download unter www.biologiezentrum.at

Die Neurochorde des Criodrilus lacuum Hoffmstr.

Von

Josef Hönig.

(Mit einer Tafel und einer Textfigur.)

Wiewohl die Oligochäten schon seit dem 17. Jahrhunderte unzählige Male Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen sind, so weisen die Angaben, die wir in der Literatur über diese Gruppe finden, noch mancherlei Lücken und Unvollständigkeiten auf. Es gibt da wie auf jedem vielbearbeiteten Gebiete noch viele strittige Punkte sowie einzelne Kapitel, die noch nicht eingehend und umfassend genug behandelt wurden. Ja, es gibt in dieser so häufig untersuchten Gruppe noch einzelne Tierformen, über deren Organisationsverhältnisse noch keine genaueren Berichte vorliegen. So wurde, wie wir aus der Zusammenstellung der einschlägigen Literatur ersehen werden, *Criodrilus lacuum Hoffmstr.* seit dem Ende der achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts nicht mehr anatomisch und histologisch genauer untersucht. Auf diesen Umstand durch meinen verehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Berthold Hatschek aufmerksam gemacht, ging ich nun daran, die Organisationsverhältnisse dieses Wurmes unter Anwendung der neuesten Präparationsmethoden so genau als möglich zu studieren. Jedoch schon bei der Durchsicht der ersten zu diesem Zwecke angefertigten Querschnittserien gewannen die Kolossalfasern des Bauchmarkes mit ihren verschiedenen Verzweigungen und mannigfachen Seitenästchen mein besonderes Interesse und ich wandte nun fortan meine ganze Aufmerksamkeit speziell diesen Gebilden zu. In der vorliegenden Arbeit, die ich vom Mai 1907 bis Juli 1908 im II. zoologischen Institut der Wiener Universität ausführte, will ich den Verlauf der Neurochorde und deren Zusammenhang mit Ganglienzellen bei

download unter www.biologiezentrum.at

Criodrilus lacuum Hoffmstr. möglichst eingehend zu beschreiben versuchen.

Es sei mir nun gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Berthold Hatschek für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für die wohlwollende Förderung derselben meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Desgleichen fühle ich mich auch Herrn Professor Dr. Karl Camillo Schneider und Herrn Privatdozenten Dr. Heinrich Joseph für die Anleitung und Unterweisung sowie für die Überlassung von lehrreichen *Lumbricus*-Präparaten zu besonderem Danke verpflichtet. Ferner sage ich Herrn Assistenten Dr. Richard Czwiklitzer, der mir stets mit Rat und Tat zur Seite stand, sowie Herrn Handelsakademieprofessor Karl Wessely in Linz, Herrn Reichsgeologen Dr. Richard Schubert und meinem Kollegen cand. phil. Raoul Biberhofer, die mich beim Einsammeln des Untersuchungsmateriales in liebenswürdigster Weise unterstützten, meinen besten Dank.

Geschichtliches.

Bevor ich zur Besprechung meiner eigenen Untersuchungen übergehe, möchte ich noch zuvor einen historischen Überblick über die einschlägige Literatur entwerfen.

Criodrilus lacuum wurde im Frühlinge des Jahres 1845 von Fritz Müller, der damals noch Student der Naturwissenschaften war, im Tegeler See bei Berlin entdeckt. Noch in demselben Jahre erschien in Hoffmeister's Monographie „Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer" die erste Beschreibung des Wurmes. Auf der diesem Werke beigegebenen Tafel findet man auch eine schöne, naturgetreue Abbildung unseres Tieres, die ich wohl als die beste in der ganzen mir bekannten Literatur bezeichnen kann.

Die späteren Autoren wie Grube (1851), Claparède (1862), Perrier (1872 und 1874), Panceri (1875) beschäftigten sich entweder mit der systematischen Einordnung des Wurmes oder gaben eine mehr oder minder genaue Beschreibung der äußeren Merkmale desselben.

Im Jahre 1876 entdeckte Herr Professor Dr. Berthold Hatschek *Criodrilus lacuum* in den abgeschnürten Donauarmen bei Linz und veröffentlichte zwei Jahre später seine grundlegenden, berühmten „Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden". Im ersten Teile dieser umfangreichen Abhandlung unter-

download unter www.biologiezentrum.at

suchte er hauptsächlich die Anlage des Mesoderms, des Nervensystems und der Segmentalorgane bei *Criodrilus* in sehr eingehender Weise.

Ein Jahr (1879) darauf erschien VEJDOVSKÝS Arbeit „Über die Entwicklung des Herzens von *Criodrilus*", aus der wir erfahren, daß im wachsenden Hinterende das Rückengefäß aus doppelter Anlage entsteht. Derselbe Autor publizierte 1884 in seiner großen Monographie „System und Morphologie der Oligochäten" die ersten genaueren Angaben über die Anatomie und Histologie unseres Tieres, zu deren Veranschaulichung er einige mehr oder minder schematisierte Abbildungen beigefügt hat. Wenn wir die über die einzelnen Kapitel des ganzen Werkes zerstreuten Angaben näher betrachten, so machen sie auf uns den Eindruck, als ob sich der Autor nur gelegentlich mit der Untersuchung des Wurmes beschäftigt hätte, ohne sich die Erforschung desselben nach allen Richtungen zur Aufgabe gesetzt zu haben. So ließ er die für die Systematik der *Oligochäten* wichtigsten Organe, die Geschlechtsorgane, fast ganz unberücksichtigt.

ROSA, der diesen Mangel der VEJDOVSKÝschen Arbeit erkannte, beschäftigte sich deshalb in seiner Monographie „Sul Criodrilus lacuum" (1887) hauptsächlich mit diesen Organen. Dasselbe Thema behandelten fast zu der gleichen Zeit auch ÖRLEY in seinen „Observations on Criodrilus lacuum" (1887) und BENHAM in seinen „Studies on Earthworms Nr. III" (1887).

Die beste Bearbeitung unseres Wurmes in anatomischer und histologischer Beziehung verdanken wir jedoch A. COLLIN. Dieser unterzog mit viel Fleiß und Sorgfalt alle Organsysteme des *Criodrilus lacuum* einer genaueren Untersuchung. Infolge der noch unzureichend ausgebildeten Methoden der damaligen Technik war er jedoch außerstande, deutliche, hinlänglich differenzierte Bilder zu erhalten. Insbesondere seine Darstellungen des Bauchmarkes lassen viel zu wünschen übrig. Immerhin konnte er einmal die gabelige Aufteilung einer der drei Kolossalfasern beobachten; er berichtet darüber folgendermaßen: „Merkwürdigerweise zeigte sich auf einigen meiner Präparate unter dem mittleren großen Neuralkanal nach innen zu noch ein vierter. Ich konnte an einer Stelle die Vereinigung dieses letzteren mit dem mittleren oberen beobachten."

Der Vollständigkeit halber möchte ich noch BERGHS Studien „Zur Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus" (1888) und BEDDARDS große Oligochätenmonographie erwähnen.

download unter www.biologiezentrum.at

Doch keinem der genannten Autoren ist etwas über den Zusammenhang der Neurochorde mit Ganglienzellen bei *Criodrilus lacuum* bekannt.

Dagegen wurde diese Frage schon von einigen Forschern bei anderen Anneliden und Crustaceen behandelt. Von einer genauen Besprechung aller dieser Arbeiten muß ich jedoch absehen, um den Umfang dieses Aufsatzes nicht ins Ungebührliche und in zu argem Mißverhältnis zu meinen eigenen Untersuchungen auszudehnen. Ich möchte deshalb auf die von J. W. Spengel (1882) und H. Eisig (1887) aufgestellten Listen verweisen, in denen man eine übersichtliche Darstellung der geschichtlichen Entwicklung unserer Kenntnisse von den Kolossalfasern und deren Verbindung mit Ganglienzellen bis zum Jahre 1887 findet. Eine äußerst sorgfältige Zusammenstellung der diesbezüglichen Literatur bietet ferner Rohde in seinen „Histologischen Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten" (1882) sowie G. Retzius in seinen Arbeiten „Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen" (1890), „Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer" (1901) und schließlich „Das Nervensystem der Lumbricinen" (1902).

Von den neueren Autoren müssen in erster Linie die Arbeiten B. Friedländers besprochen werden. Derselbe befaßte sich hauptsächlich mit dem Studium des Zentralnervensystems von *Lumbricus;* sein besonderes Interesse aber wandte er den Neurochorden zu. Wie wir aus seiner hiehergehörigen Arbeit „Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Lumbricus" (1888) erfahren, hält er die Hüllen der „Neuralkanäle" für ein faserreiches, kernarmes, „in ganz dicht umeinander liegenden, konzentrischen Lagen geschichtetes" Bindegewebe, das man mit dem Myelin der Wirbeltiernerven nicht im entferntesten vergleichen könne. Nach seiner Ansicht besteht der Inhalt der Neurochorde aus miteinander völlig verschmolzenen Ausläufern der Ganglienzellen und hat das Aussehen einer homogenen, plasmatischen Masse. In der hinteren Körperregion gehen die beiden lateralen Kolossalfasern in Ganglienzellen über, die ganz in der Nähe des äußersten Endes des Bauchmarkes liegen.

