

Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden.

Von

Dr. O. vom Rath

(Freiburg i. B.).

Mit Tafel XXIII und XXIV.

Die überraschenden Resultate, welche mit der Methylenblau-methode (EHRLICHT) und dem Chromsilberverfahren (GOLGI) über den feineren Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane bei Vertebraten und Evertrebraten gewonnen wurden, bestimmten mich, diese beiden Methoden auch bei den Arthropoden zu versuchen, bei welchen diese Methoden, wenigstens was die Hautsinnesorgane und das sensible Nervensystem betrifft, noch recht wenig oder erfolglos von den Autoren in Anwendung gebracht waren. Als ich meine Untersuchungen begann, lagen, so viel mir bekannt ist, von beachtenswerthen diesbezüglichen Mittheilungen, nur einige kurze Angaben von RETZIUS vor, die aber mit meinen, mit anderen Methoden festgestellten Befunden¹, sehr wenig übereinstimmten. Dieser verdienstvolle Autor hatte bei Anwendung der Methylenblaumethode in der Haut von

¹ O. VOM RATH, 1) Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Inaugural-Dissertation. Bonn 1886. — 2) Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886. — 3) Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Vorl. Mittheil. Zool. Anz. 1887. — 4) Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888. — 5) Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. 1891. — 6) Über die von C. CLAUS beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. 1892. — 7) Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. IX. 1894. — 8) Zur Konservirungstechnik. Anz. XI. Bd. Nr. 9. 18 Anat. 95.

Astacus und Palaemon frei und verästelt auslaufende Nervenfasern gesehen, welche sämmtlichen früheren Autoren und auch mir niemals zur Anschauung gekommen sind. Ich habe nun mit den beiden neuen Methoden, bei Myriapoden, Insekten und Crustaceen Resultate erzielt und beschrieben (Nr. 7), welche mit den eben erwähnten Angaben von RETZIUS in schroffem Widerspruch standen, die sich aber mit meinen früheren Befunden recht gut vereinigen ließen. Seit dieser Publikation (Nr. 7) habe ich meine Untersuchungen mit beiden neuen Methoden fortgesetzt und gelegentlich eines längeren Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel, im Frühjahr vorigen Jahres, viele Crustaceen zumal aber Palaemon mit den in Rede stehenden Methoden untersucht. Im Folgenden will ich außer meinen neuen Resultaten, auch die wichtigsten meiner früheren Angaben (Nr. 7) noch einmal besprechen, da meine Publikation in einer Zeitschrift erschien, welche nicht allen Autoren auf diesem Gebiete leicht zugänglich ist.

A. Allgemeiner Theil.

Wie ich bereits in meinen älteren Schriften hervorhob, kann bei dem meist harten Chitinpanzer der Arthropoden eine Sinneswahrnehmung (mit Ausnahme des Sehens) nur an solchen Stellen der Haut stattfinden, wo das Chitin durch einen Porenkanal durchsetzt ist, und letzterem ein mehr oder weniger stark modificirtes Haargebilde aufsitzt. Es unterscheiden sich nun typische Sinneshaare von gewöhnlichen Borsten äußerlich vielfach gar nicht und sind nur durch die zu ihnen gehörigen Sinneszellen als Sinnesorgane charakterisirt; in manchen Fällen haben allerdings die Sinneshaare eigenartige Formen, die als Kegel, Keulen, Kolben, Zapfen, Cylinder, Schläuche, Griffel, Fäden, Fiederborsten, Halbfiederborsten etc. beschrieben wurden. So verschiedenartig und vielgestaltig nun auch die Sinneshaare aussehen mögen, so sind sie doch alle durch Übergänge unter einander verbunden, und es ist oft recht schwer, aus der Bauart eines solchen Haargebildes allein auf die physiologische Bedeutung desselben einen berechtigten Schluss zu ziehen. Experimentelle Untersuchungen werden dadurch sehr erschwert, dass vielfach ganz verschiedenartige Haargebilde, aber mit der gleichen Nervenendigungsweise, direkt neben einander und auf ganz verschiedenen Theilen des Körpers desselben Thieres gefunden werden. Schon mehrfach wies ich darauf hin, dass eine genaue Kenntniss der Verbreitung der Sinneshaare und des feineren Baues der nervösen Endapparate derselben,

die nothwendige Voraussetzung für rationelle physiologische Versuche bildet.

