

Ueber das Bauchmark.

Von

B. Haller.

Hierzu Tafel 22 und 23 und 5 Figuren im Text.

A. Lumbricus.

Bei den Anneliden zeigt bekanntlich das Bauchmark sehr verschiedene phyletische Zustände, von denen die ursprünglichsten, noch an die Bauchstränge der nichtsegmentierten Vermiden erinnernden wohl bei den Sabelliden sich finden, die sekundärsten bereits arthropodenähnlichen aber unter anderen die Phyllocociden aufweisen. Denn ist auch bei den ersteren eine gangliös-segmentale Verdickung schon vorhanden, so sind die sie der Länge nach verbindenden Teile doch noch nicht ausschließlich kommissural und die beiden Bauchmarkshälften liegen noch weit auseinander, miteinander durch Querkommissuren zusammenhängend. Demgegenüber besteht bei den letzteren eine Verschmelzung der nun sehr ausgesprochenen Ganglien beider Seitenhälften, wodurch die Querkommissuren einbezogen wurden, gleichzeitig aber paarige echte Längskommissuren schon ausgebildet sind. Bei den Oligochäten geht dieser Zustand noch weiter und nicht nur sind bei ihnen die Grenzen beider Bauchmarkshälften durch das Verwachsen sein völlig verschwunden, sondern auch die Längskommissuren wurden sekundär wieder einbezogen, indem die ganglienzellige Rinde das gesamte Bauchmark überzieht. Nur als geringe Verdickungen erweisen sich noch die ursprünglichen Ganglien, aus denen jederseits je zwei Nerven, die paarigen, also im gesamten vier, abgehen, aus dem Zwischenstück aber nur der jederseits unpaare Nerv abtritt.

Wohl dieser phyletischen Umwandlung ist es zuzuschreiben, daß die Ganglienzellen, soweit es sich nicht um kleine Zentralzellen handelt, zwar die durch die vollendete Ganglienbildung errungene monaxone Form beibehalten, daneben aber noch feinere

Netzfortsätze (sogenannte Dendriten) in großer Zahl von ihrem Körper abtreten lassen, wie ich dies schon früher ausführlich beschrieben habe (3). Freilich ist dieser letzte Zustand von den mit den neuen technischen Methoden Arbeitenden aus gewissen Gründen bis auf einzelne Zellen übersehen worden.

„Es ist der Bauchstrang von *Lumbricus* ein einheitliches Gebilde, das nicht, wie etwa bei den Polychäten oder Hirudinen, aus zwei bilateralsymmetrischen Teilen gebildet wird, sondern als ein einheitliches Ganzes zu betrachten ist und somit weder zwischen den sogenannten Ganglienknotten, das ist zwischen den unpaaren und den paarigen Nerven, noch zwischen jener Stelle, wo, nebenbei bemerkt, noch die sogenannten Querkommissuren sich vorfinden, in jederseits separierte Teile zerfällt, die . . . durch bindegewebige Separatscheiden voneinander getrennt werden“ (3, p. 78). Die Ganglienzellen nehmen mit Ausnahme der ganzen mediodorsalen Längsfläche, wo nur kleine Elemente in geringer Zahl sich finden, die gesamte Peripherie ein und besetzen auch die dorsale Fläche am vorderen Ende des Markes. Der zentrale Teil wird durch zwei obere und zwei untere Längsbündel, die das gesamte Mark durchziehen, sowie das quere Kommissurensystem zwischen den Nervenwurzeln gebildet und alles übrige vom zentralen Nervenetz ausgefüllt. Die Ganglienzellen sind von sehr verschiedener Größe und die kleinsten weisen das geringste Volum, das eine Ganglienzelle überhaupt besitzt, auf. Gibt es nun auch keine Kolossalzellen wie bei den Raubpolychäten, so sind in jedem Segmente je zwei mächtige, ventromedian gelegene Zellenpaare doch vorhanden.

Jene scheinbar unipolaren Zellen, welche bei ausgesprochener Ganglienbildung so kennzeichnend sind, kommen bei den Erdwürmern, wie gesagt, nicht vor und sind alle Zellen bei ihnen mehr oder weniger multipolar mit oft kräftiger Entfaltung eines Fortsatzes. Breite direkte Anastomosen zwischen Zelle und Zelle, wie u. a. im Pedalstrange der Mollusken, sind aber nur stellenweise vorhanden.

Ich betone dies hauptsächlich darum, da 3 Jahre nach meiner Arbeit über das Zentralnervensystem höherer Würmer eine Arbeit über das *Lumbricus*mark von RETZIUS (13) erschien, die sich auf Beobachtungen nach GOLGISCHEN Präparaten stützte und das ganze Verhalten bei *Lumbricus* in einem ganz andern Lichte erscheinen ließ.

Nachdem kurz vorher v. LENHOSSÉK (8) im Bauchmark von

Lumbricus mit der GOLGischen Methode den Ursprung von sensiblen Nerven feststellte, jenen Ursprung, den ich allerdings 2 Jahre vor ihm schon mit der Osmiumsäurebräunung als indirekten oder aus dem zentralen Nervennetze erfolgenden beschrieben hatte (3), v. LENHOSSÉK aber durch die GOLGische Schwärzung erfolgreicher zu ermitteln vermochte, wandte auch RETZIUS das schon durch NANSEN (12) für Achordaten gebrauchte GOLGische Verfahren mit bestem Erfolge an.

Die feinsten Nervenfasern sind auch nach RETZIUS sensorische, die dicken motorische. Die weiteren Ergebnisse faßt dann RETZIUS in folgenden zwei Punkten zusammen (l. c. p. 14 und 15).

„1) Die motorischen Nervenzellen liegen sämtlich in den Ganglien des Bauchstranges und senden ihre mehr oder weniger dicken Stammfortsätze, unter Abgabe zahlreicher, verzweigter Nebenfortsätze zur Punktsubstanz der Ganglien, durch eines der Nervenpaare nach der Peripherie, wo sie zur Muskulatur Aeste abgeben und sich in solche auflösen, die verzweigt oder mit feinen, knotigen Enden an den Muskelfasern frei endigen. Man kann nach der Lage der Ganglienzellen im Ganglion verschiedene Gruppen derselben unterscheiden, von denen einige ihren Stammfortsatz zu den Nerven derselben Seite, andere zu denen der entgegengesetzten Seite schicken (vgl. v. LENHOSSÉK). In jedem Ganglion gibt es eine¹⁾ multipolare Zelle, deren Bedeutung mir dunkel geblieben ist

2) Die sensiblen Nervenfasern sind, wie v. LENHOSSÉK entdeckt hat, Stammfortsätze von Zellen, welche in der Haut, in der Epidermis (Hypodermis) belegen sind. Die sensiblen gehen nach Abgabe von Seitenästen (Nebenfortsätzen) ohne Teilung direkt durch die drei Nervenpaare der Ganglien in den Bauchstrang hinein, spalten sich dort sogleich und senden, wie dies alles v. LENHOSSÉK beschrieben hat, einen Teilast nach vorn und einen nach hinten hin. Diese Teiläste setzen sich jedoch nicht alle, wie dieser Forscher meint, in die Nachbarganglien fort, sondern der eine oder der andere endigt nicht selten schon früher, zuweilen nur nach kurzem Verlauf. Die Endigungsweise ist nicht nur ein spitzes Auslaufen, wie v. LENHOSSÉK glaubt, sondern das Ende der Faser ist in der Regel etwas knotig-varikös, . . . nicht selten etwas verzweigt . . . Die sensiblen Fasern sind zu Stämmen oder Strängen geordnet, von denen ich jederseits drei unterscheiden konnte. Von

1) Gesperrt durch mich.

diesen ist einer stärker als die anderen-beiden, und in ihm strömt durch den vorderen Ast des Doppelnerven jederseits die relativ größte Menge der sensiblen Nerven hinein, aber auch durch die andern Nerven dringen zahlreiche sensible Fasern in den Bauchstrang hinein. Eine Verbindung der verschiedenen Stränge oder Bündel scheint in dem Bauchstrang nicht vorzukommen.“ Streng geschieden sind die beiderseitigen sensiblen Strangsysteme voneinander aber nicht, „denn hier und da sieht man in das Mittelfeld Fasern von den beiden Körperhälften hineinziehen, die sich berühren und sogar dort kreuzen“. Die Netz- oder Dendritenfortsätze sind verschieden lang, können auch auf die anderseitige Markhälfte übertreten und sich hier wie drüben T-förmig teilend, öfter sogar zwei Markknoten durchsetzen. Stets geben aber die zu peripheren Fasern werdenden Fortsätze wieder unter T-förmiger Teilung kürzere oder längere Nebenäste, sogenannte Dendriten ab.

Indem ich nun hier kurz das Wesentlichste der RETZIUSschen Ergebnisse angeführt zu haben glaube, möchte ich gleich darauf hinweisen, daß nach diesen Studien die Form der Ganglienzellen des Erdwurms nun anders erscheint, wie nach meinen 3 Jahre vorher mit der Osmiumsäurebräunung erzielten Ergebnissen. Sie sind bis auf wenige monaxon geworden, die multipolare Form ist verschwunden, ohne daß RETZIUS auch nur mit einem Worte meiner Ergebnisse gedacht hätte. Die Wahrheit ist aber, daß das, was RETZIUS infolge der GOLGischen Methode gesehen hat, ich infolge der Osmiumsäuremethode nicht erkannte, was aber ich sah, das blieb RETZIUS verborgen. Oder mit anderen Worten, beide haben wir zu einseitig gearbeitet, der spätere Forscher hätte aber darauf Rücksicht nehmen müssen. Aus der vorliegenden Arbeit geht dies klar hervor.

Einen wichtigen Bestandteil des Oligochätenbauchmarkes bilden die drei Kolossalfasern. Schon von Beginn an waren die Meinungen über diese Fasern geteilt und bildeten dieselben einen Zankapfel eigener Art. KOWALEWSKY, SEMPER, VEJDOVSKY und J. NUSBAUM sahen in diesen Gebilden „Neurochordröhren“ analog der Chorda dorsalis der Chordaten, während LANGERHANS, H. SCHULTZE, SPENGLER und VIGNAL, sich anschließend an die CLAPARÈDE-LEYDIGSche Auffassung, sie für „Nervenröhren“ erklärten. So stand die Sache bis 1886, wo LEYDIG (10) sich abermals auf den Gegenstand einließ, und zwar diesmal genauer auf den Bau dieser Gebilde als zuvor (9) achtete. Er unterscheidet ein

„zentrales Faserbündel“ an diesen Gebilden und eine „breite Myelinscheide“ um sie. Wie er betont „hebt sich ein Zug von körniger Achsensubstanz im Querschnitt der Riesenfaser ab, wobei die Körnchen, wenn scharf und bei starker Vergrößerung ins Auge gefaßt, nicht rein rundlich sich darstellen, sondern eine eckig ausgezogene Form haben“ und es ist „ein allerfeinstes Netzwerk zugegen, zu denen diese Punkte gehören“. Dieses Netz ist das Spongionplasma und liegt im Hyaloplasma, denn ein mit Kernen versehenes Gerüstnetz — Spongionplasma — nimmt die homogene Nervensubstanz — Hyaloplasma — in die übrigen Räume auf und bildet die derberen Begrenzungen der Nerven; daneben bestehen noch damit verbundene äußerst feine Schwammmassen in den Riesenfäsern, ja es scheint sogar als ob die Streifen und Punkte des Achsenstranges auch hierzu Bezug hätten.“

Hier setzen nun FRIEDLÄNDERS (2) und meine eigenen (3) Ergebnisse ein. Nach FRIEDLÄNDER entspringen die Kolossalfasern aus Ganglienzellen. Die durchaus nicht großen Ganglienzellen der beiden seitlichen Fasern liegen am hintersten Ende des Bauchmarkes ventro-lateral und sind wenig disponiert zur Tinktion. Aber auch noch andere Ganglienzellen hängen mit den Kolossalfasern zusammen, denn dort, „wo der Doppelnerv entspringt, liegt auf jeder Seite je eine Ganglienzelle von dem gleichen Typus wie die am hinteren Körperende“, doch immerhin etwas größer. Einen ihrer Fortsätze sendet jede dieser Zellen in die gleichseitige laterale Kolossalfaser. Diese verbinden sich zuvor durch eine Queranastomose, aus welcher ein Ast sich mit dem medianen Kolossalnerven verbindet. Für wahrscheinlich hält FRIEDLÄNDER „eine Verbindung des Anastomosenkomplexes mit den Wurzeln des Doppelnerven“. „Öffnungen der Nervenkanäle, sowohl der medianen wie der lateralen finden sich im Niveau des Nervenabganges und es wäre darum möglich“, meint FRIEDLÄNDER, daß gerade hier die Verbindung der Kolossalfasern mit den peripheren Leitungsbahnen stattfindet. Außerdem geben die lateralen Kolossalfasern noch andere, auf ihr weiteres Verhalten nicht festgestellte Aeste ab, bis sie sich nach vorne zu allmählich verschmälernd verlieren. Auch die mittlere Faser gibt solche Aeste, wie sie die lateralen besitzen, ab. Mit dem Gehirn sollen die Kolossalfasern aber nicht zusammenhängen.

Nach meinen Beobachtungen besitzen die Kolossalfasern keine eigene Nervenhülle, sondern liegen innerhalb der Neurogliahülle und die seitlichen hängen wohl mit der mittleren Faser stellen-

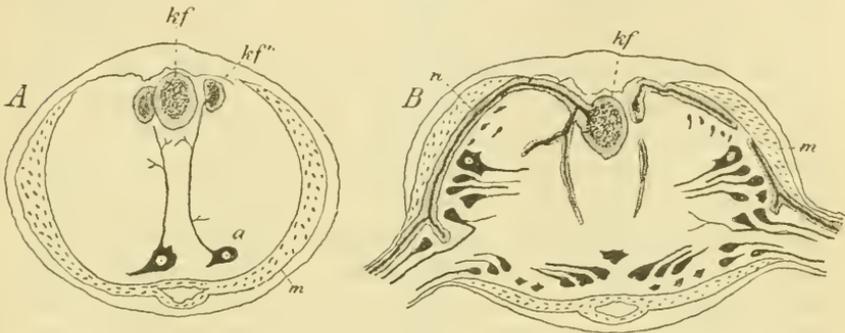
weise zusammen. Sie geben während ihres gesamten Verlaufes feinste Aeste ab, die mit dem ventralen Nervenetz zusammenhängen. Mit Berücksichtigung der für die nervöse Natur dieser Fasern wichtigen Befunde FRIEDLÄNDERS, habe ich dann ihr Verhalten so aufgefaßt, daß diese kolossalen Nervenfasern „teils mit Ganglienzellen, teils mit dem zentralen Nervenetz zusammenhängen, und daß sie außerdem aber auch noch dickere Aeste abgeben, von denen wenigstens ein Teil als periphere Nervenfasern abtritt“. War letzteres auch eine bloße Wahrscheinlichkeit, so standen die beiden ersten Verhältnisse, das Verhalten der Kolossalfasern zu Ganglienzellen und dem zentralen Nervenetz so sicher, daß man mit Recht annehmen dürfte, daß an ihrer nervösen Natur nicht mehr gezweifelt werden würde. Allein dem war nicht so, denn da diese Kolossalfasern auf die GOLGISCHE Methode nicht reagierten — und das mußten sie doch unbedingt, um Anrecht auf nervöse Eigenschaften zu erheben — wurden sie von dem kurzsichtigen Histologen v. LENIHOSSEK ganz entschieden für nicht nervös erklärt. Sie haben ja nach seinem Dafürhalten auch keine Aeste, laufen außerdem nach oral- wie analwärts spitz aus und FRIEDLÄNDERS Befund wie eben auch meine wurden ohne weitere Diskussion beiseite geschoben. Und diesem oberflächlichen Verhalten schließt sich der erfahrene RETZIUS (l. c.) kurzweg an, wengleich er auch aus Vorsicht sich so ausdrückt, daß die „Kolossalfasern kaum wie andere Nervenfasern aufgefaßt werden können“, denn „nie sieht man dieselben sich verzweigen, nie aus Zellen entspringen“, wie ich hinzufügen möchte, auf GOLGI-Präparaten. Und was sie daraufhin nicht zeigen, darf eben nicht vorhanden sein, folglich sind die FRIEDLÄNDER-HALLERSchen diesbezüglichen Befunde unberücksichtigt zu lassen!

