

# Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems des Regenwurmes.

Von

**Engelbert Dechant.**

(Mit 2 Tafeln und 2 Textfiguren.)

Im Sommer 1903 und dem folgenden Wintersemester untersuchte H. KRAWANY im II. zoologischen Institut der Wiener Universität das Zentralnervensystem des Regenwurms mit der Methylenblaumethode und förderte wesentlich unsere Kenntnis vom Aufbau dieses Zentralorgans. Als Fortsetzung jener Arbeit erscheint nun vorliegende Abhandlung, die ich im gleichen Institut unter Leitung des Prof. Dr. B. HATSCHKE und des Dozenten Dr. K. C. SCHNEIDER ausgeführt habe. Ich habe die angenehme Pflicht, beiden Herren für die Ratschläge und Winke, die mir so oft von ihnen zuteil wurden, hier meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Die Methode übernahm ich von meinem Vorgänger, wenngleich sie sich nicht ohneweiters auf den ganzen Wurm anwenden ließ, da einerseits bei der Injektionsmethode der dicke Hautmuskelschlauch das Durchtreten des Farbstoffes in das Epithel sehr erschwerte, andererseits bei der Imbibitionsmethode sich die Färbung auf das Epithel beschränkte und dann die hier so massenhaft vorhandenen Drüsenzellen bevorzugte, so daß eine Entwirrung behufs der weiteren Differenzierung mit Wasserstoffsperoxyd meist unmöglich wurde. Am günstigsten ist zur Untersuchung das Vorderende, da hier Muskel und Drüsenzellen an Ausdehnung zurücktreten, gleichzeitig aber die nervösen Elemente viel dichter angeordnet sind als in den regulären Körpersegmenten und so die Mängel einer elektiven Färbung, wie EHRLICH'S Methylenblau ist, sich nicht so fühlbar machen. Ich injizierte eine ziemlich konzentrierte Methylenblaulösung (gerade noch durchscheinend in der Glasröhre der Injektions-

spritze) durch die ventrale Körperwand des Wurmes. Der günstigste Moment tritt ein, wenn sich durch den Druck der Injektionsflüssigkeit die Mundhöhle vorstülpt. Nach 5—10' werden die vordersten Segmente abgeschnitten, die Haut wird auf dem Objektträger mit Nadeln ausgespannt, dann sieht man nach, ob sich Sinneszellen gefärbt haben. Ist dies der Fall, so wird die Haut auf dem Objektträger in die feuchte Kammer gegeben und mehrmals kontrolliert, bis das Optimum der Differenzierung eingetreten ist, was an den dunkelstahlblauen Sinnesnervenzellen zu erkennen ist. Jetzt wird das Objekt mit Ammoniummolybdänat fixiert, dann ausgewaschen, entwässert und eingeschlossen. Man kann auch schwächere Methylenblaulösungen verwenden, erhält dann nicht selten prachtvoll distinkte Präparate, muß aber länger warten; den Zeitpunkt des Optimums in diesem Falle zu treffen ist viel schwerer und der Erfolg bleibt häufig aus. Das Hinterende färbt man am besten nach der Imbibitionsmethode. Am schwierigsten sind in den regulären Körpersegmenten nervöse Elemente zu färben. Doch ist es mir gelungen, eine ganze Reihe brauchbarer Präparate auch aus dieser Region zu erhalten, die einerseits die Befunde, die ich am Vorderende gemacht habe, bestätigen, andererseits bezüglich der Verteilung der Nerven und Nervenzellen in diesen und der Innervation der Borstenfollikel neue Resultate ergaben.

### Literatur.

Während sich die Erforschung des Zentralnervensystems wirbelloser Tiere unter den Zoologen einer steigenden Beliebtheit erfreut, wird das periphere Nervensystem der Evertebraten arg vernachlässigt. Nur kleinere Arbeiten, die über den Rahmen vorläufiger Mitteilungen, denen in der Regel nichts folgt, meist nicht hinausgehen, liegen hier vor. Der Regenwurm bildet eine Ausnahme, indem wir durch die klassischen Untersuchungen v. LENHOSSÉKS (8) und die diese ergänzende Entdeckung freier Nervenendigungen durch SMIRNOW (16) und LANGDON (6, 7) über die nervösen Elemente des Regenwurmepithels genau unterrichtet sind. RETZIUS (10, 11) hat die LENHOSSÉK-SMIRNOWSchen Befunde bestätigt. HESSE (4) hat die anatomisch-morphologischen Verhältnisse des ganzen Nervensystems, insbesondere in den drei vordersten Segmenten klargelegt. Viel umfangreicher ist die Literatur über das von mir wieder aufgefundene Pharyngealganglion, das RETZIUS und HESSE nicht beobachtet, daher wahrscheinlich von der Literatur her gar nicht gekannt haben. Es wurde schon vor mehr als

40 Jahren von einer Reihe von Forschern (LEYDIG, CLAPARÈDE, DE QUATREFAGES, FAIVRE, CLARKE, LANKESTER) untersucht. Während alle diese Forscher das Ganglion nach den damaligen Mitteln der Technik nur anatomisch-morphologisch untersucht haben, hat VIGNAL (18) 20 Jahre später das Ganglion auch histologisch (allerdings recht dürftig) beschrieben. Die ältere Literatur ist in dem großen Werk von VEJDOVSKÝ (17) auf Seite 84 besprochen, so daß ich sie nicht wiederholen will. Auch das Schlundnervengeflecht (Eingeweidenervenplexus) ist schon längst bekannt. Entdeckt von QUATREFAGES, wurde es von den nachfolgenden Forschern, besonders von CLAPARÈDE genauer dargestellt. Die neueste Arbeit über das ganze Eingeweidenervensystem des Regenwurms ist die von VIGNAL (18).

### Spezieller Teil.

Mehrere Lumbricidenarten standen mir zur Verfügung. Für die Methylenblaumethode waren besonders günstig *Lumbricus rubellus* und *L. terrestris*, ebenso die größeren Exemplare von *Eisenia foetida*, während bei kleineren die Färbung teils mißlang, teils die Präparation zu schwierig wurde. Die Dorsalseite aller dieser Arten war wegen der tiefbraunroten Pigmentierung für starke Vergrößerungen nicht günstig. Bei *Lumbricus polyphemus*, bei dem das Pigment nicht so störte, wollte die Methode nie recht gelingen. Es färbten sich bei diesem Wurm neben nervösen Elementen immer noch viele andere Gewebsteile, so Muskelfasern, Stützzellen, stark verzweigte Bindegewebszellen, Blutgefäße usw., wodurch das mikroskopische Bild stark beeinträchtigt wurde. Dafür entschädigte mich dieser Wurm durch schöne Golgipräparate, die mir all das zeigten, was die früheren Autoren mit dieser Versilberungsmethode gesehen hatten.

Meine Untersuchungen erstrecken sich über das ganze ektodermale Epithel und über die nervösen Elemente an der Basis des Epithels, dazu kommt noch eine etwas kursorische Betrachtung der Nerven und Nervenzellen in der Längs- und Ringmuskulatur und endlich die Beschreibung des Pharyngealganglions.

#### I. Epithelinnervation.

Die nervösen Elemente im Epithel des Regenwurms sind Sinnesnervenzellen und freie Nervenendigungen.

Die Sinnesnervenzellen bzw. Sinnesorgane sind schon seit langem bekannt. Die Verteilung der Sinnesorgane über die ganze Körper-

