und der Säu-
getiere. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt.
- 1899 NUSBAUM, J., Beiträge zur Kenntnis der Innervation des Ge-
fäßsystems nebst einigen Bemerkungen über das subepider-
male Nervengeflecht bei den Crustaceen. Biol. Centralbl.,
Bd. XIX.
- 1899 SCHÖNICHEN, W., Der Darmkanal der Onisciden und Aselliden.
Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXV.
- 1900 BRONNS Klassen und Ordnungen. Malacostraca, Bd. V, 2. Abt.
- 1900 UEXKÜLL, J. v., Die Physiologie des Seeigelstachels. Zeitschr.
f. Biol., Bd. XXXIX.
- 1901 WALLENGREN, H., Ueber das Vorkommen und die Verbreitung
der sog. Intestinaldrüsen bei den Decapoden. Zeitschr. f. wiss.
Zool., Bd. LXX.
- 1902 BOTAZZI, FIL., Untersuchungen über das viscerele Nerven-
system der decapoden Crustaceen. Zeitschr. f. Biol., Bd. XLIII.
- 1903 BETHE, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nerven-
systems.
- 1903 UEXKÜLL, J. v., Studien über den Tonus. I. Der biologische
Bauplan von Sipunculus nudus. Zeitschr. f. Biol., Bd. XLIV.
- 1904 JORDAN, H., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Ver-
dauung. Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Fluß-
krebsses. PFLÜGERS Arch., Bd. CI.
- 1904 MAGNUS, R., Versuche am überlebenden Dünndarm von Säu-
getieren. I. und II. Mitteil. PFLÜGERS Arch., Bd. CII. III. und
IV. Mitteil. PFLÜGERS Arch., Bd. CIII.
- 1905 — V. Mitteil. PFLÜGERS Arch., Bd. CVIII.
- 1906 — Dasselbe. VI. Mitt. PFLÜGERS Arch., Bd. CXI.
- 1905 BIEDERMANN, W., Studien zur vergleichenden Physiologie der
peristaltischen Bewegungen. II. Die lokomotorischen Wellen
der Schneckensohle. PFLÜGERS Arch., Bd. CVII.
- 1906 — Studien zur usw. III. Die Innervation der Schneckensohle.
PFLÜGERS Arch., Bd. CXI.
- 1905 JORDAN, H., Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems
bei Pulmonaten I. PFLÜGERS Arch., Bd. CVI.
- 1905 — Dasselbe II. PFLÜGERS Arch., Bd. CX.
- 1905 MANGOLD, E., Untersuchung über die Endigung der Nerven
in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Zeitschr.
f. allgem. Physiol., Bd. V.
- 1907 YANASE, J., Beiträge zur Physiologie der peristaltischen Be-
wegungen des embryonalen Darmes. I. Mitteil. PFLÜGERS
Arch., Bd. CXVII.
- 1907 GUIEYSSE, A., Étude des organes digestifs chez les Crustacés.
Arch. d'Anatomie microsc., T. IX.
- 1907 HOLMGREN, E., Ueber die Trophospongien in den quergestreiften
Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau
dieser Fasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXI.

- 1907 HOFMANN, F. B., Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXX.
- 1907 — Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervenetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? I. Untersuchungen an Cephalopoden. PFLÜGERS Arch., Bd. CXVIII.
-

