

Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms.

Von

J. Krawany.

(Mit 5 Tafeln und 11 Textfiguren.)

Über Anregung des Herrn Professors Dr. B. HATSCHEK, welchem ich dafür, sowie für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im II. zoologischen Institute, die rege Anteilnahme an meiner Arbeit und die gegebenen Ratschläge innigsten Dank ausspreche, ging ich daran, das Zentralnervensystem des Regenwurms mit der Methylenblaumethode zu untersuchen. Nach mehrmonatlichen vergeblichen Versuchen, bei welchen ich die Methode nach allen Richtungen variierte, erhielt ich endlich im Herbst 1903 an *Eisenia foetida*, welche fortan mein Untersuchungsobjekt blieb, brauchbare Färbungen.

Herrn Dr. W. KOLMER, der mich mit den Kunstgriffen und Kniffen der Methode, mit welcher ich fürderhin arbeitete, vertraut machte, ferner den beiden Herren Assistenten Dr. K. C. SCHNEIDER und Dr. H. JOSEPH danke ich bestens für die Unterstützungen und Herrn Dr. H. PRZIBRAM als Leiter der biologischen Versuchsanstalt für das reichlich zur Verfügung gestellte Material.

Technik: Ich injiziere, wie schon oben erwähnt, *Eisenia foetida* — an den anderen größeren Formen, welche hier vorkommen, erhielt ich keine brauchbare Färbung, vermutlich wegen der dickeren Nervenöhle — mit einer in kleinen Mengen eben noch durchscheinenden, also ziemlich konzentrierten Lösung von Methylenblau derart, daß ich von mehreren Körperstellen aus — denn die Farbstofflösung breitet sich sehr schlecht aus — in die Leibeshöhle einsteche und, je nachdem das Tier viel oder wenig von der Lösung durch die Poren des Körpers ausspritzt, zirka 10—20 cm^3 einspritze.

Nach ungefähr $\frac{1}{4}$ Stunde kann man das Bauchmark herauspräparieren. Gewöhnlich muß man das Präparat nun in eine feuchte Kammer, in welcher Wasserstoffsuperoxyd zum Verdunsten gebracht wird, bringen, worin es so lange bleibt, bis man bei der Kontrolle unter dem Mikroskop sieht, daß die Färbung distinkt ist. Hier möchte ich noch erwähnen, daß die Färbung sehr launenhaft ist und daß oft bei gleicher Behandlung mehrerer Tiere die einen zu schwach, die andern zu stark gefärbt sind. Wenn aber die Färbung gelungen ist, fixiert man mit zirka 5% Ammoniummolybdat, dem man mit Vorteil ein kleines Körnchen Thymol beigibt. Nach einer Stunde wässert man ebenso lange aus, worauf man möglichst rasch entwässert und schließlich durch Xylol in Damarlack einbettet.

Von einer genauen Besprechung der zahlreichen einschlägigen Literatur glaube ich Abstand nehmen zu können, da eine solche ROHDE in seinen „histologischen Untersuchungen über das Nervensystem der Polychaeten“ und RETZIUS in seiner Arbeit „Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen“ mit einer Ergänzung in den Abhandlungen „Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer“ und „Das Nervensystem der Lumbricinen“ gegeben haben, auf welche beide ich verweise. Nach der grundlegenden Arbeit von RETZIUS sind noch Untersuchungen von CERFONTAINE, FRIEDLAENDER, APÁTHY und HAVET erschienen.

Von FRIEDLAENDER stammen 3 Arbeiten über diesen Gegenstand; deren Inhalt werde ich, da ich öfters darauf zurückkommen werde und sie sonst weniger berücksichtigt wurden, kurz skizzieren. Die erste aus dem Jahre 1888 ist betitelt „Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Lumbricus“. In derselben sagt er, daß von multipolaren Ganglienzellen in jedem Ganglion nur wenige vorhanden sind, daß auf dem Niveau der abgehenden Nerven viele Fasern überkreuzen und zwischen den beiden seitlichen Fasersäulen eine dritte, schwächere in der Mitte sich findet. In bezug auf die Neurochorde wies er nach, daß die 2 lateralen mit Zellen in den hintersten Ganglien, der mediane hingegen mit solchen in den vordersten Ganglien in Verbindung stehe; ferner zeigte er Anastomosen zwischen allen dreien. Die dadurch dargetane nervöse Natur der Kolossalfaser wird bekanntlich von LENHOSSÉK, RETZIUS u. a. bestritten. Aus der Zahl und Anordnung der abgehenden Nerven des Unterschlundganglions schloß er, daß dasselbe aus 2 Ganglien verschmolzen sei. Im Gehirn unterschied er eine dorsale Rindenschicht sehr kleiner Zellen, was auch schon von WALTER beob-

achtet wurde, und große birnförmige unipolare Ganglienzellen. — In den späteren Publikationen „Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden“ und „Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms“ bringt er Photographien der Präparate über den Zusammenhang der Neurochorde, korrigiert sich in betreff der Scheide der Neurochorde, indem er sie für markhaltig so wie die Nervenfasern der Wirbeltiere hält und dies mit gewissen Einschränkungen von allen Nervenfasern des Regenwurms behauptet. Als Funktion schreibt er den Kolossalfasern zu, daß sie das plötzliche Zurückziehen in die Erde bewirken sollen.

GUSTAV RETZIUS betont in den Untersuchungen über „Das Nervensystem der Lumbricinen“ sowie die meisten Forscher das Vorherrschen der unipolaren Ganglienzellen, während von bi- und multipolaren nur eine sehr beschränkte Anzahl vorhanden sei. Die von ihm dargestellten Zellen hält er fast durchwegs für motorische, auch wenn er deren Fortsatz nicht nach der Peripherie ziehen sah. Nur bei einigen wenigen sprach er die Vermutung aus, daß sie Binnenzellen sein könnten nach dem II. Golgi-Typus. Die Fortsätze der motorischen Zellen treten entweder in dem nämlichen Ganglion, in welchem die Zelle liegt, und zwar entweder auf derselben Seite wie die Zelle oder auf der andern, oder aber erst im nächstfolgenden Ganglion durch einen Nerven aus. Schließlich bildet er Zellen ab, deren Axon sich mehrmals T-förmig teilt; jeder Ast tritt entweder im Ursprungs- oder Nachbarganglion aus. Doch machen mehrere der Bilder den Eindruck einer künstlichen Verschmelzung durch die Imprägnation, wie ja auch viele Fasern unnatürlich dick sind. Die Kollateralen endigen in Verdickungen. In bezug auf die Kolossalfasern ist er mit v. LENHOSSÉK einig in der Negierung des nervösen Charakters derselben, da beide weder einen Zusammenhang mit Zellen, noch sonst ein Merkmal fanden, welches für die Ansicht FRIEDLAENDERS u. a. sprechen würde. Die Schuld daran liegt in der Methode. Was die sensiblen Fasern betrifft, weicht er von der Ansicht v. LENHOSSÉKS in vielen Dingen ab. So zeigt er, daß es außer solchen, welche sich auf das Eintrittsganglion und die beiden Nachbarganglien erstrecken, und nach v. LENHOSSÉK die allein existierenden sind, auch solche gibt, deren Teiläste einen verschieden langen Verlauf haben. Gewöhnlich endigen sie in der Gegend der Nervenwurzeln. Ferner fand er, daß sich die sensiblen Fasern oft dichotomisch verzweigen und daß diese Verzweigungen die Mittellinie überschreiten.

1892 erschien von CERFONTAINE „Contribution à l'étude du système nerveux central du *Lombric terrestris*“. Dieser Forscher¹⁾ bestätigt nicht nur die Angaben FRIEDLAENDERS über die Kolossalfasern, sondern ergänzt sie auch: Die beiden lateralen Fasern geben je einen Ast hinter dem einfachen und Doppelnerven ab, die mediane im Niveau des Doppelnerven. Dazu kommen noch andere weniger konstante Verästelungen. Ein Teil der abgegebenen Äste endet im Bauchmark, ein anderer Teil tritt durch einen Nerven aus. Letztere Angabe wäre noch zu prüfen. Gegenüber RETZIUS bildet er schon eine größere Anzahl bi- resp. multipolarer Zellen ab. Über die sensiblen Fasern bringt er nichts Neues. Die dargestellten Zellen sind nur motorische bis auf 1, über deren Verhalten sich aber der Autor nicht äußert. Befremdet hat mich in der gegebenen Abbildung die enorme Größe mancher Zellen im Verhältnis zum Umfang des Ganglions, bei anderen wiederum deren geringe Größe gegenüber dem dazugehörigen sehr dicken Axon.

APÁTHY hebt in der Arbeit „Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen“ hervor, daß die Ganglienzellen bei *Lumbricus* fast nie unipolar sind, daß jedoch manche Zellfortsätze nur 1 Fibrille enthalten und daher an geschrumpften Präparaten nicht zu sehen sind. Von den Neurochorden sah er Fibrillen austreten. Die Varikositäten, welche an Methylenblaupräparaten auftreten, hält er teils für Schrumpfungen der perifibrillären Substanz, hervorgerufen durch den Farbstoff etc., teils bedingt durch das Auseinanderweichen der Fibrillen.

Die Abhandlung von J. HAVET, „Structure du Système nerveux des Annelides *Nepheleis*, *Clepsine*, *Hirudo*, *Lumbriculus*, *Lumbricus*“ enthält über *Lumbricus* nichts neues, sondern bestätigt bloß die Angaben von RETZIUS und v. LENHOSSÉK und basiert auf GOLGI-Präparaten.

Indem ich nun zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe, hebe ich zuerst hervor, daß durch die Methylenblau-Methode der symmetrische Bau und auch der symmetrische funktionelle Zustand des Ganglions klar und deutlich hervortritt. Jeder Zelle auf der einen Seite entspricht eine gleiche auf der anderen Seite. Die wenigen Ausnahmefälle, in welchen nur die eine der beiden dem-

¹⁾ CERFONTAINE untersuchte Methylenblau-Präparate und Querschnittserien.

selben Paare angehörig Zellen nicht oder wenig sichtbar ist, sind jedenfalls auf unvollständige Färbung, nicht aber auf unsymmetrischen Bau zurückzuführen. Interessant ist auch der Umstand, daß meist in den einzelnen Ganglien einer Ganglienreihe nur wenige Zellen, diese aber in allen Ganglien gefärbt sind, wodurch die Untersuchung wesentlich erleichtert ist. Es sind also alle Ganglien gleich gebaut; dies gilt auch, wie ich später zeigen werde, mit gewissen Einschränkungen für das Unterschlundganglion. Eine Ausnahme machen in einer Beziehung die vordersten und letzten Ganglien insofern, als letztere die Zellen der lateralen Neurochorde, erstere jene des medianen enthalten und die entsprechenden Zellen in den Ganglien der mittleren Region zu fehlen scheinen.

Was die Größe der Ganglienzellen anbelangt, so gibt es alle Abstufungen von großen bis zu ganz kleinen (Textfigur 1 und 5). Die Form ist entweder birnförmig oder spindelförmig. Von den von mir dargestellten Zellen sind mehr als die Hälfte bi- resp. multipolar und ich stimme hier APÁTHY bei, daß an geschrumpften Präparaten die zarten Zellfortsätze nicht zu sehen sind. Leider ist Ammoniummolybdat hier sehr nachteilig, indem die meisten Zellen Schrumpfungen aufweisen.

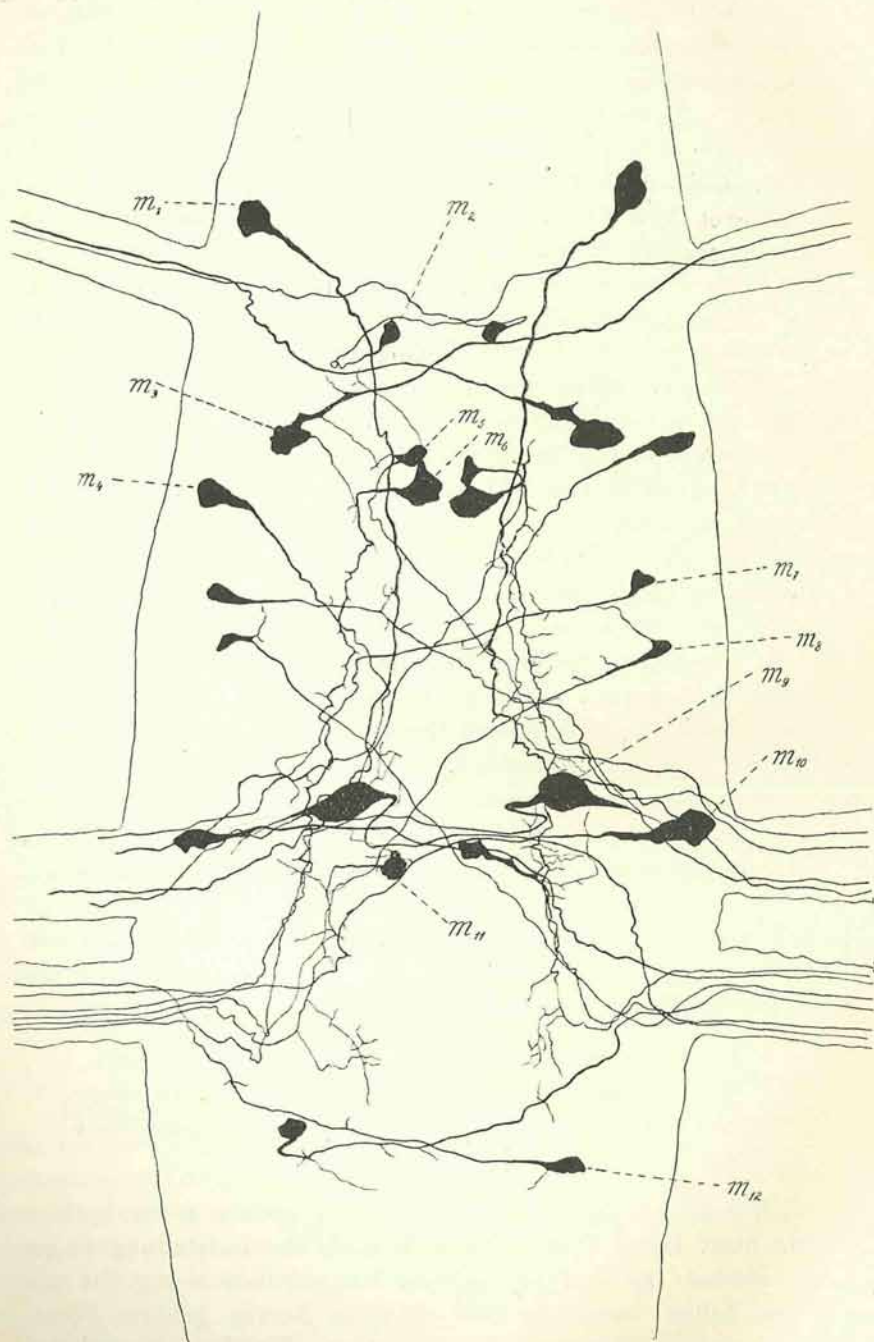
Mit bezug auf das Verhalten der Fortsätze sind motorische (resp. effektorische) und Schalt- oder Binnenzellen zu unterscheiden; beide Typen sind beim Regenwurm zu finden. Textfigur 1 enthält die von mir gefundenen motorischen Zellen, Textfigur 5 die Binnenzellen, nach Spezialzeichnungen zusammengestellt; in letzterer Figur habe ich auch Zellen dargestellt, über deren Natur — ob motorisch oder nicht — ich kein sicheres Urteil fällen kann.