Mit der Mitteilung der eigenen neuen Beobachtungen möchte ich aber, gleich anschließend an diese historische Zusammenfassung über die Kolossalfasern, sogleich mit diesen beginnen.

Vorher möchte ich aber bezüglich der Form des Bauchstranges eine Bemerkung machen. Es ist die Form des Bauchstranges bei den verschiedenen Arten nicht immer dieselbe, denn oft ist das Bauchmark dorsoventral abgeplattet, so daß der Querschnitt dann etwas anders erscheint als bei den Arten mit fast drehrundem Bauchmark, welche Form sich nur am Abgang der paarigen Nerven etwas abflacht. Erstere Form fand ich bei *L. agricola* HOFFM. und bei *L. terrestris* L., (Fig. 2, 3), letztere bei *Lumbricus communis* HOFFM. (Textfig. 1).

Da sehe ich denn auch ein etwas anderes Verhalten bezüglich der Kolossalfasern, denn während diese bei den Formen mit abgeplattetem Bauchstrange in die dicke Nervenöhle nach dorsalwärts zu stark eingeschoben sind, liegen sie bei den Formen mit drehrundem Bauchstrang ganz außerhalb dieser und somit im Bauchmark selbst, wodurch jenes vielfach durchbrochene Septum der Nervenöhle zwischen den Kolossalfasern in Wegfall gerät. Ein Vergleich der angeführten Abbildungen vergegenwärtigt diesen Zustand am besten.

Die Form der mittleren Kolossalfasern ist bei den Arten mit abgeflachtem Bauchstrang stets drehrund, jene der beiden Seitenfasern, wie ich dies schon seinerzeit berichtete, etwas wie drei-



Textfig. 1. *Lumbricus communis* HOFFM. Zwei Querschnitte durch das Bauchmark, A etwas hinter dem Abgange des unpaaren Nerven, B durch die Wurzel eines vorderen der paarigen Nerven. Nach Methylenblaupräparaten.

eckig im Querschnitt. Bei den Arten mit drehrundem Bauchstrang sind alle drei Fasern im Querschnitt etwas oval, wobei die längere Achse des Querschnittes dorsoventral gerichtet ist.

Auf Methylenblaupräparaten erscheint jede Kolossalfaser axial sehr hell oder blaßblau bis hellviolett, die Rindenlage farblos, also ganz hell. Dieser Umstand ermöglicht es, die Kolossalfasern und ihre gröberen Aeste auf Schnitten gut zu verfolgen. Dann erscheinen diese Fasern etwa so wie markhaltige Fasern von Chordaten, wodurch sie sich von ihrer blauen Umgebung gut abheben. Mit Blutgefäßen sind sie aber eben wegen ihrem Achsenteil nicht gut zu verwechseln.

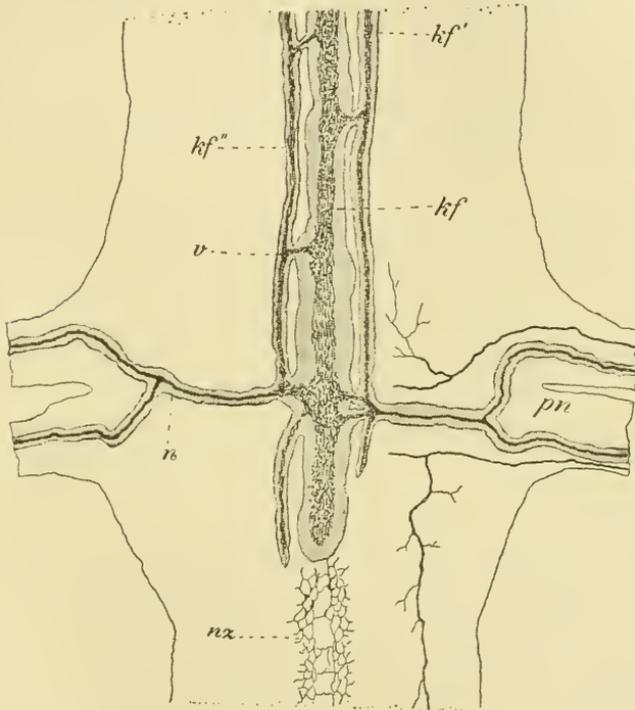
Stets ist der Durchmesser der Fasern insofern ungleich, als der der mittleren jenen der seitlichen Fasern um das 2—3-fache übertrifft. Ganz oralwärts werden sie aber alle drei immer schmaler,

indessen an dem analen Ende des Bauchmarkes die mittlere Faser an Dicke ab-, die seitlichen aber so lange zunehmen, bis sie den gleichen Umfang des mittleren erreichen (Fig. 7). Dieses Verhalten scheint bisher nicht berücksichtigt worden zu sein.

Wie das von früher her schon bekannt ist, fehlen an manchen Querschnitten von Serien die seitlichen Fasern, womit gleichzeitig die mittlere breiter ist, oder doch seitliche Auftreibungen zeigt. Schon früher hatte ich dies so aufgefaßt, daß an solchen Stellen die beiden Seitenfasern mit der mittleren Faser verwachsen sind. Oft aber fehlt im Querschnitte nur die eine Seitenfaser, kommt dann nach mehreren Querschnitten zum Vorschein, dann fehlt aber hier dafür die anderseitige. Dies zeigt, daß die Verschmelzung der beiden Seitenfasern mit der Mittelfaser nicht immer auf gleicher Stelle erfolgt. Doch mußten, um über diese Verhältnisse volle Klarheit zu verschaffen, auch Längsschnitte verfolgt werden, denn Totalpräparate erwiesen sich infolge der starken Durchfärbung der Bauchmarkscheidenmuskulatur, selbst nach bester Aufhellung in Xylol oder Glycerin, für diese Zwecke als völlig unbrauchbar. Wenn aber das Bauchmark mit der unteren Körperwand in Zusammenhang gelassen, auf eine Korkplatte mit Nadeln befestigt, nach der Durchfärbung in Methylenblau in Ammoniummolybdat und nachher Alkohol gelegt wird, so erhält sich das Bauchmark genügend gerade, um selbst über mehrere Knoten den Schnitt führen zu können. Solche Längsschnitte, mögen sie nun sagittal oder horizontal geführt sein, sind dann sehr belehrend, letztere selbstverständlich mehr als erstere. Sie wurden durch die Querschnittserien ergänzt. Freilich müssen, was ja selbstverständlich ist, lückenlose Serien vorliegen, obgleich bei der noch immer ansehnlichen Dicke von Methylenpräparaten mehr als fünf Schnitte über die Kolossalfaser im besten Falle nicht geführt werden können.

Nach drei aufeinander folgenden Horizontalschnitten habe ich die Abbildung Textfig. 2 angefertigt. Man sieht auf dieser die mittlere Kolossalfaser (*kf*), die streckenweise dünner, dann wieder etwas dicker und somit von mehr oder weniger welliger Umrandung ist. Weniger veränderlich ist die Dicke der Seitenfasern (*kf'*, *kf''*), was alles übrigens auch Querschnittserien zeigen. Die linke Seitenfaser hängt hier durch die kurzen Brücken (*v*) an drei Stellen mit der Mittelfaser zusammen, die rechte an zweien. Bis auf die eine Stelle, an der die Seitenäste (*n*) abgehen, waren aber diese Verbindungen der beiderseitigen Seitenfasern mit der

Mittelfaser nicht an gleicher Stelle, sondern lagen ziemlich weit auseinander, doch ist auch der Fall ebenso häufig, daß die Verbindungen an gleicher Stelle sich finden, wie auf der Abbildung an der Stelle der abgehenden peripheren Faser. Diesbezüglich sind aber viele Möglichkeiten in einem gegebenen Rahmen vorhanden, denn es können auch förmliche netzförmige Verbindungen zwischen der Mittel- und den Seitenfasern bestehen.



Textfig. 2. *Lumbricus terrestris*. Der mediale Kolossalnerv (*kf*) mit den seitlichen (*kf'*, *kf''*) nach drei horizontalen Längsschnitten gezeichnet (Methylenblaupräparate). *v* Verbindung zwischen medialer und der linken Lateralnerv. *n* peripherer Nervenfasernast der Kolossalnerven. *pn* paarige Nerven. *nx* Nervennetz.

Wo der Zusammenhang der Fasern untereinander sich vorfindet, geht der blasse Achsenteil kontinuierlich durch die Brücke zur anderen Faser über, wie denn auch der scheinbare Markmantel nie unterbrochen ist.

Die abgehenden peripheren Nerven aus der mittleren Kolossalnerv finden sich ausschließlich nur an der Stelle der stärksten Verdickung des Bauchmarkes, also an der Wurzel der paarigen

Nerven. Der abgehende Ast (*n*) liegt dorsal genauestens unter der Nervenhülle, und dort, wo dorsolateral sich schon größere Ganglienzellen im Bauchmarke vorfinden, zwischen diesen und der Nervenhülle (Textfig. 1 B, *n*). Es beschreibt somit der periphere Ast entsprechend der Krümmung der Bauchmarkoberfläche bei den verschiedenen Arten der Gattung *Lumbricus* einen mehr oder weniger gekrümmten Bogen, bevor er die Wand der paarigen Nerven erreichen würde; dabei erfolgt keine Schlingelung. An der Wurzel des paarigen Nerven angelangt, teilt sich jedesmal der periphere Ast der mittleren Kolossalfaser in zwei Unteräste, und während dann der eine Teilast, gewöhnlich ganz dorsal gelegen, sich in den einen der paarigen Nerven derselben Seite fortsetzt, macht der andere, allerdings nicht immer, einige Schlingelungen, bevor er in die Wurzel des andern gleichseitigen Nerven eintritt. Dabei ist während des ganzen Verlaufes des peripheren Astes nirgends zu beobachten gewesen, daß sogenannte Kollateralen von ihm abgezweigt wären, was doch bei den anderen peripheren Nervenfasern, von denen sich jene eben durch das scheinbare Mark gut unterscheiden, stets der Fall gewesen ist (s. rechts auf Textfig. 2). Es wird die scheinbare Markhülle beibehalten bis in die paarigen Nerven hinein, wie weit aber sie sich dort noch so verhält und überhaupt wohin diese Fasern zur Innervierung sich begeben, habe ich nicht verfolgt, vermute aber, daß sie sympathischer Natur sind, wie blasse Fasern überhaupt.

Mehr als einen Teilast erhält kein peripherer Nerv von dem Hauptast und auch nicht von den Kolossalfasern, darüber habe ich mich an sehr vielen Schnitten überzeugt. So wenig als dies der Fall ist, so wenig besteht zwischen den unpaaren Nerven eine periphere Abzweigung von den Kolossalfasern her, denn die unpaaren Nerven erhalten von ihnen keine peripheren Aeste, nur die paarigen. Zwischen je zwei paarigen Nervenpaaren der Länge nach bestehen dafür zahlreiche Verbindungen zwischen den drei Kolossalfasern.

Sowohl an dem oralen als auch an dem analen Ende des Bauchstranges zerfällt jede Kolossalfaser in zahlreiche Aeste. Die mittlere Faser gabelt sich zuvor oralwärts zwischen den beiden Cerebralkommissuren und erst diese Gabeläste, die bereits in der Wurzel der Kommissuren liegen, zerfallen in Unteräste. Die beiden Gabeläste gelangen somit in dieser Form nicht in die Cerebralkommissuren. Ich habe sowohl an Querschnitten als auch an Längsschnitten über die Kommissur nach so einem Verhalten

gesucht, ohne es finden zu können, dafür aber konnte ich wahrnehmen, daß einzelne — vielleicht zwei bis drei — Teiläste in die Kommissuren gelangen und in diesen bis in das gleichseitige Cerebralganglion ziehen. Dies steht außer Zweifel, denn obgleich selbst auf den besten Längsschnittserien eine solche Faser wegen ihrer Schlingelung im Kommissurenbündel nicht bis in das obere Schlundganglion verfolgt werden kann, so findet man diese infolge ihres bezeichnenden Aussehens überall in der Kommissur bis in das Gehirn hinein. Dort teilen sich diese Fasern und ihre Aeste stehen entweder mit dorsolateralen Ganglienzellen des Gehirns in direkter Verbindung oder aber sie lösen sich im zentralen Nervenetz des Ganglions auf. Fasern, die durch die Cerebralkommissur in das anderseitige Ganglion gelangt wären, habe ich nicht beobachtet.

Somit stehen die beiden Seitenfasern mit der mittleren Kolossal-faser in vielfacher Verbindung, und diese Verbindungen können stellenweise Netzform annehmen. An solchen Verbindungen treten die peripheren Aeste für die paarigen Nerven von der mittleren Faser ab, womit auch der Zusammenhang mit der jederseitigen Seitenfaser gegeben ist. Aber es gehen auch noch andere Aeste aus jenen Verbindungen ab, die senkrecht nach unten zu ziehen. Auf Textfig. 1 B ist rechts eine solche Faser außer Zusammenhang, links aber in direktem Zusammenhang mit der abgehenden Wurzel des peripheren Astes durch den Schnitt getroffen. Diese senkrecht nach unten ziehende Faser gibt aber noch einen Seitenast ab. Diesen Seitenast habe ich dann auf den übrigen Schnitten der Serie verfolgt, aber ohne ihn mit kleineren Ganglienzellen der lateralen Lage in Zusammenhang getroffen zu haben, sondern dieser Ast löst sich im zentralen Nervenetz auf. Anders verhält sich der senkrechte Ast auf beiden Seiten, denn diese traten jedesmal mit ventralen Ganglienzellen in direkten Zusammenhang.

Bevor dieser Zusammenhang besprochen werden soll, möchte ich zuvor den feineren Bau der Kolossalfasern erörtern. Wie schon mitgeteilt war, faßte LEYDIG den feineren Bau dieser so auf, daß ein Spongionplasma um die Faser herum besteht, diese dann feine Fäserchen in die Achsenmasse der Faser entsendet und mit dem sich dort findenden Spongionplasma in Zusammenhang tritt, alles andere aber, was sich nicht färbt, Hyaloplasma ist. Ich hatte mir vom Bau der Kolossalfasern ein anderes Bild gemacht, ich sagte nämlich, die Riesenfaser sei im Leben eine ausgedehntere der Quere nach als auf Präparaten — was ja auch öfter er-

kenntlich war — an denen fast immer eine gewisse Schrumpfung sich einstellt. Es würde dann im Leben die Faser auch jenen Teil ganz ausfüllen, der auf Schnitten das Mark vortäuscht und aus dieser Faser gehen zahlreiche feinste Aeste ab an das die Fasern allseitig umspinnende zentrale Nervennetz.

Nach neueren Studien an Methylenblaupräparaten möchte ich diese Ansicht, die im ganzen und großen zutrifft, doch etwas ergänzen. Die Neuroglia färbt sich im allgemeinen nur ausnahmsweise etwas blaßblau, wie ich dies in einer kurz vorher erschienenen Mitteilung (5) für die Chordaten erörterte und früher schon für das Gehirn von Tracheaten (6) geschildert hatte, bleibt aber sonst vielfach fast ungefärbt, besonders beim Erdwurm. Durch ihren Glanz läßt sie sich aber an Stellen, an denen das nervöse Gewebe fehlt oder doch zurücktritt, gut erkennen, wie sie denn manche andere Färbemittel, so Hämatoxylin, färben. Hinten, am analen Ende des Lumbricusmarkes kommt es vor, ob stets, weiß ich nicht, daß um zwei aneinander liegende Kolossalfasern das zentrale Nervennetz weicht und dann auf Methylenblaupräparaten zwei solche Kolossalfasern wie in einer mächtigen gemeinsamen Scheide zu liegen scheinen. So die mittlere Faser mit der rechten seitlichen (*kf'*) auf der Fig. 7. Die scheinbar gemeinsame Scheide (*ng'*) ist dann ganz hell und besteht aus einem ungemein weitmaschigen Netz, dem nur stellenweise und spärlich Kerne einlagern. Dieses Netz adhärirt an den Kolossalfasern an einer dünnen glialen Scheide, die diese zwar allseitig umgibt, aber eigentlich vielfach durchbrochen ist und somit aus einem dichten Maschenwerk von Neuroglia, einem Netz besteht. Es besitzen somit die Kolossalfasern eine Neuroglia-scheide um sich, was ich früher nicht wußte, und diese Scheide hängt mit dem allgemeinen Neuroglia-netze zusammen oder besser gesagt, ist nur ein Teil desselben.