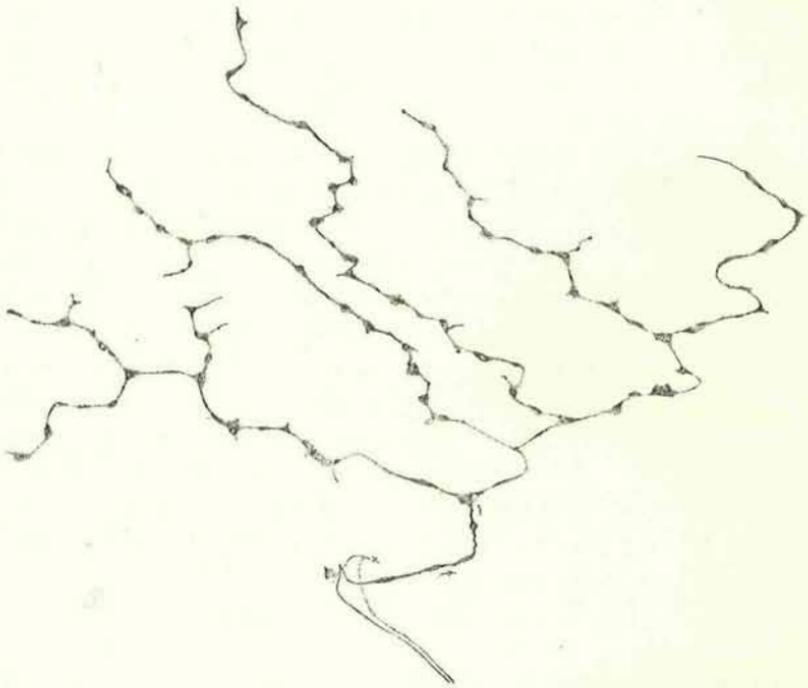
region und ihre Anordnung in drei Ringen entsprechend den vom Bauchmark entspringenden Ringnerven ist von HESSE und LANGDON genau erforscht worden. Ebenso sind wir durch die Arbeiten v. LENHOSSÉKS und die sie ergänzenden Untersuchungen von G. RETZIUS, SMIRNOW und LANGDON über die histologischen Verhältnisse der Sinnesnervenzellen unterrichtet, so daß nur wenig zuzufügen ist, da auch die Methylenblaumethode zu denselben Resultaten geführt hat. Die Sinnesnervenzelle erscheint nach dieser Färbung gewöhnlich schlank, spindelförmig, Ausnahmen (hervorgerufen durch exzentrische Lage des Kernes) kommen jedoch auch hier vor, das basale Ende der Sinnesnervenzelle spaltet sich gewöhnlich in zwei, seltener drei Äste, von denen einer der Hauptfortsatz ist, der in seinem weiteren Verlauf meist keinen Zweig abgibt. Dieser Hauptfortsatz tritt in das an der Basis des Epithels sich ausbreitende Netz ein, benutzt dann den nächstgelegenen in die Muskulatur eintretenden Nerv, um zum Bauchmark zu gelangen und sich hier y-förmig aufzuteilen. Die anderen Fortsätze der Sinnesnervenzellen, Nebenfortsätze (protoplasmatische Fortsätze der älteren Autoren) teilen sich im basiepithelialen Netz in eine große Zahl von kleinen faserigen Ästen auf, die meist schon nach kurzem Verlauf im Netz endigen. LANGDON bestreitet, daß Haupt- und Nebenfortsätze am Aufbau des subepithelialen Geflechtes teilnehmen, woran aber nicht im geringsten zu zweifeln ist. Charakteristisch ist, daß an Fortsätzen der Sinnesnervenzellen nach Methylenblaufärbung nie Varikositäten zu beobachten sind. Im distalen Teil der Sinnesnervenzelle kann man häufig eine Fibrille nachweisen, die vom oberen Ende bis zum Kern zieht; ihr weiterer Verlauf entzieht sich durch die starke Farbaufspeicherung im Kern der Beobachtung. Von der Spitze der Sinnesnervenzellen strahlen häufig sternförmig 6—10 äußerst zarte Fasern aus, die meist schwach bogenförmig gekrümmt sind. Die Länge dieser Fasern ist ungefähr gleich der doppelten bis dreifachen Dicke des Sinnesnervenzellkopfes. Dieser zierliche Stern ist nur bei starken Vergrößerungen zu sehen. Er findet sich an den meisten Sinnesnervenzellen des Prostomiums und der Mundhöhle; ob er an den Segmenten ebenfalls vorkommt, habe ich nicht entscheiden können. Die Bedeutung dieser Fasern erscheint mir rätselhaft. An einen Vergleich mit Sinneshaaren, wie sie FLEMMING (3) von den Pinselzellen bei *Helix* beschreibt, ist nicht zu denken, da die Fasern über die Cuticula nicht hinausragen, wie man sich an Umschlagstellen überzeugen kann, mithin mit Haaren oder Stäbchen nicht identisch sind.

Im Prostomium ist die Zahl der Sinnesnervenzellen viel größer als RETZIUS (15) nach der Golgimethode gesehen hat. Man sieht nämlich an Prostomien, die mit Methylenblau oder Silbernitrat möglichst vollständig gefärbt sind, die Sinnesnervenzellen so dicht stehen, daß sie allein das Epithel zu bilden scheinen. An vollständig gefärbten Präparaten sieht man auch, daß die meisten Sinnesnervenzellen zu Sinnesorganen gruppiert sind. Daneben kommen aber auch isolierte Sinnesnervenzellen vor. Die Behauptung LANGDONS, daß alle Sinnesnervenzellen zu Sinnesorganen angeordnet sind, kann richtig sein, ist aber von keiner spezifischen Nervenmethode bisher bestätigt worden. Erwähnen will ich noch, daß die Sinnesnervenzellen des Prostomiums und der Mundhöhle dem hier höheren Epithel entsprechend viel schlanker sind als die Sinnesnervenzellen der Körpersegmente.

Außer den Sinnesnervenzellen sind im Epithel des Regenwurmes noch freie Nervenendigungen bekannt, die A. SMIRNOW und unabhängig von ihm FANNY LANGDON gleichzeitig entdeckt und beschrieben haben. Die Untersuchungen SMIRNOWS sind dann von RETZIUS (10) bestätigt worden. Alle haben bisher die freien Nervenendigungen nur mit der Golgimethode nachweisen können. Versuche mit Methylenblau, die SMIRNOW angestellt hatte, schlugen fehl. Mir ist es nun gelungen, diese freien Nervenendigungen nicht nur mit der von SMIRNOW angegebenen Modifikation der Golgimethode, sondern auch mit Methylenblau darzustellen und so mit dieser besseren Methode Genaueres über ihren weiteren Verlauf im Epithel zu erfahren. Mit der Golgimethode sieht man, wie aus der Muskulatur kommende Nervenfasern gegen das Epithel hinziehen, an der Basis des Epithels meist am basiepithelialen Netze teilnehmen, sich hier wiederholt teilen, dann in feine, in das Epithel aufsteigende variköse Fäden übergehen. Auch diese Fäden teilen sich oftmals, um schließlich als feinste Fasern im Epithel in verschiedener Höhe zu endigen. SMIRNOW fügt sodann noch hinzu: „Einige der intraepithelialen Nervenfasern erreichen fast die Oberfläche des Epithels, biegen aber unterhalb der Cuticula bogenförmig um und verlaufen eine Strecke weit nach abwärts, um in verschiedener Höhe frei zu endigen.“ Mehr kann man an Querschnitten nicht beobachten. Auch mit Methylenblau würde man an Querschnitten kaum mehr finden können. Da ich aber mit Methylenblau Flächenpräparate gemacht habe, an denen Querschnittsbilder an den Umschlagstellen erscheinen, so kann ich die sogenannten freien Nervenendigungen der früheren Autoren bis zu

ihrem Ende (nach der Methylenblaumethode) verfolgen. Zunächst läßt sich nun leicht feststellen, daß alle in das Epithel aufsteigenden Fasern sich wohl in verschiedener Höhe des Epithels teilen, daß aber alle ihre Äste die Oberfläche erreichen, hier mit rechtem oder stumpfem Winkel umbiegen und weiterziehen, um sich an der Oberfläche in eine große Anzahl von Ästchen aufzuteilen und sich so nach allen Seiten gleichmäßig über einen großen Teil der Epitheloberfläche auszubreiten (Fig. 6, Tafel II, Textfig. 1 u. 2).

Fig. 1.



Superfizielle Nervenendigungen, um ein Drittel vergrößert und über dem basiepithelialen Netz (Fig. 1, Taf. I) gelagert zu denken. Der untere Pfeil markiert die Basis des Epithels, der obere das Umbiegen der Faser zur Oberfläche. Die mit dem Kreuz bezeichnete Faser ist der Hauptfortsatz einer Sinnesnervenzelle.