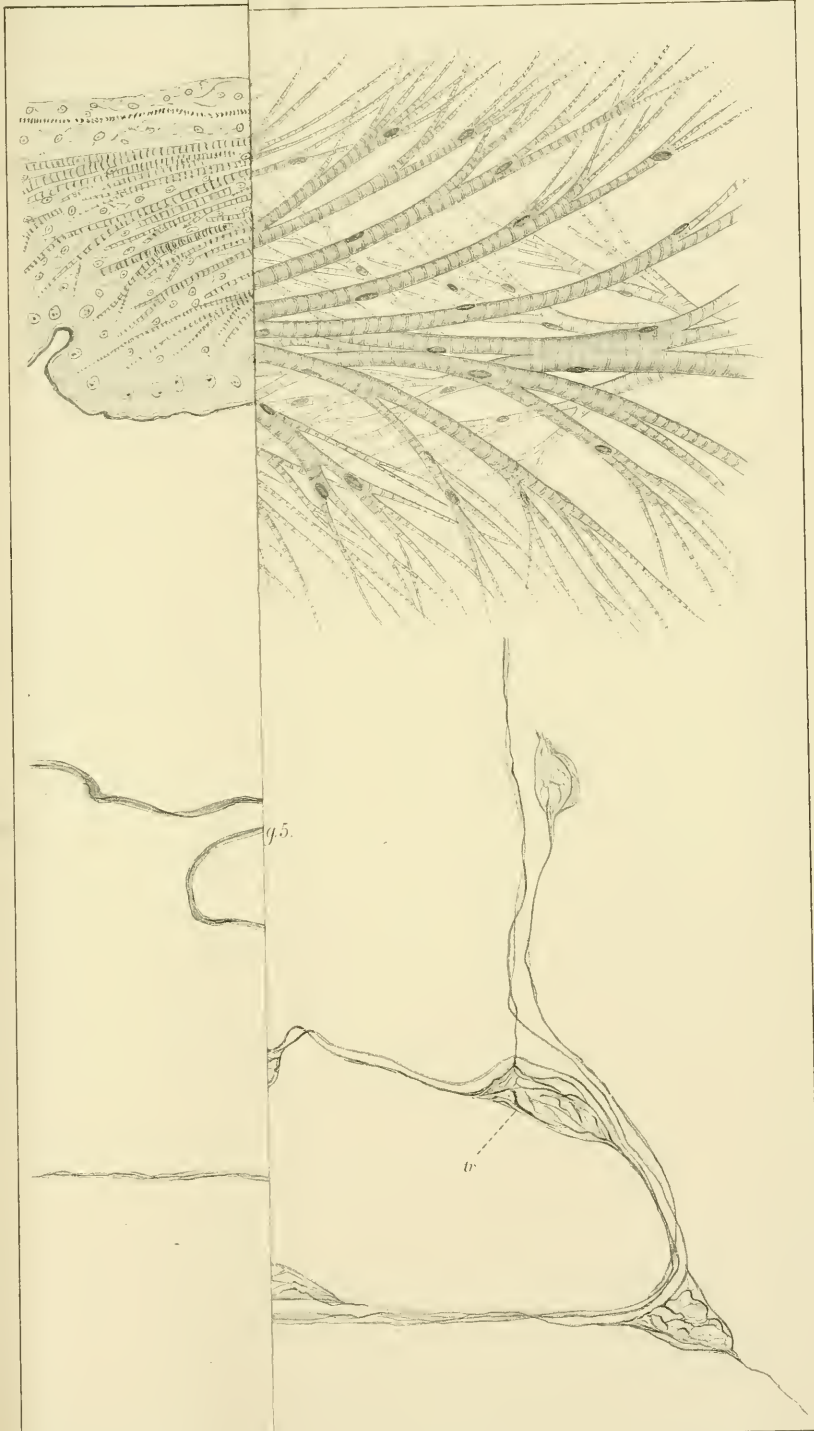


Fig. 1.

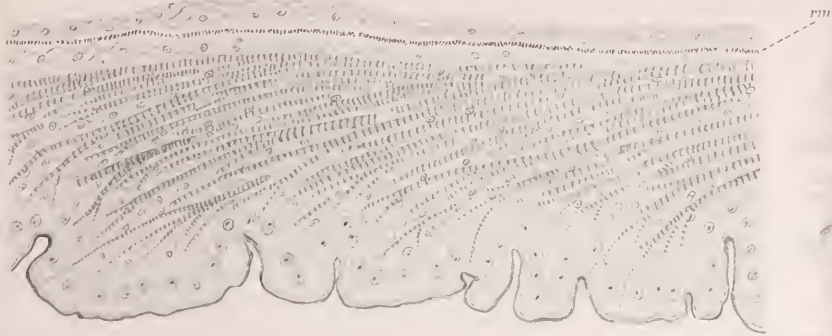


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 5.