Die Textfiguren 8, 9 und 10 zeigen den auf die Querschnittsfläche projizierten Verlauf der einzelnen motorischen ($m_1—m_{12}$) und Binnenzellen ($s_1—s_{14}$). Letztere sind bis zur Umbiegungsstelle des Axons in der Fasermasse eingezeichnet.

- | | |
|------------------------------------|--------------------------|
| 1 = Peritoneal- und Muskelschichte | n_1 = einfacher Nerv |
| 2 = äußere Gliahülle | n_2 = 1. hinterer Nerv |
| 3 = innere Gliahülle | n_3 = 2. hinterer Nerv |
| Zp = Zellpakete | |

Ich gehe nun zur Beschreibung der einzelnen motorischen Zellen über. Dabei wird folgende Methode der Darstellung eingehalten werden: Es sind auf je einer Übersichtszeichnung die motorischen Zellen, welche zu dem einfachen Nerven gehören (Textfigur 2), sodann diejenigen des 1. hinteren (Textfigur 3) und des

Fig. 1.



2. hinteren Nerven (Textfigur 4) dargestellt worden. Ich werde auch in der nachfolgenden Beschreibung dieselbe Reihenfolge einhalten ohne Rücksicht auf die räumliche Aufeinanderfolge; denn es liegen zum Beispiel gewisse Zellen, welche zum 1. hinteren Nerven gehören, vor solchen, die zum einfachen Nerven gehören, wie aus einem Vergleiche der Textfigur 2 und 3 hervorgeht. Da bei der Flächendarstellung zeichnerisch nicht zum Ausdrucke gebracht werden konnte, in welcher Weise die Ganglienzellen mehr der ventralen Seite genähert oder von derselben entfernt sind oder in welchem Grade der Achsenzylinder in seinem Verlaufe aufsteigt, so sind zu diesem Zwecke schematische Querschnittsbilder beigefügt worden, welche dieses Verhältnis erläutern. Die in denselben angegebene Lage der Zellen und das Auf- und Absteigen der Fasern ist aus den Beobachtungen an den Flächenpräparaten durch Heben und Senken des Tubus erschlossen und nicht etwa an Querschnitten beobachtet worden.¹⁾

Motorische Zellen des einfachen Nerven (Textfigur 2): Von diesen wurden 2 Zellenpaare gefunden, welche beide überkreuzende Fasern entsenden. Diese 4 Zellen liegen ungefähr in der Region des zugehörigen Nerven, ja sogar etwas nach hinten verschoben; 1 Zellenpaar gehört dem medianen, das 2. dem lateralen Zellenlager an. Im Niveau dieses Nerven liegen ventral, median 2 kleine Zellen (m_2 Textfigur 1, 2 und 8); ihre Axone verlaufen zuerst aufsteigend eine ganz kurze Strecke lateralwärts, biegen sodann nach der anderen Seite um, überkreuzen etwas über der halben Ganglienhöhe; vor dem einfachen Nerven, durch den sie austreten, senken sie sich natürlich wie alle motorischen Fasern mit dorsalem Verlaufe.

Dahinter, aber lateral, fand ich ein Paar großer, in halber Höhe gelegener Zellen, von welchen ich eine in einem Präparate bipolar ausgebildet sah (m_3 Textfigur 1, 2 und 8). Die Fortsätze bleiben ungefähr in gleicher Höhe, überkreuzen und ziehen schräg nach vorn, wo sie durch den einfachen Nerven das Ganglion verlassen.

Motorische Zellen des 1. hinteren Nerven: Ich konnte nur 4 zu diesem Nerven gehörige Zellpaare nachweisen, welche

¹⁾ Man unterscheidet am Querschnittsbilde des Bauchmarkes 2 Ganglienzellenlager, ein mediales und ein laterales, und es wurde dementsprechend die Zugehörigkeit der Ganglienzellen festgestellt. Die zentral gelegene Fasergruppe läßt ein dorsales und ein ventrales Faserbündel unterscheiden, welcher Umstand beim Verlaufe der Fasern berücksichtigt wurde.

alle beträchtlich weit vor ihrem zugehörigen Nerven gelagert sind, ein Paar sogar noch vor dem einfachen Nerven und dessen Zellen: Die 2 ansehnlicheren Zellenpaare, zu welchen auch das weit vorne liegende gehört, sind nicht überkreuzend, die 2 anderen überkreuzend. Nur ein Zellenpaar — ein überkreuzendes — gehört der medianen Zellenlage an.

Weit vorne liegen lateral und ventral 2 Zellen von ziemlicher Größe (Textfigur 1, 3 und 8, m_1), deren Fortsätze aufsteigend schräg gegen die Mitte zu ziehen, dann nach rückwärts umbiegen und dorsal bis zur 1. hinteren Nervenwurzel ziehen.

Es folgen, ebenfalls lateral, in halber Höhe 2 mittelgroße Zellen (m_4 Textfigur 1, 3 und 8), deren Axone in gleicher Höhe schräg gegen die Mitte und nach hinten und schließlich absteigend zum 1. hinteren Nerven ziehen. Weiter rückwärts sieht man in gleicher Lage 2 Zellen, deren Fortsätze aufsteigen, überkreuzen und dorsal zu ihrem Nerven ziehen (m_7 Textfigur 1, 3 und 8).

In medianer, ventraler Lage finden wir ein Paar bipolarer Zellen (m_6 Textfigur 1, 3 und 8), deren Axone stark aufsteigen, überkreuzen und dorsal zum zugehörigen Nerven ziehen.

Motorische Zellen des 2. hinteren Nerven: Es wurden 6 Zellenpaare beobachtet, die zu diesem Nerven gehören. Einige derselben liegen sehr weit vorne, wenn auch nicht so weit als die des 1. hinteren Nerven. 2 Zellenpaare gehören der medianen Zellmasse an und überkreuzen nicht, die übrigen der lateralen und überkreuzen.

Ziemlich vorne sehen wir median-ventral 2 große, bipolare Zellen mit aufsteigendem Axon, das nicht überkreuzt und dorsal zum 2. hinteren Nerven zieht (m_3 Textfigur 1, 4 und 8).

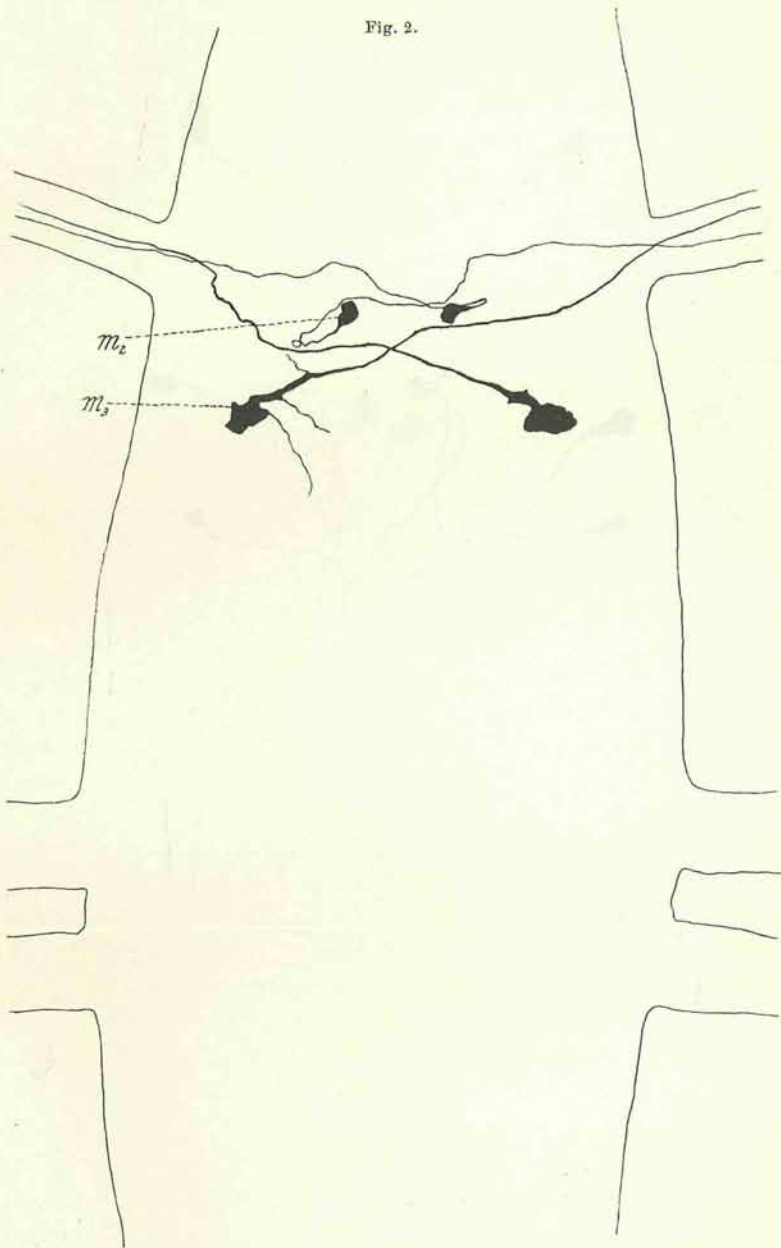
Dahinter folgt lateral-dorsal ein bipolares Zellenpaar mit dorsal schräg nach hinten verlaufendem, überkreuzendem Axon (m_8 Textfigur 1, 4 und 8). Knapp vor der 1. hinteren Nervenwurzel liegen ziemlich median, ventral 2 große bipolare Zellen (Textfigur 1, 4 und 9 m_9), deren Fortsätze aufsteigen, ungefähr in halber Höhe überkreuzen, dann in den seitlichen Fasersäulen gegen den 2. hinteren Nerven ziehen und durch diesen austreten.

Dieselbe Faserbrücke passieren auch die überkreuzenden Axone zweier großer, lateral-dorsal gelegener Zellen (Textfigur 1, 4 und 9 m_{10}) und haben auch sonst gleichen Verlauf.

Im Niveau des 1. hinteren Nerven findet sich median-ventral ein Paar bipolarer Zellen (Textfigur 1, 4 und 9 m_{11}); ihre Fortsätze, von welchen ich an einzelnen Präparaten viele und reich

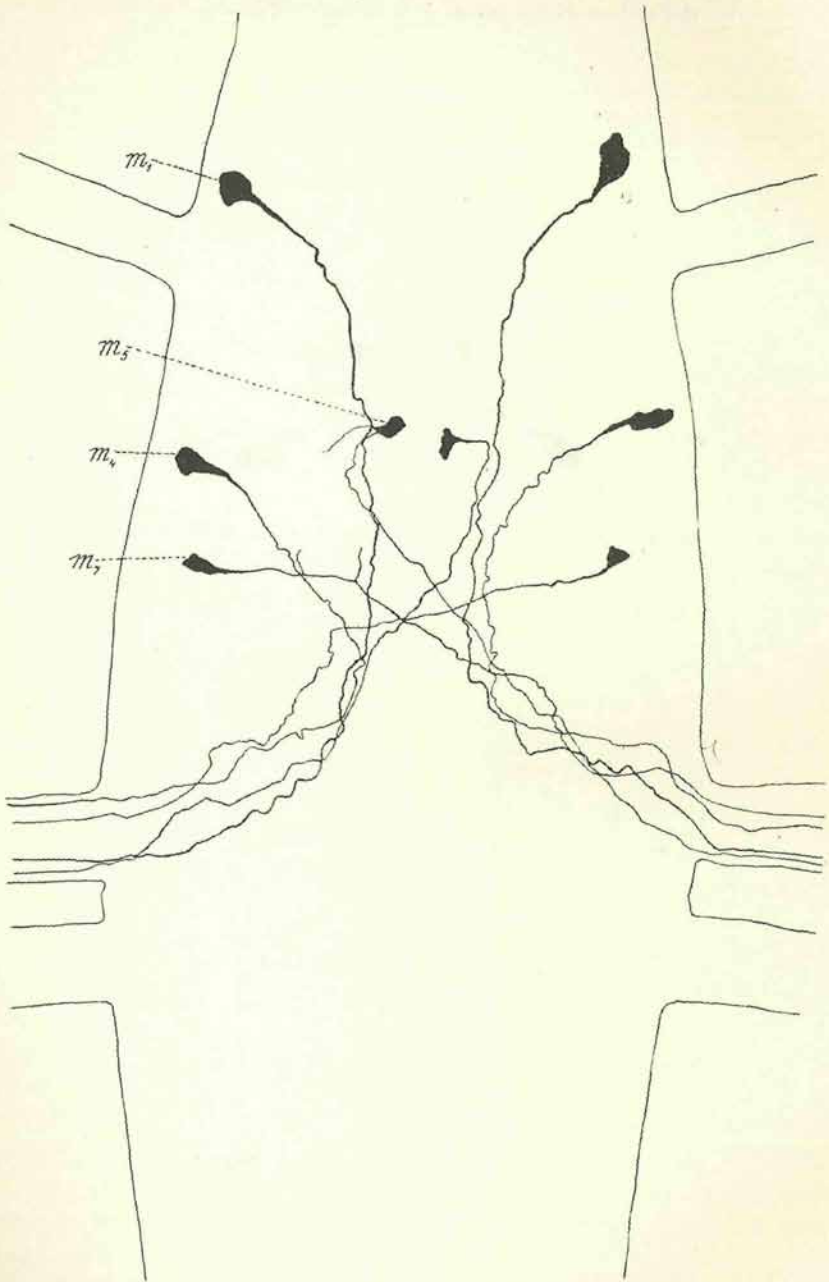
verästelte Kollateralen ausgehen sah, steigen ganz wenig auf und ziehen auf derselben Seite zum 2. hinteren Nerven.

Fig. 2.