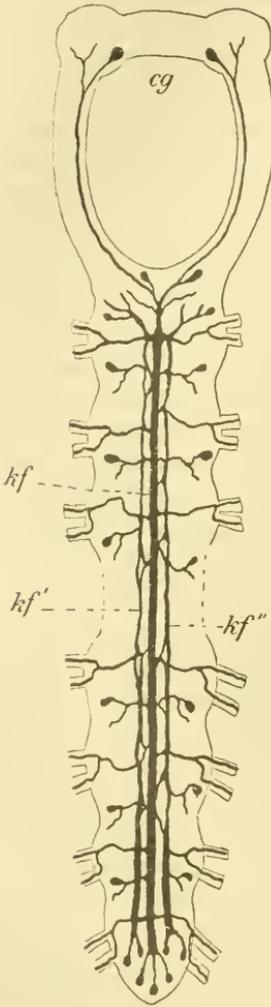
Was nun die Kolossalfasern selbst betrifft, so ist jene Scheide um sie, welche, den blassen Achsenteil überall umgebend, diesen Fasern ein so kennzeichnendes Aussehen gibt, ein bloßes Kunstprodukt, dadurch entstanden, daß die im Leben diese scheinbare Scheide fast völlig ausfüllende Nervensubstanz sich bei der Härtung zusammenzieht und den zwischen ihr und der Neuroglia-scheide sich befindenden Raum freilassend, diese auf diese Weise stark vermehrt. Besonders bei der Methylenblaubehandlung ist infolge der raschen Wasserentziehung eine Schrumpfung geradezu unvermeidlich.

Die Neuroglia-scheide sendet viele netzartig verzweigte Stützfasern an die Nervenfasern, die sich dann an diese fest anlagern und offenbar dazu dienen, um die Kolossal-faser gewissermaßen zu fixieren in ihrer Lage. Diese Verbindungen müssen im Leben sehr kurz dann aber höchst dehnbar sein, denn man findet sie als lange dünne Fäden an den Präparaten (Fig. 6 *ng*) in dem Raum zwischen der Neuroglia-hülle (*ngh*) und der Nerven-faser ausgespannt, und auf diese Weise die Scheinhülle durchziehend. Die Räume in dem so gebildeten Netze, in dem Scheinmarke haben indessen gar keinen Inhalt, sonst müßte man etwa ein Gerinnsel sehen. Die Nervenfasern sind meist im Querschnitt sternförmig geschrumpft und die so gebildeten Fortsätze, manchmal unter sich sogar Verbindungen eingehend, reichen bis an die Neuroglia-hülle (Fig. 7), außerhalb dieser dann mit dem gleichfalls blau gefärbten zentralen Nerven-netze sich verbindend (Fig. 6). Dieser früher schon von mir angegebene Zusammenhang besteht somit zu vollem Recht, doch liegt das zentrale Nerven-netz — so fein es auch ist, doch immer aus Filarmasse, dem Neuropil und Hyaloplasma bestehend — außerhalb der Neuroglia-scheide und mag nur ausnahmsweise bei der Schrumpfung auch etwas in den Scheidenraum gelangen.

Was nun die eigentlichen Kolossal-fasern betrifft, so sind sie, wie ja aus der starken Schrumpfung hervorgeht, äußerst labil, doch bin ich, da ich keine eigentliche Fibrillen-färbung vorgenommen habe, bei meinen Angaben auf die Methylenblau-präparate angewiesen, von denen ich für diesen Zweck manche Schnitte recht dünn hielt. Jedesmal erscheint dann auf Querschnitten die blaue Masse sehr fein gekörnt, doch erweisen sich diese Körner auf Längsschnitten als feinste Fasern, die sich zu Längs-netzen zusammensetzen (Fig. 6 *n*). Dabei wird die Zwischensubstanz zwischen ihnen, das Hyaloplasma nämlich, etwas heller gefärbt. Ein gleiches Netz zeigt sich auch in den Aesten der Hauptfasern (Fig. 7 links). Aber dieses feine Filarnetz ist wohl eines der zartesten, die sich irgendwo in Nervenfasern vorfinden.

Somit treten aus den Kolossal-fasern eine sehr große Zahl feinsten Fäden, die Glia-hülle durchsetzend, mit dem zentralen Nerven-netz in Zusammenhang, wobei unter ihnen sich auch kräftigere vorfinden (Fig. 5 rechts), und mit solchen kräftigeren, doch immer noch nicht allzustarken Fasern verbinden sich, wie wir das gleich sehen werden, auch Ganglienzellfortsätze. Außerdem aber entsendet die Kolossal-faser auch kräftigere Aeste, die,

versehen mit dem Scheinmark, entweder in dem zentralen Nervenetz entfernterer Stellen des Bauchmarkes sich auflösen oder zu peripheren Fasern werden oder aber, als dritte Möglichkeit, sich mit Ganglienzellen verbinden.



Textfig. 3. Schematische Zusammenstellung des Verhaltens der Kolossalfasern im Bauchmarke des Erdwurmes. *kf* mittlere, *kf'*, *kf''* seitliche Fasern. *cg* Cerebralganglion.

Damit wären wir bei der direkten Verbindung der Kolossalfasern mit Ganglienzellen, die zuerst FRIEDLÄNDER feststellte, angelangt. Gleich FRIEDLÄNDER sehe auch ich den Zusammenhang der Kolossalfasern nur mit ventral gelegenen Ganglienzellen. Wie ich und FRIEDLÄNDER beschrieben haben, gibt es, aber nur stellenweise, ein neurogliales durchlöchertes Septenpaar, im Bauchmarke, das von den Kolossalfasern senkrecht nach ventralwärts zieht. Diesen Weg halten für gewöhnlich auch die Verbindungen zwischen Riesenzellen und Ganglienzellen ein; sie sind entweder dickere oder dünnere. Erstere sind kenntlich an dem Scheinmark, letzteren fehlt dieses. Im großen und ganzen wäre dies aber doch kein prinzipieller Unterschied zwischen ihnen. FRIEDLÄNDER meint, die Ganglienzellen, mit denen die Verbindung der Kolossalfasern besteht, seien ganz eigener Art und zeichnen sich den anderen gegenüber durch ihren blassen Körper aus. Demgegenüber muß ich bemerken, daß ich solche, durch dieses Merkmal gekennzeichnete Ganglienzellen nicht finden konnte und daß die Verbindungszellen den übrigen im Marke völlig gleich sind. Zumeist sind es, wie dies auch FRIEDLÄNDER hervorhebt, nicht besonders große, bloß mittelgroße Zellen, die mit den Kolossalfasern zusammenhängen, ihrer Lage nach lateroventrale oder ventrale, doch gibt es auch große Zellen, die dies tun,

die größten im Bauchmarke des Erdwurmes. Denn auch die in ganz bestimmter Lage sich findenden großen Mittelzellen tun dies

(Fig. 3 a). Ich glaube indessen, daß diese je zwischen jedem Nerveuwurzelpaare der beiden Seiten, also sowohl der unpaaren als der paarigen Nerven, je zu zweien gelegenen (Fig. 1 mit Rot) großen Mittelzellen, die nur mit der mittleren Kolossal-faser in Verbindung stehen, darum nicht ausschließlich von den Kolossalfasern abhängig sind, denn sie geben auch periphere Fasern ab.

Die Verbindungen zwischen den ventralen Zellen und der mittleren Kolossal-faser halten gewöhnlich jenen Weg ein, wie ich schon sagte, den die dorsoventralen Neurogliasepten begehen (Textfigur 1 B), und im Falle die zwei großen Mittelzellen nebeneinander gelegen sind, geschieht dies auch so (A a), sonst aber können diese Verbindungen zwischen jenen parallelen Wegen gelegen sein. Dies gilt dann in dem Falle, daß die großen Mittelzellen hintereinander liegen (Fig. 3 a), oder daß Verbindungszellen sonst median liegen. Auf einem Sagittalschnitt (Fig. 5) zog einer der beiden vertikalen Fortsätze einer gewöhnlichen großen Zelle nach oben, gab dann dort einen Netzastrich oder sogenannten Dendriten ab und verband sich mit der Fortsetzung des Ausläufers mit der mittleren Kolossal-faser (*kf*). Für gewöhnlich ist aber die Sache anders. Wie dies auf Fig. 3 gezeichnet ist, zieht der vertikale Fortsatz (diesmal liegt eine der großen Mittelzellen mittelständig) nach oben und zerfällt hier unter der mittleren Kolossal-faser in mehrere Aeste, die sich dann mit Aesten lateral gelegener Ganglienzellen (*c'*) unter der mittleren Kolossal-faser zu einem sehr charakteristischen weitmaschigen und groben Nerven-netz verbinden. Erst aus diesem erfolgt die Verknüpfung mit der mittleren Kolossal-faser. An diesem Netz nimmt in diesem speziellen Falle auch ein Fortsatz einer lateroventralen mittelgroßen Zelle (*a'*) Anteil.

Jenes grobe Netz ist somit von einiger Bedeutung bezüglich der ventralen Verbindung der mittleren Kolossal-faser, und ist auch auf horizontalen Schnitten auffällig, und ich habe es darum auf Textfig. 2 auch eingezeichnet (*nz*).

Nach meiner Erfahrung erfolgt somit eine Verbindung mit Ganglienzellen im Laufe des Bauchmarkes eigentlich nur mit der mittleren Kolossal-faser. Anders an dem oralen und analen Ende des Bauchmarkes, wo die Verbindungen mit Ganglienzellen der Kolossalfasern FRIEDLÄNDER beobachtet hat, denn an beiden Stellen treten auch die beiden Seitenfasern mit Ganglienzellen in Verbindung.

Fassen wir nun dasjenige zusammen, was durch FRIEDLÄNDER und in vorliegender Arbeit über die drei Kolossalfasern des Erdwurms ermittelt wurde, so erhalten wir folgendes Bild: Die drei Kolossalfasern stehen durch Netzverbindungen oder kurzen Brücken untereinander in fortwährendem Zusammenhange und geben aus sich periphere Aeste an die paarigen Nerven ab. Mit andern Aesten stehen sie mit dem zentralen Nervennetze und einer großen Zahl von Ganglienzellen in Zusammenhang, ja sogar mit den Cerebralganglien. Dies ist auf dem Schema Textfigur 3 übersichtlich zusammengestellt. Auf ihre Bedeutung für den Bauchmarksbau mögen die Kolossalfasern weiter unten noch gewürdigt werden.

Bezüglich der Anordnung der Ganglienzellen im Bauchmarke möchte ich das wiederholen, was ich schon vor 20 Jahren gesagt hatte, daß sie nämlich von sehr verschiedener Größe sind. „Die kleinsten erreichen das geringste Volum, was eine Ganglienzelle überhaupt aufweist. Diese kleinen Zellen finden sich an der dorsalen Seite des Bauchmarkes“ und somit ist diese Seite nur von größeren Ganglienzellen frei, „wo sie ununterbrochen von der einen Seite des Bauchmarkes unter der mittleren Kolossalfaser auf die andere übergehen, und somit ist diese dorsale Seite nicht frei von Ganglienzellen Es sind stets multipolare Zellen mit den für die Ganglienzellen, besonders der Oligochäten, so charakteristischen Zellkernen und deutlichen Kernkörperchen; mit einem Teil ihrer Fortsätze verbinden sie sich untereinander, der andere Teil aber löst sich bald nach dem Abgange in das Nervennetz auf“ (l. c. p. 79). Zwischen diesen kleinsten Ganglienzellen und den größten, den Mittelzellen, gibt es alle möglichen Größenübergänge. Obgleich für die meisten ein Hauptfortsatz kennzeichnend ist und solche Zellen dann die Birnform annehmen, so hielt ich schon früher die Multipolarität derselben für abgemacht, ich sagte darüber, daß ich zu der Ueberzeugung gelangt sei, „daß scheinbar unipolare Zellen, wie etwa bei den Polychäten oder den Hirudinen, hier überhaupt nicht vorkommen, und daß somit alle Ganglienzellen mehr oder weniger multipolar sind“. Dabei machte ich auf den besonderen Umstand aufmerksam, daß, während überall, wo multipolare Ganglienzellen sich finden, diese untereinander zahlreiche direkte Anastomosen eingehen, „sind solche mit Ausnahme jener dorsalen, multipolaren kleinen Zellen nur in den seltensten Fällen vorhanden“. Es sind wohl diese direkten Ana-

stomosen, wie ich für das Rückenmark neulich feststellte (5), zumeist in das gröbere Nervennetz aufgegangen.

Hier muß ich bezüglich jener kleinen multipolaren Ganglienzellen an meinen früheren Angaben nur die Aenderung vornehmen, daß sie unter den Kolossalfasern fast ganz fehlen. Sonst ist die Anordnung der Ganglienzellen aus den abgebildeten Querschnitten meiner zitierten Arbeit (Figg. 48, 49) zu ersehen, wie denn auch die Textfig. 1 B vorliegender Abhandlung diese Verhältnisse wiedergibt. Es liegen die größten Ganglienzellen in der nächsten Nähe der Nervenwurzeln, da sie es sind, die die peripheren, wohl motorischen Fasern aus sich abgeben. Solche große Zellen liegen dann bekanntlich gruppenweise beisammen, da die Hauptfortsätze solcher Gruppen gemeinsamen Zielen zustreben, und man könnte dann drei solche Gruppen jederseits unterscheiden: eine dorsolaterale (Fig. 2 schwarz), eine ventrolaterale und eine mediolaterale. Sind dann in diesen Gruppen auch alle Zellen durch einen besonders starken Hauptfortsatz, der dem Zentrum zu gerichtet ist, gekennzeichnet, so werden die Gruppen miteinander doch durch kleinere Zellen verbunden, bei welchen dieser Fortsatz mehr oder weniger zurücktritt bis zum völligen Schwund. Letztere Zellen sind es dann hauptsächlich, die, ohne periphere Achsenfaser zu besitzen, völlig mit ihren Fortsätzen im Zentralnervensystem aufgehen. Zwischen den Nervenwurzeln treten somit jene Zellgruppen mehr oder weniger zurück und die Zelllage wird durch die verschiedenen Zellformen diffuser.