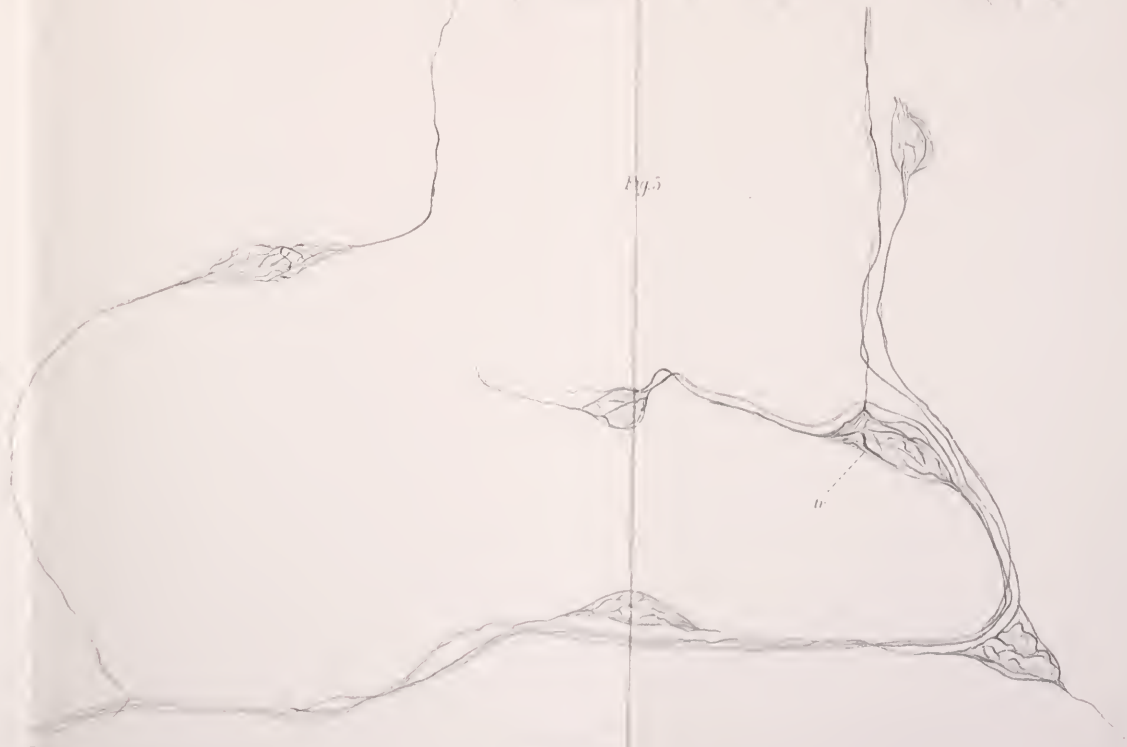
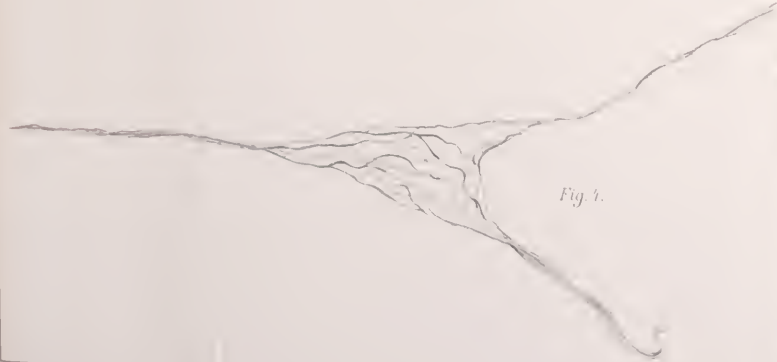


Fig. 4.