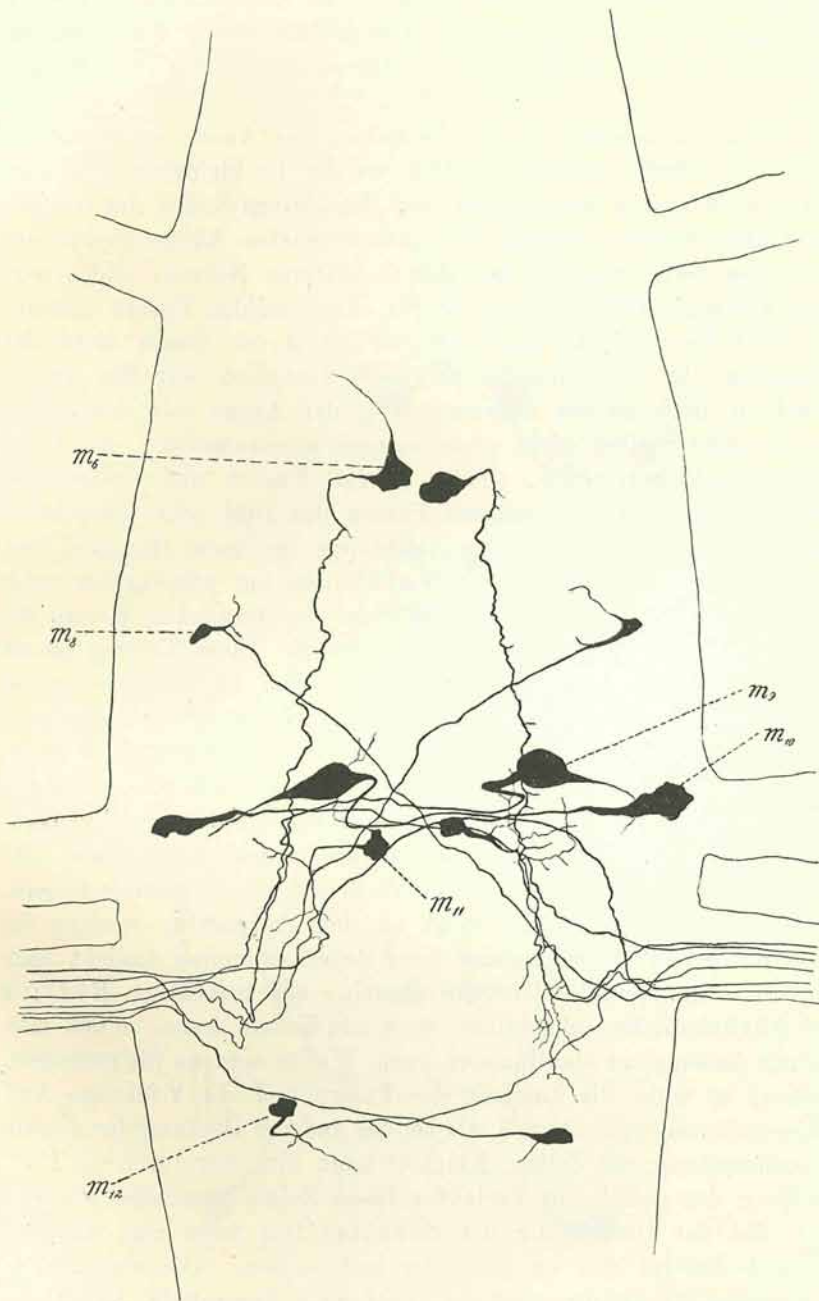
Hinter dem Doppelnerv liegen ventral, ungefähr in der Mitte zwischen der Medianlinie und der Gangliengrenze, 2 kleine bipolare

Fig. 3.



Zellen mit aufsteigenden, überkreuzenden Axonen, welche den 2. hinteren Nerven passieren (Textfigur 1, 4 und 9 m_{12}).

Fig. 4.



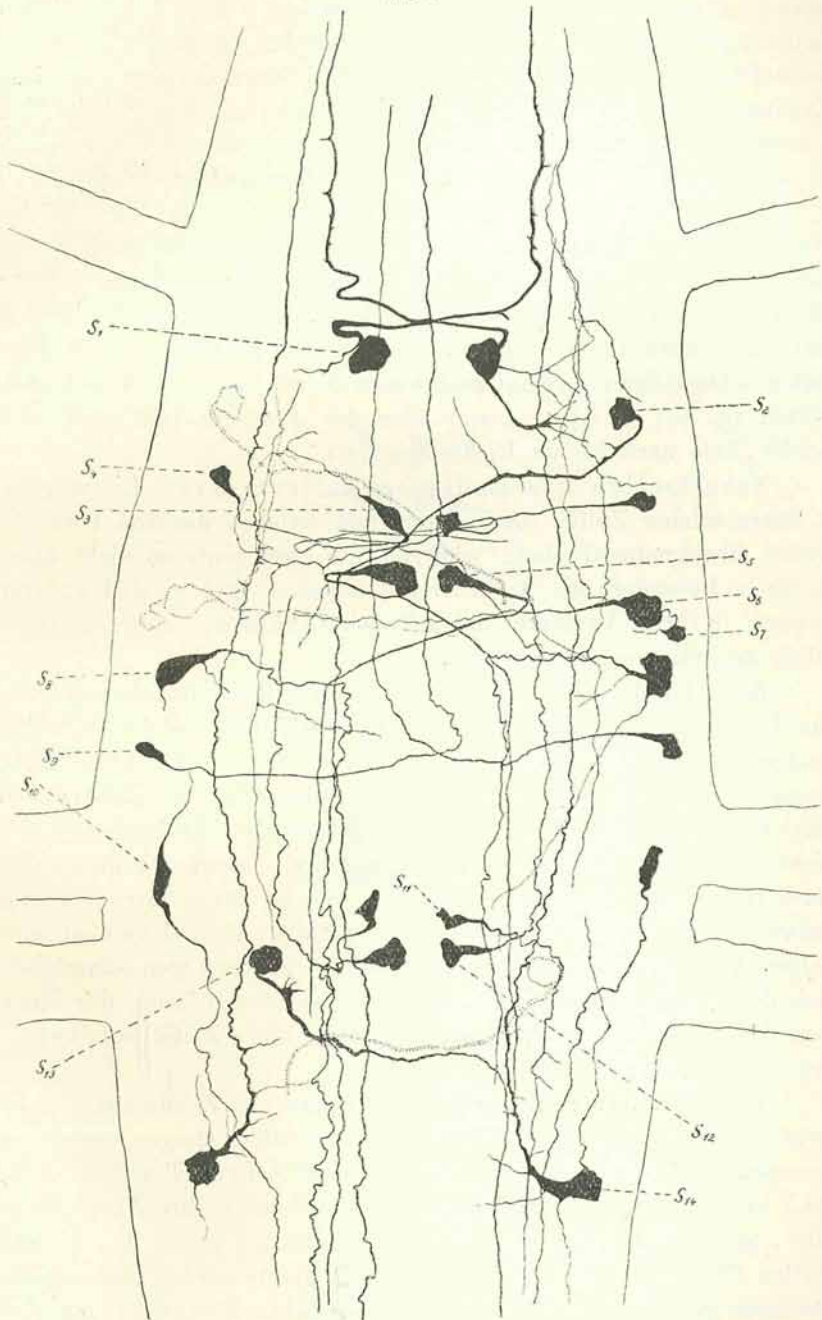
Von diesen motorischen Fasern sieht man an günstigen Präparaten zahlreiche, mehr minder verästelte Kollateralen abgehen,

deren Äste oft weit zu verfolgen sind. An m_6 beobachtete ich (Textfigur 1 m_6) einmal in der Nähe der Zelle eine T-Teilung des Axons, doch war der nach vorne ziehende Ast nicht weit zu verfolgen.

Sehr interessant ist das Verhalten der Axone einer Gruppe von 4—5 lateralen-dorsalen Zellen, welche die kleinsten im Bauchmarke sind und in bezug darauf mit den kleinen Zellen des Gehirns verglichen werden können. Die äußerst zarten Axone bleiben auf derselben Seite, ziehen gegen den 2. hinteren Nerven, bilden dort eine Yförmige Teilung, wie sie für die sensiblen Fasern charakteristisch ist und der eine Ast verläßt durch diesen Nerv das Ganglion. In 5 aufeinander folgenden Ganglien war dies zu beobachten, doch ist der Zusammenhang der Axone mit den Zellen an manchen Stellen nicht ohne weiteres nachzuweisen, da durch zahlreiche hinzutretende, sichere sensible Fasern und stellenweise ungeheure Verästelung anderer Fasern das Bild sehr kompliziert ist. Fig. 3, Tafel I stellt diese Zellgruppe in einem Ganglion dar, in welchem diesbezüglich die Verhältnisse am günstigsten sind. Man sieht auf der einen Seite bei einer der fraglichen Fasern die Y-Teilung, auf der anderen Seite bei dreien. Diese Teilung ist an anderen Stellen noch schöner zu sehen, indem der nach rückwärts ziehende Ast weiter zu verfolgen ist. Man hat es hier jedenfalls mit ganz merkwürdigen Elementen zu tun. Die Zartheit der Fasern, die Y-förmige Aufteilung sprechen entschieden für den sensible Charakter. Ganz ungewöhnlich und den von RETZIUS und v. LENHOSSÉK begründeten Ansichten zuwiderlaufend wäre dann der direkte Zusammenhang mit Zellen. Vielleicht gibt es sensible Fasern, welche ihre Ganglienzelle nicht an der Peripherie, sondern im Zentrum haben? Übrigens sind diese Bedenken meiner Ansicht nach nur vom Standpunkte der Neuronenlehre aus berechtigt. RETZIUS hat ähnliche Zellen abgebildet, doch mit dickem Axon, so daß man sie mit diesen nicht identifizieren kann. Wollte man sie für motorisch halten, so wäre die Zartheit der Fasern und die Y-förmige Aufteilung ebenso ungewöhnlich, als bei der anderen Deutung der direkte Zusammenhang mit Zellen. Klarheit kann hier nur durch die Feststellung des peripheren Verlaufes dieser Zellen geschaffen werden.

Bei der Darstellung der Schaltzellen wird eine ähnliche Methode befolgt wie bei jener der motorischen. Alle von mir beobachteten Binnenzellen sind auf Textfigur 5 dargestellt. Es ist aus derselben zu ersehen, daß bei diesen komplizierten Verhältnissen eine Übersicht der Anordnung der Zellen und des Faserverlaufes

Fig. 5.



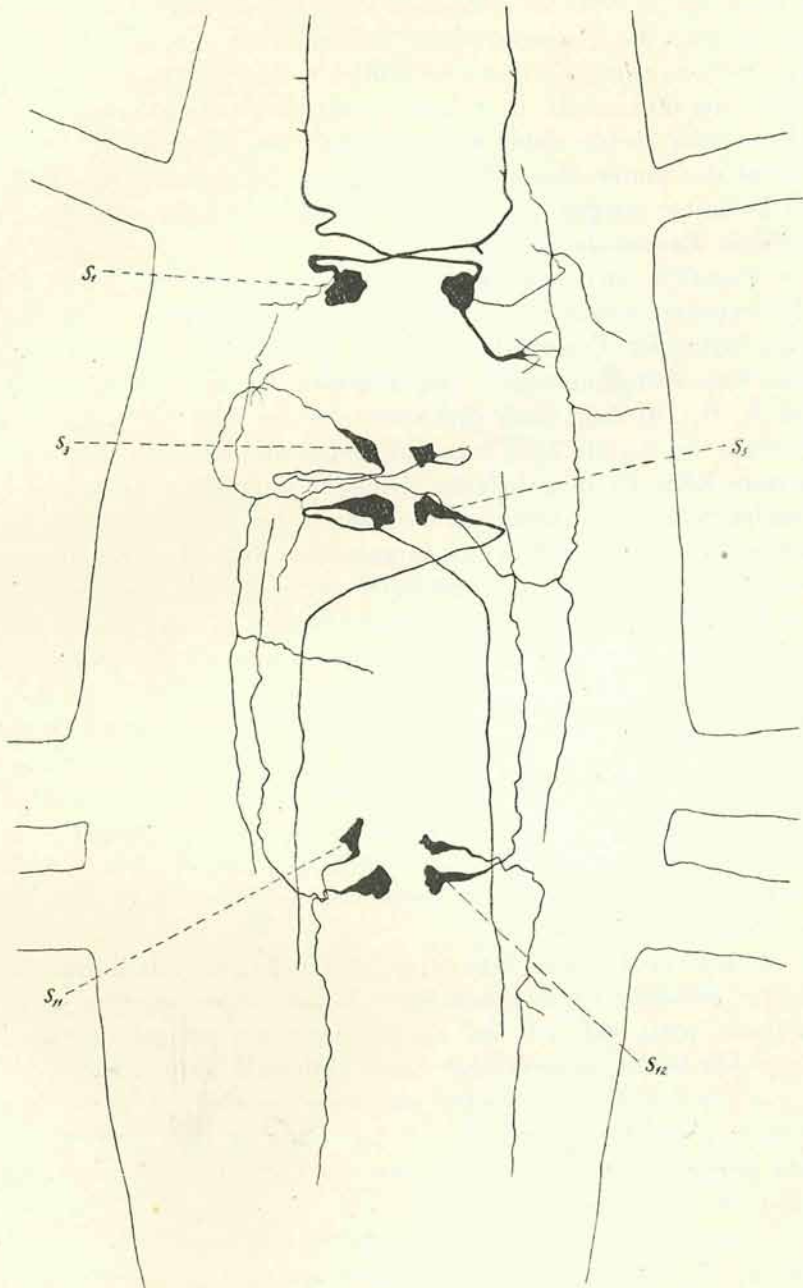
sehr schwierig ist. Leichter ist es ein Verständnis dieser Verhältnisse zu gewinnen, wenn man jene Schaltzellen, welche dem medianen Zellenlager angehören, und jene der lateralen Zellmasse gesondert darstellt, wie dies in Textfigur 6 und 7 durchgeführt ist. Zur Ergänzung des Flächenbildes wurden auch bei den Schaltzellen schematische Darstellungen der Zellen und deren Faserverlauf in der Projektion auf den Querschnitt hinzugefügt (Textfigur 9 s_1 — s_4 , Textfigur 10). Einige Zellen wurden von mir nur auf der einen Seite des Präparates beobachtet und demgemäß auch in die Zeichnung auf der anderen Seite nur punktiert eingetragen, obzwar sie sehr wahrscheinlich auch auf der anderen Seite vorhanden sind, aber zufällig nicht gefärbt waren. Die Fortsätze der Binnenzellen nehmen ihren Verlauf nach vorne (s_1 , s_7 , s_9 , s_{12} , s_{14}) oder nach hinten (s_2 , s_5 , s_8 , s_{10} , s_{11} , s_{13}) oder der Fortsatz teilt sich und sendet Äste nach beiden Richtungen (s_3).

Schaltzellen des medianen Zellenlagers: Es wurden 5 Paare solcher Zellen beobachtet, von welchen die drei vorderen Paare überkreuzend sind, während die zwei hinteren nicht überkreuzen. Besonders die 2 vordersten Zellen s_1 und s_3 sind äußerst typisch in ihrem Verlaufe und auf vielen Präparaten auf den ersten Blick zu erkennen.

Sehr häufig färbte sich wenig hinter dem einfachen Nerven ein Paar großer median ventral gelegener Zellen, welche als multipolare anzusehen sind (Textfigur 5, 6, 9 s_1). Ihr Axon zieht zuerst aufsteigend etwas lateralwärts, biegt auf die andere Seite um und nimmt daselbst einen longitudinalen Verlauf an. Oft sieht man bei dieser letzten Umbiegungsstelle einen stärkeren Ast nach rückwärts ziehen. Diese Fasern, welche durch ihren Umfang hervorstechen, geben zahlreiche Kollateralen ab und sind an einzelnen Präparaten durch 3 ganze Ganglien zu verfolgen (einschließlich des Ursprungsganglions). Nie aber sieht man auch nur einen Ast das Bauchmark verlassen. Man hat es hier zweifellos mit einer Schaltzelle zu tun.