Diese oberflächlichen Nervenendigungen (ich will sie superfizielle Nervenendigungen nennen) erscheinen also als direkte Fortsetzungen der von den früheren Autoren mit der Golgimethode gefundenen „freien Nervenendigungen“. Außer diesen superfiziellen Nervenendigungen gibt es im ganzen Regenwurmepithel keine anderen Nervenendigungen, somit auch keine in verschiedener Höhe des Epithels frei endigenden Nervenfasern, wie die früheren Autoren angenommen haben. Der Irrtum dieser beruht darauf, daß in den Querschnittspräparaten die nicht

immer ganz senkrecht aufsteigenden Fasern häufig abgeschnitten sind und so freie Nervenendigungen vortäuschen, hauptsächlich aber, weil das Silbernitrat die Fasern nur unvollständig imprägniert hat. Daß dem so ist, beweisen die häufig knopfförmig verdickten Enden, von denen SMIRNOW spricht. Zwischen den mit der Golgimethode und mit Methylenblau gefärbten Nervenfasern muß ich einen Unterschied erwähnen, der aber nicht für zwei verschiedene nervöse Elemente spricht, sondern nach meiner Ansicht nur auf ein verschiedenes Verhalten dieser Fasern beiden Farbstoffen gegenüber zurückzuführen ist. Die Nervenfasern erscheinen nämlich mit Methylenblau viel dicker als die entsprechenden Fasern bei Golgibehandlung, auch die Varikositäten sind viel stärker und speichern den Farbstoff viel mehr auf als die Fasern selbst, sind daher meist dunkelgefärbt. Doch kann man in diesen stark gefärbten Knötchen nicht selten eine tiefblaue Neurofibrille hindurchziehen sehen. Die Teilungsstellen sind immer varikös verdickt. Bei der Betrachtung der einzelnen Fasern von der Oberfläche des Epithels gegen innen zu sieht man, daß die Varikositäten, wenn die Fasern in das Netz eintreten, an Größe und Zahl meist sehr stark abnehmen, bis schließlich die Faser ganz frei von Varikositäten wird. Diese starken Varikositäten sind für die superfizialen Nervenendigungen sehr charakteristisch und, ausgenommen die feinsten Verzweigungen, immer anzutreffen. Alle superfizialen Nervenendigungen breiten sich zwischen den einzelnen Zellköpfen aus, direkt unter der Cuticula, in ein und derselben Höhe, so daß sie selbst bei starken Ölimmersionen immer gleichzeitig ins Gesichtsfeld treten. Auch die feinsten Ästchen stehen in diesem Niveau, nur sehr selten biegen sie auf eine ganz kurze Strecke nach abwärts, um dann frei zu enden, was aber sehr fraglich ist. Wahrscheinlich dürften alle diese feinsten Fasern immer mit Epithelzellen (Sinnes- und Drüsenzellen) in Beziehung treten und so eine Innervation dieser Zellen an ihrem oberen Ende herbeiführen. Die direkte Verbindung der Sinnesnervenzelle mit den superfizialen Nervenendigungen habe ich in zahlreichen Fällen konstatieren können. Man sieht, wie ein feiner Ast, der mit einer durch das Epithel aufsteigenden starken Faser zusammenhängt und eine der letzten Verzweigungen dieser Faser darstellt, an der Spitze der Sinnesnervenzelle sich an diese anlehnt und in die Sinnesnervenzelle übergeht (Fig. 10, Tafel II). Es ist nicht eine Berührung, sondern eine direkte Verbindung (Verschmelzung). Wahrscheinlich dürfte diese Faser eine distale Fortsetzung der Sinnesnervenzellenfibrille (bzw. eine von den Sinnesnervenzellenfibrillen) sein, es

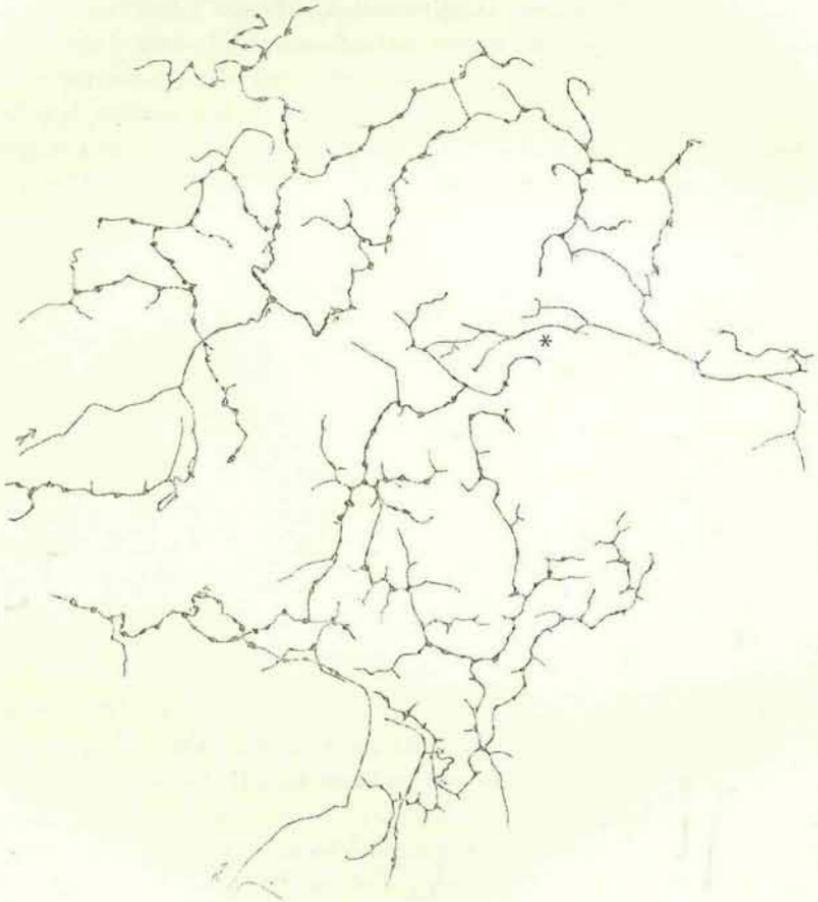
kann aber auch diese Faser direkt den superfizialen Nervenendigungen entstammen. Die vorher erwähnte Faserkrone der Sinnesnervenzelle habe ich nie mit freien Nervenendigungen in direkter Verbindung gesehen. Bei den Drüsenzellen konnte ich nirgends eine so sichere Verbindung der superfizialen Nervenendigungen mit der Zelle nachweisen wie bei den Sinnesnervenzellen. Ich konnte hier nur sehen, wie die feinsten Ästchen gegen die Drüsenzelle hinziehen, bevor sie aber die Zelle erreichen, frei enden, oft auch, daß eine stärkere Faser den Kopf der Drüsenzelle in einiger Entfernung umkreist, von dieser Faser dann wiederum feinste Ästchen gegen die Drüsenzelle hinziehen, und frei enden. In beiden Fällen handelt es sich offenbar um eine Innervation der Drüsenzelle, worüber bessere Methoden genauere Aufschlüsse ergeben dürften. Eine Innervation der Stützzellen habe ich nirgends sehen können, weder an der Spitze noch an der Basis. Vielleicht werden diese Zellen gar nicht innerviert. Das Anlagern von Nervenfasern an Epithelzellen, wie es SMIRNOW beschreibt, dürfte mit einer Innervation nichts zu tun haben und nur eine zufällige Erscheinung sein, die wegen der großen Zahl der aufsteigenden Nervenfasern im reich innervierten Epithel (besonders im Vorderende) häufig beobachtet werden kann. Denn auch diese Fasern ziehen immer zur Oberfläche, ohne einen feinen Ast an die ganz nahe gelegene Zelle abzugeben.

In den superfizialen Nervenendigungen kommen hie und da echte Anastomosen vor (zweifellos Anastomosen von Fibrillen), die vielleicht eine Annäherung an das hypothetische Elementargitter, das APÁTHY (1) an Stelle der Endbäumchen vermutet, herstellen dürften (Fig. 6, Tafel II). In Fig. 6 sind solche Anastomosen zwischen zwei Nervenfasern abgebildet. Da diese Umschlagstelle zur genauen Beobachtung des Faserverlaufes nicht sehr geeignet ist und trotz aller Vorsicht beim Zeichnen leicht Fehler unterlaufen können, so habe ich eine andere Stelle abgebildet, wo man ohne viel Drehung der Mikrometerschraube die Verbindung zweier Fasern ganz sicher erkennen kann, wobei jeder Irrtum ausgeschlossen ist (Textfig. 2). Man sieht hier sehr klar, wie zwei von einander vollständig getrennte Fasern zur Oberfläche aufsteigen, sich hier über eine große Fläche ausbreiten und an der bezeichneten Stelle verbinden. Die Kontinuität habe ich an gut gefärbten Präparaten mehrmals konstatieren können, so daß daran nicht zu zweifeln ist.

Die superfizialen Nervenendigungen sind über die ganze Körperoberfläche verbreitet und überall im Ektoderm anzutreffen,

besonders schön und dicht natürlich am reich innervierten Vorderende. Hier gleichen sie bei schwacher Vergrößerung oft einem zierlichen Mosaik, so daß man sich leicht verleiten ließe, ein Epithelmosaik mit gefärbten Zellgrenzen, wie es RETZIUS mit der Ver-

Fig. 2.



Die zwei mit den Pfeilen bezeichneten Nervenfasern verbinden sich an der Oberfläche an der mit \* bezeichneten Stelle. Die beiden Fasern sind also in Kontinuität. Von den kleinen Pfeilen bedeuten wieder die einen das Passieren der Epithelbasis, die anderen das Umbiegen zur Oberfläche.

silberungsmethode bei *Lumbricus* dargestellt hat, zu sehen. Dieses von RETZIUS (15) gezeichnete Epithelmosaik, das ich übrigens an mißglückten Methylenblaupräparaten auch erhalten habe, hat mit den superfizialen Nervenendigungen außer seiner oberflächlichen Ähnlichkeit nichts gemeinsames.