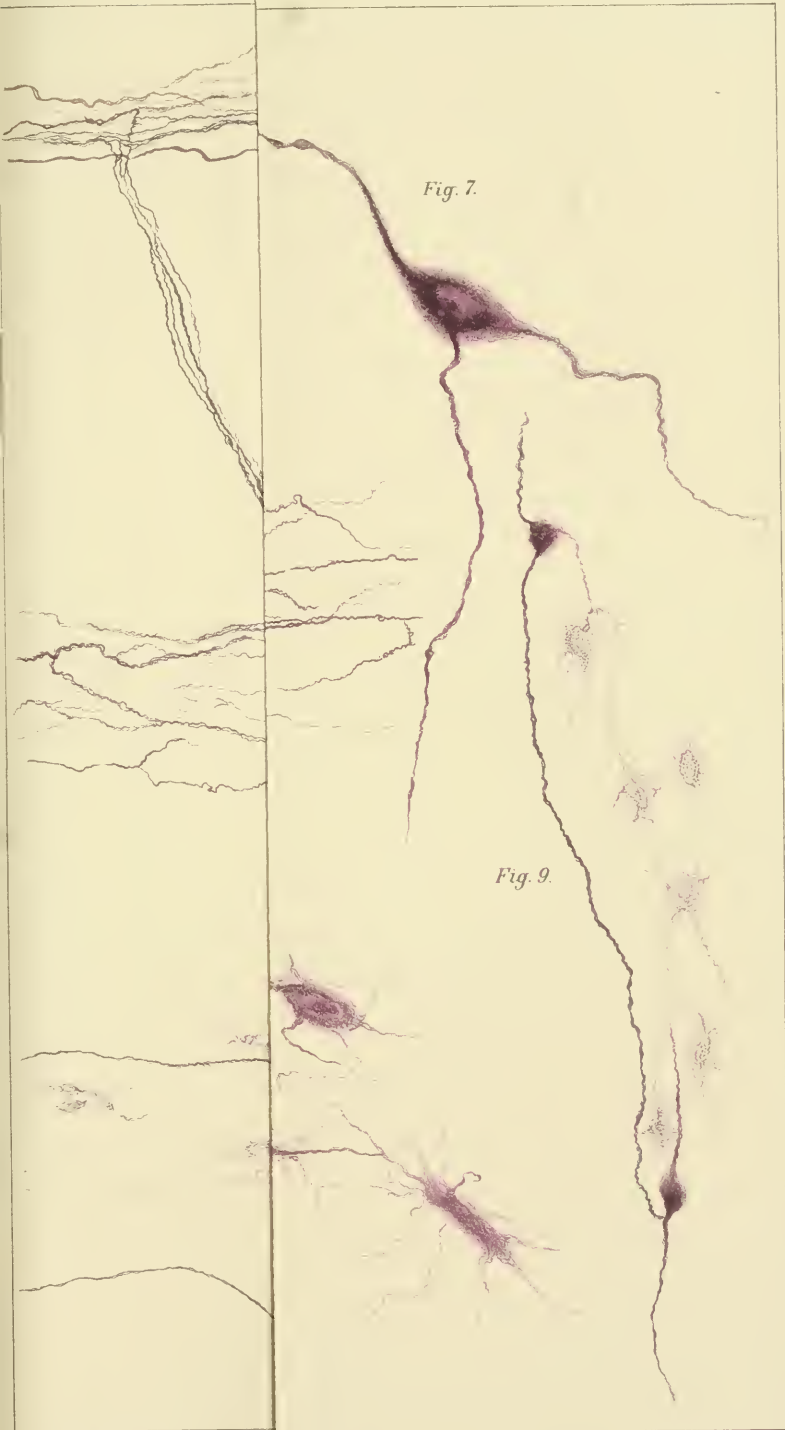
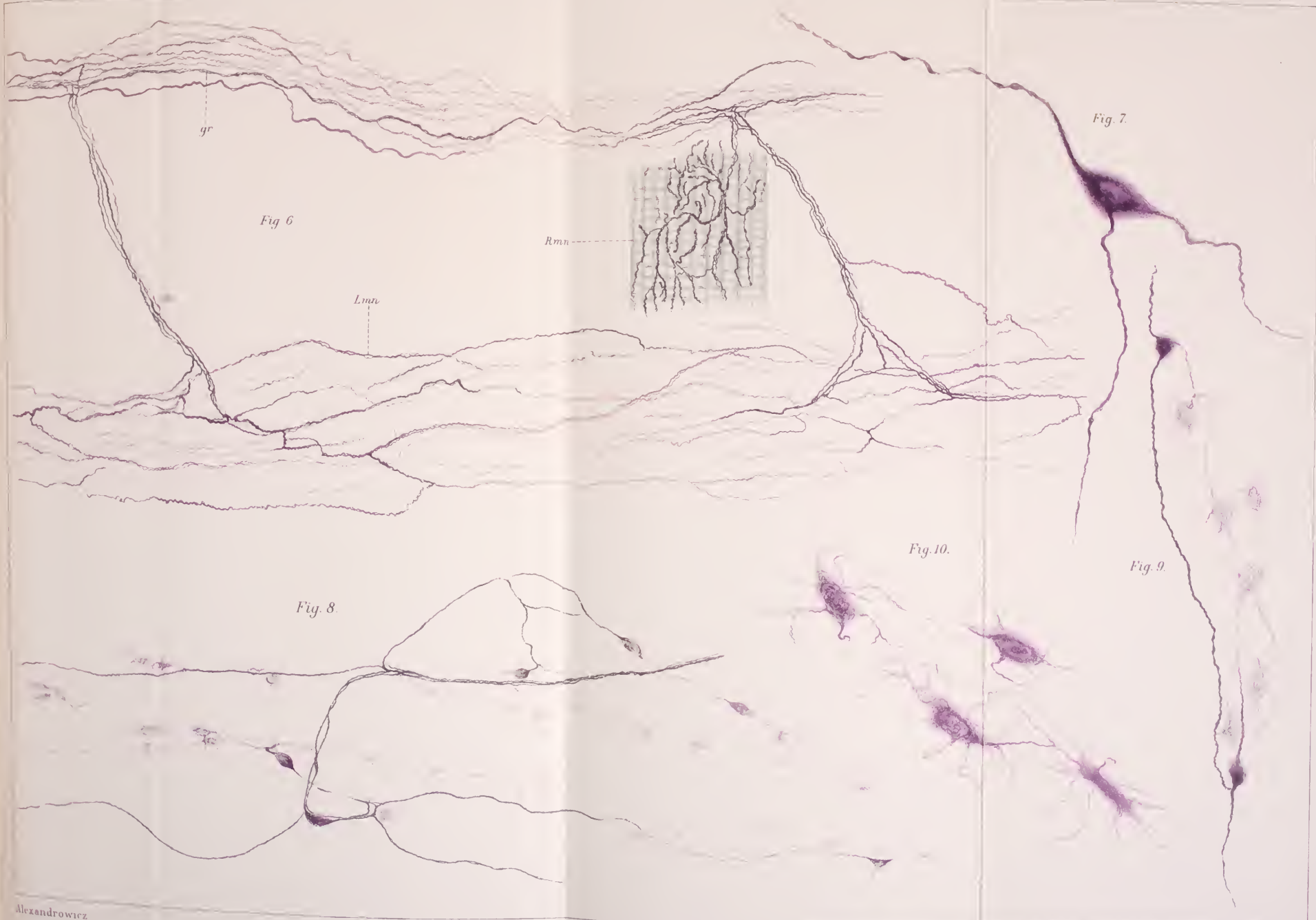


Fig. 7.