Als „kolossal" könne man diese Ganglienzellen keinesfalls bezeichnen. Merkwürdigerweise zeigen sie zur Osmiumsäure eine weit geringere Affinität als alle übrigen Nervenzellen des Bauchmarkes. Einen Übergang des medianen „Neuralkanals" in eine Ganglienzelle der hinteren Körperregion konnte er in dieser Arbeit nicht feststellen. Diese Kolossalfaser scheint sich hinten „unmerklich zu verlieren". Weiter gegen die mittlere Körperregion zu nehmen die

download unter www.biologiezentrum.at

lateralen Neurochorde noch die Fortsätze anderer Ganglienzellen auf, welche nahezu die gleiche Beschaffenheit zeigen, wie die eben erwähnten. Der Autor fand diese Ganglienzellen auf der ventralen Seite des Bauchstranges stets in symmetrischer Anordnung, und zwar ausnahmslos an der Stelle, wo der Doppelnerv abzweigt. Ehe die Fortsätze der Ganglienzellen in die Kolossalfasern einmünden, pflegen sie miteinander zu anastomosieren. Diese queren Anastomosen stehen in vielen Fällen durch eine Verzweigung in direkter Verbindung mit der medianen Kolossalfaser. Es scheint, als ob zwischen diesem verwickelten Anastomosenkomplex und der Wurzel des Doppelnervs ein Zusammenhang vorhanden wäre. In der mittleren Körperregion selbst konnte Friedländer trotz mannigfacher Bemühungen das Einmünden von Ganglienzellfortsätzen in die Neurochorde niemals konstatieren. Er ist endlich auch der Meinung, daß alle drei Kolossalfasern im Unterschlundganglion in Ganglienzellen übergehen. Am Schlusse dieser Untersuchungen gelangt der Autor zu der Anschauung, daß die Neurochorde zweifellos nervöse Gebilde sind, deren Hüllen die Fähigkeit besitzen, bei allzu starken Kontraktionen des Wurmes Knickungen des Bauchmarkstranges hintanzuhalten.

In der nächsten Arbeit, die aus dem Jahre 1889 stammt und „Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden“ betitelt ist, beschreibt Friedländer vor allem die Neurochorde von *Mastobranchus*. Auch diese haben wie die Kolossalfasern des Regenwurmes ihre Ursprungsstätten in Ganglienzellen des Bauchmarks, welche der Autor „Neurochordzellen“ nennt. Doch nicht bloß hierin, sondern auch in bezug auf die Hüllen stimmen die Neurochorde des *Mastobranchus* mit denen des Regenwurms überein. Friedländer beschränkte seine Untersuchungen jedoch nicht bloß auf das genannte Tier, sondern stellte auch vergleichende Studien an mehreren Anneliden, an einigen Crustaceen sowie an den markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere an. Auf Grund seiner dabei gemachten Beobachtungen behauptet der Autor folgendes: Die Neurochorde der Anneliden, die Nervenröhren der Crustaceen, ja vielleicht der Arthropoden überhaupt sowie die markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere sind aller Wahrscheinlichkeit nach homologe Gebilde. Schließlich korrigiert er noch seine in der letzten Arbeit niedergelegten Angaben über die Funktion der Kolossalfasern, denen er diesmal neben der Funktion, als Stütze des Bauchmarks zu dienen, noch die Aufgabe zuschreibt, die plötzliche Kontraktion aller Körpersegmente,

download unter www.biologiezentrum.at

insbesondere jedoch das blitzschnelle Zurückziehen des Wurmes in seine Erdröhren auszulösen.

Im scharfen Gegensatze zu FRIEDLÄNDER steht bezüglich der Auffassung der Funktion der Neurochorde VON LENHOSSÉK. In seiner Arbeit „Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus" (1892), drückt er sich diesbezüglich wie folgt aus: „Im dorsalen Teile des Bauchmarks verlaufen ungeteilt und ungegliedert der ganzen Länge nach die drei rätselhaften Gebilde, die seit LEYDIG bis auf die neuesten Autoren auf diesem Gebiete, wie FRIEDLÄNDER und B. HALLER als riesige Nervenfasern aufgefaßt werden. Auf die GOLGIsche Methode reagieren diese Stränge nie, sie bleiben ungefärbt, selbst wenn sich alle Fasergebilde des Markes, von den gröbsten Stammfortsätzen bis zu den feinsten Dendritenverästelungen schwärzen. Von einer homogenen oder leicht körnigen Masse gebildet, erscheinen sie von einer derben, an keiner Stelle eröffneten Scheide umschlossen und laufen im proximalen wie distalen Körperende zugespitzt aus. Ich möchte mich daher auf Grund meiner Beobachtungen mit aller Entschiedenheit denjenigen Forschern anschließen (CLAPARÈDE, KOWALEWSKY, VEJDOVSKÝ, PERRIER u. a.), die die nervöse Natur dieser „Neurochordzylinder" in Abrede stellen."

Auch G. RETZIUS leugnet die nervöse Natur der Neurochorde. In seinen Untersuchungen über das Nervensystem der Lumbricinen sagte er hierüber folgendes: „In betreff der übrigen in die Zusammensetzung des Bauchstranges eingehenden Teile stimme ich VON LENHOSSÉK darin bei, daß die drei Kolossalfasern oder Neurochorden kaum wie andere Nervenfasern aufgefaßt werden können. Nie sieht man dieselben sich verzweigen, nie aus Zellen entspringen. Sie färben sich nicht durch die GOLGIsche Methode; nur ihre Scheide färbt sich teils in einer unregelmäßig-faserigen Zeichnung, teils mit einer scharf ausgeprägten Feldermosaik, welche auf eine Zusammensetzung der fraglichen Scheidenschicht aus Endothelzellen hinweist (Taf. I, Fig. 3)."

Schon zwei Jahre später (1894) erschien FRIEDLÄNDERS Abhandlung „Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms", in welcher er sich zuerst gegen VON LENHOSSÉK und RETZIUS wendet. Der Autor weist nun in erster Linie nach, daß, wie VON LENHOSSÉK in einer seiner Arbeiten zugestanden hat, das Vorhandensein einer Markscheide den Eintritt der GOLGIschen Färbemethode erschwert, zuweilen sogar gänzlich verhindert. Um den zweiten Einwand zu widerlegen, weist der Autor auf seine

Download unter www.biologiezentrum.at

beiden früheren Arbeiten hin, in denen er mannigfache Verzweigungen der Kolossalfasern beschrieben und in mehreren Abbildungen dargestellt hat. Um jeden Zweifel zu beheben, bringt FRIEDLÄNDER nunmehr zahlreiche Photographien von solchen Seitenästchen und deren Verbindungen mit Ganglienzellen. Er hatte Gelegenheit, an vielen seiner Präparate zu konstatieren, daß die Neurochorde keinesfalls mit dem zuhinterst gelegenen Zusammenhang mit Ganglienzellen schon ihren Abschluß finden, sondern daß sie noch ein Stückchen darüber hinaus zu verfolgen sind. Dies hatte er allerdings bereits früher in einigen Fällen beobachtet. Während er es aber damals für eine Ausnahme hielt, gewann er diesmal die Überzeugung, daß diese Erscheinung in allen Fällen regelmäßig zu konstatieren sei. Natürlich kommen auch da alle möglichen Variationen vor. Die Hülle der Kolossalfasern geht auch auf die Verzweigungen über und umscheidet dieselben ein Stückchen weit. Dort, wo die Scheide aufhört, gabelt sich das Seitenästchen in einen rechten und einen linken Zweig. Da die Ganglienzellen, deren Fortsätze den Inhalt der „Neuralkanäle" bilden, in so zahlreichen Fällen bipolar sind, hält es der Autor für höchstwahrscheinlich, daß dies immer zutrifft. FRIEDLÄNDER konnte auch in dieser Arbeit komplizierte Anastomosen aller drei Kolossalfasern mit den dazu gehörigen Ganglienzellfortsätzen einerseits sowie mit der zweiten Wurzel des Doppelnerven andrerseits beobachten. Sodann bespricht er abermals ausführlich die Hülle der Neurochorde, wobei er behauptet, daß dieselben markhaltig seien, ja man könne sogar annehmen, daß das Bauchmark vorwiegend aus markhaltigen Fasern bestehe.