Ogleich solche multipolare Ganglienzellen, die keinen Hauptfortsatz besitzen, also sogenannte Sternzellen, wie sie in der Großhirnrinde der Chordaten heißen, zumeist von geringer Größe sind, so finden sich ventromedian auch größere solche vor und die größten unter ihnen und allen Ganglienzellen des Bauchmarkes beim Erdwurm sind die großen, stark multipolaren Mittelzellen. Ich will mit der speziellen Beschreibung mit diesen beginnen, doch zuvor noch die Neurogliafrage kurz erörtern. Wie gesagt, liegen, soweit es nicht zur Gruppenbildung kommt, Ganglienzellen verschiedener Größe wirt durcheinander und auch Methylenblaupräparate zeigen (Fig. 4), daß sie dann untereinander durch das zentrale Nervennetz allseitig zusammenhängen. Dieses Netz gehört nicht zu den feinsten zentralen Nervennetzen und ist durch die Blaufärbung gerade so gut darstellbar, wie durch die nicht mehr moderne, für feinere Verhältnisse so wertvolle Osmiumbräunung. Ich hatte nun vor 20 Jahren das Vorhandensein einer

Neuroglia, mit Ausnahme der Gliahülle und des geringen medianpaarigen Septensystems, bezüglich der verschiedenen Scheiden um die Längsfaserbündel sowie um den ganzen Faserkern innerhalb der Ganglienzellage, wie solche Netzscheiden für Polychäten und andere höhere Würmer bekannt sind und die ich ja am eingehendsten beschrieben hatte, verneint und ebenso das Vorhandensein eines Neuroglianetzes zwischen dem zentralen Nervennetze, das ich ja für höhere Würmer sonst feststellte. Für jene Scheiden verharre ich auch heute völlig auf meinem früheren Standpunkte, solche gibt es nicht bei *Lumbricus* für das andere Netz aber bin ich heute anderer Meinung. Bezüglich der Kolossalfasern habe ich ja die Neuroglia-scheide bereits oben beschrieben. Auf Methylenblaupräparaten ist die Neuroglia nicht bei allen Tierformen zu verfolgen, denn wenn sie sich überhaupt nach langer Einwirkung etwas rötlich färbt, wie im Rückenmark oder im Gehirn von Hymenopteren oder auch Dipteren, so bleibt sie im allgemeinen doch farblos, immerhin sieht man manchmal wenigstens einzelne Zellen (Fig. 4 *ng*), deren Kern blau ist, und welche Zellen nicht nervöser Natur sind. Dafür erhält aber wenigstens bezüglich der peripheren Teile, wie das oben schon mitgeteilt wurde, die Neuroglia einen Glanz wie sonst mit andern Reagentien nicht, vielleicht infolge des Ammoniummolybdates. Doch habe ich auch Hämatoxylinpräparate untersucht und nach alledem gefunden, daß die Neuroglia zwischen den Ganglienzellen ein Netz bildet, welches mit der Neurogliahülle des Bauchmarkes zusammenhängt. Ob jedoch dies Netz sich auch in das zentrale Nervennetz fortsetzt, habe ich nie sehen können, vielmehr glaube ich, daß es sich mit ihm verhält, wie ich es bei Serpuliden unter den Polychäten und anderen gefunden hatte (3): das Neuroglianetz besteht nur zwischen den Ganglienzellen und sendet bloß kurze Fortsätze in das zentrale Nervennetz. Hier hat es sich, wohl sekundär, zurückgebildet.

Nun möchte ich die Zustände der Ganglienzellen besprechen und in erster Linie die großen Mittelzellen behandeln. Ueber die Literatur vor meiner Wurmarbeit (3) über diese ventral gelegenen Zellen möge dort nachzusehen sein, hier möchte ich nur meine dort erreichten Ergebnisse über dieselben und die Beobachtungen von RETZIUS besprechen. Es liegen diese Zellen genauestens median ganz ventral im Bauchmark (Fig. 2 u. 3 *a*). Ich hatte von diesen Zellen festgestellt, daß sie durch je einen lateralen Fortsatz mit je einer lateral gelegenen kleinen sternförmigen Ganglienzelle direkt zusammenhängen, mit sehr vielen

anderen geringen Fortsätzen aber sich mit dem zentralen Nerven-netz verbinden. FRIEDLÄNDER hatte dann vermutungsweise gesagt, diese Zellen würden wohl auch periphere Achsenzylinder abgeben, was mir aber damals nicht einleuchten wollte. Heute weiß ich es, daß er richtig vermutete.

RETZIUS, der nur für die große Mittelzelle die Multipolarität zugibt, läßt diese Ganglienzelle (14, p. 9) nur dicht vor dem Doppelnerven in der Einzahl gelten. Nach ihm schickt diese Zelle „ihre Fortsätze, drei bis vier an der Zahl, nach verschiedenen Richtungen hinaus; zuweilen biegen sich jedoch alle oder die meisten Fortsätze nur nach der einen Seite. Die meisten dieser Fortsätze verästeln sich reichlich, man sieht zuweilen ein so dichtes Büschel von Aesten, daß die Zelle und ihre Umgebung halb verborgen liegen“. Den Befund v. LENHOSSÉKS, wonach man, wie schon FRIEDLÄNDER vermutete, einen Fortsatz dieser Zelle als periphere Faser im unpaaren Nerven sieht, konnte er zwar nicht bestätigen, doch will er ihn auch nicht bezweifeln.

Im Gegensatz zu RETZIUS muß ich behaupten, daß die ventrale große Mittelzelle stets paarig ist und nicht nur in der Querebene der Nervenwurzeln der paarigen Nerven, sondern auch in jener der unpaarigen sich findet, sonst aber nirgends. Die beiden Zellen können zwar auch übereinander liegen, wie ich dies seinerzeit sah und auch zeichnete (l. c. Fig. 46 u. 47), für gewöhnlich aber knapp voreinander, weshalb dann auf Querschnitten (Figg. 2 c, 3 a) ihr Unpaarsein vorgetäuscht wird, sie können vielfach aber auch nebeneinander liegen. So habe ich dann diese Zellen auf Fig. 1 (mit rot) eingetragen. Sie sind größer an der Wurzel des paarigen Nerven als an denen des unpaaren, was seinen ganz bestimmten Grund hat. Von diesen Nerven konnte ich nämlich vielfach feststellen, daß sie in die gleichseitige Nervenwurzel periphere Fasern abgeben und jene größeren Zellen in der Höhe der Wurzeln der paarigen Nerven geben jede für sich zwei periphere Achsenfasern ab. Die von der einen Zelle gelangen je in eine der Wurzeln der beiden paarigen Nerven, die der andern je in eine der gegenüberliegenden. Dabei ist die Art und Weise, wie diese Achsenfasern in die Nervenwurzel gelangen, oder besser der Weg dahin, eine verschiedene. Für gewöhnlich ziehen die peripheren Achsengliederfortsätze in flachen Bogen an die Wurzel, und in diesem Falle lassen sie sich auf horizontalen Längsschnittserien gut von der Zelle bis zur Wurzel des Nerven verfolgen; zumeist aber macht die Faser einen großen Bogen und dann nützen einem nur die Querschnittserien. Es zieht dann

wenigstens eine der beiden Fasern weit hinauf bis über das obere Längsbündelsystem (Fig. 3 *o*) und biegt dann auf diese Weise zur Wurzel. Dies gibt der andere Querschnitt wieder (Fig. 2 *a*). Auf einem Querschnitt beide Fasern zu treffen, ist aber nie möglich, da eine von beiden doch immer etwas nach oral- oder analwärts liegen muß, um die betreffende Wurzel zu erreichen. Auch kann der Abgang der beiden Fasern weit voneinander von der Zelle erfolgen und dann sind doch nur immer horizontale Schnittserien von Bedeutung (Fig. 1). In dem abgebildeten Falle verband sich sogar die Faser nach Abgabe von Netzästen mit einer anderen peripheren Faser einer kleinen, gewöhnlichen birnförmigen und ventralen Zelle (*b*) von der andern Bauchmarkshälfte zu einer einheitlichen peripheren Faser, welcher Fall für die Beurteilung der Zustände von einiger Bedeutung ist. An der Wurzel des unpaaren Nerven gibt die Mittelzelle nur einen peripheren Achsenfaden ab und darin liegt wohl ihre geringere Größe den Zellen an der Wurzel der paarigen Nerven gegenüber begründet. Nie konnte ich feststellen, daß eine Mittelzelle in die anderseitigen Nerven eine periphere Wurzel abgegeben hätte, wie dies nach der Abbildung v. LENHOSSÉKS scheinen möchte.

Außer diesen Fasern bildet die Mittelzelle noch andere lange Fortsätze, von denen einer, wie ich dies schon früher erkannte, mit lateralen kleinen Sternzellen direkt zusammenhängt (*d*). Dies kann auf derselben wie auch auf der anderen Seitenhälfte erfolgen und es wäre wohl möglich, daß dieselbe Mittelzelle diese Verbindung auf beiden Seiten eingeht; doch fehlen mir darüber direkte Beobachtungen. Wie wir dann sahen, steht die Mittelzelle auch mit der mittleren Kolossalfaser in direktem oder etwas indirektem Zusammenhang (Fig. 3). Außerdem besitzt aber die Mittelzelle noch eine große Zahl kürzerer oder längerer Netzfortsätze, sogenannte Dendriten, die sich im zentralen Nervennetze auflösen und die RETZIUS in vorzüglicher Weise nach GOLGISchen Präparaten abgebildet hat, und auf welche Abbildungen ich hier verweisen möchte.

Was nun die übrigen Ganglienzellen betrifft, so haben wir, sofern nicht ihre Beziehung zu dem zentralen Nervennetze und direkt zueinander in Frage kommt, sondern nur ihre stärkeren Fortsätze, in erster Linie und fast ausschließlich die Angaben RETZIUS, zu berücksichtigen. Anders mit den sensorischen Bahnen, denn diese sind auch durch v. LENHOSSÉK festgestellt worden, und RETZIUS hatte zumeist nur zu bestätigen. Im Hinweis auf diese

zwei Arbeiten kann ich mich ganz kurz fassen. Nach v. LENHOSSÉK entspringt jede sensorische Faser aus einer Epithelzelle der Hypodermis und endigt in dem zentralen Nervensystem, indem sie als eine Faser eines der Nerven dort hineingerät, sich T-förmig teilt und dann nach einigem Längsverlauf seiner Aeste diese sich dort verzweigen. Großes Aufsehen machte seinerzeit dieser kühne Befund, und die im besten Falle einzelne Beobachtung. Heute freilich denkt man anders darüber, denn die Zelle in der Haut kann nur als sekundäre Sinneszelle gelten, ihre Ganglienzelle muß anderswo liegen. Gerade vor kurzem wies ich auf die vielen peripheren Netze hin (5), angesichts welcher die v. LENHOSSÉK'sche Behauptung naiv genug vorkommt. Diese Annahme war das Produkt krasser Unwissenheit! Denn im Gegenteil, große Ketten von Ganglienzellen sind es, die von der sensorischen Zelle bis zur Verästelung der sensorischen Faser im Zentralnervensystem dieser einlagern. Auch bei dem Regenwurm besteht ein subepidermales Nervennetz und aus diesem erfolgt die Innervierung des Epithels der Haut und aus diesem geht die sensorische Nervenfasern in das zentrale Nervensystem. Innerhalb dieses aber hat v. LENHOSSÉK richtig beobachtet.

Nach der T-förmigen Teilung an der Wurzel der Nerven im Bauchmarke werden die beiden Teiläste zu auf- bzw. abwärtssteigenden Längsfasern, zu solchen die oral-, oder solchen, die analwärts streben. Auf diese Weise entstehen aus diesen Teilästen feinfaserige Längsbündel im Bauchmark, die RETZIUS so vorzüglich mittels der GOLG'schen Schwärzung dargestellt und abgebildet hat. Sie bilden bei schwächerer Vergrößerung geschlossene Bahnen in den Längssträngen, aus denen aber bei näherer Betrachtung kollaterale Aeste abtreten. Von diesen Teilästen setzen sich nicht, wie v. LENHOSSÉK meint, alle in die Nachbarganglien fort, sondern einzelne von ihnen verästeln sich nach RETZIUS schon früher, sogar nach ganz kurzem Verlauf.

Diese letzte Beobachtung vermag ich nicht nur zu bestätigen, sondern auch dahin zu ergänzen, daß der eine Teilast (Fig. 1, 11) noch in demselben Ganglion aufhört, der andere aber in ein anderes zu übergreifen vermag. Darum handelt es sich aber auch gar nicht, sondern mehr um die Frage, wie weit ein Teilast der Länge nach im Bauchstrange im höchsten Falle sich erstreckt, und darüber geben selbst die besten GOLGI-Bilder aus leicht begreiflichen Gründen keinen sicheren Aufschluß.

Dafür kann ich in einer anderen Frage sowohl nach GOLGI-

schen Präparaten als Methylenblaufärbungen eine bestimmte Antwort erteilen. Es gehen durch die Kommissuren zwischen den Nervenwurzeln manche sensorische Fasern auf die anderseitige Bauchmarkshälfte über und teilen sich erst dort in die beiden Teiläste, es kommt jedoch auch der Fall vor, daß nur ein Kollateralast der einen der beiden Teiläste in die jenseitige Markhälfte übergreift.

Was die Fortsätze der Ganglienzellen im Bauchmark betrifft, so teilt darüber RETZIUS das bereits Angeführte mit und begleitet seine Aussagen durch gute Abbildungen. Im speziellen mögen seine Angaben aber noch berücksichtigt werden. Ich unterscheide an den Längsbündelsystemen jeder Seitenhälfte zwei Lagen, eine obere (Fig. 3 *o*) und eine untere (*u*), doch sind beide voneinander nur dort schärfer getrennt, wo zwischen ihnen die Fasern zur Nervenwurzel hinziehen. Zwischen dem oberen und unteren Längsbündelsystem befindet sich an den Nervenwurzeln die untere Querkommissur, oberhalb dem oberen die obere Querkommissur. Was nun den Ursprung der Nerven betrifft, ganz gleich, ob es sich um die paarigen oder um die unpaaren Nerven handelt, so kann man folgendes feststellen: die Nerven beziehen ihre Fasern entweder von der gleichen oder anderen Seitenhälfte. Danach gruppieren sich dann auch jene Zellen, die peripheren Fasern den Ursprung geben. Aus den oberen Komplexen in der Nähe der Nervenwurzeln (Fig. 2 *c, c'*) entstehen hauptsächlich periphere Fasern für die anderseitige Nervenwurzel, und diese kreuzen sich, wenn auch nicht immer, so doch hauptsächlich, im oberen Querkommissurensystem. Aus der latero-ventralen Zellgruppe (die schwarzen Zellen bei *d*) wandern zwar auch öfter periphere Fasern in die anderseitige Nervenwurzel (*h*), doch sind die meisten Zellen hier solche, die, insofern sie Achsenfasern abgeben, sie diese direkt in die gleichseitige Wurzel gelangen lassen (*e, f, g*). Ähnliches leistet auch vielfach die ventromediale Gruppe (*b*), doch gelangen von ihr aus auch Wurzelfasern auf die anderseitige Körperhälfte. Hier gibt es aber dann auch manche Zelle, die wohl nur Netzfortsätze oder Dendriten besitzt, die dann in der gleichen oder entgegengesetzten Seitenhälfte des Markes sich im zentralen Nervennetze auflösen (Fig. 3 *b*). Solche Zellen gibt es aber auch anderwärts, so im dorsolateralen Gebiet (*c'*).

Im speziellen aber, ohne Rücksicht auf die Lage im Bauchmarke, verhalten sich die Zellen in der folgenden Weise. Es gibt Zellen, an der Nervenwurzel hauptsächlich, die eine, manchmal aber auch, wie in dem abgebildeten Falle (Fig. 1, *l*), sogar

zwei periphere Fasern aus sich in die gleichseitige Nervenwurzel gelangen lassen, das aber stets bei den paarigen Nerven und so, daß jeder der beiden Nerven je eine Faser erhält. Außer den vielen kürzeren Netzfortsätzen gelangt dann ein besonders starker in das gleichseitige Längsbündelsystem und indem er sich da T-förmig teilt, entsendet er je einen Ast nach vorn und einen nach hinten zu. Dabei braucht die Zelle, welche die periphere Faser entsendet, nicht immer an der Nervenwurzel zu liegen, und es gibt auch Fälle, in denen die periphere Faser zuerst als längsverlaufender Faden in den nächsten Nerven einbiegt. Einen solchen Fall stellt die mit einer andern direkt anastomosierende Zelle bei 9 dar.

Für diejenigen Zellen, die zwei periphere Fasern entsenden auf die gleiche Seitenhälfte¹⁾, gibt es aber auch eine Modifikation insofern, als die zweite periphere Faser nicht in den andern paarigen Nerven gelangt, sondern in den unpaaren. Da gibt eine an der Wurzel der paarigen Nerven gelegene Zelle (3) außer den vielen dünnen Netzfortsätzen einen nach innen gekehrten stärkeren Fortsatz ab, der, im Längsbündelsystem angelangt, sich T-förmig teilt. Die Teiläste ziehen dann der eine nach kopfwärts, der andere analwärts. Die eine dieser Fasern gibt außer zahlreichen Netzfortsätzen für die gleiche Seitenhälfte einen stärkeren ab, der durch die Querkommissur auf die anderseitige Bauchmarkshälfte gelangt, um sich dort zu verästeln. In der nächsten Nähe davon geht dann die eine periphere Faser in den einen paarigen Nerven ab, während die Fortsetzung im Längsbündelsystem bis in die Wurzelgend des unpaaren Nerven hinzieht. Dort gelangt die zweite periphere Faser zur Abzweigung, indessen die Längenfortsetzung erst in der Gegend der nächstfolgenden paarigen Nerven einhält.