Es fallen ferner in der Mitte 2 Paare von Zellen auf, welche ventral liegen und deren Fortsätze in die Höhe steigen und überkreuzen. Während jedoch die vorderen 2 Zellen (Textfigur 5, 6, 9 s_3) klein und spindelförmig (bipolar) und auch ihre Axone dünn sind, gehören die darauf folgenden birnförmigen zu den großen Zellen (Textfigur 5, 6, 10 s_5). Von dem interessanten Verlaufe der ersteren gibt Figur 4 auf Tafel I ein Bild. Man sieht von den Zellen, an welchen hier zufällig keine Dendriten gefärbt sind, das

Fig. 6.



Axon stark aufsteigend lateralwärts ziehen bis in die seitliche Fasersäule, wo es auf die andere Seite umbiegt. Von dieser Stelle

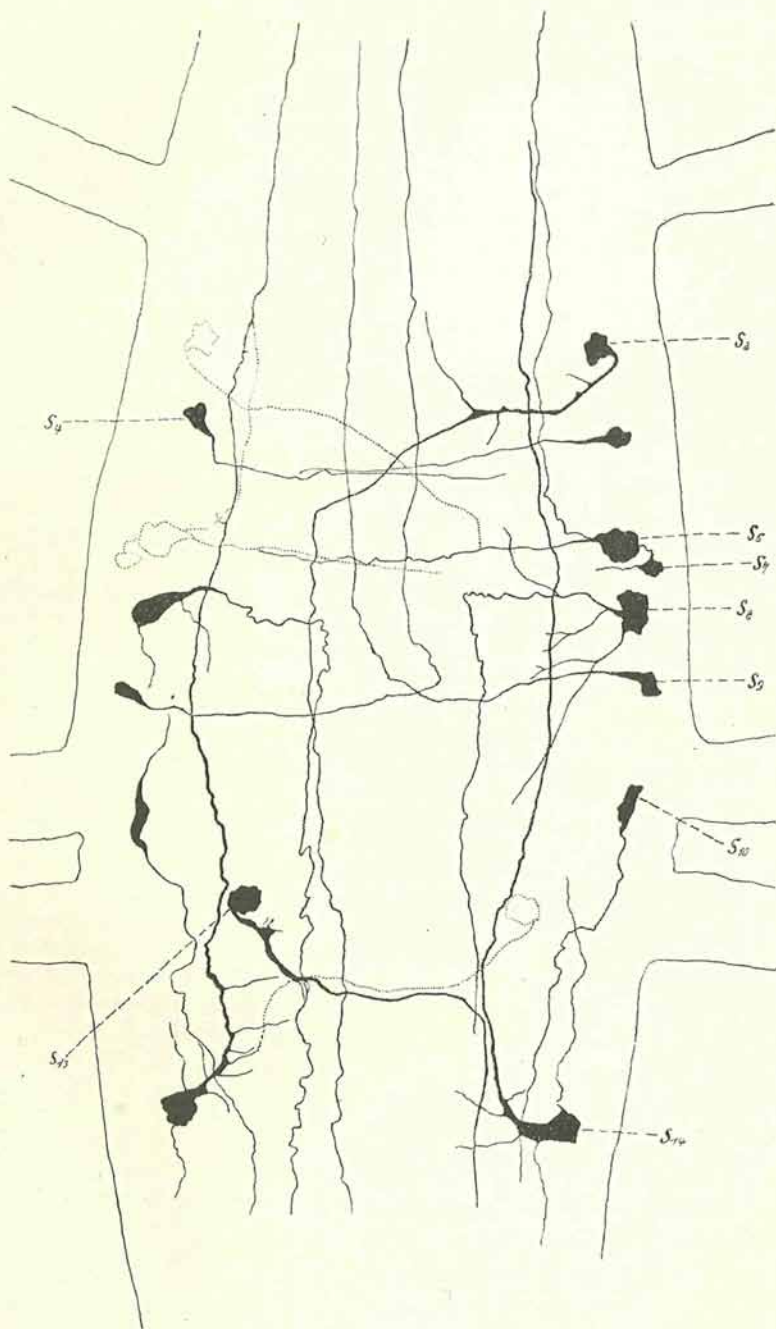
gehen zahlreiche, reich verästelte Kollateralen ab, deren Verlauf an einer Stelle nicht zu entwirren war. Auf der anderen Seite angelangt, gibt der Fortsatz wieder Seitenäste ab, von welchen einzelne weit zu verfolgen sind; schließlich teilt er sich an der äußeren Grenze der Fasersäule in 2 Äste, deren einer nach vorne, deren anderer nach hinten zieht. Keiner verläßt das Bauchmark. — Der Verlauf des hinter diesen Zellen gelegenen Zellpaares ist folgender: Die Fortsätze steigen auf, überkreuzen und verlaufen dorsal in der seitlichen Fasersäule.

Ungefähr zwischen den beiden hinteren Nerven sehen wir 2 Zellenpaare, welche ventral liegen und deren Fortsätze aufsteigen, in die Mitte der Fasersäule derselben Seite ziehen und dann nach vorne resp. hinten umbiegen. Der Fortsatz der vorderen (s_{11} , Textfigur 5, 6, 10) zieht nach rückwärts, der der hinteren Zellen (s_{12} , Textfigur 5, 6, 10) nach vorne bis gegen die Mitte des Ganglions. Letztere Zelle ist in mehrfacher Hinsicht interessant. In 2 hintereinander befindlichen Ganglien beobachtete ich nämlich den in den Figuren 1 und 2 der Tafel II dargestellten äußerst merkwürdigen Verlauf zweier vom Axon abgehender zarter Kollateralen, welcher Netzbildungen zwar nicht unzweifelhaft aufweist, aber doch mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen läßt. Namentlich glaube ich, daß in Figur 2 bei „n“, wenn die Färbung nicht stellenweise unterbrochen wäre und die Fasern nicht so dicht aneinander lägen, das Netz mit größter Sicherheit nachzuweisen wäre. Diese Zelle steht auch mit dem später zu besprechenden Nervenplexus, welcher das gesamte Bauchmark unter der Peritoneal- und Muskelschicht umspinnt, in Beziehung; die in den Figuren 1 und 2 mit „pl“ bezeichneten Fasern treten nämlich aus der Fasermasse heraus und nehmen einen oberflächlichen Verlauf.

Schaltzellen des lateralen Zellenlagers: In diesem Abschnitte behandle ich 9 verschiedene Zellen, wobei ich aber gleich erwähnen will, daß ich bei einigen derselben mangels genügend zahlreicher Beobachtungen über die funktionelle Natur nicht sicher bin. 5 der beobachteten Zellen sind überkreuzend, 4 nicht überkreuzend. Von diesen letzteren ist das hinterste Paar, welches lateral gelegen ist und einen sehr starken Fortsatz nach vorne entsendet, besonders auffällig.

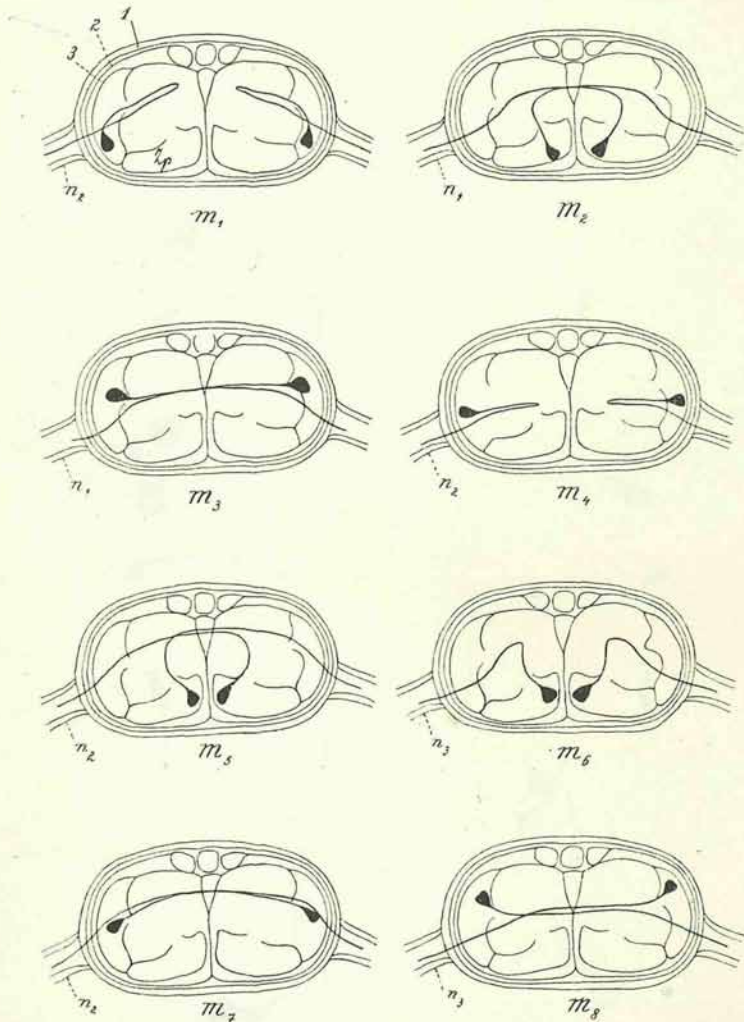
Über die weit vorne, lateral-ventral, gelegene Zelle (Textfigur 5, 7, 9; s_2), deren Axon aufsteigt und zirka in halber Ganglienhöhe überkreuzt, um schließlich in der seitlichen Fasersäule nach hinten zu verlaufen, kann ich kein bestimmtes Urteil abgeben,

Fig. 7.



da ich sie nur einmal gefärbt erhielt; ich konnte den Fortsatz bis in die Hälfte des dahinter liegenden Ganglions verfolgen, ohne daß ein Ast durch einen Nerven ausgetreten wäre. Die Gegenzelle war nicht gefärbt.

Fig. 8.

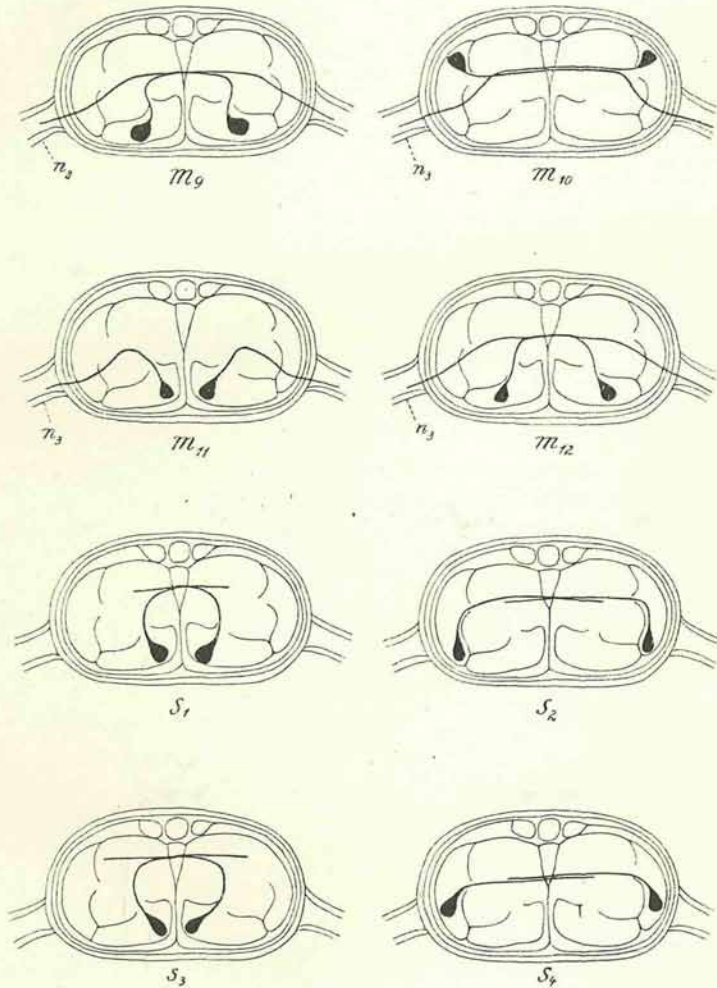


Hinter dieser Zelle, nicht ganz ventral, liegt ein Zellenpaar (s_4 Textfigur 5, 7, 9), deren dünne Fortsätze etwas aufsteigen und überkreuzen. Weiter waren sie nie zu verfolgen.

Dahinter fand ich 2 verschiedene Zellen, deren eine klein und bipolar (s_7 Textfigur 5, 7, 10), deren zweite groß und birnförmig

ist (s_6 Textfigur 5, 7, 10). Letztere liegt zirka in halber Ganglienhöhe; ihr Axon überkreuzt auf gleicher Höhe, war aber nicht weiter zu verfolgen und nur einmal gefärbt. Erstere Zelle, ventral gelegen, sendet den Fortsatz in die Höhe; er biegt sodann

Fig. 9.

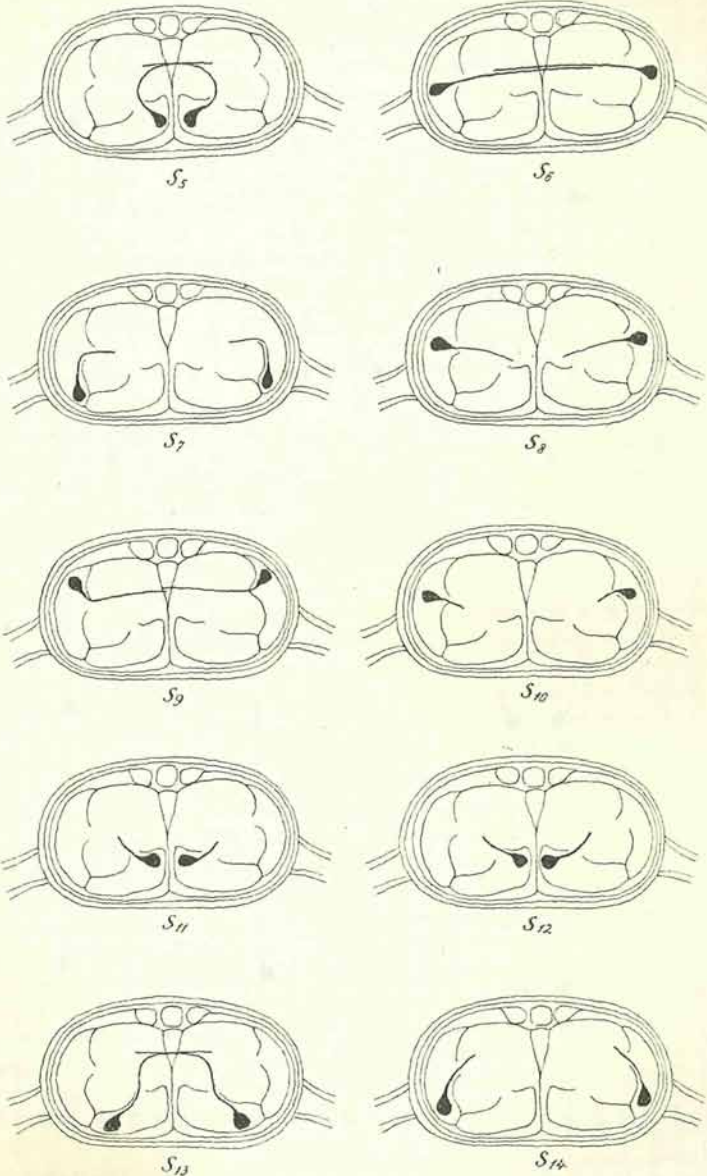


in die Fasersäule um und verläuft nach vorne bis in das nächste Ganglion.