Endlich wären noch FRIEDLÄNDERS Versuche „Über die Regeneration herausgeschnittener Teile des Zentralnervensystems von Regenwürmern" (1895) anzuführen. Er studierte hauptsächlich die Regeneration jener Stückchen des Bauchstranges, die er unmittelbar hinter dem Clitellum entfernt hatte und fand dabei, daß sich die Kolossalfasern in den nachgewachsenen Teilen vielfach in Seitenäste aufspalten. Ein Querschnitt durch eine solche regenerierte Partie zeigt, daß nicht mehr drei Kolossalfasern vorhanden sind, sondern daß deren viele entstanden sind. Die regenerierten Verzweigungen der Neurochorde unterscheiden sich von den normalen in wesentlichen Punkten. Jene besitzen nämlich vor allem einen viel größeren Durchmesser als diese. Während ferner die normalen nach ihrem Austritte aus den Kolossalfasern schräg ventralwärts ziehen, verlaufen die regenerierten Seitenäste mehr oder minder parallel zu ihren Hauptästen in der Richtung des nachwachsenden

download unter www.biologiezentrum.at

Stückes. Was mit ihnen dann weiter geschieht, darüber weiß der Autor nichts zu berichten. Zwischen den Kolossalfasern und deren Seitenästen kommen alle denkbaren Anastomosen vor. FRIEDLÄNDER hat seine Untersuchungen auch auf regenerierte Vorder- und Hinterenden ausgedehnt. In diesen Körperregionen fand er ähnliche Aufspaltungen wie in den vorhin besprochenen Partien. Der Autor konnte an vielen seiner Schnittserien beobachten, wie sich eine Kolossalfaser in zwei spaltete, die beiden Teiläste eine Strecke weit parallel nebeneinander hinliefen, um endlich wieder in ein Neurochord zu verschmelzen, eine Tatsache, die ja, wie oben erwähnt, schon A. COLLIN bei *Criodrilus lacuum* konstatieren konnte. Die regenerierten Partien des Bauchmarks sind auffallenderweise sehr arm an Ganglienzellen, um so häufiger treten dagegen die sogenannten Neurochordzellen auf. Zumeist überragen dieselben alle übrigen Ganglienzellen bedeutend an Größe. Wiewohl der Autor eine Verbindung zwischen Kolossalfasern und Ganglienzellen an diesen Stellen nicht nachweisen konnte, so deute doch immerhin das Vorhandensein jener „Neurochordzellen" darauf hin, daß hier ein Zusammenhang bestehen müsse.

CERFONTAINE stimmt in seiner Arbeit „Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre" (1892) FRIEDLÄNDER vollständig bei und berichtet über einige neue Befunde. Während die beiden lateralen Kolossalfasern aus in der hinteren Körperregion gelegenen Ganglienzellen hervorgehen und gegen vorne verlaufen, verhält sich die mediane umgekehrt. Die beiden lateralen Neurochorde entsenden in jedem Ganglion je ein Seitenästchen hinter dem einfachen und Doppelnerven, die mittlere im Niveau des Doppelnerven. Diese Abzweigungen stehen entweder mit anderen Elementen des Bauchmarkes in Verbindung oder streben durch die Seitennerven peripheriewärts. In Übereinstimmung mit FRIEDLÄNDER ist der Autor der Ansicht, die Funktion der Kolossalfasern bestehe darin, eine gleichzeitige Kontraktion aller Körpersegmente zu bewirken.

Wie ST. APÁTHY in seiner umfangreichen Abhandlung „Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen" mitteilt, sah er „die stärkeren Primitivfibrillen in Frontalschnitten besonders deutlich (aber auch in transversalen oft sehr schön) an verschiedenen Punkten aus dem Neurochord durch dessen dicke Gliascheide austreten und in der faserigen Masse in transversaler Richtung eine Strecke weiter gehen". Leider hat der Autor keinen dieser Schnitte abgebildet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Havet bestätigt in seiner Arbeit „Structure du Système nerveux des Annélides Nephelis, Clepsine, Hirudo, Lumbriculus, Lumbricus" die Angaben von G. Retzius und von Lenhossék, ohne etwas auf unsere spezielle Frage bezügliches Neues zu berichten.

Die neueste hierher gehörige Arbeit sind Krawanys „Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms" (1905). Dieser Autor hat mit großem Fleiße unter Anwendung der Methylenblaumethode das Zentralnervensystem von *Eisenia foetida* untersucht. Mit den Neurochorden jedoch scheint er sich weniger befaßt zu haben. Nur an einer einzigen Stelle erwähnt er kurz, daß er zwischen den zwei lateralen Kolossalfasern Anastomosen sowie auch abgehende Neurochordseitenästchen gefunden habe.

Material und Behandlungsmethoden.

Die ersten Würmer, die ich zu meinen Untersuchungen verwendete, stammten von Linz a. D. Dorthin unternahm ich im Mai des Jahres 1907 eine Exkursion, um in den stagnierenden Armen der Donau das nötige Untersuchungsmaterial zu sammeln. Jedoch erst nach mehrtägiger Arbeit fand ich an einer Stelle — es war dies der sogenannte Holobederer-Graben, in welchem Herr Professor Hatschek vor 32 Jahren *Criodrilus* entdeckte — etwa ein Dutzend Würmer und eben so viele Kokons.

Doch die vielen Hundert anderen Würmer, die von mir untersucht wurden, sammelte ich in den Altwässern der Donau bei Wien, woselbst nach mündlichen Angaben Herrn Universitätsprofessor Dr. Berthold Hatschek und Herrn Handelsakademieprofessor Karl Wessely schon vor vielen Jahren Fundstellen des *Criodrilus* bekannt waren. In den allerletzten Jahren jedoch schien der Wurm daselbst völlig ausgestorben zu sein, da er trotz mannigfacher Versuche nicht gefunden werden konnte. Nach mehrmonatlichem Einsammeln aber konnte ich konstatieren, daß *Criodrilus* dort wieder an allen Stellen, besonders zahlreich jedoch im sogenannten Kaiserwasser, beim Gänsehäufel und im Heustadelwasser vorkommt. Die Würmer waren damals gerade in die überschwemmten Auen ausgewandert, um dort ihre Kokons abzulegen. Die Laichzeit scheint in den Wiener Altwässern der Donau von Anfang Juni bis Ende Juli zu dauern. Die Kokons sind bis zu mehreren Dutzend in einem Büschel an Wasserpflanzen angeheftet oder zwischen den Schalen von *Dreissensia polymorpha Pall.* befestigt. In den schon verlassenen Eihüllen schlagen Larven von verschiedenen Wasserinsekten ihre Wohnstätten auf.

download unter www.biologiezentrum.at

Die eingesammelten Kokons wurden teilweise konserviert, zum großen Teile aber gab ich sie in ein gut durchlüftetes Aquarium, auf dessen Boden sich eine mäßige Schichte von Donauschlamm befand. Nach kurzer Zeit schon schlüpften die Embryonen aus. Ich konnte die selbstgezogenen Würmer über ein Jahr frisch erhalten; doch wuchsen sie nur sehr langsam und erlangten nicht die Größe der Tiere, wie sie in der Freiheit vorkommen. Im Frühling krochen sie unruhig im Aquarium umher; zum Laichen kam es aber bei ihnen nicht.

Auch im Herbst 1907 und in dem darauffolgenden Winter konnte ich größere Quantitäten einsammeln. Trotz der großen und anhaltenden Kälte jenes Winters hatten sich die Tiere kaum einen halben Meter in den Schlamm zurückgezogen.

Die zur Konservierung bestimmten Tiere wurden so lange in ganz reinem Wasser gehalten, bis sie ihren Darminhalt völlig ausgestoßen hatten, was bei kleineren Formen 3—6, bei größeren 10 bis 14 Tage dauerte, dann waren sie zur Weiterbehandlung geeignet.

Vor dem Konservieren betäubte ich die Würmer anfangs mit 10%igem Alkohol. Doch da dieser zu starke, krampfartige Kontraktionen der Ringmuskulatur verursachte, benützte ich später zur Lähmung Chloroform in der von Collin (pag. 474) angegebenen Weise. Vollkommen gestreckt aber erhält man die Tiere, wenn man statt Chloroform eine 1%ige Cocainlösung dem Wasser zusetzt.

Als ich mit meinen Untersuchungen begann, hoffte ich nach der Lektüre der einschlägigen Literatur durch die Methylenblaufärbung besonders scharfe und instruktive Bilder von den Kolossalfasern zu erhalten. Doch erwiesen sich meine Hoffnungen leider als Täuschungen. Meine mehrmonatlichen Versuche mit dieser Methode, die ich nach allen möglichen Richtungen variierte, blieben erfolglos. Auch mit der Golgischen und der Ramón y Cajalschen Methode gelangte ich zu keinem befriedigenden Resultate.

Ich war deshalb gezwungen, meine Erwartungen auf die gebräuchlichsten Konservierungsflüssigkeiten (wie Müllers Gemisch, Perényische Flüssigkeit, Tellyesniczkysches und endlich Zenkersches Gemisch) zu setzen. Als brauchbar bewährte sich einzig und allein eine Sublimat-Kochsalzlösung (70 *g* Sublimat, 6 *g* Kochsalz und 1000 cm^3 Aqua destillata); ein Zusatz von Essigsäure ist zu vermeiden.

Eingebettet wurde in Paraffin, zur Kontrolle jedoch auch in Celloidin. Wo es sich darum handelte, die Verbindung der Gan-

download unter www.biologiezentrum.at

glienzellen mit den Neurochorden möglichst ganz auf einem Schnitte zu erhalten, zerlegte ich die konservierten Stückchen in 10—15 μ dicke Schnitte, zum Studium struktureller Details aber verwendete ich Schnitte von 4·5—6 μ. Die Schnitte wurden in transversaler, sagittaler und frontaler Richtung geführt.