Mit diesen zwei letzten Fällen ist aber bewiesen, daß die Kerngebiete der paarigen und unpaarigen Nerven gegeneinander nicht begrenzt sind. Aber auch zwischen den aufeinander folgenden paarigen Nerven gibt es Beziehungen und diesen Fall habe ich recht häufig beobachtet und darüber kurz auch schon berichtet (5), denn es handelt sich um einen wichtigen Fall, nämlich um kurze Bahnen, wie ich über solche für das Rückenmark schon zweimal (4, 5) berichtet habe. An der Wurzel eines paarigen Nerven sendet eine mittelgroße Ganglienzelle

1) Solche hat RETZIUS für Aulostomen mehrfach beschrieben und abgebildet (13).

einen kräftigen Fortsatz zentralwärts; dieser Fortsatz erreicht das ventrale Längsfasersystem und teilt sich hier T-förmig, wobei die Teiläste zu längsverlaufenden Fasern werden. Bald darauf geht von einer dieser Fasern eine periphere Faser in den nächsten paarigen Nerven ab, während die andere Längsfaser, den unpaaren Nerven passierend, bis zum nächsten paarigen Nerven reicht oder, wohl richtiger gesagt, mit einer entgegenkommenden Längsfaser verschmilzt. Diese Längsfaser ist der T-förmig geteilte Ast einer ganz gleichen Zelle (2'), wie die vorige war und auch aus dieser geht eine periphere Faser in den der Zelle benachbarten paarigen Nerven ab. Ob nun diese kettenförmige Verbindung zwischen weiter auseinander gelegenen Zellen auch in der nächsten Bauchmarksverdickung sich erstreckt oder möglicherweise durch das ganze Bauchmark hindurch sich erhält, konnte ich selbstverständlich nicht feststellen.

Wenn periphere Fasern von einer Ganglienzelle abgehen, so brauchen sich nicht alle Netzfortsätze in der gleichen Bauchmarkshälfte zu verästeln, denn es gibt auch Zellen, wie oben schon beschrieben ward (Fig. 2 *g*) und welchen Fall ja RETZIUS festgestellt hat, die einen kräftigen Netzfortsatz durch das quere Kommissurensystem hindurch in die anderseitige Körperhälfte gelangen lassen (Fig. 1 *6*). Dies kann aber auch für jene Zellen zutreffen, die ihre periphere Faser in einen ferner gelegenen Nerven entsenden (7).

Wie ich schon mitgeteilt habe, gibt es außer den kleinen und kleinsten Sternzellen, die keinen peripheren Fortsatz entsenden, auch größere, die sich so verhalten, und da gibt es denn zwei Möglichkeiten. Entweder verästeln sich alle Fortsätze in derselben Bauchmarkshälfte oder einer von ihnen gelangt auf die anderseitige Hälfte hinüber durch das quere Kommissurensystem. Beide Fälle wurden schon auf dem Querschnitte beschrieben (Fig. 3 *b*, *c'*), allein auf Längsschnitten läßt sich dann feststellen, daß solche Zellen auch mit größeren Gebieten in Zusammenhang stehen können. Gleichgültig ob die Zelle ihren Hauptfortsatz in das Längsfasersystem der gleichen Seitenhälfte entsendet (Fig. 1 *8*) oder in das der anderen Markhälfte gelangen läßt (5), können solche nach T-förmiger Teilung zu Längsfasern gewordene Teiläste weite Gebiete überspannen und in dem einen abgebildeten Falle verbanden die beiden Teiläste zwei Bauchmarksverdickungen untereinander.

Wenn eine periphere Faser auf die anderseitige Körperhälfte

gelangt, kann ähnliches auf der der Zelle entsprechenden Seite auch erfolgen (4), dafür hat uns RETZIUS manchen Fall aufgeführt. Bemerken möchte ich hier noch, daß die Zellen mit nur Netzfortsätzen und somit ohne periphere Faser nie von den größten sind, diese letzteren scheinen alle motorischer Art zu sein. Das gilt auch für die noch zu beschreibenden Kettenbahnsystem-Zellen (Fig. 3 *e*) von mehr oder weniger peripherer Lage, nur in der laterodorsalen Zellenlage senden sie ihren Hauptfortsatz bis in die mediane Gegend des Bauchmarkes, wo diese scheinbar zu Längsfasern werden. Dadurch entsteht jederseits von einem der beiden Längsfasersysteme (*o*, *u*) und zwischen den beiderseitigen dieser Systeme, etwa in mittlerer Höhe des Bauchmarkes, ein scheinbar kleines Längsfasersystem (Fig. 2, 3 *s*).

Wie horizontale Längsschnitte lehren, liegen jene Ganglienzellen (Fig. 3 *e*) in ziemlich gleichen Entfernungen voneinander (Fig. 1 *k—k'*), und durch die Anordnung ihrer geraden Hauptfortsätze erweisen sie sich höchst charakteristisch. Nachdem aber ihr Hauptfortsatz jenes Längsbündelsystem erreicht, löst er sich dort in ein dickfaseriges Netz auf (*s*), welches seiner ganzen Länge entlang in diesem Zusammenhange verharret. Aus diesem netzigen Bündelsystem treten zwar feine Netzäste überall ab, allein mit peripheren Fasern steht es sonst nicht in direktem Zusammenhang. Auch kommt es zu keinem kommissurellen Austausch zwischen den beiderseitigen Systemen, und auch Zellen der anderseitigen Bauchmarkshälfte verbinden sich mit ihm nicht, wenigstens habe ich so etwas nie beobachten können, denn obgleich manche Hauptfortsätze von der anderen Seite an dasselbe heranziehen (Fig. 3 *e'*), so sind diese doch immer für sie belanglos.

Auf Querschnitten ist dieses Längsfasersystem überall zu finden, und darum kann man wohl annehmen, daß auch seine Zellen sich das ganze Bauchmark entlang so verhalten. Natürlich stehen diese Systeme durch das zwischen ihnen gelegene Zentralnetz mit ihren kurzen Netzfortsätzen untereinander in Verbindung, doch sonst nicht.

Ob dieses ganze Kettenbahnsystem irgendwie mit den Kolossalfasern zusammenhängt außer dem feinen Zentralnetz, weiß ich nicht, doch glaube ich in Anbetracht des Umstandes, daß die immerhin kräftigen Netzfortsätze der großen Mittelzellen gerade um diese Längsbahnen herum sich verästeln, daß zwischen beiden eine enge Beziehung, eine physiologische Koordination besteht.

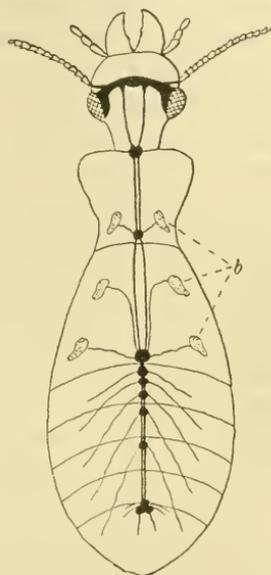
B. Carabiden.

Das äußere Verhalten des Bauchmarkes der Carabiden — meine Beobachtungen erstrecken sich auf *Carabus auratus* L., *silvestris* F., *glabratus* F. und *Procrustes coriaceus* F. — scheint bisher nicht ausführlicher verfolgt worden zu sein, wie denn auch die Struktur des Tracheatenbauchmarkes seit MICHEL'S Arbeit über *Oryctes* (10) keine Neubearbeitung erfuhr.

Wie wir aus MICHEL'S Arbeit wissen, besteht das Bauchmark der Larve von *Oryctes* aus einer gleichmäßigen Reihe von fest aneinander lagernden Ganglien, die an Größe von vorn nach hinten zu abnehmen. Ihre Zahl beträgt elf. Die ganze Ganglien-knotenreihe zeigt aber das Sekundäre, daß sie zum geringen Teil im ersten, zum größten im zweiten Körpersegment gelegen ist, daß sie somit selbst aus dem dritten Segment herausgerückt ist. Mit der Entfaltung des Prothorax und des Thorax bei dem Imago soll dann der erste dieser Ganglienknoten zum ersten Schlundganglion werden, dem nach einigem Intervall ein Prothorakalganglion folgt. Das übrige Bauchmark bleibt aber entfernt von diesem letzten Ganglion im mittleren Teil des Thorax. An ihm zeigen sich zwar die einzelnen Ganglienknoten, von denen die beiden ersten die größten sind, doch ist die Verschmelzung eine noch größere als bei der Larve. Die beiden ersten Knoten sind die Thorakalganglien, denn sie innervieren die Beinpaare.

Diesem Verhalten gegenüber ist jenes der Carabiden ein ursprünglicheres. Das Subösophagealganglion als Komplex einer Anzahl ursprünglicher Bauchknoten ist von der übrigen Knotenreihe des Bauchmarkes stets entfernt hinter dem Kopfe gelegen, auch bei der Larve, die andern Knoten aber sind bei der Larve in ziemlich gleich weiter Entfernung voneinander, mit dem ersten im Prothoraxsegment beginnend, in der ganzen Segmentreihe gleichmäßig verteilt und liegen dementsprechend die einzelnen recht weit auseinander, wie ich das schon (5) gezeichnet habe. Mit der Entfaltung des Imago ändert sich folgerichtig dieses Verhalten dort hin, daß (Textfig. 4) mit Beibehalt der früheren Lage des Subösophageal- und des Prothorakalganglions die beiden nun folgenden, ohne ihre Lage zu verändern, im Thorax zu einheitlichen Thoraxganglien miteinander verschmelzen, die darauffolgenden aber ihre abdominale Lage beibehalten, doch infolge davon, daß sie sämtlich nach vorn verschoben werden, ändern sie hier freilich ihre frühere Lage. Das erste und zweite Abdominalganglion (Fig. 8 1, 2) rücken

mehr (*C. silvestris*) oder weniger (*C. auratus*) fest aneinander, das erste dem großen Thoraxganglion (*tg*) stets fest anlagernd; das dritte Ganglion des Abdomen (*3*) ist dem zweiten mehr genähert als ihm das vierte (*4*). Noch weiter ist das fünfte Abdominalganglion (*5*) von dem vierten entfernt. Darauf folgt dann eine weite Strecke, bis das hintere Ende des Bauchmarkes erreicht ist. Hier liegt das sechste (*6*) und siebente (*7*) Abdominalganglion, miteinander völlig verschmolzen und nur durch eine geringe seitliche Einkerbung gegeneinander begrenzt, dem großen Abdominalganglienpaar (*ag*) fest an, ohne äußerlich die Längskommissuren ganz eingebüßt zu haben. Aus dem hinteren Ende jedes ovalen, durch totale Verschmelzung einer Zahl von Abdominalganglien, entsprechend dem Verhalten des Endsegmentes, hervorgegangenen Analganglion tritt je ein starker, nach analwärts ziehender Nerv ab, aus dem vorderen ein anderer gleichstarker. Wie dann bekannt, tritt aus jedem Abdominalganglion je ein vorderes und hinteres Nervenpaar ab, aus dem großen Thorakalganglion seiner Genese gemäß 4 Paare, von denen das vordere Doppelpaar sich eine Strecke der Längskommissur anschließen muß, um das zweite Beinpaar zu erreichen. Es liegt dann (Textfig. 4) das große Abdominalganglion am hinteren Ende des Thorax, die drei darauf folgenden Abdominalganglien im ersten Abdominalsegment, das vierte Abdominalganglion im vorderen Rande des zweiten Abdominalsegmentes und in gleicher Lage das fünfte Abdominalganglion im dritten Abdominalsegment. Das vierte Abdominalsegment beherbergt aber kein Ganglion, denn der große Analganglienkomplex liegt im sekundären Endsegment. Bezüglich der Innervierung aber bezeugen die Abdominalganglien ihre Zugehörigkeit zu den betreffenden Segmenten.



Textfig. 4. *Carabus silvestris*, das Zentralnervensystem zeigend. *b* Beinpaare.

Schon in meinen kürzlich erschienenen Beiträgen zur Kontinuitätslehre (5) habe ich, da er dafür ein guter Beleg war, über den Körpersympathicus der Carabidenlarve berichtet, demgegenüber der Kopfsympathicus außer Betracht blieb. Ich habe

dort auch die Literatur über den Körpersympathicus, soweit nötig schien, berücksichtigt und brauche mich hier auf letztere nicht mehr einzulassen. Ebenso wenig möchte ich hier das periphere Verhalten der sympathischen Nerven berühren, denn auch die sind dort erledigt worden und ich verweise diesbezüglich auf jene Studie.

Dort habe ich auch berichtet, daß die hauptsächlich durch LEYDIG beschriebenen unpaaren sympathischen Zentralganglien dorsal nur von jedem Ganglienknoten und hinter ihm, bei den Carabiden, durch eine einzige Riesenzelle ersetzt würden. Von diesen Riesenzellen gehen dann je eine breite Nervenfasern — der sogenannte FAIVRESche Nerv — als Längskommissur zur nächstfolgenden bzw. vorausgehenden gleichen Zelle, wodurch eben eine Ganglienzellkette entsteht. Aus jeder der Zellen tritt je eine seitliche breite Nervenfasern ab, die sich in Aeste teilt und die sich dann netzförmig wieder vereinigen und dann den hinteren gleichseitigen Nerven des betreffenden Ganglienknoten auf diese Art umflechten. Dieses Netz vereinigt sich dann wieder zu einem einheitlichen Nerven, der den Nervenstamm verläßt. Auch hatte ich mitgeteilt, daß die beiden Thorakalganglien die Riesenzellen nicht besitzen, sondern die Vorderfasern der ersten Zelle sich auf dem zweiten Ganglion gabelt und ihre Endäste einem Nerven des ersten Thorakalganglions in der erwähnten Weise sich anschließen. Dies bezog sich besonders auf die Larve. Bei dem Imago (Fig. 8, der Sympathicus blau) sind diese beiden vordersten Aeste weiter nach hinten verschoben und liegt nur die Gabelung auf dem vorderen Ende des ersten Abdominalganglions und die Seitennerven treten mit dem letzten Nerven des mehr einheitlichen Thorakalganglions in die erwähnte Beziehung. Das Fehlen des Körpersympathicus, wie ich diesen Sympathicus im Gegensatz zu dem Kopfsympathicus nannte, im Thorax und Prothorax erklärte ich mir damit, daß dort eben der Kopfsympathicus die Innervierung des Vorderdarmes versieht, und da sich dieser beim Imago nur etwas weiter nach hinten erstreckt als der Thorax reicht, so mag auch die obengenannte geringe Nachhinterverschiebung des Körpersympathicus ihre Erklärung finden.

An den miteinander verwachsenen sechsten und siebenten Abdominalganglien verhält sich der Sympathicus insofern anders wie bisher, als es zwar zwei ganz kurz miteinander verbundene Riesenzellen gibt, diese aber an dem Hinterende des siebenten Ganglions zwischen diesem und dem großen Analganglienpaar (*ag*) lagern. Mit ihnen hört dann die sympathische Zellenkette auf, denn dem Analganglion fehlt die Riesenzelle. Da das erste sym-

pathische Nervenpaar mit dem hinteren Nervenpaare des siebenten Ganglions abgeht, das Nervenpaar der letzten Riesenzelle aber selbständig über jedes Analganglion hinwegläuft, so muß auch hier eine Verschiebung am Sympathicus eingetreten sein.