Die zu den superfizialen Nervenendigungen gehörigen Nervenzellen habe ich ebensowenig wie SMIRNOW, LANGDON und RETZIUS finden können. Ich kann nur vermuten, daß gewisse Zellen der Ganglienkette, nämlich die an der Oberfläche aller Ganglien, besonders zahlreich im oberen und unteren Schlundganglion vorkommenden, meist bipolaren Ganglienzellen (die bedeutend kleiner sind als die gewöhnlichen birnförmigen Ganglienzellen) als die Ursprungselemente dieser freien Nervenendigungen aufzufassen sind, und stütze meine Vermutung auf die Eigentümlichkeit, daß die Fortsätze dieser Ganglienzellen genau dieselben charakteristischen großen Varikositäten, die sonst im ganzen Nervensystem des Regenwurmes nirgends so stark ausgebildet sind, aufweisen wie die superfizialen Nervenendigungen.

Schließlich will ich erwähnen, daß diese superfizialen Nervenendigungen bisher bei Wirbellosen noch gar nicht beobachtet worden sind. Bei Wirbeltieren hat RETZIUS (14) jenen vielleicht entsprechende, aber nicht ganz oberflächlich verlaufende Nervenfasern beschrieben und gezeichnet. Höchst wahrscheinlich sind sie bei den Wirbellosen nicht auf den Regenwurm allein beschränkt, sondern haben gewiß eine weite Verbreitung im Tierreich, was wohl das Studium von Flächenpräparaten, die mit Nervenmethoden behandelt worden sind, in verschiedenen Tierklassen nicht allzu schwer beweisen könnte.

Im innersten Teil der Mundhöhle treffen wir noch andere Nervenendigungen an, die von RETZIUS und SMIRNOW beschriebenen Kolbenfasern, über deren nervöse Natur man bisher nicht im klaren ist. LANGDON hält die Kolbenfasern für Drüsenzellen, da sie mit KLEINENBERGS Hämatoxylin sehr schlanke Drüsenzellen aus dieser Region gefärbt hat, RETZIUS (10) für echt nervöse Elemente.

Ich schließe mich letzterer Ansicht an. Die Kolbenfasern (der Name rührt von RETZIUS her. SMIRNOW bezeichnet sie als Geschmackszellen; wenn auch die dickeren Kolbenfasern sehr zellenähnlich sind, so ist doch der erstere Ausdruck vorzuziehen, da Kerne nie zu sehen sind) durchziehen zu einem dicken Fibrillenbündel vereinigt die Muskulatur und sind auf weite Strecken gegen innen zu zu verfolgen. Bei ihrem Eintritt in das Epithel treten sie auseinander und bilden nicht selten ein in der Form den Sinnesknospen gleichendes Büschel (Fig. 11, Tafel II). In den meisten Fällen ist im Epithel eine solche Anordnung der Kolbenfasern zu Büscheln nicht zu sehen. Vielmehr sind sie dann über das ganze

Epithel gleichmäßig verteilt und ziemlich dicht angeordnet. Die Kolbenfasern sind Fasern, nicht stärker als die Hauptfortsätze der Sinnesnervenzellen, beim Eintritt in das Epithel nehmen sie allmählich an Dicke zu, bis sie etwas unterhalb der Epitheloberfläche die größte Dicke erreicht haben, um sich dann wieder gegen die Oberfläche hin kurz zuzuspitzen. Im erweiterten Teil, der oft gedreht erscheint und ein bandförmiges Aussehen annimmt, habe ich oft 2—3 Fibrillen nachweisen können. Die Dicke der Kolbenfasern schwankt übrigens sehr, man kann von den feinsten Fasern, die viel feiner sind als die aufsteigenden Fasern der superfizialen Nervenendigungen, bis zu ziemlich dicken Gebilden, welche die Stärke sehr schlanker Sinnesnervenzellen haben, alle möglichen Übergänge bemerken. Im ganzen Verlauf der Kolbenfasern ist nirgends eine Aufteilung zu beobachten. Die Zahl der Kolbenfasern ist ungemein groß, sie bilden im innersten Teil der Mundhöhle das weitaus vorherrschende Element (Sinnesnervenzellen kommen nur ganz vereinzelt vor und fehlen weiter gegen innen zu ganz), so daß man das ganze Epithelfeld im Bereich der Kolbenfasern als Kolbenfaserregion bezeichnen kann.

Wie die Kolbenfasern, haben auch im Epithel gelegene Nervenzellen (Ganglienzellen) nur eine beschränkte Verbreitung. Ich habe diese Nervenzellen im Epithel des Prostomiums hie und da angetroffen. Sie liegen gegen die Basis des Epithels hin und sind meist unipolar. Ihre Fortsätze ziehen gegen innen zu und teilen sich in der Ringmuskulatur in die kleineren Äste auf.

Von den Lichtzellen, die HESSE (5) beim Regenwurm gesehen hat, konnte ich weder mit Methylenblau noch mit Hämalaun nach der von HESSE angegebenen Methode etwas finden. Ebenso wenig konnte ich von den nach HESSE im Prostomium vorkommenden Ganglien etwas bemerken, die ganze Lichtzellkomplexe in ihrem Bereiche beherbergen sollen. Wenn diese Zellhaufen im Prostomium wirklich aus Ganglienzellen beständen, so müßte ich sie in meinen zahlreichen Prostomiumpräparaten sicher gesehen haben. Denn daß eine spezifische Nervenfärbung ganze Ganglien konstant ungefärbt ließe, ist unmöglich.

## II. Basiepithelialer Nervenplexus.

Im vorigen Abschnitt habe ich erwähnt, daß sämtliche in das Epithel eintretende Nervenfasern ein an der Basis des Epithels gelegenes Netz zu passieren haben, das ich nun näher beschreiben will. Von den älteren Autoren wurde es bisher nur im Querschnitt

betrachtet und als basiepitheliales Geflecht bezeichnet. Es ist überall anzutreffen, besonders schön natürlich wieder am Vorderende (Fig. 1, Tafel I), während in der mittleren Körperregion nur wirr verlaufende Neurofibrillen dasselbe andeuten. Es gleicht einem lockeren, verfilzten Gewebe mit weiteren oder engeren Maschen, je nach seiner Lage im Körper, ganz vorne im Prostomium sind die einzelnen Maschen durchschnittlich kaum größer als der Querschnitt einer Stützzelle. Das Netz besteht vorwiegend aus den zu den Sinnesnervenzellen und den superfizialen Nervenendigungen gehörenden Fibrillen, die sich voneinander durch ihre verschiedene Tinktion sehr leicht unterscheiden lassen und aus den kürzeren Nebenfortsätzen der Sinnesnervenzellen. Die angeführten Fasern reichen aber nicht hin, den Reichtum an Neurofibrillen im Netz zu erklären, um so weniger, als die Nervenfasern der Sinnesnervenzellen und freien Nervenendigungen schon nach kurzem Verlauf im Netze in den nächstgelegenen Nerv eintreten, der senkrecht die Muskulatur durchzieht. Auch Nervenzellen kommen, wenn man von der Schlundhöhle und dem Hinterende absieht, in und unmittelbar unter dem Epithel nur ganz vereinzelt vor, so daß ihre Fortsätze nicht in Betracht kommen können. Ein Teil der Nervenfasern stammt von den eintretenden Nerven und scheint hier im Netz zu verlaufen. Die Herkunft der übrigen Fibrillen bleibt aber noch immer rätselhaft.

Charakteristisch ist, daß die Fasern, die im Netz verlaufen, viel zarter und blasser sind als die Fortsätze der Sinnesnervenzellen oder die superfizialen Nervenendigungen. Regelmäßige Varikositäten wie an den superfizialen Fasern sind nur an den feinsten Fibrillen zu sehen und dann viel kleiner als bei den freien Nervenendigungen, die übrigen Fibrillen sind nicht varikös, wenn man von den unregelmäßigen Schrumpfungerscheinungen dieser Fibrillen, ja ganzen Fibrillenbündel absieht, die durch die Wirkung des starken Fixationsmittels entstanden sind. Zwischen den Maschen des Netzes sind echte Anastomosen und in der Ebene des Netzes endigende Nervenfibrillen leicht nachzuweisen. Diese Endigungen sind wahrscheinlich nur scheinbare und dürften auf unvollkommener Färbung beruhen.