Fig. 9.







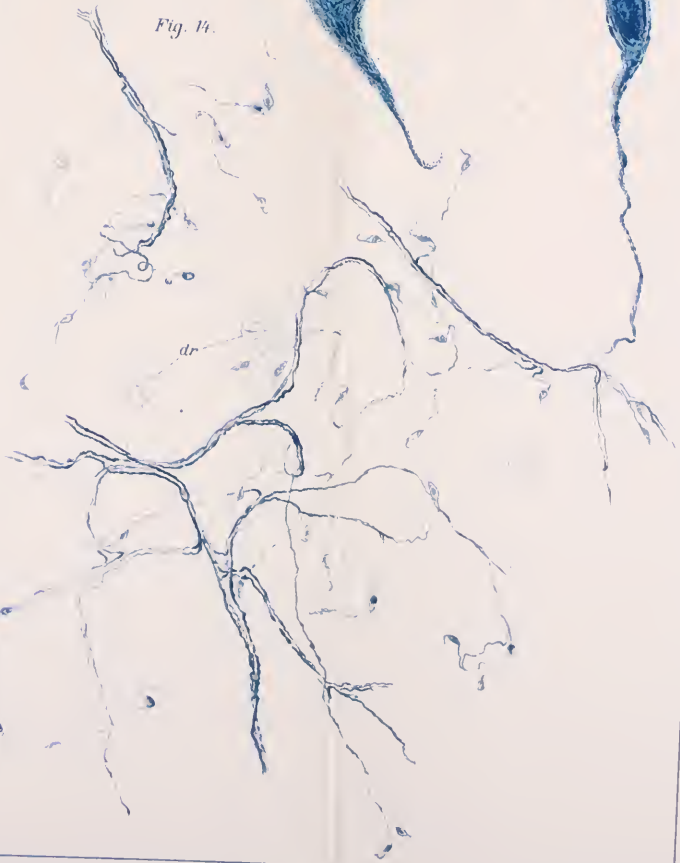
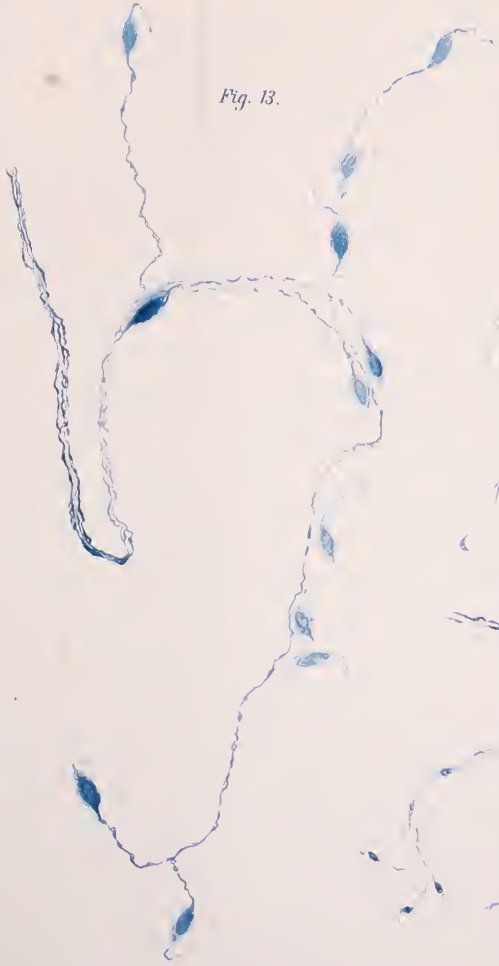