Ich beschrieb in meinen früheren Schriften (Nr. 1—7) bei Myriapoden, Insekten, Crustaceen und Spinnen Hautsinnesorgane, die ich auf allen Theilen des Körpers beobachtete. Sinneshaare fand ich auf den Antennen (auch den zweiten Antennen der Crustaceen und ihren Schuppen); ferner auf sämtlichen Mundwerkzeugen und deren Anhängen; ich stellte ihr Vorkommen, zumal bei den Crustaceen, auf sämtlichen Beinpaaren fest, ferner sah ich sie bei vielen Krebsen auf den Abdominalanhängen und frei auf dem Körper stehend; bei den Insekten fand ich Sinneshaare auch auf den Abdominalgriffeln; bei den Skorpionen machte ich auf die Sinneshaare der Kämmen aufmerksam. Auch bei allen Spinnen findet man bekanntlich typische Sinneshaare auf den Kiefertastern und den Beinen. Eine sehr große Verbreitung von Sinneshaaren konstatarie ich dann bei Cirripeden, z. B. *Lepas*, indem ich auf sämtlichen Gliedern eine auffallend große Zahl von Haaren mit zugehörigen Sinneszellen wahrnehmen konnte (Nr. 7, Fig. 1). Als ich nun auch bei *Apus* und *Branchipus* fast unter jedem Haargebilde unverkennbare Sinneszellen auffand, kam mir mehrfach der Gedanke, dass bei einigen Arthropoden alle Haargebilde, mit Ausnahme der Drüsenhaare, einer Sinnesvermittlung dienen könnten. Bei Anwendung der Chromsilbermethode fand ich dann auch (Nr. 7), dass wenigstens bei *Niphargus puteanus* alle Haargebilde des gesammten Körpers innervirt waren und auch solche, bei welchen ich bei Benutzung der früheren Methoden weder zugehörige Nervenfasern noch Sinneszellen habe erkennen können. Wie wir weiter unten noch näher besprechen werden, fand ich eine Innervierung sämtlicher Haare des Körpers auch neuerdings bei *Asellus aquaticus*. Da ich nun auf Grund meiner mit den beiden neuen Methoden eruirten, völlig übereinstimmenden Resultate, meine frühere Auffassung des feineren Baues des nervösen Apparates der Hautsinnesorgane, der Arthropoden in einigen Punkten modificiren musste, will ich, ehe ich zu einer speciellen Besprechung meiner neuen Ergebnisse übergehe, zuvor in Kürze wiederholen, wie ich den Bau der nervösen Endapparate in den Hautsinnesorganen der Gliederfüßler früher beschrieben habe:

»Unterhalb der Basis eines jeden einer Sinnesfunktion dienenden Sinneshaares eines Arthropoden liegt in der Mehrzahl der Fälle bald in der Hypodermis selbst, bald weiter von derselben entfernt, eine Gruppe bipolarer Sinneszellen die mit Nervenfasern direkt in Ver-

bindung stehen; diese Zellgruppen wurden von den Autoren als Ganglien bezeichnet, da dieselben aber nichts Anderes als percipirende Epithelzellen sind, schlug ich für sie den Namen »Sinneszellen« vor, ohne aber damit einen strengen physiologischen Unterschied zwischen Ganglien- und Sinneszellen behaupten zu wollen. Weniger häufig sind die Fälle, bei welchen unterhalb eines Sinneshaares nur eine, meist große, bipolare, Sinneszelle gefunden wird. Es giebt übrigens auch Übergänge zwischen diesen beiden Typen, indem manches Mal nur einige wenige Sinneszellen zu jedem Sinneshaar gehören, z. B. bei niederen Crustaceen. Die Gruppen der Sinneszellen sind oft ei- oder birnförmig, oft auch langgestreckt und bandförmig. Beiläufig möchte ich hier bemerken, dass ich bei *Astacus fluviatilis* und anderen Arthropoden, bei Individuen gleich nach der Häutung, die Sinneszellengruppen auffallend lang gestreckt und weit von der Hypodermis entfernt liegend gesehen habe, während ich dieselben bei Thieren derselben Species, zu anderen Zeiten, birnförmig und dicht unter den Sinneshaaren antraf. Nach der geläufigen Anschauungsweise soll der an die Sinneszellen (Ganglienzellen der Autoren) antretende, vom Centralorgan herkommende Nerv, das Ganglion seiner Länge nach durchsetzen und dann in das Sinneshaar eintreten. Ich habe mich aber in sehr vielen Fällen mit absoluter Sicherheit davon überzeugen können, dass der Nerv keineswegs durch die Gruppe der Sinneszellen hindurchtritt und die Sinneszellen etwa wie die Beeren einer Traube den Nervenfibrillen ansitzen, der Nerv fasert sich vielmehr unterhalb der Sinneszellen auf und giebt an jede Sinneszelle eine Faser ab; am vorderen distalen Theile der Sinneszellengruppen sah ich dann deutlich wie die protoplasmatischen Fortsätze der einzelnen Sinneszellen sich zu einem feinstreifigen Bündel, einem »Terminalstrang« zusammenlegen, welcher seinerseits in das Haar eintritt und seine streifige Natur bis zur Spitze des Haares deutlich erkennen lässt. Der Inhalt des Sinneshaares besteht demgemäß nicht eigentlich aus einem Nerven, sondern aus den vereinigten Fortsätzen sensibler Epithelzellen. Außer dem Terminalstrang wird das Lumen der Sinneshaare noch von Fortsätzen einiger Hypodermiszellen, den Matrixzellen des Haares, ausgefüllt. Jede Gruppe von Sinneszellen ist mit einer bindegewebigen Hülle umkleidet, die aus flachen Zellen mit abgeplatteten Kernen besteht; in gleicher Weise ist der distale Fortsatz (Plasmafortsatz) und der proximale (nervöse Fortsatz) von solchen flachen Zellen umhüllt; es sind Neurilemmzellen. Wenn nun die Gruppen der Sinneszellen in

größerer Zahl neben einander liegen und eine Strecke weit von der Hypodermis und den Sinneshaaren entfernt sind, wie es bei den Crustaceen sehr häufig der Fall ist, findet man zwischen den Terminalsträngen dunkel tingirte Kerne, welche langgestreckten Hypodermiszellen angehören. Diese letzteren Zellen haben einige Autoren zu der unrichtigen Auffassung von zwei hinter einander liegenden Gruppen von Ganglienzellen verführt, in Wirklichkeit findet man aber stets nur eine Gruppe von Sinneszellen, und die zwischen dieser Gruppe und dem Sinneshaar gelegenen Zellen sind nichts Anderes als gewöhnliche Hypodermiszellen (Stützzellen).«