Im Prostomium gegen die Mundhöhle zu nehmen am Aufbau des Netzes ganze Nervenstämme teil, die in das Netz eintreten und hier durch weite Strecken zu verfolgen sind. In ihrem Verlauf geben sie zahlreiche Äste ab, die gleichfalls im Netze verbleiben und sich in feinste im Netz endigende Fasern aufsplintern. Oft sind an diesen dicken Nerven in regelmäßigen Abständen Kerne

zu beobachten, die den Nerven außen anlagern. Sie sind meist oval geformt, verhältnismäßig sehr groß, sehr stark abgeplattet und umgreifen rinnenförmig den Nerven. Sie sind zweifellos die Kerne von Bindegewebszellen, die den ganzen Nerv in seinem Verlauf einschließen, ähnlich wie die SCHWANNsche Scheide bei Wirbeltieren den Achsenzylinder einhüllt (Fig. 8, Tafel II).

In der Mundhöhle werden die Verhältnisse komplizierter. Zahlreiche Nervenzellen sind in das Netz eingelagert. Starke Fibrillenbündel stellen den Hauptbestandteil des Nervennetzes dar, isolierte Fasern treten nur als Verbindungen der dicken Fibrillenbündel auf und haben keine so weite Verbreitung wie im gewöhnlichen Hautepithel. Die Nervenzellen sind entweder in die Faserbündel eingeschaltet oder kommen zwischen ihnen vor. Im letzteren Falle treten die Fortsätze der Nervenzellen in die Faserbündel ein. Nach längerem oder kürzerem Verlauf teilen sich die Fortsätze mehrfach auf und entziehen sich schließlich der Beobachtung. Charakteristisch für diese Nervenzellen ist, daß ihre Fortsätze ganz glatt sind und nirgends Varikositäten erkennen lassen. Die Nervenzellen selbst sind meist bipolar, lang spindelförmig, daneben kommen aber seltener kleinere Nervenzellen von dreieckiger gedrungener Gestalt mit einem Hauptfortsatz vor, der sich aber schon nach sehr kurzem Verlauf in zwei gleichstarke Äste gabelt, ein Verhalten, welches eine auffallende Ähnlichkeit mit dem der Spinalganglienzellen der Wirbeltiere zeigt.

In der Kolbenfaserregion bilden einen Hauptbestandteil des basiepithelialen Netzes die zahlreichen Fortsätze großer, in der Tiefe gelegener unipolarer Nervenzellen (Fig. 3, Tafel I). Die Hauptfortsätze dieser großen Nervenzellen steigen senkrecht gegen die Basis des Epithels auf, verzweigen sich in mehrere noch immer sehr starke Äste, die selbst wieder sich oftmals teilen und lange Fasern bilden, welche in ihrem weiteren Verlauf in die Fibrillenbündel des Netzes eingeschaltet werden. Die Kolbenfasern selbst beteiligen sich nicht am Netz, sondern durchqueren es, ohne einen Ast in dasselbe abzugeben.

Man kann in der Mundhöhle zwei Netztypen unterscheiden. Der erste Typus schließt sich dem allgemeinen Netztypus an, wie er über die ganze Haut verbreitet ist. Er unterscheidet sich von diesem durch das regelmäßige Vorkommen der Nervenzellen und durch die Tendenz der Fibrillen, sich zu Fibrillenbündeln zu vereinigen, wahrscheinlich eine Folge der reicheren Innervation. Ganz abweichend davon ist der zweite Typus gebaut, der sich weiter

gegen innen zu in der Pharyngealregion findet und in seiner extremsten Form ein Netzwerk mit großlumigen Maschen darstellt, deren breite Ränder miteinander verlötet sind (Fig. 7, Tafel II). Überkreuzungen der Ränder sind nur vereinzelt anzutreffen. Auf den ersten Blick würde man das Ganze für ein bindegewebiges Maschenwerk halten. Nervenfibrillen und Nervenzellen, die in den Maschenrändern vorkommen und diese fast ausschließlich bilden, schließen jeden Zweifel an der nervösen Natur aus.

Dieses Netz gleicht ganz dem Gitter, das BETHÉ in seiner Anatomie und Physiologie des Nervensystems beschreibt. Das Durchziehen der Fibrillen durch zwei aufeinanderfolgende Nervenzellen, wie es BETHÉ angibt, habe ich bei diesem Netze hier nicht beobachten können. Die großen Lumina der Maschen werden von feineren Fibrillenbündeln, in die oft die Fortsätze der Sinnesnervenzellen eintreten, und von feinsten Fasern (Fibrillen?) durchzogen, die mit den Maschenrändern zusammenhängen. In einigen Präparaten konnte ich bei diesem Netztypus die oben erwähnten Bindegewebszellkerne auch an den Maschenrändern bemerken, diese in regelmäßigen Abständen begleitend. Wahrscheinlich dürften sie überall an den breiten Maschenrändern vorhanden sein als Kerne der Bindegewebszellen, welche die Fibrillenbündel einhüllen; sie sind aber meist nicht zu sehen, da die Methylenblaufärbung nur ganz zufällig auch als spezifische Kernfärbung auftritt.

Die beiden letzterwähnten Netztypen gehören schon dem Eingeweidenervenplexus an, der gewöhnlich als selbständiges Nervenzentrum aufgefaßt wird, analog dem sympathischen Nervensystem der Wirbeltiere. Beide Netztypen sind voneinander nicht scharf abgeschlossen; Übergänge von einem zum anderen sind leicht zu finden, ebenso wie zwischen dem ersten Typus und dem an der Körperhaut vorkommenden gewöhnlichen Netz keine scharfe Grenze besteht, so daß der Eingeweidenervenplexus nur als besonders differenzierter Teil des gewöhnlichen basiepithelialen Netzes anzusehen ist, dessen weitgehende Differenzierung (Reichtum an Fibrillenbündeln und Nervenzellen) zum großen Teil zur Innervierung der Pharyngealmuskulatur dient.

Wir stoßen da auf eines der wichtigsten, aber auch dunkelsten Kapitel der ganzen Nervenlehre bei den Wirbellosen, auf die Frage nach der Innervation der glatten Muskulatur oder nach dem Zusammenhang zwischen Muskel und Nerv. Nur wenige Forscher dürfen sich rühmen, Licht in dieses dunkle Gebiet gebracht zu haben. Am besten und deutlichsten hat wohl ΑΡΑΤΗΥ (1) diese

verwickelten Verhältnisse mit seiner Goldchloridmethode klargelegt und verständlich gemacht. Er zeigte nämlich, daß bei Hirudineen die Primitivfibrillen sich an die starken Muskelfasern eng anlegen und stellenweise in diese eindringen. Auch bei Oligochäten sind zwei Versuche zu verzeichnen, diesem schwierigen Problem näher zu treten. Sie rühren von G. RETZIUS (11) und F. LANGDON (7) her, die mit der Golgimethode den Verlauf von Nervenfibrillen über Muskelfasern hin nachweisen konnten, womit die Lösung der Frage bei den Oligochäten wohl nur angebahnt, nicht aber selbst gegeben wurde.

Das gleiche Verhalten habe ich auch mit Methylenblau konstatieren können, da sich, wie erwähnt, Muskel und Nerv oft gleichzeitig färbten. Man sieht dann nicht nur Nerven- und Muskelfaser dicht beieinander durch lange Strecken parallel laufen, sondern auch mitten zwischen Muskelfasern Nervenfibrillen hin- und herziehen, die oft zwischen den Muskelfasern frei endigen. Ein Herantreten von Nervenfibrillen an Muskelfasern habe ich mit vollständiger Sicherheit nicht sehen können, wenn auch feine Protoplasmafäden oder Muskelfäserchen, die von einer dicken Muskelfaser ausgehen, Neurofibrillen leicht vortäuschen ließen. Da ich aber diese Fasern auf größere Strecken nicht verfolgen konnte, so legte ich ihnen auch keinen Wert bei. Doch glaube ich von anderer Seite der Muskelinnervation etwas näher zu kommen.

In der Mundhöhle kommen schräg gegen das Epithel ziehende ziemlich dicke Muskelfasern vor, die sich gegen das Epithel hin dichotomisch bis in feinste Muskelfibrillen aufteilen. Einzelne dieser feinsten Muskelfasern gehen direkt in die Neurofibrillenbündel des basiepithelialen Netzes über und entziehen sich hier nach meist kurzem Verlauf der Beobachtung. Ob diese Muskelfasern in den Fibrillenbündeln frei auslaufen oder ob sie, was wahrscheinlicher ist, mit den Neurofibrillen irgendwie in Verbindung treten, habe ich nach meinen Präparaten nicht entscheiden können. Dazu wären distinktere Methoden als Methylenblau notwendig, etwa APÁTHYS Goldchlorid oder RAMÓN Y CAJALS neuere Silbertinktionen.