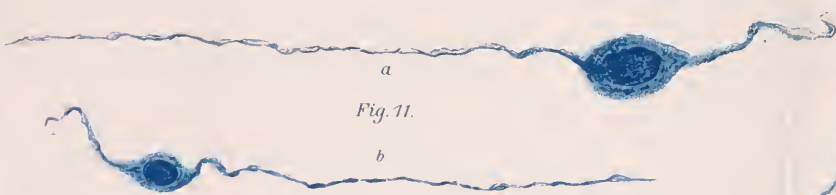
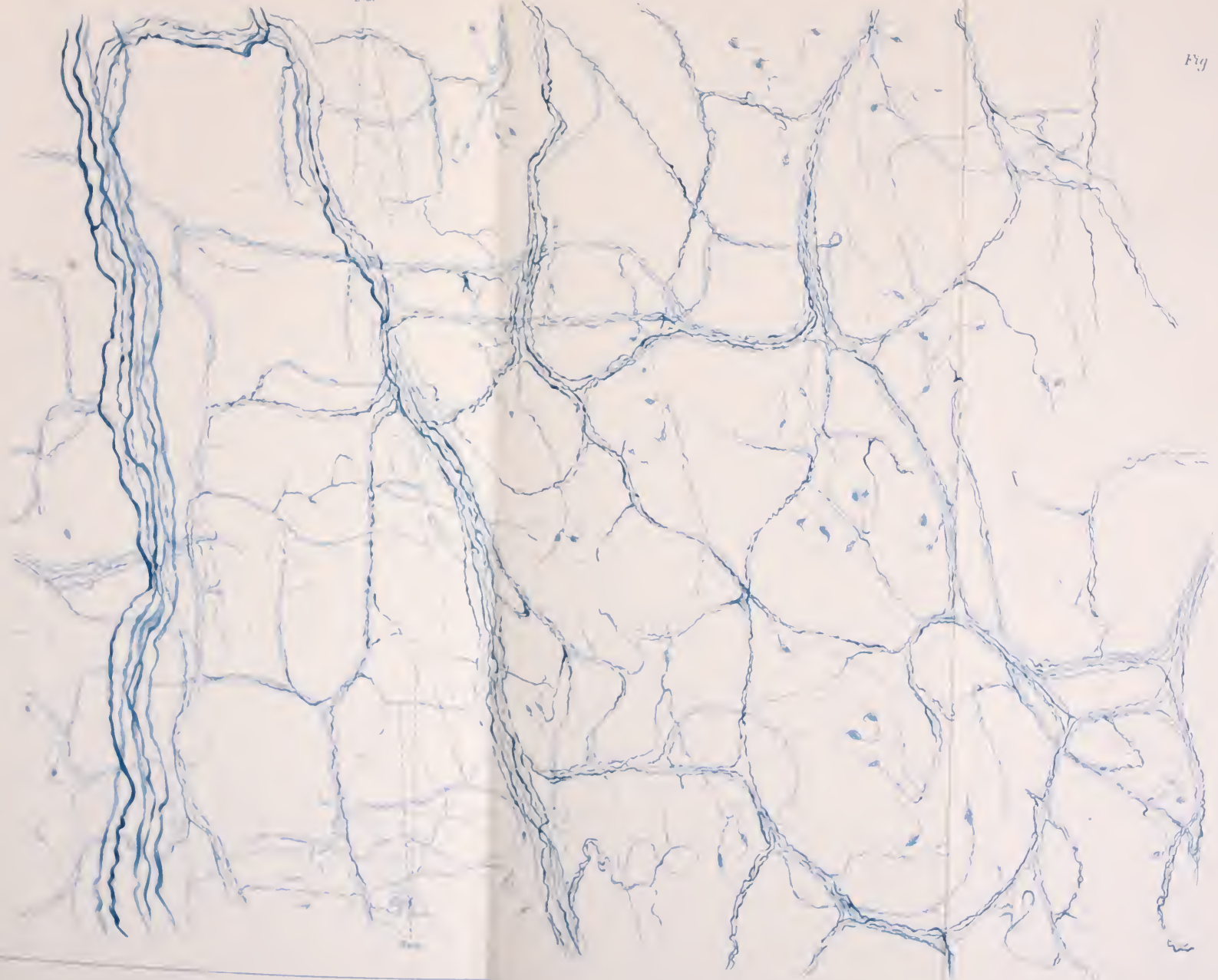