Diese früher eingehend beschriebenen Befunde habe ich seither bei Anwendung besserer Methoden stets nur bestätigen können; auch die Arachnoideen, die ich nur beiläufig untersucht hatte, habe ich inzwischen auf ihre Hautsinnesorgane genauer geprüft und gefunden, dass bei allen Spinnenthieren, trotz einer großen Mannigfaltigkeit im Bau der verschiedenen Sinneshaare, der nervöse Endapparat ebenfalls überall der gleiche ist und mit den von mir für Myriapoden, Insekten und Crustaceen beschriebenen Befunden auf das genaueste übereinstimmt. Ein direkter Zusammenhang von sensiblen Epithelzellen (Sinneszellen) mit Nervenfasern war somit für sämtliche Klassen der Arthropoden nachgewiesen.

In schroffem Gegensatz zu diesen Befunden standen nun die mit der Methylenblaumethode bei Crustaceen eruirten Resultate von RETZIUS.

Bei Anwendung der Methylenblaufärbung fand RETZIUS in der Haut von Palaemon, bei Thieren kurz nach der Häutung, Nervenfasern, die sich in wahrhaft erstaunenswerther Menge verzweigten. »Im Telson und in den Seitenlappen der Schwanzflosse sieht man vom Schwanzganglion große Nervenzweige austreten, welche größtentheils nach den hinteren und den seitlichen Rändern ziehen, um sich in einzelne Bündel oder einzelne Fasern zu verzweigen, an welchen hier und da längliche Kerne zu unterscheiden sind. Wenn diese Nervenfasern sich den Rändern genähert haben, lösen sie sich büschelförmig auf, um mit feinen, perlschnurähnlichen Ästchen das anliegende Gewebe zu durchspinnen, in der Epidermislage sich zu verzweigen und dann nach den zahlreichen Randborsten zu ziehen. Hier bleiben sie aber nicht an der Basis der Borsten, sondern dringen in die Anhänge hinein und durchziehen unter reichlicher Verzweigung die weiche Substanz derselben bis an das Ende dieser Substanz.

In dieser Weise ist jeder Anhang von feinen Nervenfäserchen durchspinnen. Jede Borste der Lappen der Schwanzflosse ist offenbar ein sensibles, Nervenfäserchen enthaltendes Organ. Und ein gleiches Verhalten findet sich überall am Körper. Die zahlreichen borstenartigen Anhänge enthalten in ihrem Inneren feine Nervenfäserchen und sind offenbar sensible Organe. Periphere Ganglienzellen sind nicht vorhanden, die im Verlauf der Nervenfasern vorkommenden Kerne gehören den Scheiden dieser Fasern an.

In die Antennen, sowohl die längeren wie die kürzeren, treten bekanntlich recht große Nervenbündel ein. Es verhalten die Nervenfasern sich dort in ganz ähnlicher Weise. Jede Nervenfasern trägt in gewissen Entfernungen ovale Kerne und sendet hier und da feine Seitenzweige ab, welche sich in feine Ästchen auflösen, wonach die Hauptfaser selbst in Büschel feiner Ästchen zerfällt, welche sich an die Epidermis anlegen und in ihr endigen. Besondere Endorgane sind nicht vorhanden, eben so wenig periphere Ganglienzellen; die Kerne gehören hier, wie sonst bei den sensiblen Nervenfasern, welche nach den Endigungen ziehen, nur den Scheiden an.

Zum Gehörorgan zweigen sich von dem Nervenast der Antennula Fasern ab, welche sich unter der Gehörgrube nach einer kernhaltigen, spindelförmigen Anschwellung in einer chromatophorenenreichen Zellschicht in feine Faserbüschel auflösen; ihre Endigung in den Hörborsten konnte ich leider nicht beobachten.« (RETZIUS, Biologische Untersuchungen, Neue Folge I, Stockholm 1890.)

Die wichtigsten hierhergehörigen Abbildungen befinden sich auf Tafel XIV, Fig. 4 und Fig. 5. Ferner hat RETZIUS auf Tafel XIII, Fig. 12 Endigungen sensorischer Nervenfasern in der Epidermis von *Palaemon squilla* am Thorax abgebildet; bei c) sehen wir feinste Verästelungen der Nervenfäserchen zwischen den Zellen der Epidermis. Ich mache des Weiteren noch auf Fig. 13 der Tafel XIII aufmerksam, welche eine gelbe Pigmentzelle darstellt, deren Äste von perlschnurartigen Nervenfäserchen umspinnen sind.

In einer anderen Arbeit hat nun RETZIUS seine Ansicht über die Hautsinnesorgane der Crustaceen einigermaßen modificirt, und ich will die betreffende Stelle ebenfalls zur Vermeidung von Missverständnissen wörtlich citiren:

»Bei Insekten und Crustaceen sind schon längst von LEYDIG u. A. gewisse Sinneszellen im oder dicht unter dem Körperepithel beschrieben worden, welche viele Ähnlichkeit mit denjenigen der Polychäten und Mollusken darbieten. Bei den Crustaceen (*Palaemon*)

sah ich indessen in Präparaten, die mit Methylenblau gefärbt waren, die peripherischen Enden der in der Hautschicht endigenden Nervenfasern reichlich verästelt (Biol. Unt., N. F. I, 1); es ist nun möglich, dass die an diesen Fasern von mir dicht vor ihrer Endverzweigung beobachteten Kerne, welche ich als Scheidenkerne gedeutet habe, in der That die gesuchten sensiblen Nervenzellen sind. Bei den Crustaceen wie bei den Articulaten im Allgemeinen, ist unsere Kenntnis vom sensiblen Nervensystem sehr mangelhaft. Hier müssen neue Untersuchungen vorgenommen werden, welche diese große Lücke ausfüllen. Gerade bei diesen Thieren ist wohl das Übergangsstadium zwischen den Verhältnissen bei den Würmern (und Mollusken) einerseits und den Wirbelthieren andererseits zu suchen. Die von mir mit der Chromsilbermethode gemachten Versuche, diese Frage zu ermitteln, scheiterten leider bis jetzt; man muss, um auf diesem Gebiete Erfolge zu gewinnen, die verschiedensten Repräsentanten der fraglichen Thiere zur Verfügung haben.« (Biol. Unters. von G. RETZIUS, N. F. IV, 1892, p. 52.)

Die erste oben citirte Angabe von RETZIUS über die Hautsinnesorgane von Palaemon musste mich sehr befremden, da bei diesem Krebse unterhalb der Sinneshaare keine Sinneszellen liegen und die Nervenfasern sich in einiger Entfernung unterhalb der Haare sich verästeln sollen, ja in den Sinneshaaren selbst hat dieser Autor noch feine Verästelungen erkennen können. Ich selbst hatte bereits 1888 in Neapel Palaemon mit den damals üblichen Methoden und auch mit Osmiumgemischen auf die Hautsinnesorgane untersucht und unter der Basis der Sinneshaare sehr deutlich Sinneszellengruppen wahrnehmen können, deren einzelne Zellen ihre distalen Fortsätze in die Haare schickten. Wenn ich nun auch keinen Augenblick an der Richtigkeit meiner älteren Befunde zweifelte, schien es mir immerhin möglich, dass außer diesen Nervenfasern, die direkt mit terminalen Sinneszellen in Verbindung stehen, noch frei und womöglich verästelt auslaufende Fasern vorhanden sein könnten, die nur bei Anwendung der beiden neuen Methoden zur Anschauung kommen. Zwei Formen von Nervenendigungen, und zwar solche mit terminalen Sinneszellen und mit frei und verzweigt auslaufenden Endfasern, sind bekanntlich sowohl bei Vertebraten als Evertrebraten, beispielsweise in der Haut von Lumbricus, festgestellt worden. Als nun RETZIUS in seiner zweiten Mittheilung die Möglichkeit betonte, dass die früher von ihm als Scheidenkerne der Nerven gedeuteten Kerne, die Kerne der gesuchten Sinneszellen sein könnten, traf dieser Autor (wie ich Nr. 7 bemerkte)

vollkommen das Rechte. Ich wies in der citirten Arbeit mit Nachdruck darauf hin, dass es bei der Anwendung der Methylenblau- und Chromsilbermethode unbedingt nothwendig ist, dasselbe Objekt nebenher mit bewährten anderen Methoden zu untersuchen. Beide neuen Methoden sind bekanntlich recht launisch, und es werden meist nur eine oder einige wenige Zellen aus jeder Sinneszellengruppe gefärbt oder imprägnirt; ferner ist von einem Erkennen der feineren Struktur der Zellen und ihrer Fortsätze sowie der Kerne meist so gut wie gar keine Rede. Ich empfahl für Kontrollpräparate meine Pikrinessig-osmiumsäure und meine Mischung von Pikrinessig mit Platinchlorid-osmiumsäure (cf. *Anatom. Anz.* XI. Bd. Nr. 9, 1895).

Im Großen und Ganzen waren meine bereits früher publicirten wie neu eruirten Resultate bei der Anwendung der beiden neuen Verfahren völlig übereinstimmend und standen in direktem Gegensatz zu den Angaben von RETZIUS¹. Da ich für meine erste Publikation (Nr. 7) bei Palaemon die Methylenblau- und Chromsilbermethode nicht in Anwendung bringen konnte, weil mir kein lebendes Material zur Verfügung stand, wählte ich Arthropoden des süßen Wassers und Thiere, die auf dem Lande leben, aus. Aus dem bereits auf p. 500 erwähnten Grunde wiederhole ich im Folgenden einige meiner früheren Angaben und bespreche meine alten wie neuen Resultate neben einander.

Bei den Myriapoden, Insekten und Spinnen habe ich nur die Chromsilbermethode, bei den Crustaceen dagegen bei einigen Species sowohl die Chromsilber- als die Methylenblaumethode neben einander in Anwendung gebracht. Mit Vorliebe habe ich solche Untersuchungsobjekte ausgewählt, welche ich bereits früher mit anderen bewährten Methoden auf ihre Hautsinnesorgane hin studirt hatte. In einigen Fällen habe ich des besseren Verständnisses halber kombinirte Bilder gegeben, indem ich in die Abbildung eines nach einer einfachen Methode hergestellten Schnittes eine gut mit Chromsilber imprägnirte Stelle eines anderen Präparates bei gleicher Vergrößerung einzeichnete. Da ich bei verschiedenen Objekten gleichzeitig mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode völlig übereinstimmende Resultate erzielte, zog ich es vor, die mit der Chromsilbermethode hergestellten Dauerpräparate abzubilden, meine Methylenblaupräparate aber nur des Vergleiches halber nach dem lebenden Objekte

¹ Eine neue Arbeit von RETZIUS soll auf p. 534—538 dieser Schrift besprochen werden.

sofort schnell zu skizziren, und ich habe hier überhaupt keine mit der Methylenblaumethode hergestellte Präparate abgebildet.