Von den Färbemethoden leistete mir die Dreifärbung: DELAFIELDS Alaunhämatoxylin, Säurefuchsin und Orange G sehr gute Dienste. In ausgiebigster Weise und mit den besten Erfolgen machte ich von der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode — ohne jede Nachfärbung — Gebrauch. Recht deutliche und überzeugende Bilder lieferte mir die von MALLORY zusammengestellte Färbeflüssigkeit, die ich nach der von KODI angegebenen Modifikation in Anwendung brachte. Diese Farblösung besteht aus:

Aqua destillata	100 cm^3
Chloralhydrat	1 g
Hämatoxylin	1 „
Phosphormolybdänsäure	1 „

Das Protoplasma der Ganglienzellen tingiert sich bei dieser Methode gentianaviolett, die Nervenzellfortsätze blauviolett, die Hüllen der Neurochorde und deren Seitenästchen dunkelblau, die Neurofibrillen ebenfalls dunkelblau bis fast schwarz.

Ursprung und Verlauf der Neurochorde.

Indem ich nun zur Besprechung meiner speziellen Untersuchungen übergehe, will ich zunächst schildern, wo und wie die Kolossalfasern beginnen und welchen Verlauf sie sodann nehmen. Die zu beschreibenden Neurochorde verlaufen in der Längsrichtung des Tieres und liegen unter normalen Verhältnissen stets im dorsalen Teile des Bauchmarkes; ihre Zahl beträgt gewöhnlich drei; zwei laterale liegen symmetrisch zu einer medianen, die etwas näher gegen die Dorsalseite des Bauchstranges gerückt erscheint. Ganz anders verhalten sich die Kolossalfasern in regenerierten Körperpartien. Ich will mich vor allem mit den normalen Neurochorden befassen, um erst nachher die Regenerationserscheinungen derselben zu erörtern.

Wenden wir uns zuerst der medianen Kolossalfaser zu. Diese tritt schon in der Mitte des ersten Drittels des Unterschlundganglions als äußerst zartes Fäserchen auf. Im weiteren Verlaufe jedoch gewinnt sie rasch an Dicke und erreicht nach vielfachen Schwankungen etwa im zwanzigsten Segmente ihren größten Durch-

download unter www.biologiezentrum.at

messer, der, abgesehen von kleineren Einschnürungen bis etwa zu Beginn des fünfzehnten Segments, vom Hinterende aus gezählt, konstant bleibt. Von da beginnt sie wieder ziemlich schnell an Durchmesser einzubüßen und endigt schließlich im letzten Drittel des hintersten Ganglions blind in einer feinen Spitze.

Etwas anders verhalten sich in dieser Beziehung die beiden lateralen Kolossalfasern. Sie beginnen erst am Ende des ersten Drittels des Unterschlundganglions als ganz feine Fäserchen, die ebenso wie das mediane Neurochord in diesem Ganglion noch von äußerst dünnen Hüllen umgeben sind. Von da nehmen sie dann allmählich, aber stetig an Durchmesser zu, um im fünfundzwanzigsten Segmente endlich das Maximum desselben zu erreichen. Doch stehen sie der medianen Kolossalfaser unter normalen Verhältnissen stets an Querschnittsdimensionen nach; allerdings ist der Unterschied in manchen Fällen kaum merklich. Durch die ganze mittlere Körperregion behalten sie den erlangten Durchmesser bei. Erst im Hinterende — etwa fünf Segmente später als die mediane Kolossalfaser — schicken sie sich an, sich rasch zu verjüngen, um gleichfalls im letzten Drittel des äußersten Ganglions der hinteren Körperregion in einer ganz dünnen Spitze ihren Abschluß zu finden. Die Neurochorde reichen also vom letzten Ganglion des Hinterendes bis ins Unterschlundganglion, ohne jedoch in die Schlundkommissur emporzusteigen.

Trotz vielfacher Versuche — ich führte sowohl durch das Vorder- wie Hinterende eine größere Zahl von Schnitten in transversaler, sagittaler und frontaler Richtung — ist es mir leider nicht gelungen, einen Übergang der Neurochordenden in Ganglienzellen mit der wünschenswerten Deutlichkeit nachweisen zu können. Nach der Durchsicht von vielen Präparaten schien es mir, als ob die beiden lateralen Neurochorde aus Ganglienzellen des äußersten Hinterendes entsprängen. Dort treten nämlich diese Zellen in so großer Zahl ganz dicht aneinander gedrängt auf, daß sie sozusagen eine Abschlußkappe bilden, aus welcher zahlreiche Ganglienzellfortsätze gegen die Anfangsstelle der lateralen Neurochorde zustreben. Aller Wahrscheinlichkeit nach tritt einer dieser Fortsätze — oft sah ich einen solchen ganz nahe an das Ende der lateralen Kolossalfasern herantreten — in das Neurochord ein. Mit voller Gewißheit aber kann ich dies nicht behaupten.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der medianen Kolossalfaser. Auch da konnte ich beobachten, wie im letzten Ganglion des Hinterendes bis unmittelbar an die zarte Spitze des

Download unter www.biologiezentrum.at

Neurochords der Ausläufer einer Ganglienzelle aus dieser „Abschlußkappe“ herankam. Es handelte sich oft nur um die Überbrückung einer winzigen Lücke und die Verbindung wäre hergestellt. Doch blieb es mir versagt, diesen Übergang klar und deutlich ermitteln zu können.

Dies scheint im folgenden seinen Grund zu haben. Die genannten Zellausläufer liegen auf einem anderen Schnitte als die äußerst dünnen Enden der Neurochorde; deshalb ist es, wie ich glaube, fast unmöglich, Irrtümern aus dem Wege zu gehen. Bei der größten Achtsamkeit kann man den Übergang des Ganglienzellfortsatzes in die Kolossalfaser übersehen. Nach allem jedoch, was ich an meinen Präparaten sah, neige ich zu der Ansicht, daß auch die mediane Kolossalfaser aus einer Nervenzelle hervorgeht, die im letzten Ganglion des Hinterendes gelegen ist.

Regeneration der Neurochorde.

Ohne gerade Regenerationsversuche anstellen zu müssen, hatte ich in zahlreichen Fällen Gelegenheit, das Verhalten der Kolossalfasern in regenerierten Körperpartien genau studieren zu können. Es besaßen nämlich nahezu 90% der Würmer, die ich einsammelte, schon regenerierte Hinterenden. Manche Tiere hatten sogar die Hälfte ihres ganzen Körpers neugebildet. Schon Hoffmeister war ja die bewundernswerte Regenerationsfähigkeit des *Criodrilus* aufgefallen. In dem oben erwähnten Werke sagt er: „Exemplare mit neuen Schwänzen, an der frischen roten Farbe und größeren Dünne kenntlich, werden häufig gefunden.“

Während im normalen Bauchmarke, wie ich schon oben sagte, stets bloß drei Kolossalfasern vorzukommen pflegen, steigt diese Zahl in regenerierten Körperpartien bis auf das Doppelte. Im allgemeinen verlaufen auch im Regenerate die Kolossalfasern im dorsalen Teile des Bauchstranges; manchmal jedoch verlagert sich eines dieser Neurochorde hinab in die ventrale Hälfte des Bauchmarkes. Ein Unterschied in den Hüllen der normalen und neugebildeten Neurochorde ist — wenigstens bei den von mir angewendeten Methoden — nicht zu konstatieren.

Da nun die regenerierten Kolossalfasern trotz ihres zahlreichen Auftretens den Durchmesser der normalen zu erreichen suchen, müssen sie den ihnen zugewiesenen Platz möglichst zweckmäßig ausnützen. Jede Kolossalfaser sucht tunlichst an Durchmesser zu gewinnen. Das benachbarte Neurochord aber, welches das Gleiche erreichen will, hindert sie entweder daran oder verdrängt sie sogar