Fig. 15.



Lmn

Fig 15



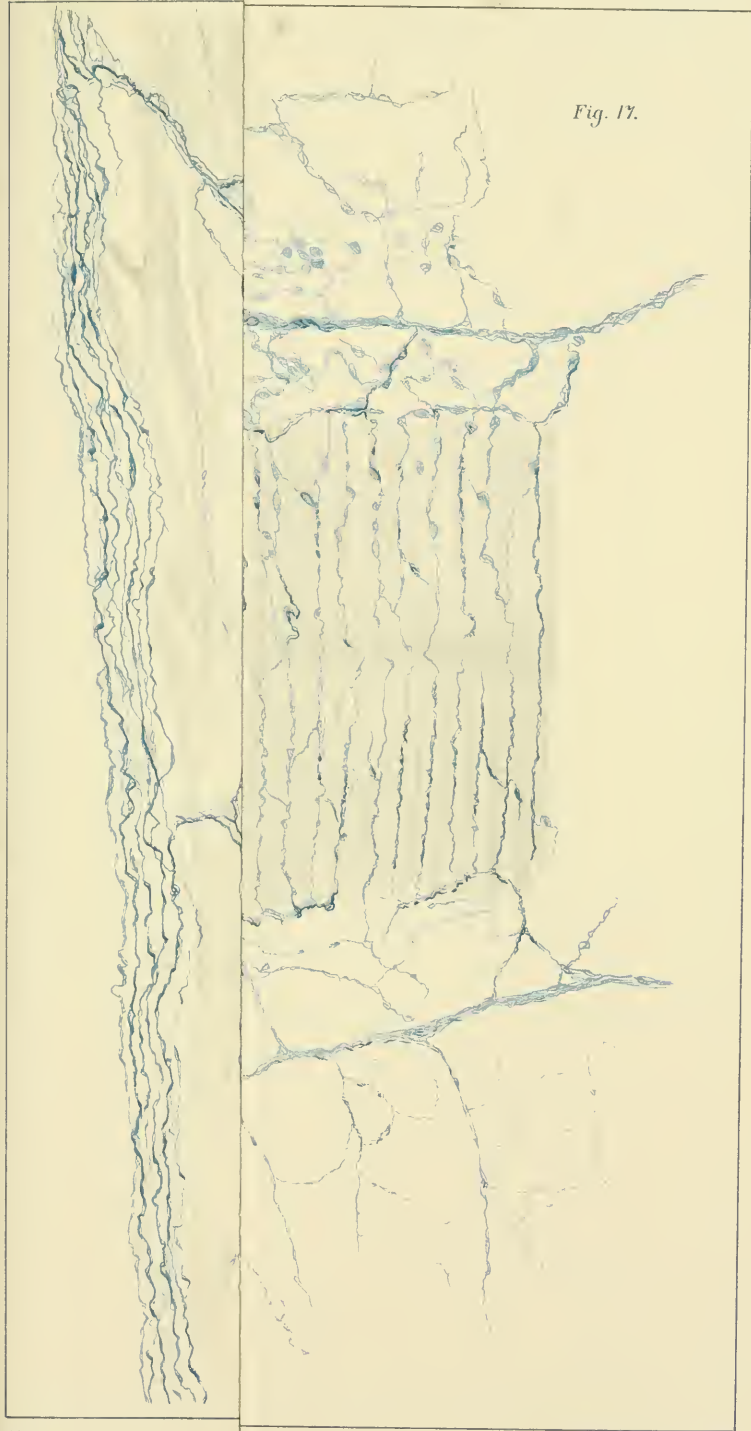
Alexandrowicz

Verz. von Gustav Fischer in Jena

P. Weise, Lith., Jena.



Fig. 17.



Alexandrowicz.

P. Weise, Lith., Jena



Fig. 16.