Was die Technik angeht, so will ich bei der Besprechung der einzelnen Untersuchungsobjekte angeben, was mir besonders vortheilhaft erschien. Die Chromsilbermethode habe ich stets in der von RAMON Y CAJAL empfohlenen Modifikation in Anwendung gebracht und im Gegensatz zu den übrigen Autoren auch nach Paraffineinbettung gute Schnittpräparate angefertigt (cf. Nr. 7). Beiläufig möchte ich hier daran erinnern, dass es bei den Arthropoden im Allgemeinen schon schwierig genug ist mit den älteren Methoden gute Präparate herzustellen, da die Konservierungs- und Färbungsflüssigkeiten meist recht langsam in die Gewebe eindringen und das harte Chitin dem Mikrotommesser obendrein einen bedenklichen Widerstand entgegensetzt. Da nun aber die Chromsilbermethode überhaupt sehr launisch ist, so ist es keineswegs zu verwundern, dass man so viele Misserfolge erhält. Merkwürdigerweise habe ich neuerdings bei manchen Objekten, bei welchen ich früher nur ungünstige Resultate hatte, plötzlich recht brauchbare Präparate bekommen, ohne wissentlich die Methode geändert zu haben. Es ist wohl möglich, dass die biologischen Verhältnisse der untersuchten Thiere da auch eine gewisse Rolle mitspielen.

B. Specieller Theil.

Im Folgenden sollen zuerst meine bei Hexapoden, Myriapoden und Arachnoideen und schließlich die bei Crustaceen mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode eruirten Befunde besprochen werden.

Hexapoda¹. Bereits in meinem früheren Aufsätze (Nr. 7) betonte ich, dass ich mit der Chromsilbermethode über das sensible Nervensystem der Insekten hauptsächlich in den Antennen und Palpen

¹ In wie weit RINA MONTI Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli insetti. Bollet. scientif. No. 4. 1893—1894) und EML HOLMGREN (Studier öfver hudens och koertelart. hudorg. morfologi hos skand. makrolepidopterlarver. K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. XXVII. Nr. 4. 1895) bei ihren Untersuchungen über Insekten, die mit der Methylenblaumethode ausgeführt wurden, ähnliche Resultate feststellten, wie ich sie Nr. 7, 1894, beschrieb, kann ich nicht entscheiden, da mir die Arbeit des erstgenannten Forschers nicht zugänglich war, die des zweiten aber leider unverständlich blieb, da ich der Sprache des Autors nicht mächtig bin. Aus den Abbildungen von E. HOLMGREN möchte ich wohl auf eine Übereinstimmung unserer Befunde schließen.

ausgewachsener Thiere gute Resultate erzielte, während mir Larven fast nie ein gut imprägnirtes Präparat lieferten. Die Antennen von Hymenopteren habe ich mit besonderer Sorgfalt und auch mit gutem Erfolge mit der Chromsilbermethode behandelt, und auf Schnitten selbst nach Paraffineinbettung bei *Vespa*, *Bombus*, *Ichneumon*, *Anthophora*, *Eucera*, *Formica* u. A. recht überzeugende Präparate sowohl von den sensiblen als auch motorischen Nervenendigungen herstellen können. Von einer Verzweigung des distalen Fortsatzes einer Sinneszelle war nie eine Andeutung vorhanden, vielmehr konnte ich häufig genug die unverzweigten Fortsätze bis in die Haarspitzen verfolgen, dagegen liefen die proximalen Fortsätze nach ihrem Eintreten in das Centralorgan stets frei und verästelt aus, nachdem zuvor eine dichotomische Theilung eingetreten war. In meiner früheren Arbeit (Nr. 7) habe ich in Fig. 7 eine zu einem Kegel der Antenne von *Vespa crabro* und in Fig. 6 eine zu einem Membrankanal der Antenne von *Ichneumon* gehörige Nervenendigung abgebildet. In Fig. 1 der vorliegenden Arbeit habe ich nun (mit Benutzung einer älteren Abbildung) die Spitze einer Maxillarpalpe von *Locusta viridissima* mit gut imprägnirten Nervenendigungen dargestellt und in Fig. 2 die Spitze einer Labialpalpe von *Machilis polypoda* nach einem dicken Schnitte gezeichnet. Letztere Figur bitte ich mit einer bereits vor vielen Jahren von mir abgebildeten, und nach einem mit einer einfachen Methode hergestellten Schnitte vergleichen zu wollen (Nr. 4, Taf. XXX, Fig. 3a). Bei Insekten gelingt es fast nie den gesammten Verlauf des distalen und proximalen Fortsatzes einer Sinneszelle bis ins Centralorgan hinein zu verfolgen. Eine Verzweigung der distalen Fortsätze der Sinneszellen findet nicht statt, und ich sah nie freie und verzweigte Nervenendigungen in der Hypodermis.