download unter www.biologiezentrum.at

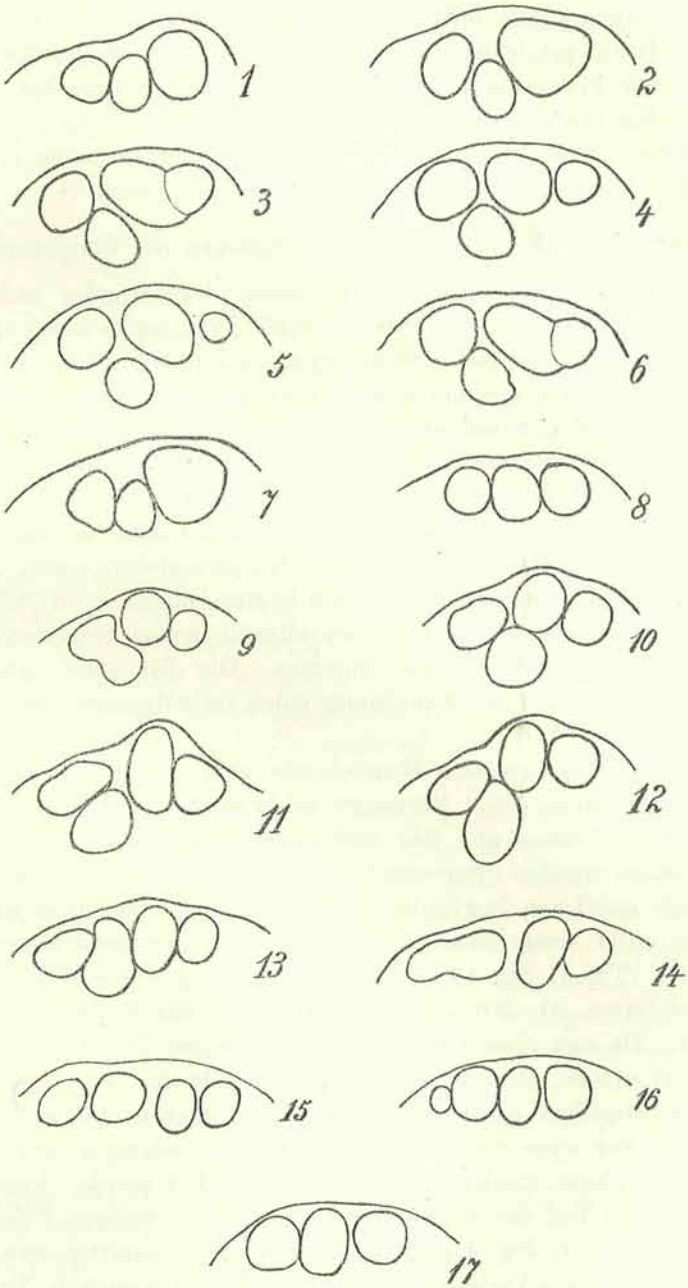
nicht selten vollständig. Ein Schnitt durch eine solche Körperregion bietet oft ein gar merkwürdiges Bild. Ich hatte Gelegenheit, zahlreiche ganz sonderbare Verlagerungen und Aufspaltungen zu beobachten. Es sei mir nun gestattet, in Kürze einen besonders interessanten Fall zu beschreiben, der durch die Textfigur A veranschaulicht wird.

Von den drei Neurochorden wird das rechte auf einmal dicker, es braucht jetzt mehr Platz und muß deshalb die mittlere Kolossalfaser aus ihrer Lage verdrängen (Fig. 1). Diese nun ist gezwungen, der stärkeren zu weichen und rückt ein Stückchen gegen die Ventralseite des Bauchstranges hinab (Fig. 3—6). In dem Moment nun, wo das rechte Neurochord ungefähr den doppelten Durchmesser des mittleren erreicht hat, beginnt es sich in zwei Äste zu teilen; es schnürt nach außen zu einen kleineren Seitenast ab (Fig. 3 und 4). Dieser verläuft parallel zu seinem Hauptaste, verjüngt sich sehr rasch und verschmilzt endlich wieder mit diesem (Fig. 7). Die rechte Kolossalfaser nimmt an Durchmesser wieder ab, die mediane tritt an ihre alte Stelle zurück. In Fig. 8 sehen wir nur mehr drei Kolossalfasern in fast gleicher Höhe nebeneinander. Dieser Zustand bleibt jedoch nicht lange bestehen. Schon einige Schnitte weiter beginnt sich die linke Kolossalfaser gabelig aufzuspalten (Fig. 9); ihr Nebenast liegt gegen das Zentrum des Bauchmarkes zu und wird rasch dicker.

Schon die nächste Figur (10) zeigt uns, daß er den Hauptast an Durchmesser übertrifft. Die mediane Kolossalfaser, welche schon zu Beginn der Aufspaltung des linken Neurochords etwas in die Höhe steigen mußte, wird jetzt sogar von beiden Seiten zusammengedrückt und muß sich deshalb nach oben verlängern (Fig. 11). Nun verläßt der Nebenast der linken Kolossalfaser seine Lage — er hat jetzt schon eine ziemliche Dimension erreicht — und schickt sich an, sich zwischen seinem Hauptast und dem medianen Neurochord einzuschieben (Fig. 12). Dadurch drängt er den Hauptast weiter gegen die laterale Seite, während er die mediane Kolossalfaser stark zusammendrückt. Allerdings büßt er selbst hierbei an Durchmesser ein. Nachdem er nun auf gleiche Höhe mit seinem Hauptaste gelangt ist (Fig. 13), verschmelzen beide zu einem Neurochord. Doch diese neue Vereinigung währt nur eine kurze Strecke. Schon Fig. 14 stellt den Beginn einer abermaligen Teilung der linken Kolossalfaser dar. Es treten hierauf nebeneinander zwei linke Neurochorde auf, von denen das äußere kleiner ist als das innere. Das erstere verjüngt sich rasch und geht schließlich in die benachbarte

download unter www.biologiezentrum.at

Textfigur A.



Kolossalfaser über. Das Schlußbild (Fig. 17) ist mit dem Anfangsbild (Fig. 1) wesentlich gleich.

download unter www.biologiezentrum.at

In einem anderen Regenerate konnte ich beobachten, wie die Aufteilung einer mittleren Kolossalfaser durch ein von einer dichten Hülle gebildetes Röhrchen in eine Ganglienzelle überging, die auf der Ventralseite ungefähr in der Medianebene des Bauchmarkes lag (Taf. I, Fig. 18).

Zum Schlusse will ich noch bemerken, daß ich auch in regenerierten Vorderenden ähnliche Verhältnisse vorfand.

Zusammenhang der Neurochordverzweigungen mit Ganglienzellen.

Nach der Schilderung des Verlaufes der normalen und regenerierten Kolossalfasern wende ich mich jetzt zur Besprechung der Verbindung der Neurochordabzweigungen mit Ganglienzellen. Um diese Verhältnisse genauer studieren zu können, führte ich Quer-, Frontal- und Sagittalschnitte durch alle Körperregionen. Zum Vergleiche untersuchte ich auch erst wenige Millimeter lange Würmer, die eben aus ihren Kokons ausgeschlüpft waren. Sowohl bei den adulten als auch bei den ganz jungen Tieren konnte ich mit voller Gewißheit feststellen, daß in allen Körperregionen, vom Unterschlundganglion angefangen bis zum letzten Ganglion im äußersten Hinterende, Fortsätze von Ganglienzellen in genau bestimmter Anordnung in die Neurochorde eintreten. Die für jedes Ganglion gleichartige, spezifische Anordnung möge im folgenden charakterisiert werden.

Die beiden lateralen Neurochorde geben in jedem Ganglion unmittelbar hinter jeder Nervenwurzel in symmetrischer Anordnung je ein Seitenästchen ab, das ausnahmslos mit einer Ganglienzelle des medioventralen Nervenzellagers in Verbindung steht. Auf glücklich geführten Sagittalschnitten sieht man, daß diese Abzweigungen unter einem ziemlich spitzen Winkel aus der Kolossalfaser austreten (Taf. I, Fig. 14 und 15). Die Öffnung dieses Winkels, den ich auf etwa 20—30° schätze, ist gegen das Vorderende zugewendet. Da nun diese Gebilde zur Längsachse des Wurmes nicht senkrecht stehen, sondern zu ihr schräg verlaufen, ist es ganz unmöglich, dieselben vollständig auf einem einzigen Querschnitte zu erhalten. Nur wenn dieser Schnitt nicht genau senkrecht zur Längsachse des Tieres, sondern etwas schräg geführt wurde, kann man einen großen Teil des Seitenästchens auf einer einzigen Fläche beobachten (Taf. I, Fig. 4 und 5). Auf solchen Schnitten kann man nun sehr gut den Verlauf dieser Abzweigungen studieren. Das Ziel der Seitenästchen liegt im medioventralen Nervenzellager; auf dieses steuern sie anfangs schnurgerade zu. Nachdem sie aber einen

download unter www.biologiezentrum.at

Weg zurückgelegt haben, der ungefähr dem Doppelten bis Dreifachen des Durchmessers ihrer Kolossalfaser gleichkommt, verlassen sie diese gerade Richtung und beginnen sich mannigfach zu schlängeln, um dann endlich doch mit ihrer Ganglienzelle in Verbindung zu treten. Sie sitzen mit einer breiten Basis an dem Neurochord an, verjüngen sich aber während ihres Verlaufes rasch, so daß bei der Übergangsstelle in die Nervenzelle ihr Durchmesser nur mehr unmerklich größer ist als der des Ganglienzellfortsatzes.

Im Niveau des mittleren Seitennerven zweigt ebenfalls in jedem Ganglion von den lateralen Neurochorden in genau symmetrischer Anordnung je ein Seitenästchen ab, das ich aber niemals in eine Ganglienzelle des Bauchstranges übergehen sah. Dasselbe schlägt allerdings anfangs geradeso wie die eben beschriebenen Abzweigungen die Richtung gegen die Mitte der Ventralseite des Bauchmarkes ein, biegt jedoch an der Stelle, wo sich jene zu schlängeln beginnen, fast rechtwinklig um und verjüngt sich im weiteren Verlaufe sehr rasch. Von jetzt an strebt es gegen die Wurzel des mittleren Seitennerven und scheint durch diese hinauszutreten, um sich mit peripheren Elementen in Verbindung zu setzen. Mit voller Gewißheit kann ich dies wohl nicht behaupten, doch konnte ich an so zahlreichen Präparaten beobachten, wie sich diese Erscheinung immer wieder an derselben Stelle in gleicher Weise wiederholte, daß ich mich zu dieser Annahme berechtigt glaubte.