Wenngleich die übrigen Zustände sonst den larvalen entsprechen, so habe ich doch manchmal bei *Carabus silvestris* und *auratus* gefunden, daß nicht immer jedem Abdominalganglion nur je eine große Sympathicuszelle entspricht, obgleich dies doch die Regel ist, sondern bei manchen Individuen stellenweise auf einem Ganglion sich auch zwei große Zellen befinden können (siehe das fünfte Ganglion), die dann miteinander durch die sogenannte FAIVRESche Längsfaser verbunden sind. Stets liegen solche Zellen hintereinander und kann die eine manchmal auch um etwas kleiner sein. Die peripheren Nerven treten dann aber immer nur von der einen Zelle ab, so daß durch die Verschmelzung dieser Zellen nicht auch die Zahl der peripheren Nerven vermehrt wird, vielmehr ist die eine Zelle bloß eingeschoben. Dies ist sicherlich ein Hinweis darauf, daß der zwischen je zwei großen Zellen sich befindende Teil der FAIVRESchen Kommissurfaser ursprünglich aus hintereinander gelegenen Zellen sich bildete, die als solche verstrichen, einzelne unter ihnen sich aber als Zentralzellen des Sympathicus erhielten. Also ein weiterer Beweis dafür, daß die Nervenfaser nicht durch Auswachsen entsteht.

Auch kann es vorkommen, wie auf der Abbildung an dem vierten Abdominalganglion, daß die Längsverbinding aus zwei Fasern besteht, die sich aber zwischen den Ganglien wieder vereinigen.

Auch darüber habe ich bereits berichtet, daß die großen Sympathicuszellen mit den ihnen angehörenden Ganglienknoten durch Fortsätze in Zusammenhang stehen. Auf Fig. 11 ist dies an der vorderen Zelle (*rs*) ersichtlich. Die Zelle sowohl als auch ihre dickeren Aeste liegen zwar immer außerhalb des Bauchmarkes, und überragen die äußere Hülle desselben (Fig. 13 *ah*) so, daß sie mit ihren zentralwärts ziehenden Netzfortsätzen bloß die Gliahülle zu durchsetzen haben — diese ist ja ein dickes Netzwerk — um in das Ganglion zu gelangen. Diese Aeste umgreifen dann von hinten geradezu schalenförmig den Faserkern des Ganglions unter der Ganglienzellage und lösen sich zum größten Teile in dem dicken Nerven Netzwerk, das sich speziell an dieser Stelle findet (*s*), auf. Aber manche Fortsätze unter diesen vielen Netzästen verbleiben in der Ganglienzellage und verbinden sich hier

mit kleinen, untereinander direkt sich verbindenden sternförmigen Ganglienzellen (14) ohne Hauptfortsatz. Ob an allen großen Sympathicuszellen, weiß ich nicht, an manchen aber kommt es vor, daß sie auch noch Aeste in die Längskommissur entsenden. Die Längsfasern der Commissur stehen ja untereinander durch Seitenästchen in Zusammenhang, und mit diesen verbinden sich dann diese Aeste der großen Zelle (*rz'*).

Um das Verhalten der Zellen überhaupt innerhalb des Ganglions zu verstehen, ist die topographische Orientierung über das Ganglion nötig. Dazu sind wegen der allgemeinen Durchfärbung Karminpräparate erforderlich, und zwei solchermaßen behandelte Querschnitte mögen dies besorgen (Fig. 9 u. 10).

Bei den stark konzentrierten Ganglien, wie sie durch MICHELS für *Oryctes* beschrieben sind, sind infolge dieser Konzentration manche Zustände sicherlich weniger klar bezüglich der topographischen Lagerung der Ganglienzellen zu erkennen als bei freien, d. h. miteinander nicht verwachsenen Ganglienknotten, vor allem ist die Zellenlage hier nicht so dick wie dort; dann sind auch die Querkommissursysteme weniger mächtig, wodurch die Längsfaserung weniger gestört wird. Schon bei *Oryctes* war zu beobachten, daß die dorsale Zellschicht weniger mächtig ist als die der ventralen Seite. Bei den Carabiden ist dies sehr gut zu erkennen in der Längsmittle jedes Bauchmarksganglions (Fig. 9). Dicker wird dann diese dünne dorsale Lage sowohl nach dem vorderen als dem hinteren Ganglienrande zu, wo dann selbst größte Ganglienzellen sich dort finden können. Es sind dies an den Nervenwurzeln je eine mächtige Zelle (Fig. 10 *z'*), die in der Vierzahl am großen Thorakalganglion hier an Größe alle Zellen bis auf die Sympathicuszelle übertrifft. Aber auch in der ventralen Zellenlage können große Zellen auftreten (Fig. 9 u. 10 *z*), ohne daß sie sonst irgendwie gegen die übrigen abstechen würden. MICHELS hat ja diese bei *Oryctes* vielfach gesehen, ich sehe in ihnen besonders große motorische Zellen, welche eine oder auch zwei periphere Fasern in den nächsten Nerven entsenden.

Dann gruppieren sich vielfach Zellen, wie ja auch im Bauchmarke der Anneliden, die gleichartige große Fortsätze, seien diese periphere Fasern für die eine oder die andere Bauchmarkshälfte, entsenden, zu bestimmten Gruppen (*z''*), und so entstehen auch hier laterale, ventrolaterale und ventromediale Zellgruppen, in denen manche Zellen gleichfalls besondere Größe aufweisen. Sonst liegen aber in den Zwischenstellen viele kleine Ganglienzellen, stern-

förmige Gebilde mit hellem, doch deutlich gebläutem Leib. Diese Zellen hängen untereinander vielfach durch Anastomosen zusammen und sind öfter in randständiger Lage (Fig. 13 *kg*; Fig. 11 7). Sie besitzen keinen so mächtigen Fortsatz wie die großen Ganglienzellen des Bauchmarkes. Zwischen diesen kleinsten und größten Zellen gibt es aber alle möglichen Uebergänge, wenngleich unter den größten große Sternzellen doch selten vorkommen. Mit Neurogliazellen sind diese kleinen Zellen nicht gut zu verwechseln, denn die reichliche Neuroglia bildet bei den Tracheaten ein weites Maschenwerk zwischen den Ganglienzellen, wie ich dieses für das Gehirn seinerzeit ausführlichst beschrieben hatte (6), und nur an den Knotenpunkten, doch nicht an allen, dieses Netzwerkes finden sich mehr oder weniger ovale Zellkerne ohne die für die Ganglienzellen so charakteristischen großen Kernkörperchen.

Die Neuroglia färbt sich, wenn überhaupt, dann nur ganz wenig durch Methylenblau und hängt mit der Neurogliahülle durch Fortsätze zusammen (Fig. 13 *ih*). Ich habe diese blasse Neuroglia in die histologischen Details nicht eingetragen, bemerke aber noch einmal darüber, daß sie gerade so reichlich ist wie im Gehirn, und die Ganglienzellen von ihr geradezu so umscheidet werden. Im groben Nervennetze verhält sie sich so, wie ich das neulich für das Rückenmark abgebildet habe (5).

In viel höherem Grade als bei *Lumbricus* verbinden sich die Ganglienzellen untereinander, auch die größeren vielfach direkt (Fig. 11 5), geradeso wie auch im Gehirn, obgleich ein Hauptfortsatz für die meisten kennzeichnend ist und damit im Zusammenhange die birnförmige Form. Freilich darf das nicht vergessen werden, daß die Bilder, so wie sie sich uns auf den Methylenpräparaten zeigen, durch die erfolgte Schrumpfung nicht das lebens-treue Verhalten wiedergeben und infolge des Geschrumpftseins die direkten Verbindungen länger sind als im Leben. Aber das Verhalten im Leben — und dieser Zustand wird durch jene Härtung, die eine nur ganz geringe Schrumpfung herbeiführt, natürlich am besten gewahrt — würde das richtige Verhalten insofern nicht wiedergeben, als die Ganglienzellen durch ihr festes Aneinanderlagern die direkten Verbindungen nur stellenweise erkennen lassen. Diese Verbindungen sind im Leben eben sehr kurze Protoplasmabrücken bei den Tracheaten und nur durch die Zusammenziehung des Zelleibes werden sie länger, dann aber auch erkennbarer.

Wir haben also im Bauchmark dieselben Beziehungen der

Ganglienzellen zueinander, wie ich dies seinerzeit für verschiedene Teile des Gehirns geschildert und abgebildet habe (6).

Nach dem Zentrum zugekehrt geben aber die Ganglienzellen die meisten Aeste ab und diese vereinigen sich dann gleich an der Ganglienzellage zu einem groben nervösen Netzwerk (Fig. 13 *gn*), an dessen Bildung somit nur die inneren aber meisten Zellfortsätze teilnehmen. Nur selten, bei in das Zentrum vorgeschobenen Zellen, kann es geschehen, daß sie völlig im groben Nervenetz liegen (Fig. 12). Für dieses Netz gibt dann auch der starke Fortsatz feinere Aeste, auch er hilft es bilden. Dieses grobe Nervenetz hört aber bald nach innen von der Ganglienzellschicht auf, indem es in ein ungemein viel feineres, zentral gelegenes sich fortsetzt (Fig. 12 u. 13 *fn*). Dadurch nun, daß sich innerhalb des groben Nervenetzes auch das neurogliale Nervenetz kräftiger entfaltet und kernreicher ist als im feinen, das Ganglioninnere füllenden zentralen Nervenetz, dachte man hier an eine Scheide innen von der Ganglienzellage, allein es ist keine so verdichtete Glia-scheide vorhanden, wie dies für viele Polychätenanneliden genügend festgestellt ist. Immerhin sind die diesbezüglichen Verhältnisse des Tracheatenbauchmarkes ähnlich wie dort, denn es handelt sich ja bei beiden um ausgesprochene Knotenbildungen am Bauchmarke, also nicht so wie bei den oligochäten Gliederwürmern.

Auch ein medianes neurogliales Septensystem von immerhin höchst lockerem Gefüge kommt ja zwischen den beiden Hälften jedes Ganglions vor. Dieses ist vorne und hinten, wo die Hälften einander gegenüber besser abgegrenzt sind, deutlich zu sehen, schwindet aber dann in der Längsmittle des Ganglions.

Damit wären wir dann beim Verhalten der kräftigeren Fortsätze der Ganglienzellen angelangt. Bezüglich des Ursprunges der Nerven möchte ich hier gleich mitteilen, daß man sowohl am vorderen als dem hinteren Nervenpaare je nach der Dicke ihrer Nervenfasern eine vordere und eine hintere Wurzelhälfte unterscheiden kann. Auf der vorderen Seite der Nerven finden sich nur dicke motorische Fasern (Fig. 11 *v*), auf der hinteren nur feine sensorische (*v'*). Dies ist freilich nur an der Wurzel des Nerven zu sehen, denn so viel ich erkennen konnte, vermengen sich dann im späteren Verlauf der Nerven die beiderlei Fasern untereinander.

Die sensorischen Fasern teilen sich, nachdem sie in die Längsbündel innerhalb der Ganglien gelangt sind, wie überall im Bauch-

marke (in primären Fußsträngen kommt das in dieser ausgesprochenen Weise noch nicht vor) und im Rückenmark T-förmig und die beiden Teiläste werden zu Längsfasern; diese können kürzer sein (11) oder, durch die Längskommissur hinziehend, in das nächstfolgende Ganglion noch hineinreichen (9). Dies gilt dann auch für diejenigen sensorischen Fasern, die durch das Kommissurensystem hindurch in die anderseitige Bauchmarkshälfte gelangen (10, 12). Weiter aber als in das nächstfolgende Ganglion habe ich solche Längsfasern nicht zu verfolgen vermocht, wegen welchem negativen Befund ich aber diese Möglichkeit nicht in Abrede stellen möchte. Wissen wir doch vom Rückenmark, daß sensorische Fasern sehr weit, ja bis in das Kleinhirn hineinreichen können, und doch hat bisher niemand eine solche Faser in ihrer ganzen Ausdehnung erkennbar unter seinem Mikroskope gehabt.

Der Ursprung der motorischen Fasern erfolgt, wie denn überall, aus derselben und der anderweitigen Markshälfte, und hierüber gilt wieder das, was bei dem Erdwurme sich zeigte.

Wie schon erwähnt, finden sich an den Nervenwurzeln, um diese herum, stets die größten Ganglienzellen und diese sind stets solche, die eine periphere Faser in den anliegenden Nerven abgeben. Es sind gewöhnlich kräftige Einzelfortsätze, welche diese Zellen in die Nervenwurzel schicken (Fig. 11 1, 4), aber auch solche Zellen gibt es, die zwei Fortsätze in denselben Nerven derselben Seite entsenden (16). Für gewöhnlich geht dann gleich zu Beginn von dem kräftigen gemeinsamen Fortsatz noch ein Netzast ab, außer den vielen anderen vom übrigen Zellkörper, doch können auch zwei solche vom entgegengesetzten Pole abgehen (16). Gewöhnlich ist der Hauptfortsatz vor seiner Gabelung sehr kräftig, doch gibt es auch Fälle, die sehr an jene bei Carcinus durch BETHE (1) beschriebenen, höchst abenteuerlichen Fälle erinnern, und in welchen der Hauptfortsatz dünn, die geteilten Aeste aber sehr mächtig sind (3). Aehnliches findet sich ja auch vielfach im Rückenmarke. Der Netzfortsatz verästelt sich entweder in der gleichen Bauchmarkshälfte (1') oder in der anderseitigen (1). Dann teilt er sich auch gleichzeitig und die Teiläste werden zu Längsfasern, die selbst bis in das nächste Ganglion hinein verfolgbar sind (4). Von den Zellen der gekreuzten Fasern gilt dasselbe, denn entweder lösen sie ihren großen Netzfortsatz im selben Ganglion noch auf (2, 3), oder er gelangt als Längsfaser in das nächstfolgende Ganglion (2'), ganz gleich, ob es sich um

ein vorderes oder hinteres Ganglion handelt. Und bezüglich dieser Netzfortsätze gibt es eine so große Zahl von Variationen, daß darauf einzugehen sich kaum der Mühe lohnen würde.

In all den Fällen kann die Ganglienzelle nahe an der Wurzel des betreffenden Nerven gelegen sein oder mehr in der Gegend des andern Nerven liegen, denn genau abgegrenzt sind die Bezirke der Nervenkerne nicht.

Es gibt wie überall eine ganze Menge von Ganglienzellen, die keinen peripheren Fortsatz abgeben, sondern mit ihren sämtlichen Fortsätzen im Bauchmarke verbleiben. Von den bereits beschriebenen kleinen randständigen Sternzellen (7) abgesehen, gibt es auch größere Zellen, ja sogar von Birnform, die ohne einen längeren Fortsatz sind (6). Andere aber besitzen einen längeren großen Fortsatz, der sich dann dichotomisch teilt, die Teiläste zu Längsfasern werden (5, 15) und durch die Längskommissuren in zwei anstoßende Ganglien hinüberziehen. Hierdurch verdienen solche Zellen, besonders wenn man ihren Zusammenhang untereinander in Betracht zieht (5) und den Umstand, daß sie sich durch die Kollateralen ihrer Hauptäste auch mit dem zentralen Nervennetz ihres eigenen Ganglions verbinden, wahre Verbindungszellen genannt zu werden. Aber auch noch ein anderer Fall von enger Verbindung verdient hier erwähnt zu werden. Eine Ganglienzelle der einen Bauchmarkshälfte gibt da einen vielfach sich verzweigenden Ast ab (17), der sich in die andere Bauchmarkshälfte begibt, um sich dann hier in ein breitfaseriges Netz aufzulösen, welches mit einer Ganglienzelle dieser Bauchmarkshälfte in direkter Verbindung steht. Aus dem mächtigen Netzkomplex geht eine Längsfaser in die Längskommissur ab. Und solche Fälle gibt es auch in der gleichseitigen Markshälfte. In diesen Einrichtungen können wir aber nur kurze Bahnen erkennen, wie ich solche nun für Lumbricus dann im Rückenmark (4, 5) und auch anderen Ortes beschrieben habe, also etwas längere Verbindungen zwischen Zelle und Zelle.

Wenn die Längsfasern durch die Kommissur in ein Ganglion gelangen, in dasselbe geradezu hineinströmen, lösen sie sich entweder dort gleich auf oder durchsetzen das ganze Ganglion, um in ein nächstfolgendes zu ziehen. Diese letzten Fasern sind dann Längsbahnen der auffälligsten Art und es ist nur schade, daß es nicht feststellbar ist, wie weit sie reichen, über zwei Ganglien hindurch habe ich aber solche Fasern schon beobachtet (8).