Myriapoden. Bei den Tausendfüßlern hatte ich bereits vor längerer Zeit mit der Chromsilbermethode Resultate, die ich schon in Kürze (Nr. 7) besprochen habe. Bei den Diplopoden waren es in erster Linie die Antennen, aber auch die Unterlippen, welche mir schön imprägnirte Präparate der sensiblen Nerven lieferten; bei den Chilopoden hatte ich häufiger in den Beinpaaren, seltener in den Antennen gut imprägnirte Stellen vor Augen. In meiner früheren Arbeit (Nr. 7) habe ich die Spitze eines Beines von einem *Lithobius* abgebildet, welches gut imprägnirt war (Fig. 8). In der vorliegenden Schrift habe ich mehrere auf Diplopoden bezügliche neue Zeichnungen gegeben. In Fig. 3 sehen wir einen Schnitt durch die Antennenspitze von *Glomeris marginata*, der nach einer älteren Me-

thode hergestellt war. Ich habe in die Abbildung einige gut mit Chromsilber imprägnirte Nervenfasern einer anderen Schnittserie bei gleicher Vergrößerung eingetragen. Fig. 4 stellt die Antennenspitze von *Polydesmus complanatus* nach einem imprägnirten Totopräparat dar. Fig. 5 bezieht sich auf eine Unterlippe (*Gnathochilarium*) von *Iulus terrestris* und ist nach verschiedenen Schnittserien kombiniert und etwas schematisirt. Es gelang mir ebenfalls mehrfach bei den Unterlippen von Iuliden, Polydesmiden und Glomeriden das Eintreten der proximalen Fortsätze der Sinneszellen der auf den Laden stehenden Sinneskegel bis in das untere Schlundganglion hinein zu verfolgen und mich davon zu überzeugen, dass nach T-förmiger Theilung der Nervenfasern eine freie Verzweigung stattfand, während die distalen Fortsätze stets unverzweigt wie auch in den Antennen in die Sinneskegel eintraten (Fig. 5). Freie und verzweigte Nervenendigungen in der Hypodermis sind mir nie bei Myriapoden zur Anschauung gekommen, obschon ich absichtlich viele Variationen des Verfahrens bei denselben Objekten in Anwendung gebracht habe. Bei Iuliden hatte ich auch befriedigende Resultate in den Antennenspitzen und neuerdings eben so bei einigen Antennen von Chilopoden und zwar bei *Geophilus*, *Cryptops* und *Scolopendra*. Ich behalte es mir vor, demnächst auf die Sinnesorgane und Nervenendigungen der Chilopoden sowie der Spinnen noch einmal eingehender zurückzukommen. Die Chromsilbermethode ist, so viel ich weiß, bis jetzt von keinem Forscher bei Myriapoden mit Erfolg in Anwendung gebracht worden.

Arachnoideen. Bei den Spinnenthieren habe ich trotz vieler Versuche nur in wenigen Fällen mit der Chromsilbermethode ein gutes Resultat erzielt und zwar nur in den Kiefertastern und Beinen. Bei den Skorpionen, die ich in Lugano und auf Capri in großer Zahl erbeutete, untersuchte ich die Sinnesorgane der Kämme, auf welche ich bereits früher (Nr. 4) hingewiesen hatte. In einem Falle sah ich bei Anwendung der Chromsilbermethode eine gut imprägnirte Sinneszelle (Sinnesnervenzelle) mit dem zum Sinneshaar gehenden unverzweigten distalen Fortsatz, aber nur einen Theil des proximalen Fortsatzes. Bei Anwendung anderer Methoden und zumal den Osmiumgemischen erkennt man übrigens deutlich, dass zu den überaus zahlreichen Sinneshaaren stets eine Gruppe von Sinneszellen gehört. Bei den Pseudoskorpionen, die ich häufig unter der Rinde von Platanenbäumen antraf, habe ich, z. B. bei *Chernes*, mehrfach mit der Chromsilbermethode eine leidliche Imprägnirung in den Beinen und

den Kiefertastern zur Anschauung bekommen. Bei den Araneiden gelangen mir einige wenige Präparate von den Beinen und ebenfalls von den Kiefertastern eines männlichen Exemplares von *Epeira diademata*. Bei den Afterspinnen sah ich einmal ein gut imprägnirtes Bein von *Phalangium opilio*. Sämmtliche Befunde stimmten nun darin überein, dass die distalen Fortsätze der Sinneszellen, von denen beinahe immer nur eine aus jeder Gruppe imprägnirt war, stets unverzweigt zu den Sinneshaaren verliefen. Die Sinneshaare selbst sind bei den Spinnenthieren überaus verschiedenartig gestaltet, und ich gedenke demnächst die Hautsinnesorgane der Arachnoideen zum Gegenstand einer speciellen Besprechung zu machen und an der Hand von Abbildungen zu erläutern. Beiläufig will ich bemerken, dass man auch mit den früher üblichen Methoden, selbst mit den vielbewährten Osmiumgemischen, durchgängig bei den Arachnoideen lange nicht so häufig völlig befriedigende Schnittpräparate herstellen kann, wie bei den übrigen Arthropoden. So viel mir bekannt ist, hat die Chromsilbermethode früheren Autoren bei Arachnoideen noch keine Resultate gegeben, so dass die wenigen von mir kurz beschriebenen Befunde immerhin von einer gewissen Wichtigkeit sind.