Benachbart findet sich ein Paar von großen, ziemlich dorsal gelegenen Zellen (s_8 Texttafel 5, 7, 10), die sich als bipolar erweisen; die Axone treten in die Fasersäule ein, indem sie sich dabei

senken, biegen schließlich nach hinten um und sind bis in das nächste Ganglion zu verfolgen; nie tritt auch nur 1 Ast durch

Fig. 10.



einen Nerven aus. An einem Präparate sah ich an der Umbiegungsstelle auch einen stärkeren Ast nach vorne abgehen.

Vor dem Doppelnerven liegen dorsal 2 kleine Zellen (s_6 Textfigur 5, 7, 10), welche ihren Fortsatz gegen die mittlere Fasersäule senden. Dort biegt er nach vorne um und verläuft dorsal, ohne das Bauchmark zu verlassen.

Im Niveau des 1. hinteren Nerven sind lateral dorsal 2 bipolare Ganglienzellen (s_{10} Textfigur 5, 7, 10) zu finden, deren Fortsätze sich ganz wenig senken und bis in das dahinter liegende Konnektiv zu verfolgen waren.

Eine in der Region des 2. hinteren Nerven gelegene Zelle war nur in einem Präparate gefärbt (s_{13} Textfigur 5, 7, 10); jedoch waren die in Figur 2 auf Tafel X abgebildeten Kollateralen mit den mannigfachen Verzweigungen sehr klar zu sehen. Der Fortsatz dieser ventralen Zelle steigt stark auf, zieht auf die andere Seite, wo er nach rückwärts umbiegt. Leider war hier die Färbung unterbrochen.

Zu den markantesten Binnenzellen gehören die hinter dem Doppelnerven ventral gelegenen (s_{14} Textfigur 5, 7, 10). An diesen sah ich oft 2—3 Nebenfortsätze gefärbt, von welchen manchmal 1 nach hinten ziehender besonders gut zu sehen war und der Zelle eine spindelförmige Gestalt verlieh. Das umfangreiche Axon steigt stark auf und verläuft dorsal in der seitlichen Fasersäule derselben Seite nach vorne, wobei es oft durch 2 Ganglien hindurch zu verfolgen ist.

Im nachstehenden will ich eine übersichtliche Zusammenfassung der von mir gefundenen Zellen geben:

Motorische Zellen:

Textfigur 2.	}	median: m_2 (überkreuzend)
Zum einfachen Nerven gehörend		lateral: m_3 „
Textfigur 3.	}	median: m_5 (überkreuzend)
Zum 1. hinteren Nerven gehörend		lateral: m_1, m_4 (nicht überkreuzend); m_7 (überkreuzend)
Textfigur 4.	}	median: m_6, m_{11} (nicht überkreuzend); m_9 (überkreuzend)
Zum 2. hinteren Nerven gehörend		lateral: m_8, m_{10}, m_{12} „

Schaltzellen:

mediane (Textfigur 6):	laterale (Textfigur 7):
überkreuzende: s_1, s_3, s_5	überkreuzende: $s_2, s_4, s_6, s_9, s_{12}$
nicht überkreuzende: s_{11}, s_{12}	nicht überkreuzende: s_7, s_8, s_{10}, s_{14}

Diese meine Resultate stimmen wohl im prinzipiellen mit jenen der früheren Untersucher, so namentlich mit der grundlegenden

Arbeit von G. RETZIUS, überein. Jedoch muß ich hervorheben, daß die typische und gesetzmäßige Anordnung der motorischen (besser effektorischen) und der übrigens noch nicht als solche dargestellten Binnenzellen aus den Darstellungen von G. RETZIUS keineswegs zu ersehen ist. Gewiß sind viele Golgi-Bilder als minder zuverlässig zu bezeichnen als die mit der Methylenblau-Methode erzielten. Auch histologisch gibt diese Methode genaueren Aufschluß, da sowohl Axone mit den Kollateralen, als auch ein reiches Dendritensystem, welches oft die ganze Bauchmarkhälfte beherrscht, gefärbt wird.

Folgende Ähnlichkeiten zwischen von G. RETZIUS und mir gefundenen Zellen möchte ich konstatieren: G. RETZIUS, „Das Nervensystem der Lumbricinen“: Tafel I, Fig. 1: g ähnlich m_7 , $h - m_4$, $d - m_2$, $e - m_5$, $f - m_9$. Tafel II, Fig. 1: $f - m_8$; $k - s_1$.

Unter den von CERFONTAINE abgebildeten Zellen kann ich nur zwei, m_7 resp. m_{12} ähnliche finden.

Unwillkürlich drängt sich mir die Frage auf, wie sich die große Zahl¹⁾ der bis jetzt noch nicht näher bekannten Zellen in ihrem Verlaufe verhält. Ich neige zu der Annahme, daß eine Gruppe benachbarter Zellen wenigstens annähernd gleichen Verlauf hat, z. B. mit den Fortsätzen überkreuzt, oder diese nach vorne oder rückwärts sendet usw. Dafür sprechen die Querschnittsbilder, auf welchen man oft breite Faserbrücken oder ganze Faserbündel in die Fasermasse vereint ein- resp. aus dieser austreten sieht. Auch in den Methylenblaupräparaten sah ich hie und da mehrere Zellen nebeneinander gefärbt mit gleich gerichteten Axonen, doch verhinderte zu starke oder unterbrochene Färbung die genaue Untersuchung.

Verhältnismäßig selten färbten sich sensible Fasern. Nie sah ich so große Bündel, wie sie RETZIUS abbildet, doch erhielt ich ganz interessante Bilder von der Aufzweigung derselben im Bauchmark, welche die Befunde von RETZIUS bestätigen, hingegen denen v. LENHOSSÉKS widersprechen. Ich fand sowohl einfache T-Teilungen (Tafel I, Fig. 1) als auch sensible Fasern, welche sich nach der T- resp. Y-Teilung mehrmals dichotomisch teilen (Tafel III, Fig. 1 u. 5). Das erstere Verhalten, bei welchem sich die 2 Teiläste nicht mehr verzweigen, führe ich auf einen Defekt der Färbung zurück, während v. LENHOSSÉK dies als das allein vorhandene angibt. Nicht uninteressant ist auch der Umstand, daß auch von den

¹⁾ Nach einer ungefähren Berechnung aus Querschnittserien sind zirka 120 bis 150 Zellen im Ganglion.

sensiblen Fasern einige in den schon erwähnten oberflächlichen Plexus übergehen (Tafel III, Fig. 2 u. 3).

Gewöhnlich sind auf etwas überfärbten Präparaten die Kolossalfasern gut zu sehen. An manchen Stellen hebt sich die Fibrille sehr scharf von der blaß gefärbten Hülle ab (Tafel III, Fig. 6). Vielfach jedoch sind beide gleich stark gefärbt und daher nicht voneinander zu unterscheiden. Anastomosen zwischen den 2 lateralen Neurochorden und abgehende Äste, wie sie von FRIEDLAENDER und CERFONTAINE — von letzterem auch mit der Methylenblau-methode — gefunden wurden, sind auch in meinen Präparaten nicht selten zu sehen.

Gelegentlich der Besprechung der Binnenzellen und der sensiblen Fasern habe ich eines oberflächlichen Plexus Erwähnung getan, welcher fast an allen Präparaten bei ganz hoher resp. tiefer Einstellung in seiner charakteristischen Erscheinung hervortritt. Wie schon erwähnt, umspinnen knapp unter der Peritoneal- und Muskelschichte eine an einzelnen Stellen ungeheure Zahl sehr zarter und variköser Fasern das Bauchmark, ferner die Schlundkommissuren und das Gehirn, wenn auch bedeutend spärlicher. Wie dicht dieses Geflechte sein kann, zeigt Fig. 7, Tafel III. Aus Fig. 4, Tafel III ersieht man, wie solche Fasern zahlreich durch die Nerven eintreten, in die oberflächliche Lage übergehen, und zwar entweder auf der Dorsal- oder der Ventralseite, hier entweder mit andern derartigen Fasern verschmelzen, oder in die Tiefe steigen, oder das Ganglion der ganzen Breite nach umspinnen und dann auf die Ventral- resp. Dorsalseite umbiegen und hier entweder mit andern verschmelzen oder in die Tiefe steigen, wo sie dann selten weiter zu verfolgen sind. In den 2 oben erwähnten Fällen jedoch gelang es mir, einen Zusammenhang mit Zellen nachzuweisen (Tafel II, Fig. 1 u. 2). Ferner steht der Plexus in Verbindung mit sensiblen Fasern, und zwar zeigt Tafel III, Fig. 2 den Fall, daß eine sensible Faser durch den einfachen Nerven eintritt, sich teilt; der eine Ast zieht nach vorne, der andre in der Fasermasse dorsal nach hinten bis zur 2. hinteren Nervenwurzel, wo er sich stark senkt, in den ventralen Teil des oberflächlichen Geflechtes übertritt und bis gegen die Mitte des Ganglions zu verfolgen ist. In Figur 3, Tafel III tritt durch die 1. hintere Wurzel eine sensible Faser ein, teilt sich und der eine Ast „p“ geht sofort in den ventralen Teil des Plexus über. Figur 8, Tafel III endlich soll veranschaulichen, wie sich die einzelnen Fasern teilen und durch Anastomosen miteinander in Verbindung stehen. Bei *a* und *b* treten Fasern in die Tiefe, bei *c*

biegt eine auf die Kehrseite um. Dieser Faserplexus steht also in Beziehung mit Ganglienzellen des Bauchmarkes resp. Kollateralen der Axone derselben, mit sensiblen Fasern und schließlich treten Fasern in die abgehenden Nerven ein. Betreffs der funktionellen Natur desselben konnte ich zu keiner sicheren Überzeugung kommen. Vielleicht besorgt er die Innervation der Muskeln des Bauchmarkes? Auch die theoretische Bedeutung dieser bisher noch nicht beobachteten Einrichtung im Sinne der Neuronenlehre ist schwer zu beurteilen.

Zusammenfassung: In jedem Ganglion sind 2 mächtige seitliche Fasersäulen und eine schwache mittlere zu unterscheiden. Erstere werden lateral, ventral und medial von Ganglienzellen umgeben, welche bi- bis multipolar sind. (Das Vorhandensein der unipolaren führe ich auf Schrumpfung und unvollständige Färbung zurück, da ich häufig unipolaren Exemplaren einer Zellart, welche ich gewöhnlich mit mehreren Fortsätzen sah, begegnete.) Die seitlichen Fasersäulen, in welchen sowohl die stark verästelten Dendriten der Ganglienzellen, als auch deren Axone mit den zahlreichen Kollateralen und schließlich die sensiblen Fasern verlaufen, sind daher innerhalb eines Ganglions als die Region des Neuropils aufzufassen. Die Ganglienzellen der beiden Seiten verhalten sich in bezug auf ihre Lage und den Verlauf ihrer Fortsätze streng symmetrisch. Es kommen sowohl motorische als auch Schaltzellen vor. Von den motorischen Zellen fand ich nur solche, deren Axon durch einen Nerven desselben Ganglions austritt. Unter beiden Zellarten gibt es solche, welche mit ihrem Axon auf derselben Seite des Ganglions bleiben, und solche, welche mit den Axonen überkreuzen und dadurch die beiden Hälften zueinander in Beziehung bringen. Der mittlere Faserstrang enthält Axone lateraler (vielleicht auch medialer) Zellen und ist dadurch mit der übrigen Faser Masse verbunden. Die Kolossal Fasern, über welche nur spärliche Beobachtungen zu machen waren, bilden in jedem Ganglion Anastomosen und geben Äste ab. Die sensiblen Fasern resp. deren 2 Äste geben in der Regel wiederholt Äste ab. Unter der Hülle des Bauchmarkes befindet sich ein dichter Plexus von feinen Fasern, welche sich oft untereinander verbinden, zu Zellen resp. deren Fortsätzen und sensiblen Fasern in Beziehung stehen und teilweise durch Nerven austreten.

Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei Polychaeten, Hirudineen und Crustaceen, wie sie von RETZIUS, ROHDE, APÁTHY, BERTHE festgestellt wurden, läßt uns eine Übereinstimmung in den

Hauptpunkten erkennen. Um eine Fasermasse liegen die Ganglienzellen, deren Fortsätze zum Teil im Bauchmarke verbleiben (Schaltzellen), zum Teil aus demselben austreten (motorische Zellen). Unter beiden gibt es solche, welche mit ihrem Axon auf derselben Seite bleiben, und solche, welche überkreuzen; die Ganglien sind nämlich überall symmetrisch gebaut. Von der Peripherie treten sensible Fasern ein, welche sich Y-förmig aufteilen und deren Äste sich mehr minder stark verästeln. In den wesentlichen Punkten herrscht also Übereinstimmung. Die Verschiedenheiten beziehen sich auf die Anordnung der Ganglien, Zahl und Verteilung der abgehenden Nerven und der damit zusammenhängenden speziellen Gruppierung der Ganglienzellen, ferner auf der Durchschnittsgröße und Form der Zellen. — Es sei mir im Anschlusse daran gestattet, einen spezielleren Vergleich nachzutragen. ROHDE stellte nämlich den Verlauf der kolossalen Nervenfasern bei *Sthenelais* in einem Schema sehr anschaulich dar. Wenn ich damit das Verhalten der von mir gefundenen Schaltzellen s_1 und s_{14} (Textfigur 5, 6 und 7) vergleiche, so glaube ich, ist eine gewisse Ähnlichkeit im Verlaufe nicht zu verkennen, indem auch diese Schaltzellen das Bauchmark auf weite Strecken durchziehen — ich vermute in der ganzen Länge — und sich die Axone derselben durch besondere Dicke auszeichnen; dabei ist aber dennoch der verschiedene Bau der Fortsätze nicht zu unterschätzen.

Eingangs der Besprechung des Bauchmarkes habe ich dargelegt, daß alle Ganglien desselben gleich gebaut sind und dabei erwähnt, daß dies auch für das Unterschlundganglion bis zu einem gewissen Grade gelte. Was FRIEDLAENDER aus der Anzahl und Gruppierung der von demselben abgehenden Nerven geschlossen hat, wird durch das Verhalten der Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen bestätigt. Es gelang mir nämlich, eine große Anzahl derjenigen Elemente, welche ich in den Bauchmarkganglien fand, im Unterschlundganglion in einer Anordnung nachzuweisen, so daß man mit Sicherheit die Verschmelzung des Subösophagealganglions aus 2 Bauchganglien annehmen kann.