### III. Verhältnisse im Hautmuskelschlauch.

Von jedem Ganglion des Bauchmarks entspringen jederseits zwei starke Nerven, von denen der hintere ein Doppelnerv ist, der sich bald in zwei Stämme teilt. Diese ziehen schräg durch die ventrale Muskelplatte an der Grenze des akzessorischen Feldes und des Bauchfeldes gegen die untere Borste des ventralen Borstenpaares,

biegen zwischen der Längs- und Ringmuskulatur nach der Dorsalseite um, um dann an der Grenze der beiden Muskelschichten weiter zu laufen. Von dem hinteren Doppelnerv (der Doppelwurzel) zweigt noch ein schwächerer Nerv ab, der ganz nach rückwärts zieht und in der Nähe der intersegmentalen Furche verläuft. Der vordere Nerv der Doppelwurzel liegt ungefähr in der Mitte des Segmentes und gibt in seinem weiteren Verlauf Äste an die Borstenfollikel ab, die immer unmittelbar von dem Nerv gegen das Vorderende des Tieres zu gelegen sind. Alle diese Ringnerven laufen streng parallel mit den Segmentfurchen.

Im Gegensatz zu HESSE und LANGDON unterscheide ich vier Ringnervenpaare. Der erste Ringnerv gibt in der Muskelschicht einen Seitenast gegen die Ventralseite ab, der sich mit dem der Gegenseite verbindet. Auch von dem hinteren Nerven der Doppelwurzel und von dem von der Doppelwurzel nach rückwärts abzweigenden, kleinen Nerven (dem von den früheren Autoren übersehenen vierten Ringnerven) gehen Seitenäste ab, die aber mit den entsprechenden Ästen der Gegenseite nicht verbunden zu sein scheinen. Vom vierten Ringnerven ziehen oft feine Fasern nach rückwärts in den ersten Ringnerv des nächstfolgenden Segmentes hinein, wodurch eine Verbindung der nervösen Leitungsbahnen zweier Segmente auch in der Peripherie hergestellt ist. Die tief einschneidende intersegmentale Furche bildet somit keine Grenze der Leitung. Zwischen dem zweiten und dritten Ringnerven sind oft Anastomosen wahrzunehmen. Die auf der ersten Tafel dargestellte Skizze (Fig. 4) soll zur Erläuterung des Vorhergehenden und des Nachfolgenden dienen.

LANGDON hat mit Alaunkarmin eine beträchtliche Anzahl von bipolaren Ganglienzellen in den Ringnerven nachgewiesen. Die Zahl der Nervenzellen in jedem Ringnerven einer Seite schwankt nach ihrer Angabe von zwei bis acht. Über die Verteilung der Nervenzellen in den Ringnerven ergab die Methylenblaumethode genauere Resultate. Leider habe ich wegen der starken Pigmentierung der Dorsalseite nur die Ventralseite untersuchen können. Ich konstatierte zunächst eine regelmäßige Anordnung der Nervenzellen. Im ersten Ringnerven zählte ich jederseits bis in die Region der obersten dorsalen Borste je drei Nervenzellen, die an den gleichen Stellen in allen Segmenten wiederkehrten und in ihrer Lage mit je drei Nervenzellen des dritten Ringnerven übereinstimmten. Im mittleren Ringnerven sind hie und da in der Nähe des zu einem Borstenfollikel abgehenden Nerven Nervenzellen zu bemerken. Alle diese

Nervenzellen haben entweder eine spindelförmige Gestalt und sind dann bipolar (solche bipolare Nervenzellen sind übrigens in allen größeren Nervenstämmen nachzuweisen, so in den Hauptstämmen in unmittelbarer Nähe des Bauchmarks, in der Schlundkommissur, in den vom oberen und unteren Schlundganglion nach vorn abgehenden Nerven usw.) oder sie sind dreieckig und tripolar, zwei Fortsätze verlaufen dann im Nerv, der dritte viel kürzere Fortsatz senkrecht darauf, aber ebenfalls an der Grenze der beiden Muskel-lagen.

Vom mittleren Ringnerven geht, wie ich vorher erwähnt habe, zu jedem Borstenfollikel je ein Nerv ab. Der nach vorn ziehende umgreift ringförmig den Borstenfollikel und entsendet zahlreiche Äste, die sich zwischen den Borstenmuskeln bis in die feinsten Fasern auflösen und so eine reiche Innervation des ganzen Borsten-sackes darstellen (Fig. 9, Tafel II).

#### IV. Pharyngealganglion (Fig. 5, Tafel II).

Von der die Schlundganglien verbindenden Kommissur gehen in unmittelbarer Nähe des Gehirns (oberen Schlundganglions) drei dicke kurze Nervenstämmen gegen den Ösophagus ab, die sich in einem dem Pharynx anliegenden Ganglienzellplexus aufteilen. Diese Ganglienzellmasse (Pharyngealganglion) ist zu beiden Seiten des Pharynx anzutreffen und besteht aus zahlreichen Nervenzellen mit einem bis drei Fortsätzen. Das Ganglion liegt in dem schon beschriebenen großlumigen Netz (Fig. 7, Tafel II) und ist von diesem nicht scharf abgegrenzt, sondern stellt nur eine dichtere Anhäufung zahlreicher Nervenzellen im Netz dar. Eine Bindegewebshülle, wie sie dem Zentralnervensystem zukommt, existiert also hier nicht. Die Fortsätze der Ganglienzellen gehen entweder in das Netz über oder ziehen durch die kurzen Nervenstämmen in die Kommissur. Ein Teil der Fibrillen der drei Nervenstämmen zieht in das obere Schlundganglion, ein anderer Teil entlang der Kommissur abwärts in das untere Schlundganglion. Die beiden Pharyngealganglien scheinen an der Dorsalseite miteinander durch einen Nerv verbunden zu sein und so einen an der Ventralseite unterbrochenen Nervenring um den Ösophagus zu bilden.

#### Zusammenfassung.

Die nervösen Elemente des Regenwurmepithels sind Sinnesnervenzellen, die entweder zu Sinnesorganen angeordnet sind oder

isoliert vorkommen, dann hie und da unipolare Nervenzellen und endlich die überall anzutreffenden superfizialen Nervenendigungen, die sich an der Oberfläche des Epithels ausbreiten und sich sehr stark verzweigen, Anastomosen bilden und in Beziehung zu Epithelzellen (direkte Verbindung mit Sinnesnervenzellen, freie Endigungen gegen Drüsenzellen zu) treten. In der Mundhöhle sind noch andere freie Nervenendigungen anzutreffen, die Kolbenfasern.

An der Basis des Epithels breitet sich das subepitheliale Netz aus, das zum Teil aus den Fortsätzen der Sinnesnervenzellen und den Nervenfasern der superfizialen Nervenendigungen besteht. In der Mundhöhle sind in diesem Netz bipolare Nervenzellen anzutreffen, die Fibrillen des Netzes sind hier meist zu Fibrillenbündeln vereinigt, denen oft Bindegewebskerne anlagern. Im hinteren Teile treffen wir hier ein Netz an, dessen Maschenränder verlötet sind. Eine dichte Anhäufung zahlreicher Ganglienzellen in diesem Netz ist das Pharyngealganglion. In den Fibrillenbündeln des Netzes verlaufen nicht selten die feinsten Fibrillen aufsteigender Muskelfasern (Innervation der Muskelfaser?). Im Hautmuskelschlauch sind vier Ringnerven nachzuweisen, von denen der erste und dritte regelmäßig angeordnete Nervenzellen enthält, der zweite (mittlere) an jeden Borstenfollikel einen Nervenast zur Innervation der Borstenmuskulatur abgibt.

Zum Schluß muß ich noch Stellung nehmen zu einer Theorie, die LENHOSSÉK und RETZIUS aufgestellt haben. LENHOSSÉK hat nämlich schon in seiner Arbeit über das sensible Nervensystem des Regenwurms (8) und dann noch bestimmter in seinem Lehrbuch (9) die Vermutung ausgedrückt, daß die Spinalganglienzellen der Wirbeltiere von Sinnesnervenzellen abzuleiten seien, wie sie der Regenwurm aufweist und wie sie bei den Wirbellosen überhaupt weit verbreitet sind. Die Spinalganglienzellen würden demnach phylogenetisch aus Sinnesnervenzellen hervorgegangen sein, die im Laufe der Zeit in die Tiefe gerückt sind, ihre Beziehung zur Oberfläche aber nicht aufgegeben haben, indem der äußere Fortsatz zu einer Faser auswächst, die ein im Epithel gelegenes, reich verzweigtes Endbäumchen (die freien Nervenendigungen der Wirbeltiere) bildet. Daß die Spinalganglienzellen der Wirbeltiere in Wirklichkeit nicht bipolar wie die Sinnesnervenzellen der Wirbellosen, sondern unipolar sind, ist nur ein scheinbares Hindernis für die Theorie, indem die Spinalganglienzelle in ihrem Jugendstadium tatsächlich bipolar ist und der distale Fortsatz sich erst später durch Herabrücken am Zellleib mit dem proximalen zu einem kurzen Hauptfortsatz vereinigt.