Die mittlere Kolossalfaser dagegen entsendet im Niveau eines jeden Seitennerven Abzweigungen. Entweder gibt sie ein einziges Seitenästchen ab, das sich kurze Zeit nach seinem Austritte aus dem Neurochord in ein linkes und ein rechtes Nebenästchen gabelig teilt (Taf. I, Fig. 6), oder es zweigen von ihr gleich von allem Anfange zwei streng symmetrisch gelegene Seitenästchen ab (Taf. I, Fig. 7). Alle diese Verzweigungen schlagen anfangs mehr die Richtung gegen die lateralen Seiten des Bauchstranges ein, biegen jedoch dann in einer scharfen Kurve gegen die Medianebene um und treten ohne Ausnahme mit Nervenzellen des medioventralen Ganglienzellagers in Verbindung. Auf einem durch diese Gebilde geführten Sagittalschnitt kann man bemerken, daß diese Seitenästchen nicht wie die der lateralen Neurochorde unter einem spitzen Winkel aus ihrer Kolossalfaser austreten, sondern daß ihr Abgangswinkel nahezu ein rechter ist.

Dies ist das gewöhnliche Verhalten, dem nur wenige Ausnahmen gegenüberstehen. Die Seitenästchen nehmen nämlich nicht

download unter www.biologiezentrum.at

immer den geschilderten Verlauf, sondern gehen zuweilen mit den Nebenästchen der Nachbarkolossalfasern Anastomosen ein, die oft sehr verwickelt erscheinen. Die Fig. 16 der Tafel I veranschaulicht uns beispielsweise einen recht komplizierten Anastomosenkomplex. Das Seitenästchen des medianen Neurochords teilt sich gabelig in zwei Nebenästchen. Eines derselben mündet in das Seitenästchen der linken Kolossalfaser, das, nachdem es einen Seitenzweig abgegeben hat, sich mit einer Ganglienzelle in Verbindung setzt. Das andere Nebenästchen der medianen Kolossalfaser geht direkt in eine Nervenzelle über. Diese geschilderte Erscheinung ist aber entschieden bloß atypisch.

Auf manchen fast senkrecht zur Längsachse des Tieres geführten Querschnitten sind die Seitenästchen so getroffen, daß sie bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck von ganz dünnen Neurochorden erwecken. Ein solcher Querschnitt hat auf den ersten Blick viel Ähnlichkeit mit einem Querschnittsbild aus regenerierten Körperpartien. Doch bei genauerem Zusehen kann man sich bald überzeugen, daß mancherlei Unterschiede vorhanden sind. Der Durchmesser dieser an die Neurochorde erinnernden Gebilde erreicht niemals den der wirklichen Kolossalfaser. Während ferner die Seitenästchen der Neurochorde stets eine sehr dünne Hülle besitzen, sind die Kolossalfasern und ihre Aufspaltungen von einer mächtigen Scheide umgeben. Ein Hauptunterschied jedoch besteht in folgendem. Wie wir schon erfahren haben, gehen alle Seitenästchen der Neurochorde mit Ausnahme jener, die peripheriewärts zu streben scheinen, in Ganglienzellen über. Ganz anders die Produkte der Kolossalfasern nach Regeneration. Diese setzen sich niemals mit Ganglienzellen in Verbindung. Nur in einem einzigen Falle konnte ich beobachten, wie eine Aufspaltung einer regenerierten Kolossalfaser in eine Ganglienzelle überging (Taf. I, Fig. 18).

Fragen wir uns nun nach dem feineren Bau der Seitenästchen. Bei Durchsicht meiner Schnittserien kam ich zu der Ansicht, daß dieselben eigentlich nach dem Schema einer Röhre gebaut sind, einer Röhre, deren Mantel aus einem dicht angeordneten Hüllgewebe besteht, während das Innere von einer homogenen, plasmatischen Masse ausgefüllt ist. Die Achse dieses Röhrchens wird von einem Neurofibrillenbündel gebildet, woraus hervorgeht, daß es sich hier zweifellos um eine nervöse Substanz handelt.

Was nun die Umscheidung der Seitenästchen anbelangt, so scheint sie aus denselben Elementen zu bestehen, wie die Kolossalfaserhülle. Ich fand, daß an der Bildung beider Scheiden neben

download unter www.biologiezentrum.at

einzelnen sehr großen Zellen noch zahlreiche viel kleinere Anteil nehmen. Jene — die großen — erreichen die Dimensionen von kleinen Ganglienzellen und liegen einerseits in dem oberen Zwickel zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm (Taf. I, Fig. 8 und 13), andrerseits sitzen sie an der Basis eines jeden Seitenästchens. Ich war anfangs der Meinung, daß sie dem mesodermalen Bindegewebe angehören, wie dies SCHNEIDER für ähnliche Gebilde der Kolossalfaserhülle bei *Lumbricus* annimmt. Doch kam ich später zu der Ansicht, daß es sich hier wohl um gliöse Elemente handelt. Wenn diese Zellen auch nicht ganz dem Typus der Gliazellen entsprechen, so erwiesen sie sich doch zweifellos als solche dadurch, daß sie echte, mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzbare Gliafasern entsenden. Deshalb möchte ich sie im Einklange mit JOSEPH, der ähnliche Zellen in den oberen Zwickeln zwischen den Kolossalfasern und dem Neurilemm bei *Lumbricus* fand und für gliös hielt, der Neuroglia zurechnen. Ich will nun die von mir gefundenen Zellen als Scheidenzellen bezeichnen und sie des näheren beschreiben.

Die eine Art dieser Zellen liegt, wie ich schon oben sagte, in den Zwickeln zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm (Taf. I, Fig. 8 und 13). Ihr Plasmaleib, der sich intensiv mit DELAFIELDS Hämatoxylin tingiert, ist dreizipfelig und gibt gegen beide benachbarten Neurochorde feine Fasern ab, die sich um dieselben in mehreren Schichten anlegen. Der Kern besitzt eine mehr eckige (dreieckige) als runde Gestalt und weist ein bis zwei Nukleolen auf.

Die anderen großen Zellen, welche der Basis eines jeden Seitenästchens ansitzen (Taf. I, Fig. 9, 10 und 11), stimmen strukturell mit den eben beschriebenen vollständig überein. Ihr Plasmaleib ist jedoch in zwei Zipfel ausgezogen (Taf. I, Fig. 11) und stellt sich mit seiner Längsachse in die Richtung des Seitenästchens ein. Diese Zelle entsendet zunächst gegen ihr zugehöriges Neurochord mehrere Fäserchen, welche sich nach rechts und links in konzentrischen Schichten um dasselbe anordnen; andere Faserzüge legen sich an das Seitenästchen an und bilden so, von mehreren kleineren Zellen unterstützt, eine Umscheidung für dieses. Die letztgenannten Fasern sind wellig, scheinen vollkommen glatt zu sein und zeigen keine Neigung, sich zu verästeln und miteinander zu anastomosieren. Viele von ihnen ziehen von der Zelle bis zum Ende der Scheide, während andere kaum die Hälfte dieser Länge erreichen. Neben dicken Fasern kann man auch äußerst zarte Fäserchen beobachten.

download unter www.biologiezentrum.at

Ich möchte nun noch hervorheben, daß solche große Scheidenzellen in allen Körperregionen ausnahmslos an der Abzweigungsstelle eines jeden Seitenästchens der Kolossalfasern vorkommen. Hinzufügen will ich noch, daß bei ganz jungen *Criodrilus*, die ich untersuchte, der Querschnitt dieser großen Zellen nahezu dem der Neurochorde gleichkommt. Die Anordnung dieser Elemente ist dieselbe wie bei erwachsenen Tieren.

Genau dieselben Verhältnisse fand ich bei *Lumbricus* vor, dessen Kolossalfasern ich einer diesbezüglichen Untersuchung unterzog. Ich konnte feststellen, daß nicht nur in den Zwickeln zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm eine große Zelle liegt (Joseph), sondern daß sich auch an der Abzweigungsstelle eines jeden Seitenästchens eine solche große Scheidenzelle befindet (Taf. I, Fig. 17).

Ob die vorhin beschriebenen Zwickelzellen bei *Criodrilus* symmetrisch angeordnet sind, konnte ich nicht genau ermitteln.

Die kleinen Zellen nun, welche mit ihren Fäserchen zur Umhüllung der Neurochorde und deren Seitenästchen beitragen, sind typische Gliazellen. Zwischen ihnen und den großen Scheidenzellen gibt es bezüglich der Größe eine Übergangsform von mittleren Dimensionen. Diese mittelgroßen Zellen, die ich auch Scheidenzellen nennen möchte, kommen zerstreut an verschiedenen Stellen der Umscheidung sowohl der Kolossalfasern, als auch deren Seitenästchen vor. Auffallend ist ihre stets symmetrische Anordnung am äußeren Rande der Hüllen der beiden lateralen Neurochorde (Taf. I, Fig. 8).