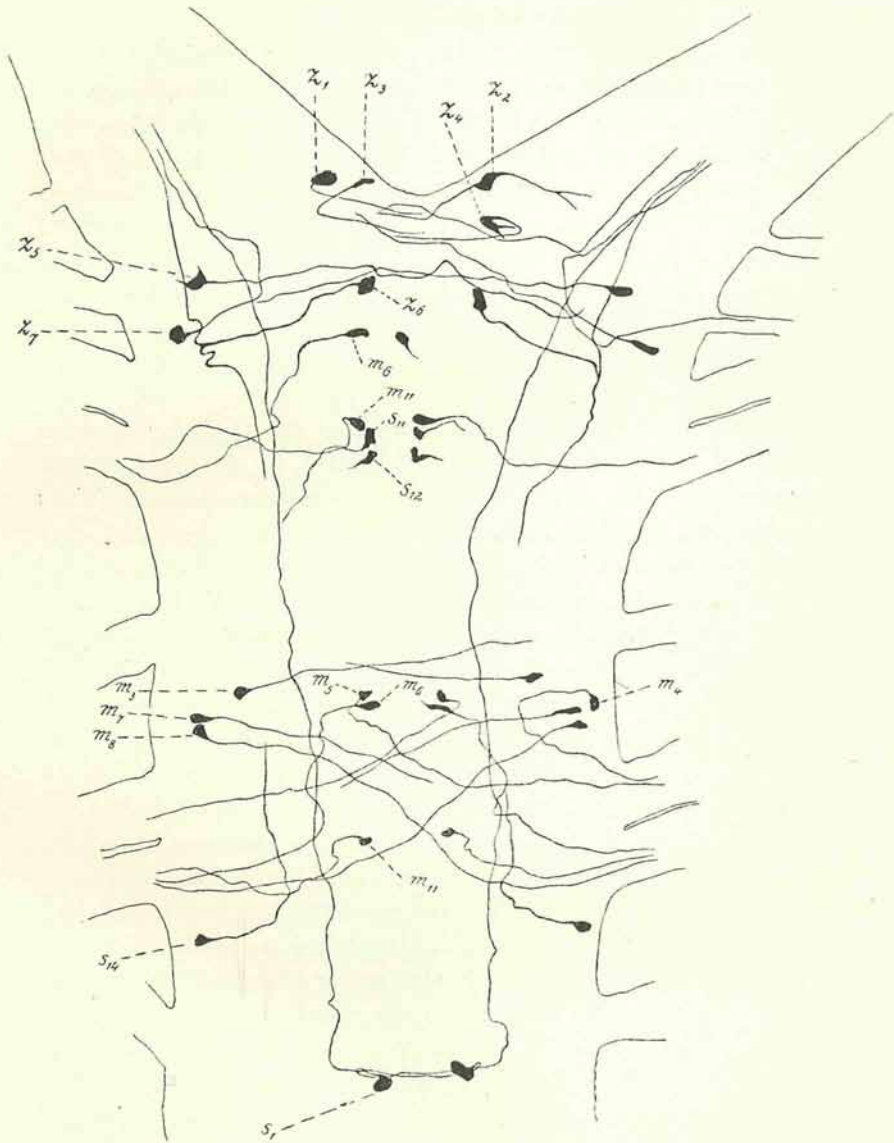
Es gehen vom Unterschlundganglion 6 Nervenpaare ab, von welchen das 2. und 3. und das 5. und 6. einander sehr genähert sind und daher dem Doppelnerven entsprechen, während das 1. und 4. Paar dem einfachen Nerven gleich zu stellen ist. Demgemäß ist auch die Ganglienmasse in einen vorderen und hinteren Teil gegliedert; beide Teile entsprechen je einem Ganglion. In Textfigur 11 habe ich die von mir daselbst gefundenen Elemente dargestellt.

Man sieht daraus, daß besonders das hintere Teilganglion den typischen Bau zeigt, während in der vordersten Region des 1. Teilganglions Elemente hinzutreten, welche ich für Eigentümlichkeiten des Unterschlundganglions halte ($z_1—z_7$). Unschwer erkennt man im 2. Ganglion die Zellen m_3 m_4 m_5 m_6 m_7 m_8 m_{11} und s_{14} und im 1. Ganglion m_6 m_{11} s_{11} s_{12} ; bei den letzten 2 war allerdings die Färbung mangelhaft, doch zweifle ich nicht an der Identität mit den angeführten Zellen. Die im folgenden besprochenen Zellen sind jedenfalls spezifische Elemente des Unterschlundganglions. Ganz vorn erhielt ich von der großen Masse der daselbst ventral gelegenen Zellen in der Mitte 4 gefärbt ($z_1—z_4$ Textfigur 11), deren Axone aufsteigen und überkreuzen, jedoch leider nicht weiter zu verfolgen waren. Da ich an anderen Präparaten zahlreiche Fasern aus der Schlundkommissur eintreten und in dieser Region überkreuzen sah, vermute ich, daß die vorliegenden Fortsätze einen ähnlichen Verlauf haben. Dahinter, ebenfalls ventral und medial, färbten sich 2 Zellen, deren Axone aufsteigen, in die Fasersäule derselben Seite einmünden und sich daselbst teilen. Der eine Ast zieht nach vorn in die Schlundkommissur, der andere nach rückwärts (Textfigur 11 z_6). Seitlich davon liegen ventral 2 Zellen, deren Fortsätze ungefähr in der gleichen Höhe bleiben und nach vorn in die Schlundkommissur einmünden (Textfigur 11 z_7). Vor diesen liegen, wiederum ventral, 2 Ganglienzellen (Textfigur 11 z_8), deren eine 3 Fortsätze zeigt; das Axon steigt auf, überkreuzt und zieht wahrscheinlich in den Schlundring. In diesen treten zahlreiche mehr minder dicke Fasern der seitlichen Säulen ein und, was besonders interessant ist, darunter auch die Axone von s_1 (beobachtet an s_1 des 1. Ganglions hinter dem Unterschlundganglion) und wahrscheinlich auch von s_{14} . Diese gehören also zu jenen Zellen, welche die Verbindung zwischen Bauchmark und Gehirn herstellen.

Der Schlundring enthält außer den zahllosen Fasern verschiedenen Umfanges auch spindelförmige (bipolare) und birnförmige (anscheinend unipolare) Ganglienzellen (Tafel V, Fig. 5 u. 6), deren Fortsätze entweder nach beiden Richtungen oder nur nach einer verlaufen. Aus den vom Schlundringe abgehenden Nerven treten sehr viele Fasern ein, welche zum größten Teil ihren Lauf gegen das Unterschlundganglion zu nehmen, nur wenige sah ich gegen das Gehirn zu verlaufen. Letztere können sowohl zu Ganglienzellen des Schlundes als auch zu solchen des Schlundringes oder des Gehirnes gehören. Auch sensible finden sich darunter. Dasselbe, was ich von den Nerven des Schlundringes gesagt habe, gilt für

einen Teil der Fasern, nämlich die motorischen, des vom Gehirne an die Körperspitze abgehenden Doppelnerven; sie ziehen nämlich,

Fig. 11.



ohne mit dem Zerebralganglion in Beziehung zu treten, in die Schlundkommissur gegen das Unterschlundganglion (Taf. V, Fig. 1). Dieses erweist sich also als das motorische Zentrum der vordersten Segmente.

Ganz und gar verschieden von den Bauchganglien ist das Gehirn gebaut. Lage und Gestalt ist allbekannt. Die Schlundkommissuren münden vorne ventral und an der Mündungsstelle geht auch dorsal der Nerv nach vorn ab, welcher sich kurz nach dem Austritte aus dem Gehirne teilt.

Das Zerebralganglion enthält eine sehr charakteristische Rindenschicht sehr kleiner Ganglienzellen¹⁾, welche sich bei näherer Betrachtung zumeist als spindelförmig (bipolar) erweisen (Tafel IV, Fig. 5—8 und 12). Diese Rindenschicht erstreckt sich dorsal über das ganze Ganglion, ventral jedoch nicht bis ganz vorn, sondern nur bis zur Hälfte. Zwischen diesen kleinen Zellen sind große in viel geringerer Zahl eingelagert und besonders die mittlere Region enthält deren mehrere, sowohl dorsal als auch vornehmlich ventral; der vorderste Teil hat nur dorsal unter den kleinen mehrere große Zellen eingestreut, während er ventral fast ganz von Zellen entblößt ist.

Die äußerst zarten, varikösen Fortsätze der typischen kleinen Zellen ziehen nun durchwegs nach rückwärts in eine parallel mit dem hinteren Rande verlaufende Querkommissur (hintere Querkommissur, Taf. IV, Fig. 12, *h C*) und überkreuzen daselbst. Nur selten sah ich während des Verlaufes Teilungen der Fortsätze, und zwar kurz nach dem Austritt aus der Zelle (Taf. IV, Fig. 6 u. 8), nie aber Verästelungen. In dieser hinteren Querkommissur verlaufen diese Axone so dicht gedrängt, daß es eine Unmöglichkeit ist, einzelne Fasern ganz zu verfolgen. Doch sieht man beiderseits aus der hinteren Kommissur Fäserchen von der ganz gleichen Beschaffenheit in die mittlere Region des Ganglions zwischen der dorsalen und ventralen Zellschicht eintreten. Hier verläuft ein Teil der Haupt- und Nebenfortsätze der großen Ganglienzellen (mittlere Querkommissur), während der Rest in der vordersten Partie sich ausbreitet (vordere Querkommissur, Taf. IV). Das Gebiet dieser beiden Kommissuren bildet das Neuropil, indem hier Dendriten und Axone mit den Kollateralen der großen und die Fortsätze der kleinen Zellen, ferner die zahlreichen sensiblen Fasern und die vom Unterschlundganglion kommenden sich auflösen. In dieses Neuropil also treten die Fortsätze der kleinen Zellen beiderseits ein und verästeln sich (Taf. IV, Fig. 5, 9, 11, 12). Fig. 11 zeigt, wie eines dieser feinen Fäserchen aus der hinteren Kommissur in die mittlere eintritt und mit einer anderen Faser sich vereint. Netzbildungen, welche hier ebenfalls

¹⁾ Nach einer beiläufigen Berechnung zirka 500 oder noch darüber.

zu suchen wären, fand ich nicht, doch habe ich in Fig. 1, Taf. IV eine Anastomose 2 solcher zarter Fasern abgebildet. Fig. 3, Taf. V soll den ganz eigentümlichen Verlauf von Nervenfasern, wie ich ihn in einem Präparate beobachtete, veranschaulichen.

Um nun auf das Verhalten der großen Zellen, unter welchen ich mehrere multipolare sah, überzugehen, sei gleich erwähnt, daß sie im Gegensatz zu den kleinen Zellen, deren Axone durchwegs überkreuzen, nur zum Teile sich gleich verhalten. Bezüglich ihrer Funktion dürften sie wohl alle Schaltzellen sein, da, wie ich gelegentlich der Besprechung des Schlundringes hervorgehoben habe, die motorischen Fasern sowohl des Gehirn- als auch der Schlundringnerven fast ohne Ausnahme gegen das Unterschlundganglion ziehen, und diejenigen Fasern, welche die entgegengesetzte Richtung einschlagen, auch zu Ganglienzellen des Schlundes oder Schlundringes gehören können.

Es lassen sich 2 Typen feststellen: Die Zellen des einen Typus bleiben mit allen ihren Haupt- und Nebenfortsätzen im Gehirn, sind also Binnenzellen desselben im engeren Sinne. Hierher gehört die in Fig. 5, Taf. IV mit Bz_1 bezeichnete Zelle, welche im hinteren Teile des Ganglions dorsal zwischen den kleinen Zellen der Rindenschicht gelegen ist. Ihr Axon teilt sich an seiner Ursprungsstelle; der eine Ast zieht gegen den hinteren Rand, teilt sich dort mehrere Male; der andere zieht nach vorne, gabelt sich in der mittleren Querkommissur und es verzweigt sich der eine Ast in dieser, der andere in der vorderen Querkommissur. Diese Zelle hat also die Aufgabe, die Elemente der einen Seite miteinander in Beziehung zu bringen. Ergänzend zu dieser leitet eine andere (Taf. IV, Fig. 2 Bz_2 und Fig. 3 Bz_2), welche die linke Hälfte mit der rechten verbindet. Dieselbe ist multipolar, liegt in der mittleren Region lateral-dorsal. Das Axon zieht in der mittleren Querkommissur gegen die Mitte, dann nach vorne, gabelt sich und beide Äste lösen sich in ungemein reichen Verästelungen auf. Weiters sind die kleinen Zellen zumindest in ihrer Mehrzahl dazu zu zählen; vielleicht sendet ein Teil die Fortsätze gegen das Unterschlundganglion.

Die Axone der Zellen des zweiten Typus verlassen das Gehirn entweder auf der Seite, auf welcher die Zelle liegt, oder auf der Gegenseite.¹⁾ Fig. 9, Taf. IV bringt beide Arten zur Darstellung.

¹⁾ Sie endigen wahrscheinlich im Bauchmark und ergänzen daher die Funktion jener Faserzüge, die von Zellen des Bauchmarkes stammend im Neuropil des Gehirns enden, wie weiter unten beschrieben.

Man sieht mehr gegen die Mitte zu 2 Paare dorsal gelegener Zellen (*us*), deren Fortsätze in der vorderen Querkommissur überkreuzen; sie sind zwar nicht bis zur Schlundkommissur zu verfolgen, doch ist daran nur ein Färbungsdefekt schuld und an dem Verlauf dahin nicht zu zweifeln. Seitlich findet man Zellen, deren Fortsatz auf derselben Seite bleibt und in den Schlundring eintritt (*ns*). An der Mündungsstelle des Gehirnnerven sind endlich noch einige Zellen zu bemerken, welche die Axone in das Zerebralganglion senden; leider ist infolge mangelhafter Färbung der vollständige Verlauf nicht festzustellen gewesen (*z*). Charakteristisch ist ein Faserpaar, welches vom hinteren Rande des Ganglions nach vorne, ungefähr zur Grenze zwischen der vorderen und mittleren Querkommissur, zieht, dort sich T-förmig teilt und wahrscheinlich das Gehirn nicht verläßt. Fig. 10, Taf. IV zeigt eine Faser dieses Paares. Manchmal sieht man eine ganz analog verlaufende Faser, nur daß bei dieser keine Teilung stattfindet (Fig. 3, Taf. V). Die zugehörigen Ganglienzellen konnte ich nicht entdecken, doch vermute ich sie zwischen den kleinen Zellen am hinteren Rande des Ganglions. Sie wären vielleicht den Binnenzellen des Gehirns im engeren Sinne beizuzählen.