Im Gehörorgan hat sich übrigens der ursprüngliche bipolare Typus erhalten. RETZIUS (11, 12, 13) hat diese Theorie weiter ausgebaut indem er die bei Polychaeten und Mollusken vorkommenden Sinneszellen, deren Zellkörper schon unter dem Epithel liegen, als Brücke beider Extreme betrachtet. Solange gleichzeitig mit Sinnesnervenzellen vorkommende freie Nervenendigungen bei Wirbellosen nicht bekannt waren, hatte diese Theorie in der Tat viel Bestrickendes an sich. Denn die Entstehung der Spinalganglien durch Abspaltung vom Medullarrohr, ein Haupteinwand gegen die Theorie, konnte ja als caenogenetischer Vorgang ausgelegt werden. Als durch SMIRNOW die freien Nervenendigungen des Regenwurmes gefunden wurden, mußten sie mit dieser Theorie in Übereinstimmung gebracht werden.

Prof. HATSCHKE hat dies getan, indem er in einer Vorlesung über „Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere“ (Sommersemester 1904) die Theorie dahin abgeändert hat, daß das distale Ende der Sinnesnervenzelle sich rückgebildet hat, der Nebenfortsatz der Sinnesnervenzelle mit seinen Seitenzweigen (den protoplasmatischen Fortsätzen v. LENHOSSÉKS), die beim Regenwurm einen Teil des basiepithelialen Netzes bilden, bei den Wirbeltieren zum distalen Fortsatz der Spinalganglienzelle mit den freien Nervenendigungen ausgewachsen ist. Später hat Prof. HATSCHKE auf Grund meiner Präparate mir gegenüber erklärt, daß die ganze Theorie überhaupt nicht mehr zu halten ist, da einerseits die freien Nervenendigungen des Regenwurmes mit den Fortsätzen der Sinnesnervenzellen gar nicht in Verbindung treten, sondern sich ganz getrennt von diesen in den absteigenden Nerven verfolgen lassen, andererseits die freien Nervenendigungen bei Wirbellosen in verschiedenen Tierklassen nachgewiesen wurden (so bei Turbellarien von RINA MONTI, bei Cestoden von BLOCHMANN, bei Oligochäten von SMIRNOW, bei Polychäten von RETZIUS, Hirudineen von APÁTHY, Mollusken von HAVET, VERATTI, SMIDT und PARAVICINI usw.), so daß sie ganz gewiß ebenso primär sind wie die Sinnesnervenzellen selbst.

Beide Arten von nervösen Hautelementen haben sich bis auf die Wirbeltiere hinauf erhalten, die Sinnesnervenzellen in Resten, lokalisiert auf das Geruchsorgan, die freien Nervenendigungen aber in weiter Ausdehnung über die ganze Körperoberfläche. Es können demnach die Sinnesnervenzellen der Wirbellosen mit den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere gar nicht verglichen werden, sondern höchstens die Ursprungselemente der freien Nervenendigungen der

Wirbellosen mit den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere. Da aber jene noch nicht gefunden sind, so ist ein weiterer Ausbau dieses Vergleiches und der strenge Nachweis seiner Richtigkeit derzeit noch nicht möglich. Unsere nächste Aufgabe wird in der Erforschung jener uns noch unbekanntem Zellen gegeben sein.

---

### Literaturverzeichnis.

1. S. T. APÁTHY: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. *Mittel.* aus der zool. Station zu Neapel, XII. Bd.
2. ВЕТHE: *Allgem. Anatomie u. Physiologie des Nervensystems.* 1903.
3. W. FLEMMING: Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, V.
4. R. HESSE: Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. *Zeitschr. f. wiss. Z.*, Bd. 58.
5. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. *Zeitschr. f. wiss. Z.*, Bd. 61.
6. F. LANGDON: The Sense-Organs of *Lumbricus agricola* Hoffm. Preliminary Notice. (*Anat. Anzeiger*, Bd. X.)
7. — The Sense-Organs of *Lumbricus agricola*. *Journal of Morphology*, Bd. XI.
8. M. v. LENHOSSÉK: Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei *Lumbricus*. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 39.
9. — Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl., Berlin.
10. G. RETZIUS: Die Smirnowschen freien Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. *Anat. Anz.*, Bd. X.
11. — Das Nervensystem der Lumbricinen. *Biol. Unt., N. F.*, Bd. III.
12. — Nervensystem der Polychäten. *Biol. Unt., N. F.*, Bd. IV.
13. — Über die neuen Prinzipien einer Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. *Biol., Unt., N. F.*, Bd. IV.
14. — Über sensible Nervenendigungen in den Epithelien bei Wirbellosen. *Biol. Unt., N. F.*, Bd. IV.
15. — Zur Kenntnis des sensiblen und sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken. *Biol. Unt., N. F.*, Bd. IX.
16. A. SMIRNOW: Über die Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. *Anat. Anz.*, Bd. IX.
17. ВЕДОВСКИЙ: System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
18. W. VIGNAL: Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. *Arch. de Zool. exp. Serie 2, T. I, J.* 83.

### Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme von Fig. 4 sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat von C. Zeiss bei Projektion auf die Höhe des Objektisches von mir entworfen.

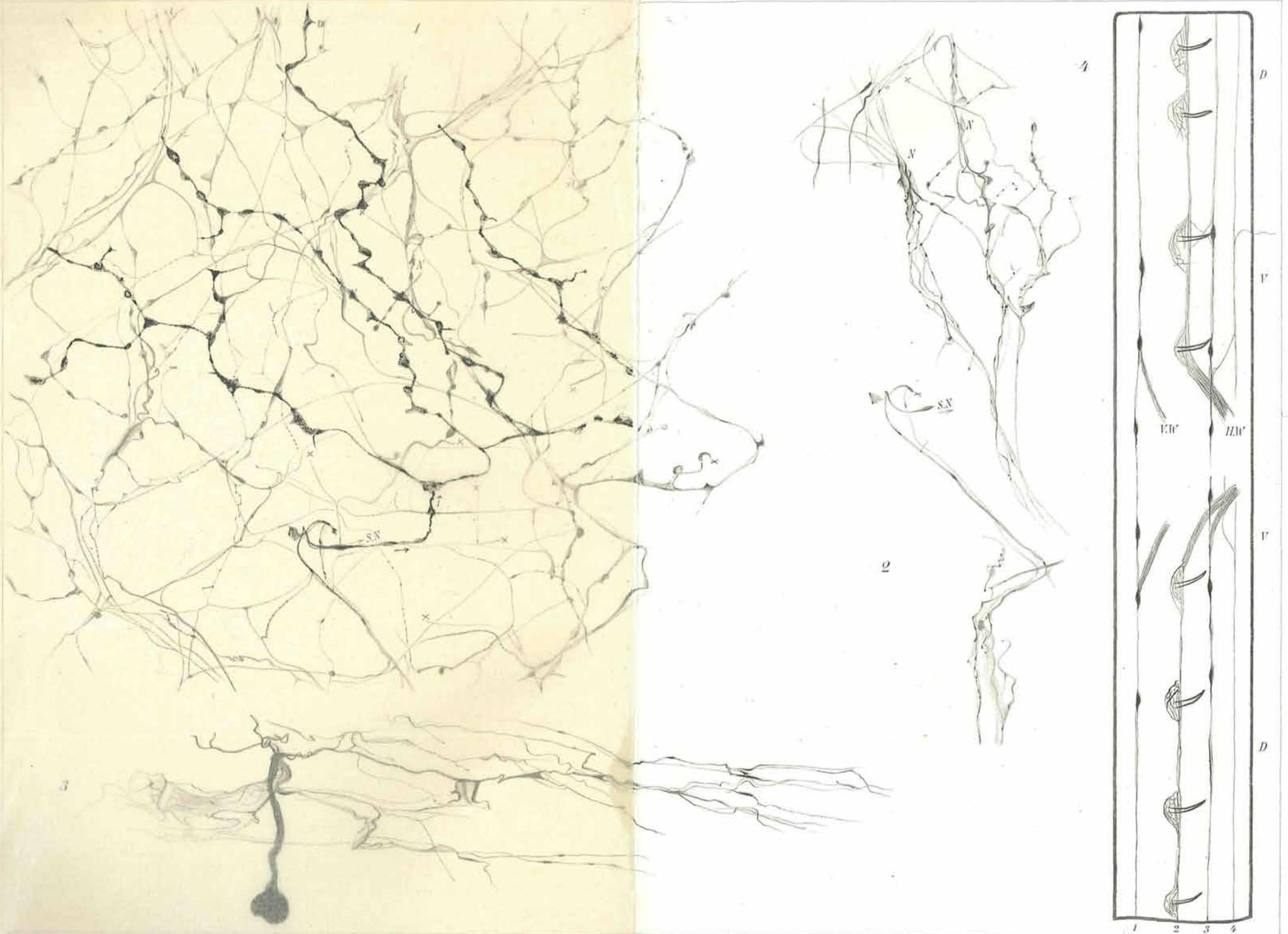
#### Tafel I.