Crustaceen. Den Untersuchungen bei Krebsen habe ich wegen der mich sehr befremdenden Angaben von RETZIUS besondere Sorgfalt gewidmet und möglichst viele Formen studirt. Schon früher hatte ich (Zool. Anz. Nr. 365—366, 1891) die Methylenblaufärbung bei kleinen Crustaceen zu einem anderen Zwecke in Anwendung gebracht und auch auf andere Weise. Ich legte damals die lebenden Thiere, z. B. *Asellus*, *Gammarus* u. a., für mehrere Tage in eine schwache Methylenblaulösung, die mit Kochsalzwasser hergestellt war, um festzustellen, ob die Farbe in die mit einer Membran versehenen Sinnesschläuche (Geschmacksorgane?)¹ der kleinen Antennen

¹ Ob man die Sinneskegel oder Sinnesschläuche der kleinen (inneren) Antennen der Crustaceen als Geruchs- oder als Geschmacksorgane bezeichnen soll, ist schwer zu entscheiden. Ich habe mich früher (Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen, Zool. Anz. 1891) in folgender Weise über die physiologische Deutung der Hautsinnesorgane der Crustaceen ausgesprochen: »Es empfiehlt sich die Sinnesempfindungen durch ihre physikalischen oder chemischen Ursachen zu definiren. Das Percipiren eines im Auge entstehenden Bildes nennen wir das Gesicht, das Percipiren von Schallwellen das Gehör, das Percipiren der verschiedenen Arten des Druckwiderstandes und mancher anderer mechanischer Einwirkungen die Tastempfindung. Ob man bei im Wasser lebenden Crustaceen das Percipiren in Wasser gelöster chemischer Substanzen

eindringen würde, und ich konstatarie dann auch, dass die Farbe wirklich, wenn auch langsam, von der Spitze der Sinnesschläuche

als Geruch oder Geschmack bezeichnen will, erscheint willkürlich; es giebt bei Crustaceen keine in der Mundhöhle gelegenen Sinnesorgane, welche man ihrer Lage nach als Geschmacksorgane erklären könnte, und die außerhalb der Mundhöhle (auf den Antennen) gelegenen Sinnesorgane, welche zur Perception in Wasser gelöster chemischer Substanzen geeignet sind, können eben so gut zum Aufspüren und Schmecken der Nahrung, als zur Perception irgend welcher anderer auf chemischer Einwirkung beruhender Reize dienen. Ich sehe also keinen Grund bei den im Wasser lebenden Crustaceen zwischen Geschmack und Geruch zu unterscheiden. Es ist um so bedenklicher bei den Krebsen die dem Menschen bekannten Sinnesempfindungen wiederfinden zu wollen, als der Bau der Sinnesorgane in den beiden Fällen ein von Grund aus verschiedener ist, und auch die biologischen Zwecke, für welche die Sinnesorgane dienen sollen, nur bis zu einem gewissen Grade zusammenfallen. Es ist sehr wohl möglich, dass die Crustaceen Sinneswahrnehmungen haben, welche uns gänzlich unbekannt sind, zum Beispiel eine Empfindung, welche sich auf den Sauerstoffgehalt des Wassers bezieht. Ganz sicher ist es, dass der Grad der Feinheit sowohl als auch der Umfang, das heißt die Grenzen innerhalb deren bei den einzelnen Sinnen Wahrnehmungen möglich sind, bei den verschiedenen Thieren außerordentlich wechselt. Das Auge eines Raubvogels und das Geruchsorgan eines Hundes übertreffen die bezüglichlichen Sinnesorgane des Menschen weitaus an Feinheit der Empfindung. Es ist bekannt, dass manche Insekten Lichtstrahlen und Schallwellen wahrnehmen, welche für unsere Sinnesorgane wirkungslos sind.

Zunächst wollen wir die Frage erörtern, in wie weit man aus der morphologischen Beschaffenheit der Sinnesorgane einen Schluss auf die physiologische Leistung der Sinne ziehen kann. Der nervöse Endapparat ist bei den verschiedenen Sinnesorganen so gleichartig gebaut, dass er in dieser Hinsicht, wie mir scheint, nicht verwerthet werden kann; es kommt also in erster Linie die Form und Einlenkungsweise der Haare, sowie deren Zahl und Stellung in Betracht. Diejenigen Haargebilde, welche nicht spitz auslaufen und an ihrem distalen, meist blasserem und zartwandigen Ende, wie die oben mitgetheilten Versuche zeigen, das Eindringen in Wasser gelöster chemischer Substanzen gestatten, wird man von vorn herein mit einiger Wahrscheinlichkeit für Geruchs- oder Geschmacksorgane erklären. Diejenigen Fiederhaare, welche einer ungemein feinen Kuppelmembran aufsitzen, und bei welchen also das Haar sehr schwingungsfähig wird, werden als Gehörorgane angesehen. Diejenigen Sinneshaare, welche vermuthlich weder dem Geruch noch dem Gehör dienen, werden als Tastborsten bezeichnet. Mit dieser Unterscheidung soll aber keineswegs behauptet werden, dass sich die genannten Funktionen scharf gegen einander abgrenzen und, dass nicht etwa dasselbe Haargebilde mehreren der genannten Funktionen gleichzeitig dienen könne.