Es erübrigt mir noch das Verhalten der durch den Gehirnnerven und die Schlundkommissuren eintretenden Fasern darzulegen. Aus beiden kommen nämlich sehr zahlreiche, äußerst zarte, sensible Fasern in das Zerebralganglion und haben hier verschiedenen Verlauf. Außerdem gehen solche vom Gehirnnerven direkt in die Schlundkommissur über (Taf. IV, Fig. 2, 5, 12 und Taf. V, Fig. 1).

Die in das Zerebralganglion eintretenden ziehen teils gegen die hintere Querkommissur, teils in das Neuropil (Taf. IV, Fig. 2). Erstere sind wegen der Menge der daselbst verlaufenden Fasern nicht zu verfolgen; es sind nun zwei Möglichkeiten vorhanden, nämlich daß sie mit den kleinen Zellen in Verbindung treten, daß sie wie die Axone derselben überkreuzen und dann in das Neuropil eintreten, oder endlich daß sie sich in der Rindenschicht respektive in der hinteren Kommissur aufteilen. Das erste ist so gut wie ausgeschlossen und es bleiben nur mehr die beiden letzten Eventualitäten übrig.

Fig. 2, Taf. V zeigt das Verhalten einer von der Schlundkommissur kommenden sensiblen Faser, welche sich im Neuropil vielfach verzweigt. In Fig. 4, Taf. V habe ich 2 vom Nerven kommende abgebildet. Die eine teilt sich gleich beim Eintritte und der eine Ast zieht in den vorderen, der andere in den hinteren Teil

des Neuropils. Die zweite teilt sich ebenfalls, doch ist nur ein Ast in seiner Verästelung zu verfolgen.

Im allgemeinen ist zu sagen, daß die für das Bauchganglion charakteristische T-Teilung hier zumindest nicht in dem Sinne vorkommt wie dort, was ja bei der anatomischen Beschaffenheit des Gehirnes auch nicht zu erwarten ist.

Ganz vereinzelt sieht man eine oder die andere stärkere Faser durch den Nerven eintreten, die aber wahrscheinlich zu Ganglienzellen der Haut gehört. Groß ist hingegen die Zahl der dicken Fasern, welche vom Schlundringe kommen. Ein Teil stammt von Zellen des Unterschlundganglions respektive der darauf folgenden Ganglien, wie ich bei Besprechung des Unterschlundganglions erwähnt habe, der Rest von den großen Zellen des Gehirnes.

In den folgenden Zeilen möchte ich nun die Befunde über das Gehirn zusammenfassen und miteinander in Beziehung bringen: Durch die Gehirnnerven treten zahllose sensible Fasern, durch die Schlundkommissuren Axone von Schaltzellen des Bauchmarkes in das Gehirn ein. Dieselben lösen sich entweder auf der Eintrittsseite oder nach Überkreuzung auf der Gegenseite oder nach Gabelung der eintretenden Faser in 2 Äste auf beiden Seiten in Endverästelungen auf. Die kleinen Zerebralzellen, deren Axone alle in der hinteren Querkommissur überkreuzen, um dann in das Neuropil einzutreten, stellen wahrscheinlich den eigentlichen Zentralapparat dar. Von den großen Zellen verbinden, wie wir gesehen haben, die Binnenzellen im engeren Sinne bestimmte Bezirke des Gehirnes miteinander. Andere senden ihre Fortsätze durch den Schlundring in das Unterschlundganglion und verbinden so im Vereine mit den Schaltzellen des Bauchmarks dieses mit dem Gehirne. Motorische Zellen fand ich nicht.

Durch diese Befunde und insbesondere durch das Verhalten der kleinen Ganglienzellen des Gehirnes nebst ihrem Neuropil scheint mir der Weg für das physiologische Verständnis des primären Gehirnes der Ringelwürmer angebahnt zu sein. Zugleich findet der bedeutsame Gegensatz zwischen Gehirn und den einzelnen Ganglien des Bauchmarkes seinen Ausdruck.

Vielleicht kommt der Umstand, daß die Sinnesapparate (Augen, Riechgruben...), welche bei den Polychaeten vorkommen, hier fehlen, der Untersuchung zustatten, indem dadurch die Verhältnisse bei den Lumbricinen vereinfacht erscheinen. Umso interessanter wäre die weitere Verfolgung derselben bei den Polychaeten.

Zusammenfassung der morphologischen
Verhältnisse mit Rücksicht auf die wahrscheinliche
physiologische Leistung.

Das Bauchmark einer Seite entsendet sowohl nach rechts als nach links effektorische Axone. Die sensiblen, zentripetalen Nervenfasern scheinen auf derselben Seite zu verbleiben mit Ausnahme jener des oberflächlichen Plexus. Die Schaltzellen setzen die aufeinander folgenden Segmente des Bauchmarkes miteinander in Beziehung, und zwar sowohl die Elemente der gleichen Seite durch nicht überkreuzende, als auch die der Gegenseite durch überkreuzende Axone. Im sehr dichten Neuropil des Oberschlundganglions endigen Längsbahnen, welche vom Bauchmarke kommen und wahrscheinlich aus Axonen von Schaltzellen und vielleicht auch aus solchen von sensiblen Zellen, die auf zentripetalem Wege das Gehirn erreicht haben, bestehen. In diesem Neuropil endigen auch jene sensiblen Fasern, welche direkt von der Peripherie in das Gehirn eintreten. Dieses Neuropil steht ferner noch in Verbindung mit dem zentralen Ganglienapparat des Gehirnes, der vor allem aus der sehr großen Anzahl der kleinen Rindenzellen besteht, deren Fasern merkwürdigerweise durchwegs überkreuzen, bevor sie in das Neuropil eintreten. Eine sekundäre Rolle scheinen die großen Beziehungszellen des Gehirnes zu spielen.

Ein eingehender Vergleich mit dem Gehirn der Crustaceen, welches von G. RETZIUS und namentlich von A. BETHE genau untersucht wurde, ist nicht gut anzustellen, da durch das Hinzutreten von Bauchganglien und komplizierter Sinnesorgane der Bau ein wesentlich anderer ist. Das eine will ich hervorheben, daß BETHE im Gehirn von *Carcinus maenas* ebenfalls Schaltzellen im engeren Sinne und solche, welche Gehirn mit Bauchmark verbinden, fand. Auch die sensiblen Fasern weisen ähnliche Verhältnisse wie bei *Lumbricus* auf. BETHE konstatierte im Zerebralganglion motorische Zellen, was aus der Verschmelzung des Gehirnes mit Bauchganglien leicht zu erklären ist.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1. ST. APÁTHY, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. XII.
2. A. BETHE, Studien über das Zentralnervensystem von *Carcinus Maenas* nebst Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. XLIV.
3. W. BIEDERMANN, Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in dem Ganglion wirbelloser Tiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XXV.
4. P. CERFONTAINE, Contribution à l'étude du système nerveux central du *Lumbric terrestris*. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3. sér., T. XXIII, No. 6.
5. B. FRIEDLAENDER, Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von *Lumbricus*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XLVII.
Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. 9.
Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LVIII.
6. J. HAVET, Structure du système nerveux des Annelides, *Nepheleis*, *Clepsine*, *Hirudo*, *Lumbriculus*, *Lumbricus*. La Cellule, Recueil de Cytologie et d'Histologie générale, T. XVII, I. Fascicule.
7. M. v. LENHOSSÉK, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei *Lumbricus*. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. XXXIX.
8. G. RETZIUS, Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen, Bd. I.
Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer. Biologische Untersuchungen, Bd. II.
Das Nervensystem der Lumbricinen. Biologische Untersuchungen, Bd. III.
9. E. ROLLE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychaeten. Zoologische Beiträge, Bd. II.

Figurenerklärung.

(Die Angaben über die Vergrößerungen beziehen sich auf ein Leitz-Mikroskop.)

Alle Figuren mit Ausnahme von Taf. I, Fig. 3; Taf. III, Fig. 4 und 7; Taf. IV, Fig. 2, 5, 9, 12 und Taf. V, Fig. 1 und 5 habe ich selbst gezeichnet. Jene 8 entstammen der Hand des Universitäts-Zeichenlehrers Herrn A. KASPER, welchem ich für die angewandte Mühe und Sorgfalt vielmals danke.

Tafel I, Fig. 1. Durch den einfachen Nerven eintretende sensible Faser (Obj. V, Ok. 3, T. 0, Abbé).

Tafel I, Fig. 2. Kollateralen von s_{13} (Obj. VII, Ok. 3, T. 150).

Tafel I, Fig. 3. Jene durch die Y-Teilung merkwürdigen Zellen (Vergr.: Obj. V, Ok. 3, T. 0, Abbé in Objektivhöhe).

Dh = hinterer Doppelnerv.

t = Y-Teilung.

Tafel I, Fig. 4. Verlauf der im Texte unter s_3 beschriebenen Binnenzellen (Obj. V, Ok. 3, T. 150, Abbé).

Tafel II, Fig. 1 u. 2. Verlauf der im Texte unter s_{12} beschriebenen Binnenzelle (Obj. V, Ok. 3, T. 150, Abbé).

Die mit „ p^l “ bezeichneten Fasern gehen in den oberflächlichen Plexus über.

Bei „ n “ vermutlich Netzbildung.

Tafel III, Fig. 1 u. 5. Durch den ersten hinteren Nerven eintretende sensible Fasern (Obj. VII, Ok. 3, T. 150, Abbé).

Tafel III, Fig. 2. Sensible Faser, welche bei „ d “ dorsal verläuft, bei „ p^l “ sich senkt und in den ventralen Plexus übergeht (Vergr.: Obj. III, Ok. 3, mit Abbé).

Tafel III, Fig. 3. Sensible Faser, deren Ast „ p^l “ in den Plexus übergeht (Vergr.: Obj. V, Ok. 3 mit Abbé).

Tafel III, Fig. 4. Oberflächlicher Plexus in einem Bauchganglion (Obj. V, Ok. 3, T. 0, Abbé in Objektivhöhe). Von der Ventralseite gesehen.

e = von den Nerven kommende Fasern.

u = Umbiegen der Fasern auf die Dorsalseite.

Bei t treten Fasern von der oberflächlichen Lage in die Tiefe.

Tafel III, Fig. 6. Kolossal-faser mit Fibrille (Obj. VII, Ok. 3, T. 150, Abbé).

Tafel III, Fig. 7. Oberflächlicher Nervenplexus im vordersten Teil des Unterschlundganglions und in der Schlundkommissur (Obj. III, Ok. 3, T. 160, Abbé).

Tafel III, Fig. 8. Partie aus dem ventralen Plexus (Obj. V, Ok. 3, Abbé).

Bei „a“ und „b“ treten Fasern in die Tiefe.

Bei „c“ biegt eine auf die Dorsalseite um.

Tafel IV, Fig. 1. Anastomose aus der seitlichen Neuropilregion (Obj. VII, Ok. 3, T. 0, Abbé in Objekthöhe).

Tafel IV, Fig. 2. Gehirn mit Schlundkommissur (*SC*) und Nerven (*Gn*) (Obj. III, Ok. 3, T. 150, Abbé in Objekthöhe).

*Bz*₂ = Gehirnbinnenzelle.

h C = hintere, *v C* = vordere Commissur.

s = sensible Fasern.

Tafel IV, Fig. 3 u. 4. Multipolare große Zellen (Obj. V, Ok. 3, T. 150, Abbé in Objekthöhe).

Tafel IV, Fig. 5. Gehirn ventral gesehen (Obj. III, Ok. 4, T. 190, Abbé in Objekthöhe).

*Bz*₁ = Binnenzelle im engeren Sinne.

h C = hintere Querkommissur.

m C = mittlere Querkommissur.

v C = vordere Querkommissur.

SC = Schlundkommissur mit eintretenden Fasern.

Gn = Gehirnnerv.

*Bz*₂ = Fortsätze einer in der mittleren Commissur gelegenen, hier nicht gefärbten Gehirnbinnenzelle.

Tafel IV, Fig. 6—8. Verschiedene Typen der kleinen Zellen (Obj. V, Ok. 3, T. 150, Abbé in Objekthöhe).

Tafel IV, Fig. 9. Gehirn mit den Binnenzellen im weiteren Sinne (II. Typus) (Obj. III, Ok. 3, T. 170, Abbé in Objekthöhe).

us = überkreuzende Schaltzellen.

ns = nicht überkreuzende Schaltzellen.

z = Zellen mit unbekanntem weiteren Verlauf.

Gn, *SC*, *h C*, *m C*, *v C* wie früher.

Tafel IV, Fig. 10. Eine Seite des Gehirns mit einer vom hinteren Rande kommenden Faser unbekanntem Ursprungs (Obj. III, Ok. 3, T. 150, Abbé).

Tafel IV, Fig. 11. Partie aus dem Neuropil (Obj. V, Ok. 3, T. 170, Abbé in Objekthöhe).

Bei „f“ kommt eine zarte Faser aus der hinteren Commissur und verbindet sich mit einer Faser des Neuropils.

Tafel IV, Fig. 12. Gehirn mit den kleinen Zellen (Obj. 3, Ok. 3, T. 170, Abbé in Objekthöhe).

h C = hintere Querkommissur.

N = Neuropilregion.

SC = Schlundkommissur.

s = sensible Fasern.

Tafel V, Fig. 1. Gehirnnerv (*Gn*) und Schlundkommissur (*SC*) mit motorischen (*m*) Fasern, welche das Gehirn nicht passieren, und ebensolchen sensiblen (*s*). Außerdem Fasern, welche von der vorderen Commissur (*v C*) in die Schlundkommissur (*SC*) ziehen (Obj. III, Ok. 3, T. 170, Abbé in Objekthöhe).