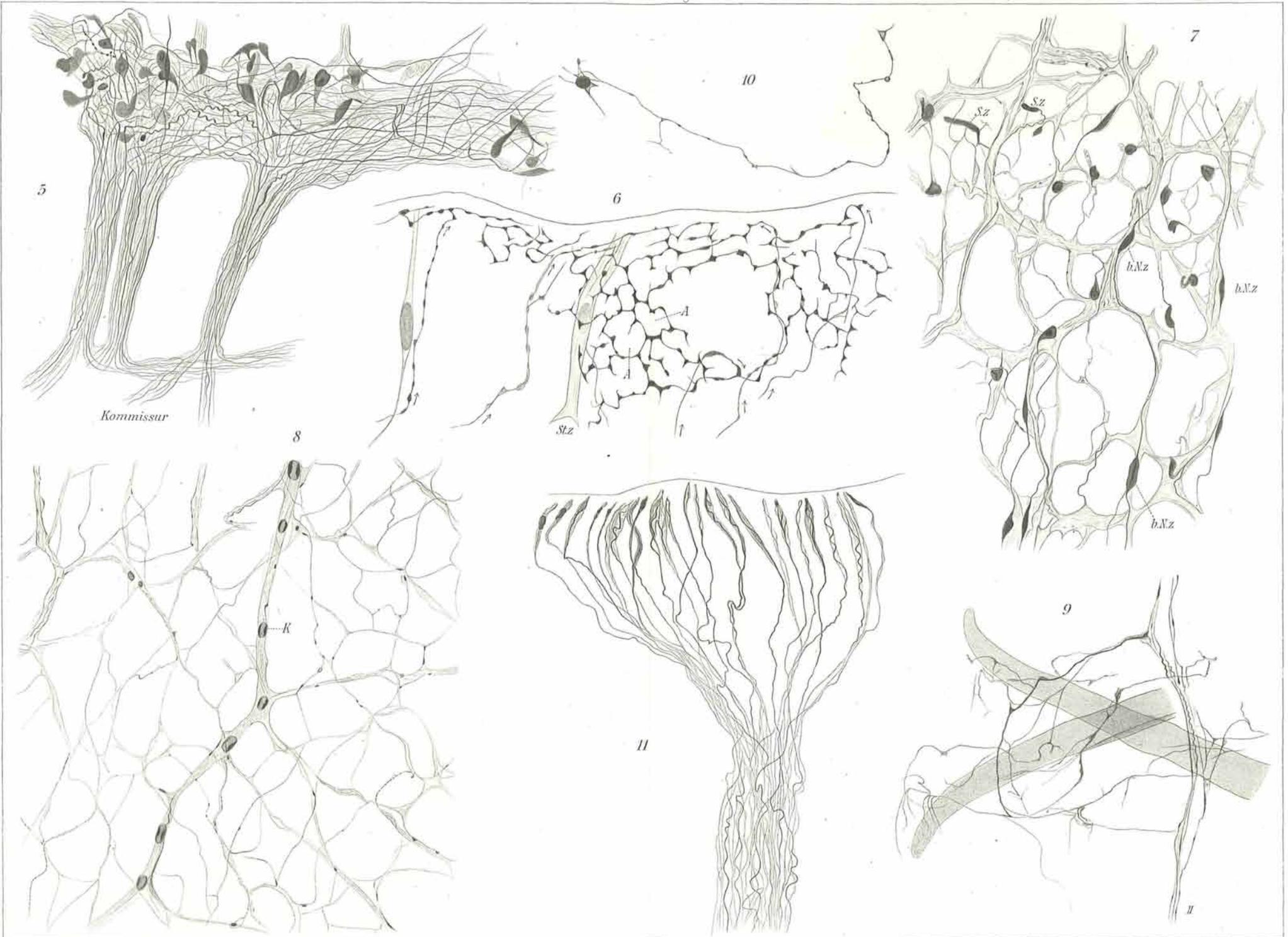
- Fig. 1. Basiepitheliales Nervennetz vom Prostomium. Zu dieser Zeichnung gehören noch die nebenstehende Fig. 2 und die auf Pausierpapier gezeichnete, mit Textfig. 1 identische. Die Kreuze bezeichnen die Hauptfortsätze der Sinnesnervenzellen, die selbst nicht mitgezeichnet wurden. Die mit *N* markierten Faserbündel geben die in die Tiefe steigenden Nerven an, die in Fig. 2 weiter ausgezeichnet wurden. Die mit dem Pfeil bezeichnete Faser (Mitte unten) *S. N.* ist eine aufsteigende Nervenfasern, die in die superfizialen Nervenendigungen übergeht, was wieder auf dem Pausierpapier zu sehen ist. Ölimm. Ok. 4. Tubuslänge 170 mm.
- Fig. 2. Die in das basiepitheliale Netz (Fig. 1) aufsteigenden Nerven (*N*), ein Teil des Netzes ist wieder mitgezeichnet worden, wie aus dem Vergleich beider Figuren zu ersehen ist. Ölimm. Ok. 4. Tubuslänge 170 mm.
- Fig. 3. Große Nervenzelle aus der Kolbenfaserregion, ihre zahlreichen Verzweigungen beteiligen sich am Aufbau des basiepithelialen Netzes. Ölimm., eingeschobener Tubus, Ok. 2.
- Fig. 4. Skizze für die Verteilung der vier Ringnerven (1, 2, 3 u. 4) und der Nervenzellen in einem Segment. Es ist nur die Ventralseite dargestellt. *V* u. *D* = ventrales und dorsales Borstenpaar. Vom mittleren Nerven (2) gehen Äste an die Borstenmuskulatur ab (Fig. 9, Tafel II). *VW* u. *HW* = vordere und hintere Nervenwurzel des Bauchmarks.

#### Tafel II.

- Fig. 5. Pharyngealganglion. Unten die Kommissur, die nicht ausgezeichnet ist und an Breite der Länge der in ihr entspringenden drei Nerven gleicht, die zum Pharyngealganglion ziehen. Links oben ein Nervenast, der wahrscheinlich zum Pharyngealganglion der Gegenseite, dem linken, zieht. In der Zeichnung rechts sieht man den Übergang in das basiepitheliale Netz. Obj. 5, Ok. 2.
- Fig. 6. Umschlagstelle des Epithels, um die an der Oberfläche unter der Cuticula verlaufenden superfizialen Nervenendigungen zu zeigen. *Sz* = Sinnesnervenzelle; *Stz* = Stützzelle. *A* = Anastomosen zwischen den superfizialen Nervenendigungen. Die mit Pfeilen versehenen Fasern sind aufsteigende Fibrillen (freie Nervenendigungen der früheren Autoren), wobei der untere Pfeil die Basis des Epithels, der obere Pfeil das Umbiegen zur Oberfläche markiert. Ölimm. Ok. 2, eingeschobener Tubus.

- Fig. 7. Basiepitheliales Netz mit weiten Maschen, deren Ränder verlötet sind, und meist bipolaren Nervenzellen (*b Nz*) und Sinnesnervenzellen (*Sz*). Obj. 5, Ok. 4.
- Fig. 8. Basiepitheliales Netz mit einem das Netz durchziehenden starken Nerven, der sich im Netz ganz aufteilt und in seinem Verlauf von regelmäßig angeordneten Bindegewebskernen (*K*) begleitet wird. Obj. 7, Ok. 4.
- Fig. 9. Der vom mittleren Ringnerv (*II*) abgehende Nerv umspinnt den Borstensack; die Muskulatur ist weggelassen. Obj. 5, Ok. 2.
- Fig. 10. Eine superfizielle Nervenfasern ist mit dem Kopf einer Sinneszelle, von dem die rätselhaften kurzen Fasern ausstrahlen, in direkter Verbindung. Ölimm. Ok. 4, eingeschobener Tubus.
- Fig. 11. Aus einem Faserbündel austretende Kolbenfasern, in denen Fibrillen zu sehen sind. Ölimm. Ok. 4, Tubus eingeschoben.
-





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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: 1906

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Dechant Engelbert

Artikel/Article: [Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems des Regenwurmes. 361-382](#)