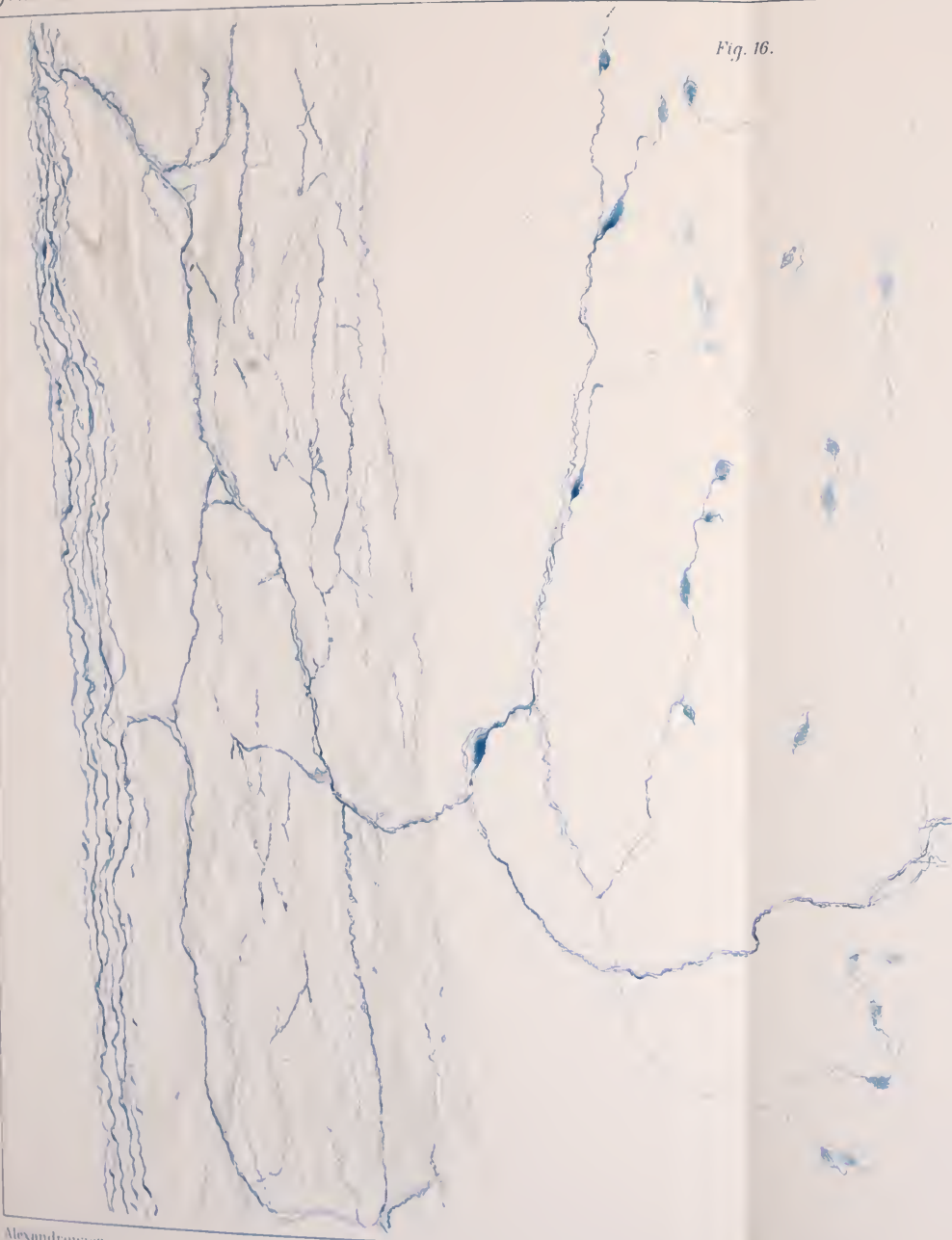
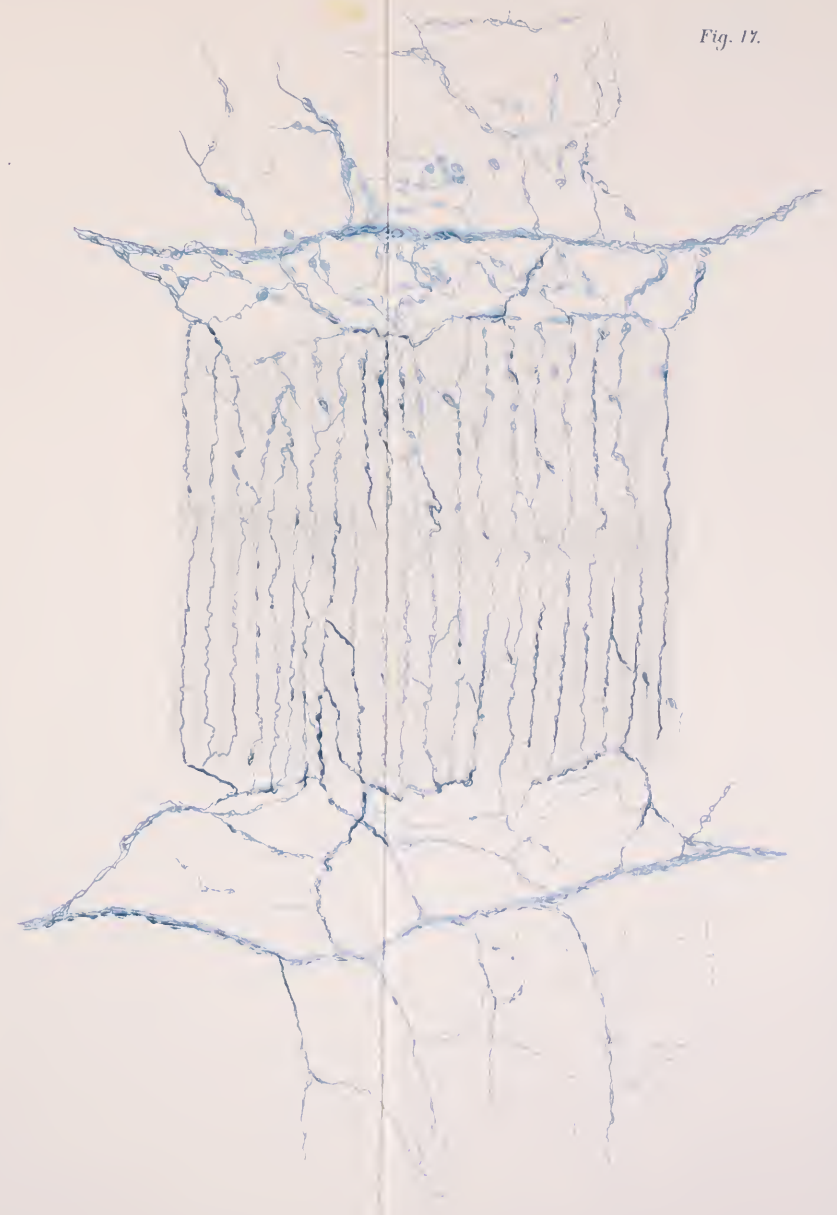


Fig. 17.



Alexandrowicz

Verlag von Gustav Fischer in Jena

P. Weise, Lith., Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [NF_38](#)

Autor(en)/Author(s): Alexandrowicz Jerzy Stanislaw

Artikel/Article: [Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen. 395-444](#)