Das Innere der Seitenästchen ist, wie ich schon oben sagte, mit einer nervösen Substanz erfüllt, die sich färberisch — wenigstens bei den von mir angewendeten Methoden — nicht anders verhält als der Neurochordinhalt. Da es mir nun gelungen ist, zu konstatieren, daß die Achse dieses Röhrchens von einem Neurofibrillenbündel gebildet wird (Taf. I, Figg. 12 und 13), habe ich den unwiderleglichen Beweis erbracht, daß es sich hier zweifellos um eine Substanz nervöser Natur handelt. Diese Neurofibrillen färben sich sehr schön mit Heidenhains Hämatoxylin (Taf. I, Fig. 13), sehr instruktive Bilder erhält man aber bei Anwendung der Mallorysschen Färbeflüssigkeit. Eine recht klare Vorstellung von der Abzweigung der Neurofibrillen gewinnt man durch das Studium glücklich geführter Sagittalschnitte (Taf. I, Figg. 14 und 15). Auf solchen kann man beobachten, daß die Fibrillen nicht erst an der Abgangsstelle des Neurochordseitenästchens abzweigen, sondern daß

download unter www.biologiezentrum.at

ihre Verzweigung früher vorbereitet wurde. Schon ein Stückchen vor der Basis des Kolossalfaserseitenästchens trennt sich die Neurofibrille ab. Ganz allmählich biegt sie ab und geht dann in das für sie bestimmte Neurochordseitenästchen über. Dieses vereinigt sich dann mit einer Nervenzelle. Durch diesen Befund ist es mir also geglückt, genau feststellen zu können, daß die Neurochorde mit Ganglienzellen durch Vermittlung eines plasmatischen Stranges rein nervöser Natur in Verbindung stehen.

Zum Schlusse will ich nun jene Ganglienzellen beschreiben, deren Ausläufer in die eben besprochenen Seitenästchen der Kolossalfasern einmünden. Ich will dieselben nach dem Vorschlage des Herrn Professors Hatschek Neurochordganglienzellen nennen. Mit den übrigen Ganglienzellen verglichen, unterscheiden sie sich kaum von diesen. Sie besitzen eine birnförmige Gestalt und sind stets unipolar. In keinem einzigen Falle konnte ich eine Bipolarität beobachten. Der Kern liegt mittelständig und weist 1—2 Nukleolen auf. In färberischer Beziehung unterscheiden sie sich — soweit die von mir in Anwendung gebrachten Methoden in Betracht kommen — durchaus nicht von allen übrigen Nervenzellen des Bauchstranges. Das, was sie hauptsächlich von den übrigen Ganglienzellen auszeichnet, ist ihre ansehnliche Größe. Auffallend ist auch ihre streng symmetrische Anordnung (Taf. I, Fig. 1). Die Neurochordganglienzellen der lateralen Kolossalfasern liegen genau symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene im medioventralen Ganglienzellager des Bauchstranges (Taf. I, Fig. 1). Ihre Zelleiber konvergieren gegen die Mittelebene, die Zellausläufer wenden sich aber gegen die lateralen Seiten des Bauchstranges und münden nach einigen Schlängelungen in das Neurochordseitenästchen, das ihnen entgegenkommt.

Die Neurochordganglienzellen der mittleren Kolossalfasern liegen ebenfalls genau symmetrisch zur Medianebene im medioventralen Ganglienzellager. Im Gegensatze zu den vorhin beschriebenen Neurochordganglienzellen liegen sie so nahe an der Mittelebene, daß sich ihre Zelleiber berühren. Während dieselben divergieren, biegen die Zellausläufer nach innen zu um und vereinigen sich schließlich mit den zugehörigen Seitenästchen der Kolossalfasern.

In der vorliegenden Arbeit habe ich nun einen neuen Beitrag für den Beweis der nervösen Natur der Kolossalfasern erbracht. Es ist mir gelungen, klar und deutlich feststellen zu können, daß zwischen dem Inhalte der Neurochorde und der Ganglienzellmasse ein Kontinuum von Neurofibrillen die Verbindung herstellt. Ich

download unter www.biologiezentrum.at

kann mich daher mit aller Entschiedenheit jenen Autoren — LEYDIG (1864), W. C. Mc INTOSH (1878), H. SCHULTZE, LANGERHANS (1880), SPENGEL (1880), VIGNAL (1883), ROHDE (1882), HATSCHEK, FRIEDLÄNDER (1888), CERFONTAINE (1892) — anschließen, welche behaupten, daß der Neurochordinhalt den Charakter einer nervösen Substanz an sich trage.

Nunmehr kommt die Frage nach der eigentlichen Funktion der Kolossalfasern in Betracht. Schon CERFONTAINE hat die Einheitlichkeit dieser Gebilde als Hinweis auf ihre Bedeutung zur Verknüpfung der einzelnen Abschnitte des Nervensystems hervorgehoben. Auch ich möchte meine Ansicht dahin aussprechen, daß diese lückenlos zusammenhängenden Neurochorde die autonomen Ganglien in einen innigeren funktionellen Zusammenhang bringen.

Im höchsten Grade erscheint er mir wahrscheinlich, daß diese Gebilde zu den motorischen Funktionen des Nervensystems in näherer Beziehung stehen, doch ist es klar, daß hier Vermutungen nicht ausreichen und daß nur das Experiment, sei es das direkt veranlaßte oder das zufällig gegebene, die Entscheidung bringen kann.

Zusammenfassung.

Wenn man die Hauptresultate dieser Untersuchung zusammenfaßt, so ergeben sich folgende Tatsachen als die wichtigsten:

1. Die Neurochorde des *Criodrilus*, drei an der Zahl, liegen unter normalen Verhältnissen stets im dorsalen Teile des Bauchmarkes und reichen vom äußersten Ganglion des Hinterendes bis zum Unterschlundganglion, ohne in die Schlundkommissur emporzusteigen. Sie scheinen aus Nervenzellen des letzten Ganglions zu entspringen.

2. In allen Körperregionen besteht ein Zusammenhang der Neurochorde mit Ganglienzellen.

3. Diese Verbindungen treten in ganz bestimmter Anordnung auf.

Die beiden lateralen Neurochorde entsenden hinter jedem Seitennerven in symmetrischer Anordnung je ein Seitenästchen. Die mediane Kolossalfaser dagegen gibt im Niveau eines jeden Seitennerven zwei symmetrisch gelegene Nebenästchen ab. Alle diese Abzweigungen, deren Achse von einem Neurofibrillenbündel gebildet wird, vereinigen sich mit Ganglienzellen. Im Niveau des Mittelnerven tritt ferner aus den lateralen Kolossalfasern, ebenfalls in

download unter www.biologiezentrum.at

symmetrischer Anordnung, je ein Seitenästchen aus, das jedoch peripheriewärts zu streben scheint.

4. Jedes Neurochordseitenästchen enthält eine Abzweigung des Neurofibrillenbündels der Kolossalfasern.

5. An der Bildung der Umscheidung der Neurochorde und deren Seitenästchen beteiligen sich Gliazellen verschiedener Beschaffenheit. Neben kleinen und mittelgroßen, allenthalben an diesen Hüllen zerstreuten Zellen finden sich große bestimmt lokalisierte Zellen, von denen die einen in den Zwickeln zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm liegen, die anderen aber regelmäßig an der Basis eines jeden Seitenästchens ansitzen.

6. Auch bei *Lumbricus* tritt an der Abzweigungsstelle eines jeden Neurochordseitenästchens eine solche große Scheidenzelle auf.

7. In regenerierten Körperpartien spalten sich die Kolossalfasern mannigfach auf und verlagern sich sogar in den ventralen Teil des Bauchstranges.

Literaturverzeichnis.

Apáthy St., Erfahrungen in der Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke. I. Mitteilung: Methylenblau. In: Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. IX, 1892, pag. 15—37.

— Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. In: Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. XII, 1897, pag. 495 bis 748, Taf. 23—32.

Beddard F. E., A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895, 769 pag., 5 Taf.

Bergh R. S., Zur Entwicklungsgeschichte des Exkretionssystems bei Criodrilus. In: Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Bd. VIII, 1888, pag. 223—248, Taf. XIII und XIV.

Bethe A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Cerfontaine P., *Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre.* Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3me Série, Tome XXIII, Nr. 6, pag. 742 bis 752, 3 Taf.

Collin A., Criodrilus lacuum Hoffmstr. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 4. H., pag. 471—492, Taf. XXXIII.

Ehrlich, Krause, Mosse, Rosin, Weigert: Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. Berlin-Wien 1903.

Eisig H., Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. In Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XVI, 1887.

Friedländer B., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Lumbricus. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1. H., pag. 47—84, Taf. IX und X, 1888.

download unter www.biologiezentrum.at

Friedländer B., Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. In: Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. IX, pag. 205—265, Taf. VIII, 1889.

— Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. In: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LVIII, 1894, pag. 660—693, Taf. XI.

— Über die Regeneration herausgeschnittener Teile des Zentralnervensystems von Regenwürmern. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI, 2. H., pag. 249—283, Taf. XIII und XIV.

Grube A. E., Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Berlin 1854.

Hatschek B., Beiträge zur Entwicklung und Morphologie der Anneliden. In: Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. LXIV, 1876.

— Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. In: Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. I, 1878.

— Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888.

Havet J., Structure du système nerveux des annélides. La Cellule, Tome XVII, 1900, pag. 63—137, 7 Taf.

Hoffmeister W., Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.

Joseph H., Zur Kenntnis der Neuroglia. In: Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, pag. 354 bis 357.