36 J. Krawany: Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms.

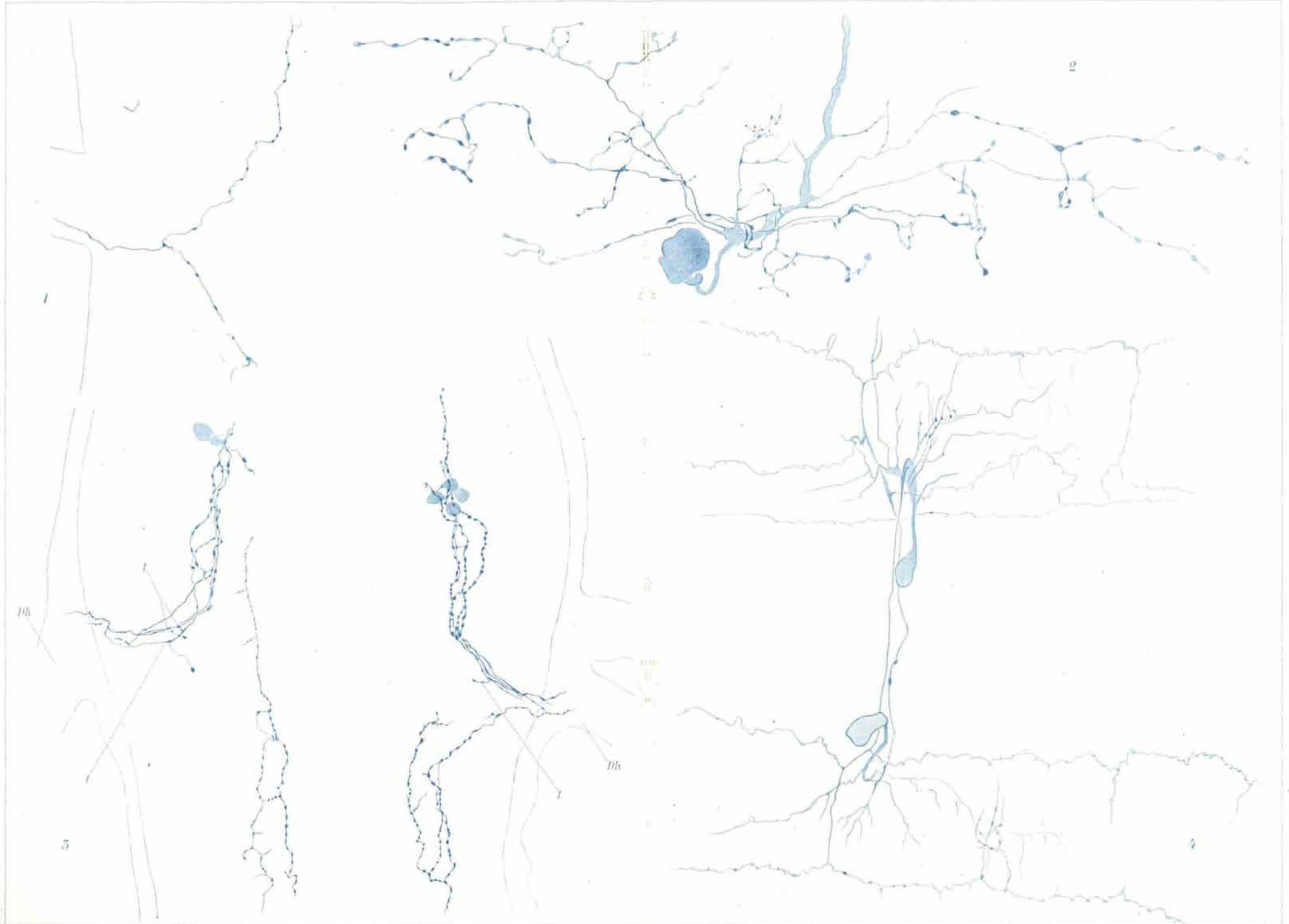
Tafel V, Fig. 2. Von der Schlundkommissur kommende sensible Faser (s), welche sich im Neuropil aufzweigt (Obj. V, Ok. 3, T. 170, Abbé in Objekthöhe).

Tafel V, Fig. 3. m = eine ähnliche Faser wie in Fig. 10, Taf. IV; n = ebenfalls unbekanntem Ursprungs (Obj. V, Ok. 3, T. 0, Abbé in Objekthöhe).

Tafel V, Fig. 4. Vom Gehirnnerven kommende sensible Fasern (sf_1 und sf_2) v. C = Region der vorderen, h C = der hinteren Commissur (Obj. V, Ok. 3, T. 170, Abbé in Objekthöhe).

Tafel V, Fig. 5. Ganglienzellen in der Schlundkommissur; bei „op“ Fasern des oberflächlichen Plexus.

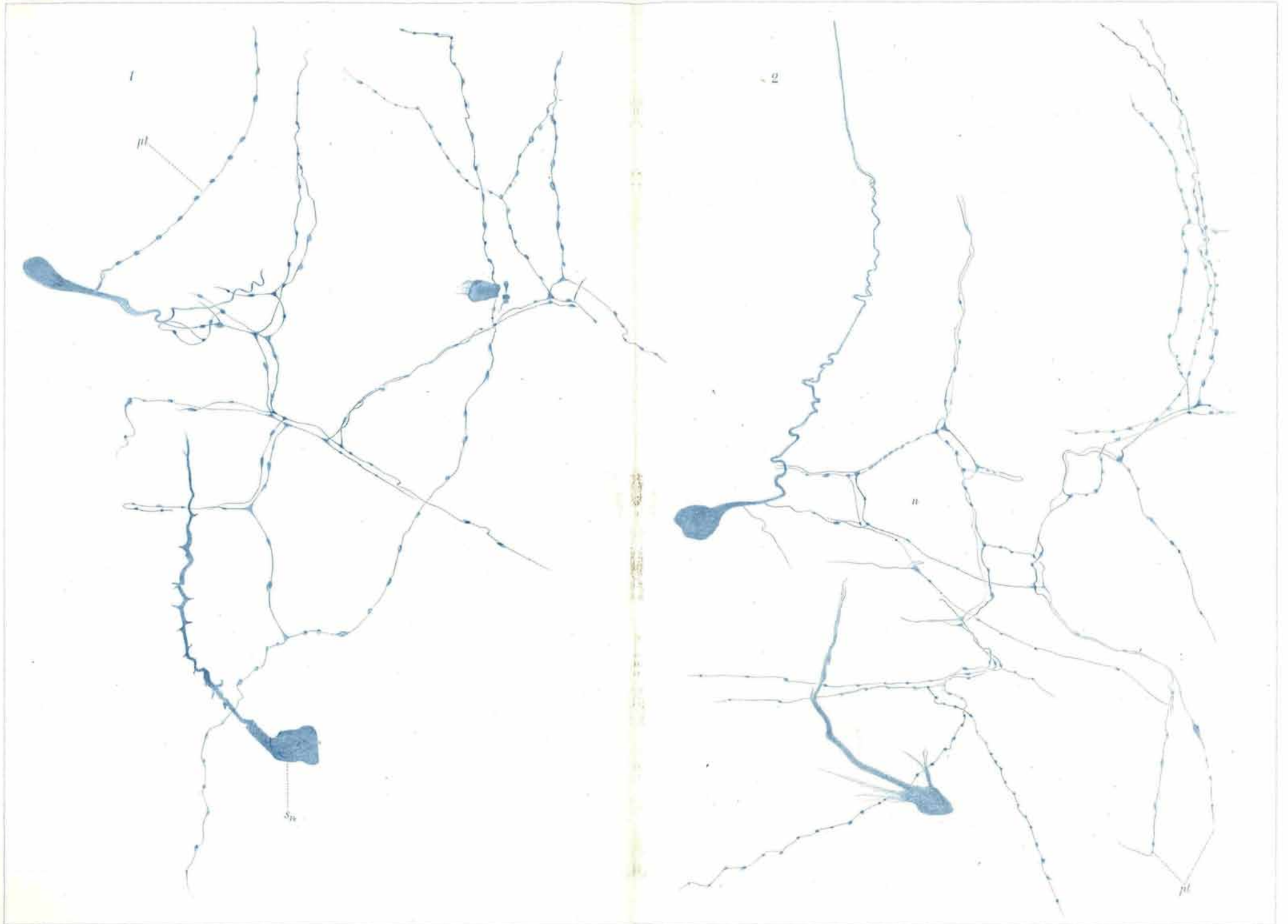
Tafel V, Fig. 6. Eine bipolare Ganglienzelle der Schlundkommissur und eine unipolare, deren Fortsatz gegen das Unterschlundganglion zieht.



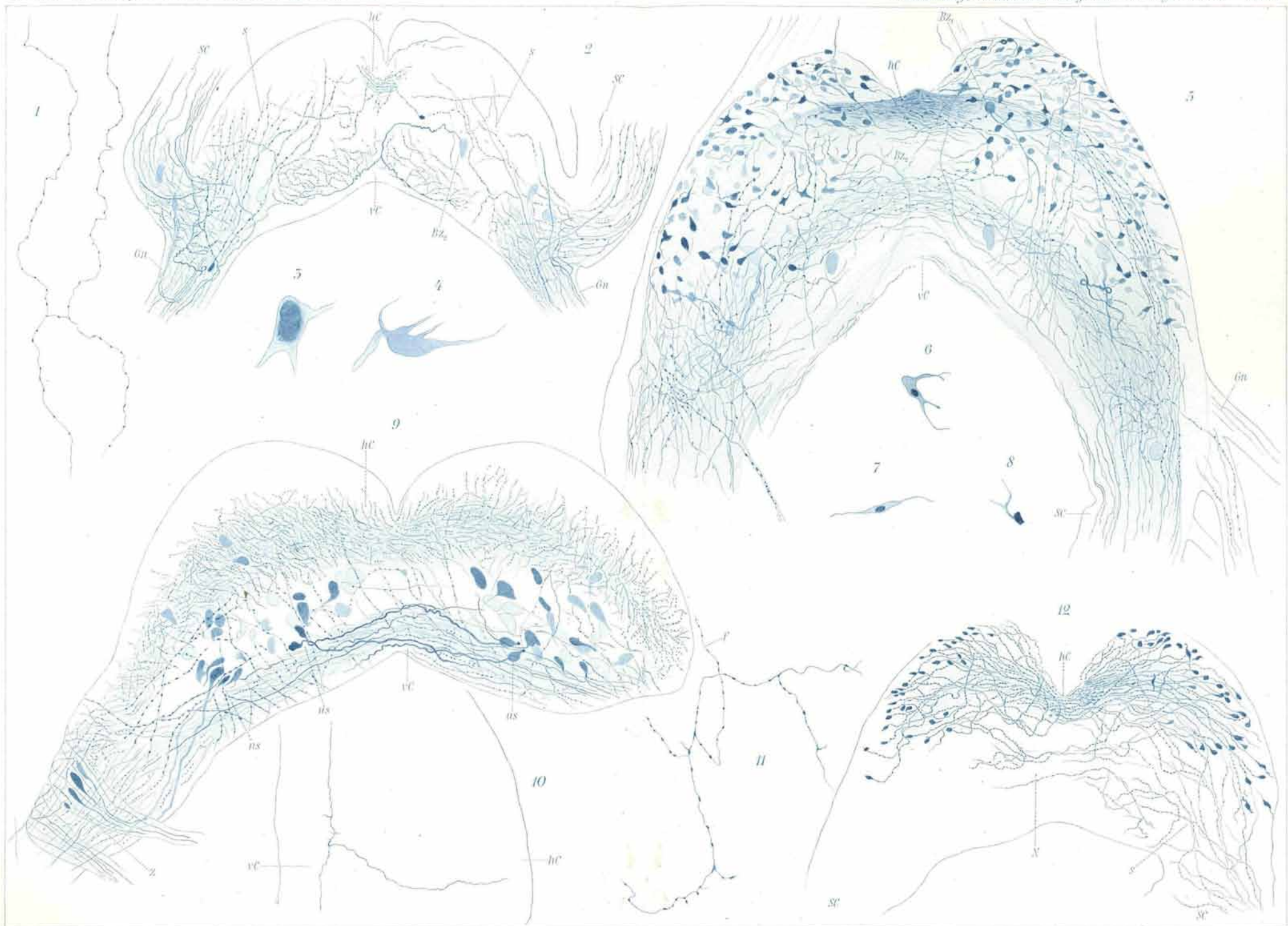
A. Dapfer auct. del.

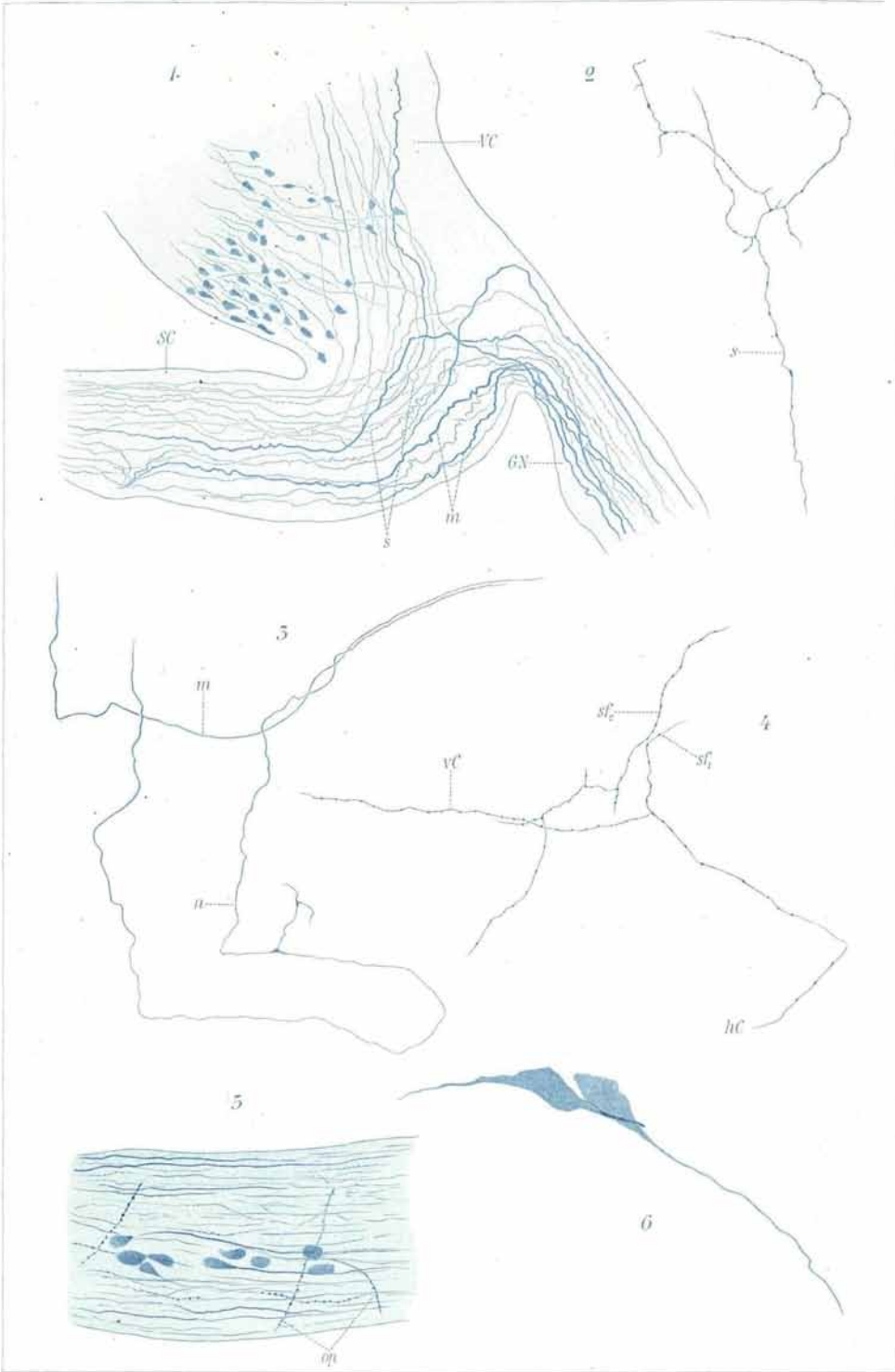
Reise von Carl Müller im Jahre 1848 nach Südamerika in Wien

20. Jahrgang, 1870, Heft 5, Tafel 19









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [15_2](#)

Autor(en)/Author(s): Krawany J.

Artikel/Article: [Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms. 281-316](#)