Diejenigen Fasern nun, die sich bei der Einströmung der

Kommissurenbündel in dem Ganglion auflösen, tun dies sofort nach der Einmündung. Dadurch entsteht an dieser Stelle (*s, s'*) ein dichtes Gewirr von Fasern, was noch verstärkt wird durch die Fortsätze der großen Sympathicuszelle (*rz*) und durch die starken Fortsätze gewisser hier sich befindender großer Zellen. Diese (*13*) lassen ihren mächtigen Fortsatz sich hier in das grobe Nerven-netz auflösen, wobei ein anderer Fortsatz durch die Längskommissur an gleiche Stelle des nächstfolgenden Ganglions gelangen kann (*18*).

Diese Zellen sind somit echte Verbindungszellen zwischen dem groben Nerven-netz, in dem sich eben die Kommissurenfasern auflösen. Die zwei solchen Stellen (*s, s'*) desselben Ganglions werden sich dann hauptsächlich durch das feine zentrale Nerven-netz im Kerne des Ganglions untereinander selbst verbinden. Jedenfalls ist diese Einrichtung eine solche für Bauchmarke, die ausgesprochene Ganglienknotten besitzen, denn *Lumbricus* besitzt sie nicht.

Erwähnen möchte ich noch, daß die Fasern der Längskommissuren durch Kollateraläste in der Kommissur selbst, wie das schon erwähnt war, selbst untereinander zusammenhängen (*com'*), was eine Einrichtung ist, die ja auch im Rückenmarke besteht (*4, 5*).

C. Bauchmark und Rückenmark.

Die Differenzierung des Bauchmarkes erfolgte aus primären Fuß- oder Bauchsträngen und seine höhere Entfaltung wurde in erster Linie durch die Metamerie des Körpers bedingt, wenngleich seine Gliederung mit der weiteren erfolgten Segmentierung des Körpers dann auch nicht mehr Schritt hält. Die Seitenstränge der Nemertinen und in gewissem Sinne auch das Bauchmark der Serpuliden unter den Polychäten, schließen sich dem ursprünglichen Typus der Bauchstränge an, und obgleich der monaxone Zelltypus mit sonst reichen Netzfortsätzen am Leibe, auch in Bauchsträngen wie in denen niederer cephalophorer Schnecken und anderer, vertreten ist, so gelangt bei ihm dieser Typus immer deutlicher zur Geltung anderen Zellformen gegenüber, die sich aber immer weiter ungestört erhalten. Dies gilt in noch höherem Grade für das Bauchmark mit ausgesprochenen Ganglienknotten, wie dem der Raubpolychäten und Hirudineen sowie jenem der Arthropoden.

Mit diesem Vorgang zugleich kommt es aber zuerst bei den Anneliden zu einer höheren Sonderung eigener Art, nämlich zur Entfaltung riesenhafter Elemente im Bauchmark aus schon früher bestandenen kleinen. Es gelangt bei vielen Raubpolychäten, wie *Lepidasthenia* und *Polynoë* und anderen zu Kolossalfasern (3, 15), die aber ihre Vorgänger bei anderen, wie *Hermione* und *Aphrodite* sind, haben. Sie sind bei diesen durch geringere, doch schon mächtige Fasern vertreten. Von seinen starken Fasern, die wesentlich dem Bauchmark angehören, und die, in der Einzahl in jeder Bauchmarkshälfte bestehend, das ganze Bauchmark als längste Bahnen durchsetzen, treten dann an jeder Nervenwurzel doch dieser entsprechend starke periphere Fasern ab. Jene Kolossalfasern stehen dann, wie seinerzeit *ROHDE* gezeigt hatte, in Verbindung mit Ganglienzellen. Außerdem kennzeichnet je ein großes, lateral gelegenes Ganglienzellpaar dieses Bauchmark, wie bei *Lepidasthenia* und anderen, und von welcher Zelle gekreuzte periphere Fasern abgehen. Nicht nur mit gewöhnlich großen Zellen, auch mit dem zentralen Nervennetz stehen die Riesenfasern in Verbindung. Nach den Befunden bei *Lumbricus* möchte ich aber annehmen, daß sie auch mit den Kolossalzellen zusammenhängen, welcher Befund nur infolge der noch nicht angewandten neueren technischen Methoden bisher ausgeblieben ist.

Es führen dann diese Kolossalfasern hinüber zu jenen Zuständen, die sich bei Hirudineen finden, denn dort ist die Paarigkeit noch bei manchen Vertretern, so bei Aulostomen nach *RETZIUS* (13) vorhanden, obgleich die Verlagerung des Kolossalfasersystemes nach der dorsalen Seite einen späteren Erwerb bedeutet. Eine netzförmige Verbindung zwischen den beiderseitigen Systemen besteht nach diesem Forscher, und dieser Zustand mag zu der mehr oder weniger ausgesprochenen Unpaarigkeit bei *Hirudo* geführt haben, ein Zustand, der sich vielleicht in noch höherem Maße bei Oligochäten vorfindet.

Freilich dürfen wir nicht vergessen, daß diese Zustände phyletisch vielfach unabhängig voneinander bei den einzelnen, heute noch lebenden Formen mit ausgestorbenen Zwischengliedern, doch nach denselben Formungsgesetzen sich entfalteteten und in dem Kolossalfasersystem unter den rezenten Vertretern sich oft nur Konvergentes ausspricht.

Wir können über dieses Fasersystem heute aussagen, daß es ursprünglich eine lange Leitungsbahn gewöhnlicher Art war, die eben vielfach mit Ganglienzellen gewöhnlicher Größe — wie denn

heute noch öfters — in Beziehung stand, daß es dann periphere, gleichmäßig abtretende Fasern abgab, daß daneben aber auch ein System kolossaler Ganglienzellen besteht, die, obgleich sie auch periphere Fasern abgeben, sie doch mit dem Kolossalfasersystem in Beziehung stehen bleiben. Es ist darum keine gewagte Annahme, daß später diese Kolossalzellen dem Kolossalfasersystem sich durch Verkürzung der Verbindungen mit dementsprechender Lageveränderung noch ungemein viel enger anschlossen, wie dies nach HERMANN (7) bei Hirudineen der Fall ist. Ein solcher Fall führte dann von den Anneliden zu den Arthropoden hinüber, wo dann die Kolossalfaser nur noch als Bindeglied zwischen den großen Zellen oder der Gruppe von kleineren Zellen gilt, und nur diese Zellen mit peripheren Teilen verbunden sind.

Auf diese Weise könnte man den Körpersymphaticus der Arthropoden sich gebildet vorstellen, der direkt wenigstens mit dem Kopfsymphaticus nicht in Beziehung steht, wie denn auch bei Vermiden nicht. Der Kopfsymphaticus besteht sogar bei Formen mit noch nicht gesondertem Körpersymphaticus wie bei den Weichtieren und ist somit älteren Datums als letzterer.

Im Bauch- wie auch im Rückenmark zeigt es sich überall, daß neben langen Bahnen auch kurze Bahnen bestehen, wobei letztere als die phyletisch älteren gelten müssen. Unter langen Bahnen können wir zweierlei verstehen. Erstens Fortsätze von Ganglienzellen, die im höchsten Falle das ganze Mark der Länge nach durchsetzen. Sie geben dabei fortwährend Kollateraläste für das zentrale Nervennetz ab, und entsenden periphere Fasern wie die MAUTHNERSche Faser der Knochenfische und die Kolossalfasern der Anneliden, wobei ein etwaiger weiterer Zusammenhang mit anderen Ganglienzellen, die später dominant werden können, ihr Verhalten nicht weiter beeinflußt. Zu den langen Bahnen können auch manche Teilungsäste von sensorischen Fasern gerechnet werden, ungeachtet dessen, ob ihr Ursprung inter- oder extramedullär erfolgt, da dies doch keinen Gegensatz bedeutet, wie im dorsalen Vaguskern der Fische zu sehen ist.

Kurze Bahnen sind Verbindungen zwischen Ganglienzellen auf kurze Entfernungen, worüber ich auf meine kürzlich erschienene Studie verweise (5). So unter anderem viele Fasern, wenn nicht alle, im Lateralstrange des Rückenmarkes und die hier für die Anneliden und Tracheaten aufgeführten. Auch aus ihnen können periphere Fasern abgehen.

Selbstverständlich fasse ich diese beiderlei Bahnen nicht als

Gegensätze auf, denn sie sind sicherlich durch zahlreiche Uebergänge miteinander verknüpft, da die Längsfasern überall durch Kollaterale, auch im Rückenmarke, wie ich es gezeigt habe (4, 5) mit Nachbarteilen verbunden sind.

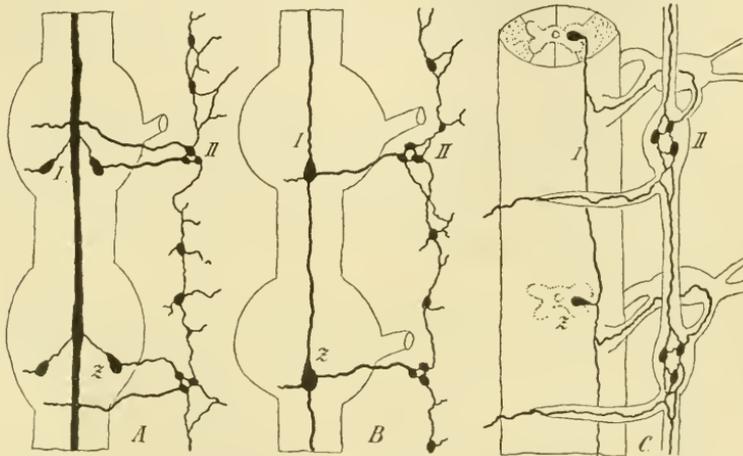
Rückenmark und Bauchmark zeigen somit folgende gleiche Strukturgemeinschaften. Ganglienzellen entsenden solche Fortsätze, die zu peripheren Fasern der einen oder der anderen Markhälfte werden können. Dann gibt es lange und kurze Bahnen, von denen alle peripheren Fasern abgehen können. Die sensorischen Fasern sind Fortsätze von Spinalganglienzellen und Ganglienzellen peripherer Netze, soweit sie nicht schon in das Zentralnervensystem einbezogen sind. Daneben gibt es Verbindungsbahnen, d. h. Fortsätze von Ganglienzellen, die gewisse Teile — soweit sie lange Bahnen sind und auch kurze, und hierher gehören die Kleinhirnfasern PURKINJEScher Zellen — des Zentralnervensystems in Zusammenhang setzen. Die Zellen wie auch diese Bahnen geben aber keine peripheren Fasern ab.

Ich meine, auf dieser Basis weiter gearbeitet, wird das Zentralnervensystem seine Geheimnisse besser offenbaren, als wenn zu diesem Zweck sekundär verkürzte Zentralnervensysteme (*Carcinus*) oder durch Parasitismus veränderte (*Ascaris*) zum Studium herangezogen werden.

Zum Schlusse möge hier noch ein Vergleich angestellt werden, welcher möglicherweise bei der Verfolgung des Zusammenhanges des Sympathicus der Chordaten mit zentralen Teilen in seinen Ergebnissen einen Wegweiser abgeben könnte. Manches bei dieser Ausführung ist freilich hypothetisch.

Ausgehend von dem Verhalten des Arthropoden-Sympathicus, wie er sich uns in schematischer Klarheit bei den Carabiden zeigt, bei denen eine Zentralstelle, die große Sympathicuszelle nämlich, in gleichen metameren Abständen an ein mehrzelliges Gangliensystem Aeste abgibt, von welchen Ganglien dann Verbindungen zu einem diffusen Nervennetz gelangen, ließe sich das Bekannte bei *Lumbricus* etwa so ergänzen, daß ihre großen Mittelzellen den großen Sympathicuszellen der Carabiden gleichgestellt werden. Bezüglich der Lage würden sich ja keine Schwierigkeiten ergeben,

falls wir erwägen, daß dieselben von hinten und unten am Ganglion nach aufwärts verschoben würden nach erfolgter Lockerung ihres Verhältnisses zum Bauchmarke, das wieder als eine Folge höherer Konzentration zu betrachten wäre. Es würde allerdings bei ihnen noch eine Abgabe von peripheren Nerven nicht nur von den großen Zellen aus, sondern auch von den sie verbindenden Bahnen, der Kolossalfaser, erfolgen. Dieser Zustand würde dann sekundärerweise bei den Tracheaten überwunden sein, indem die starke Längsfaser nunmehr bloß als zentrale Leitungsbahn dient. Bei *Lumbricus* könnten wir dann jenes periphere Ganglienstrangsystem



Textfig. 5. Drei Schemata, das Verhalten des Sympathicus zum Bauchmark- bzw. zum Rückenmark zeigend. *A* Erdwurm, *B* Laufkäfer, *C* Chordat.

(Textfig. 5 *II*), mit welchem bei den Arthropoden der zentrale Teil des Sympathicus zusammenhängt, ohne Gefahr dafür voraussetzen dürfen, angesichts ähnlicher weit verbreiteter Zustände, daß es sich nicht bewahrheiten würde.

Wir würden daraufhin zu unterscheiden haben zwischen einem zentralen (*A*, *B I*) und einem peripheren Teil des Sympathicus (*II*). Bei den Chordaten ist dieser bis zu einem gewissen Grade konzentrierte periphere Teil als Grenzstrang (*C II*) bekannt. Dieser Grenzstrang hängt mit den Spinalganglien zusammen, durchaus nicht unähnlich der Angliederung des peripheren Sympathicusastes der Arthropoden an einen peripheren Nervenstamm. Es würde in jenem peripheren Teil des Tracheatensympathicus das Analogon des Grenzstranges der Chordaten zu erblicken sein.

Woher kommen aber die sympathischen, das Spinalganglion durchsetzenden Fasern, aus welchem Teil des Rückenmarkes und hängen sie am Ende nicht auch mit gewissen Zellen des polymorphe Zellen führenden Spinalganglions zusammen? Das wissen wir nicht. Allein in Anbetracht dessen, daß bei den hier behandelten bilateralsymmetrischen Achordaten eine zentrale Kettenverbindung sich zeigt, eine solche aber als kurze Bahn auch in den Seitensträngen des Rückenmarkes bekannt ist (4, 5), so liegt es nahe genug daran zu denken, daß wenigstens in einem Teil jener kettenförmigen Seitenstrangbahnen bei Chordaten der zentrale Sympathicusteil (*I*) vorliegt. Bekanntlich ist die Annahme ja nicht neu, daß im Seitenstrang sympathische (trophische) Bahnen zu suchen sind.

Damit wird die Bildung des sympathischen Grenzstranges aus einem diffusen Nervennetze vorausgesetzt, allerdings aus einem solchen wie das der Tracheaten etwa ist und das bereits kleinere konzentrierte Ganglien besitzt, somit nur die bestehenden Verbindungen dieser untereinander nach gewisser Richtung sich zu verdichten haben.

Jedenfalls ist der Körpersympathicus, welcher nur bei Chordaten mit dem des Kopfes einheitlich wurde, in der aufgeführten Form eine Errungenschaft der bilateralen Formen, denn bei den Mollusken, von den anderen ganz zu schweigen, kommt es nie zur völligen Trennung des Sympathicus des Körpers (das System der hinteren Eingeweideganglien mit ihren langen Kommissuren) von sensibeln Nerven von Sinnesorganen. Dies mag aber bloß eine Anlagerung sein.

Heidelberg im Juni 1910.

Literatur.

- 1) BETHE, A., Studien über das Zentralnervensystem von *Carcinus maenas* etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.
- 2) FRIEDLLÄNDER, B., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von *Lumbricus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.
- 3) HALLER, B., Beiträge zur Kenntnis der Textur des Zentralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten a. d. Zool. Institut. in Wien, Bd. VIII, 1889.