— Untersuchungen über die Stützsubstanz des Nervensystems. In: Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 3. H., 1902, pag. 335—500, 2 Fig., 4 Taf.

Kodi T., Eine neue Methode zur Färbung des Zentralnervensystems. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIX, 1902, pag. 211.

Krawany J., Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms. In: Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. XV, 1905, pag. 281—316, 11 Fig., 5 Taf.

Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik. 3. Aufl., Berlin 1907.

Lenhossék M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. In: Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XXXIX, 1892, pag. 102—136, Taf. V.

Leydig F., Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. In: Zool. Anz., IX. Jg., 1886, pag. 591—597, mit 1 Fig.

— Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857.

Mallory F. B., Phospho-molybdic acid haematoxylon. In: Anat. Anz., Bd. VI, 1891, pag. 375—376, mit 1 Fig. Ref. in Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. VIII, 1891, pag. 341.

Michaelsen W., Oligochaeta. In: Das Tierreich, Bd. X, 1900.

Ramón y Cajal, Über einige Methoden der Silberimprägnierung zur Untersuchung der Neurofibrillen, der Achsenzylinder und der Endverzweigungen. In: Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XX, 4. H., pag. 401—408.

Retzius G., Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Crustaceen. Biolog. Untersuch., Bd. I, 1890, pag. 1—50, Taf. I—XIV.

— Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer. Biolog. Untersuch., Bd. II, 1901, pag. 1—28, Taf. I—X.

— Das Nervensystem der Lumbricinen. Biolog. Untersuch., Bd. III, 1902, pag. 1—16, Taf. I—VI.

Rohde E., Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. In: Zool. Beitr. herausg. v. A. Schneider, Bd. II, 1882, pag. 1—81, Taf. I—VII.

download unter www.biologiezentrum.at

Schneider K. C., Vergleichende Histologie der Tiere. Jena 1902.
Spengel J. W., Oligognathus Bonelliae. In: Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel. Bd. III, 1882, pag. 15—52, Taf. II—IV.
Vejdovský, F., Über die Entwicklung des Herzens von Criodrilus. In: Sitzber. d. königl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1879.
— System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
Wessely K., Die Lumbriciden Oberösterreichs. Linz 1905.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen sind alle mit einem Zeissschen Zeichenapparat nach Abbe bei einer Tubuslänge von 150 *mm* auf Objektivhöhe projiziert. Sämtliche Figuren sind nach meinen Präparaten und Skizzen vom Universitätszeichenlehrer Herrn Adolf Kasper ausgeführt, dem ich für die angewandte Mühe und Sorgfalt vielmals danke.

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

Allgemein gültige Bezeichnungen.

l = linke Kolossalfaser.
m = mediane „
r = rechte „
G schz = große Scheidenzelle.
Sch k = Kern einer großen Scheidenzelle.
Kschke = „ „ kleinen „
m k = „ „ mittelgroßen Scheidenzelle.
nch z = Neurochordganglienzelle.
nfi = Neurofibrille.

Tafel I.

Fig. 1. Aus einem Bauchmarkquerschnitt des Hinterendes. Sublimat-Kochsalzlösung. Mallorysche Färbung. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 2. Aus einem Bauchmarkquerschnitt der mittleren Körperregion. Sublimat-Kochsalzlösung. Dreifärbung. Ok. 7, Obj. 2.

Fig. 3. Querschnitt durch das mediane Neurochord. Sublimat-Kochsalzlösung. Dreifärbung. Ok. 7, Obj. 2.

Fig. 4 und 5. Aus Querschnitten des Bauchstranges der mittleren Körperregion. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 2.

Fig. 6 und 7. Querschnitte durch die mittlere Kolossalfaser. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 8. Querschnitt durch alle drei Neurochorde der mittleren Körperregion. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 9. Querschnitt des linken Neurochords.

Fig. 10. „ „ rechten „

Beide: Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin Ok. 7, Obj. 4.

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 11. Aus einem Bauchmarkquerschnitt des Hinterendes. Sublimat-Kochsalzlösung. MALLORYsche Stückfärbung. Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 12. Querschnitt durch die linke Kolossalfaser. Sublimat-Kochsalzlösung. MALLORYS Stückfärbung. Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 13. Querschnitt des rechten Neurochords. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 14. Sagittaler Längsschnitt durch eine rechte Kolossalfaser. *hgw* = ein Hüllgewebsbalken, der von der Neurochordscheide zum Neurilemm verläuft. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 15. Sagittaler Längsschnitt eines linken Neurochords. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 16. Aus einem Bauchmarkquerschnitte. Sublimat-Kochsalzlösung. MALLORYS Stückfärbung. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 17. *Lumbricus*. Aus einem Bauchmarkquerschnitte. Dreifärbung. Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 18 und 19. Querschnitte durch regenerierte Neurochorde des Hinterendes. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 2.

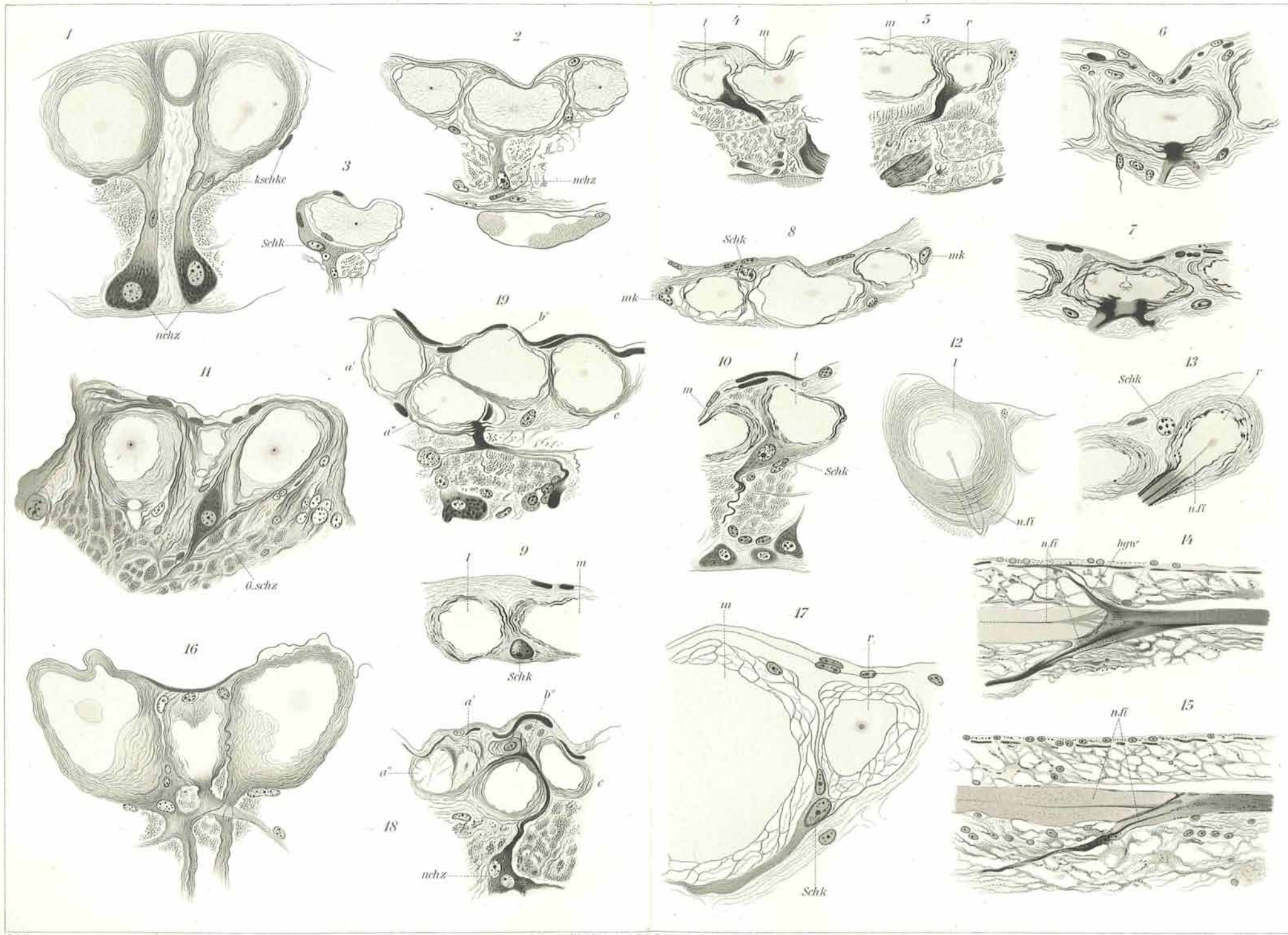
Wien, am 1. Juli 1908.

Nachtrag.

Ende Jänner 1910 fand ich *Criodrilus lacuum Hoffmstr.* im nördlichen Teile des Neusiedler Sees (u. zw. südlich von Neusiedl am See).

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

download unter www.biologiezentrum.at



Del. Kugler. Verlag von Alfred Hölder k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien. Werner u. Winter Frankfurt a/M.

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: 1910

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Hönig Josef

Artikel/Article: Die Neurochorde des Criodrilus lacuum Hoffmstr. 257-282