- 4) HALLER, B., Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. *Morph. Jahrb.*, Bd. XXIII, 1895.
- 5) — Weitere Beiträge zur Lehre von der Continuität des Nervensystems. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXVI, 1910.
- 6) Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheaten-Syncerebrums. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXV, 1905.
- 7) HERMANN, E., Das Zentralnervensystem von *Hirudo medicinalis*. München 1875.
- 8) LENHOSSÉK, M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei *Lumbricus*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIX, 1892.
- 9) LEYDIG, FR., Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864.
- 10) — Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. *Zool. Anz.*, 1886.
- 11) MICHELS, H., Beschreibung des Nervensystems von *Oryctes nasicornis* etc. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXIV, 1880.
- 12) NANSEN, FR., The Structure and Combination of the histological Elements of the Central Nervous System. London 1887.
- 13) RETZIUS, G., Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer. *Biol. Untersuchungen. Neue Folge*, Bd. II. Stockholm 1891.
- 14) — Das Nervensystem der Lumbriciden. Ebendort, Bd. III, 1892.
- 15) ROHDE, E., Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden. *Zool. Beitr. v. A. SCHNEIDER*, Bd. II, 1887.

Tafelerklärung.

Tafel 22.

Die Figuren 1—5 beziehen sich auf *Lumbricus terrestris* L.

Fig. 1. Auf einem horizontalen Längsschnitte durch zwei Knoten des Bauchmarkes die Verhältnisse der Ganglienzellen nach Methylen- und, zum geringeren Teil, nach GOLGI-Präparaten zusammengestellt. *pn* paariger, *un* unpaarer Nerv.

Fig. 2. Querschnitt durch das Bauchmark, einen der beiden paarigen Nerven treffend. Alles nach drei Methylenpräparaten eingetragen.

Fig. 3. Gleiches etwas vor dem vorigen Schnitt nach zwei Methylenpräparaten. *Kf* Kolossalfaser, *gf* Blutgefäßreste. Die Längsfaserbündel mit unterbrochener Kreislinie.

Fig. 4. Ein Stück aus einem Querschnittes aus der Ganglienzelltage der ventralen Seite vom Bauchmark. *ng*, *ng'* Neurogliazellen; oben ein Gefäß, violett. Vergr. $\frac{4}{8}$ Reichert.

Fig. 5. Ein Stück aus einem sagittalen Längsschnitt des Bauchmarkes, die mittlere Kolossalfaser *Kf* treffend, die sich teils mit dem zentralen Nervennetz, teils mit ventralwärts gelegenen Ganglienzellen verbindet. Vergr. $\frac{3}{6}$ Reichert.

Fig. 6. *Lumbricus communis* HOFFM. Aus einem horizontalen Längsschnitt des Bauchmarkes, die eine Kolossalfaser treffend. *ng* Neurogliazell der Scheide. Vergr. $\frac{4}{8}$ Reichert.

Tafel 23.

Fig. 7. *L. communis*. Aus einem Querschnitt des hinteren Bauchmarkendes, die drei Kolossalfasern *Kf*, *Kf'*, *Kf''* zeigend. *ng* äußere Neurogliazelle, *m* Muskelquerschnitte in der Nervenhülle. Vergr. $\frac{3}{6}$ Reichert.

Fig. 8. *Carabus silvestris* F. Das Bauchmark von oben, ohne das Präthorakalganglion. Der Körper-Sympathicus blau. *tg* Thorakal-, *ag* Analganglion; 1—7 Abdominalganglien.

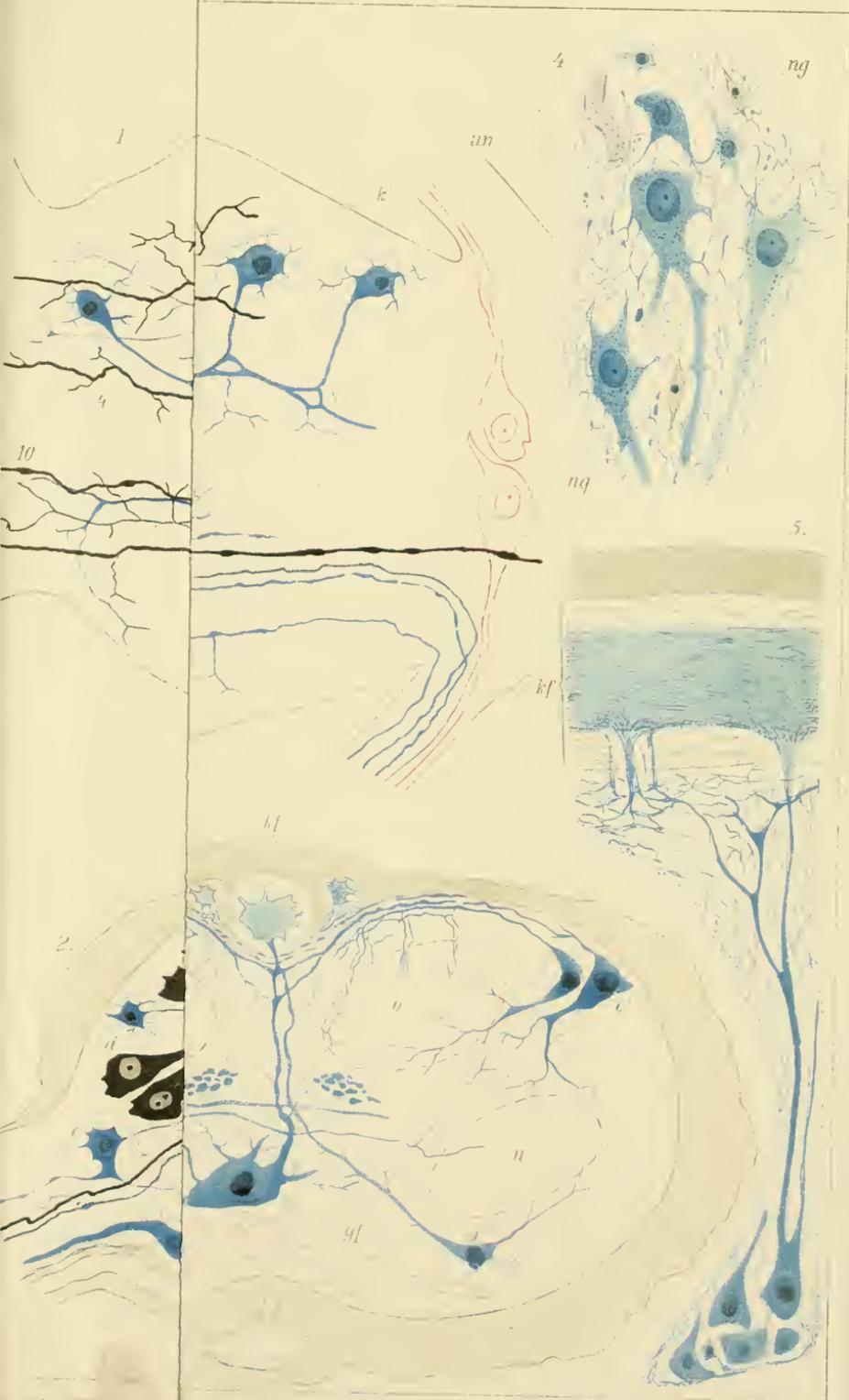
Fig. 9. *C. silvestris*. Querschnitt zwischen dem vorderen und hinteren Nerven des dritten Abdominalganglions.

Fig. 10. *C. silvestris*. Desgleichen vom vorderen Ganglionende. Beides nach Karminpräparaten.

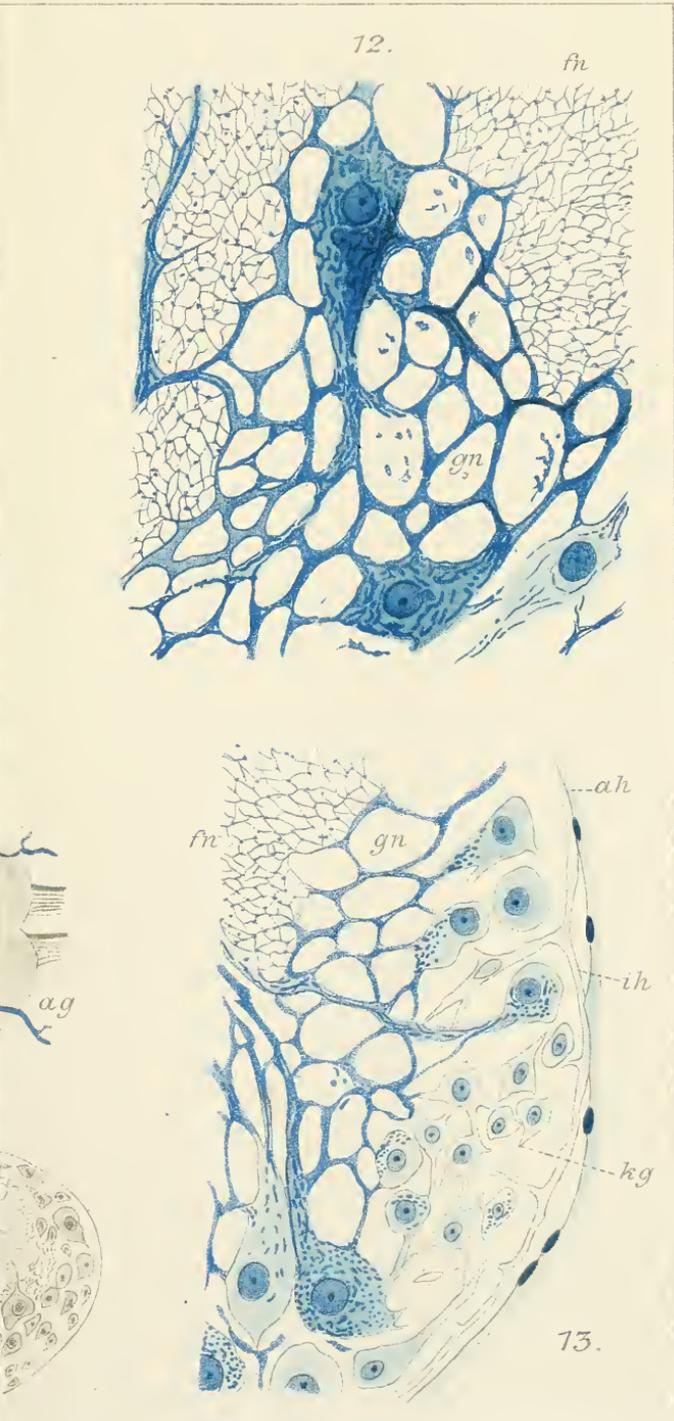
Fig. 11. *C. silvestris*. Auf einem horizontalen Längsschnitte durch das zweite und dritte Abdominalganglion die Verhältnisse der Ganglienzellen nach mehreren Methylenpräparaten eingetragen. *vn* vorderer, *hn* hinterer Nerv; *cm* Längskommissuren; *rx* die Riesenzellen des Sympathicus.

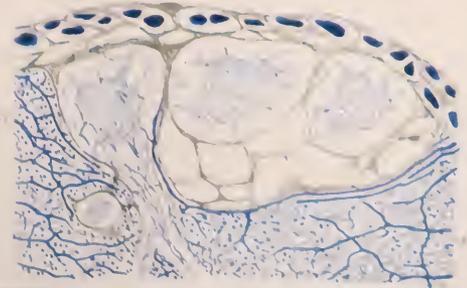
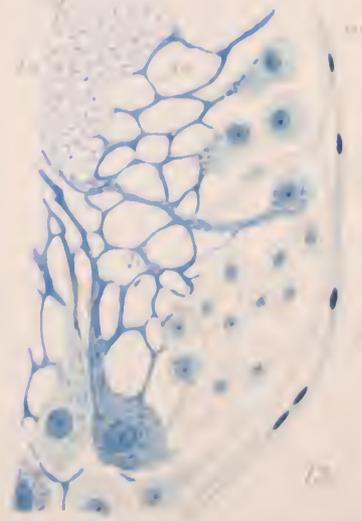
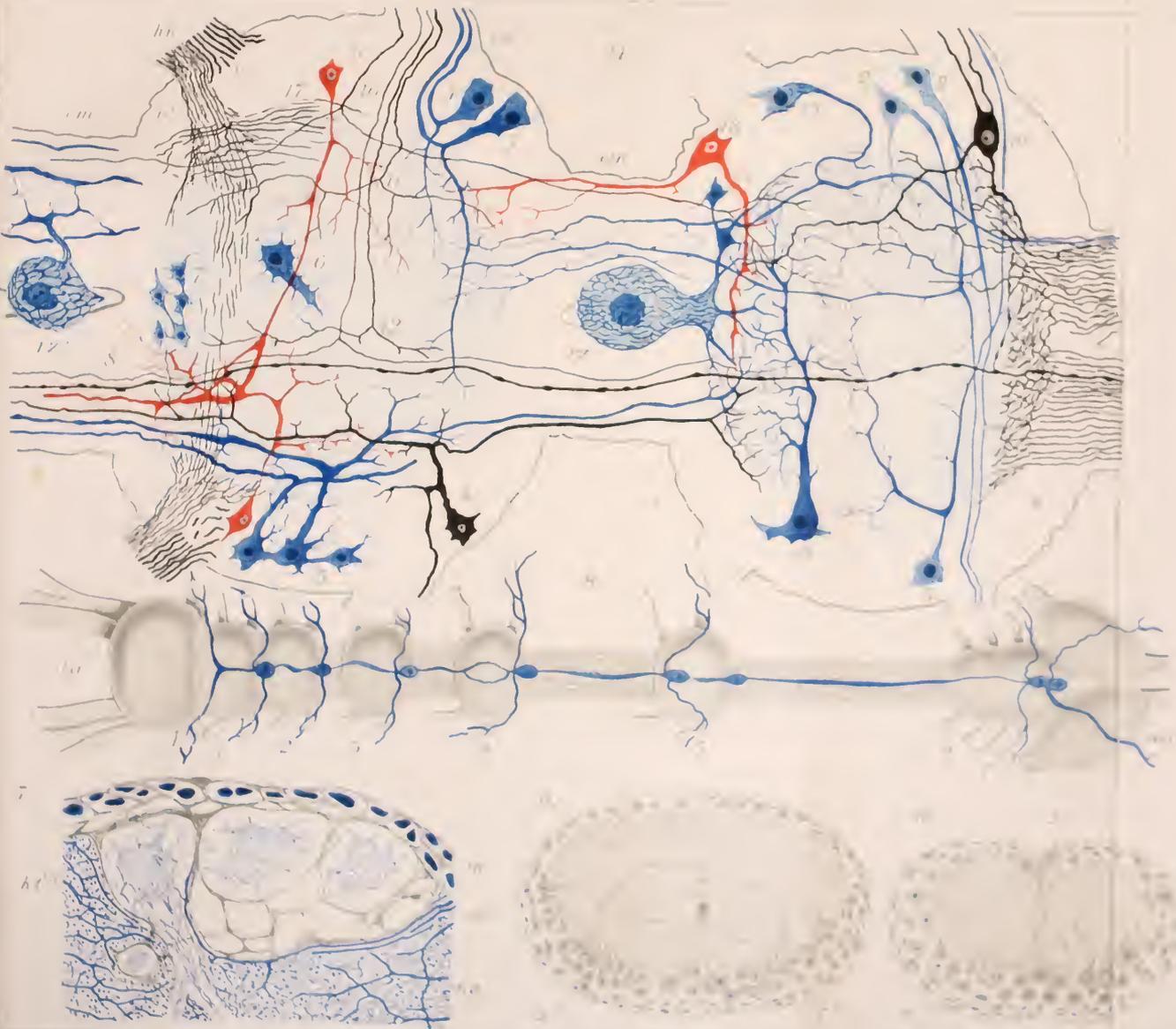
Fig. 12. *C. auratus* L. Stück aus einem horizontalen Längsschnitte eines Bauchmarkknotens. *ng* grobes, *fn* feines zentrales Nervennetz. Vergr. $\frac{4}{8}$ Reichert.

Fig. 13. *C. auratus*. Stück aus einem Querschnitte des Bauchmarkknotens. Ventrale Seite. *gn* grobes, *fn* feines zentrales Nervennetz; *kg* kleinste Ganglienzellen; *ah* äußere, *ih* innere (neurogliale) Nervenhülle. Vergr. $\frac{4}{8}$ Reichert.









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [NF_39](#)

Autor(en)/Author(s): Haller B.

Artikel/Article: [Ueber das Bauchmark. 591-632](#)