Alle die Sinneshaare, die man nicht als Riech- oder Hörhaare aufzufassen geneigt ist, werden schlechthin als Tastorgane bezeichnet. Hierhin gehören gewisse Sinneshaare der ersten Antenne, die meisten Sinneshaare auf der zweiten Antenne und deren Schuppe; ferner alle Sinneshaare der Mundwerk-

eindrang und den Inhalt dieser Sinnesapparate blau färbte. Die von den Autoren vielfach diskutierte und in sehr verschiedener Weise beantwortete Frage, ob die Sinneskegel und andere Sinneshaare bei den Arthropoden an der Spitze geöffnet oder durch eine mehr oder weniger zarte Membran geschlossen sind, scheint mir nicht von so hervorragender Wichtigkeit zu sein. Die Hauptfrage ist doch wohl die, ob in den Fällen, in welchen die Sinneshaare thatsächlich deutliche Membranen zeigen, die Möglichkeit vorhanden ist, dass Gase (für eine Geruchsempfindung) oder in Flüssigkeit gelöste chemische Substanzen (für eine Geschmacksempfindung) durch die Membranen durchdringen können. Auch bei der Anwendung der Chromsilbermethode kann man sich mit Leichtigkeit davon überzeugen, dass bei vielen Objekten die Flüssigkeiten direkt durch die Sinneskegel in die Antennen eintreten, z. B. sehr schön bei den Fühlern der Diplopoden, bei welchen die Antennenspitzen mit einer gewissen Regelmäßigkeit imprägnirte Fasern zeigen, während in den proximalen Theilen derselben, auch wenn man vom Kopfe abgetrennte Antennen in die Flüssigkeiten bringt, nur selten gute Imprägnirungen gesehen werden.

Meine neuen Versuche mit der Methylenblaumethode wurden nun durch Einspritzen der Farbe hergestellt und zwar bei *Astacus* in folgender Weise:

Mit einer feinen Spritze injicirte ich die lebenden Thiere, theils in der Kopfgegend, theils in der Umgebung der Mundwerkzeuge, ferner am Postabdomen dicht zwischen den Abdominalbeinen und am Telson. Die besten Resultate hatte ich, wenn ich jedes der Versuchsthiere in verschiedenen Intervallen und an verschiedenen Stellen des Körpers am Nachmittag und Abend injicirte, die Thiere wieder ins Aquarium brachte und dann am folgenden Tage untersuchte. Meist injicirte ich meine Versuchsthiere am andern Morgen noch einmal und fand dann nach einigen Stunden stets einige guttingirte Stellen, bei welchen die Nervenfasern und Sinneszellen in

zeuge, Beine und Schwanzanhänge und schließlich die frei auf den Segmenten stehenden Sinnesborsten. Eben so wie die Gestalt und Anordnung dieser als Tastorgane bezeichneten Sinneshaare bei den Familien und Species die größte Mannigfaltigkeit zeigen, und nicht selten bei einem Thiere auf einem bestimmten Körpertheile mehrere ganz verschieden gestaltete Tastaare neben einander stehen, eben so wird man in den Leistungen dieser Haargebilde einen Unterschied machen müssen und außer gröberen und feineren Tastempfindungen eine große Zahl der verschiedenartigsten Nuancen, die sich allerdings unserer Wahrnehmung entziehen, annehmen dürfen.«

nur gewünschter Schönheit tiefblau gefärbt erschienen. Besonders gute Bilder erhielt ich von den Abdominalbeinen und Schwanzplatten. Aus jeder Gruppe von Sinneszellen hatte sich meist nur eine Sinneszelle gefärbt, ich sah aber auch mehrfach zwei, drei oder mehr gefärbte Sinneszellen dicht neben einander; von einer Verzweigung des distalen Fortsatzes war bei keinem meiner in großer Zahl hergestellten Präparate eine Spur zu erkennen, vielmehr traten mit großer Deutlichkeit die gefärbten distalen Fortsätze gänzlich unverzweigt in die Sinneshaare ein. Die proximalen Fortsätze waren häufig für eine gute Strecke nach dem Centralorgan hin zu verfolgen, doch konnte ich ihre Endigungsweise im Centralorgan nie mit genügender Sicherheit feststellen (cf. Nr. 7).

Mit der GOLGI'schen Methode habe ich gleichzeitig eine große Zahl von *Astacus*-Individuen und zwar große wie kleine und auch eben ausgeschlüpfte Exemplare untersucht und nach sehr vielen Misserfolgen hin und wieder gut imprägnirte Nervenfasern in den kleinen Antennen, den Oberkiefertastern, den Maxillen und Hilfskiefern zumal aber den palpenförmigen Anhängen der Hilfskiefer sowie den Abdominalbeinen und den Schwanzplatten gesehen. In meiner früheren Mittheilung habe ich einige solcher auf *Astacus* bezüglichen Abbildungen gegeben (Nr. 7, Taf. II, Fig. 4 u. 5). Neuerdings habe ich bei jungen Thieren, die eben die Eischale abgestreift hatten, ganz vorzügliche Resultate erzielt, während ich früher bei Larven nur Misserfolge hatte. Besonders schön sah ich die Endverzweigungen der proximalen Fortsätze der Sinneszellen im letzten Abdominalganglion, und ich konnte mich mehrfach davon überzeugen, dass der proximale Fortsatz niemals direkt an eine Ganglienzelle antritt, vielmehr nach T-förmiger Theilung und feiner Verästelung stets frei endigt.

Anfangs hatte ich *Astacus* hauptsächlich mit der Schnittmethode nach Paraffineinbettung untersucht, und so ist es wohl möglich, dass die große Zahl meiner Misserfolge in einem zu langen Verweilen in Alkohol, Xylol oder Paraffin ihren Grund haben. Als ich aber mehrfach gut imprägnirte Fasern bei durchsichtigen Stücken, z. B. in den Palpen der Hilfskiefer, den Spitzen der Abdominalbeine und im Telson erblickte, habe ich weiterhin nur solche Thiere, die gute Resultate versprechen konnten, geschnitten. Ich war übrigens nicht wenig überrascht, als ich bei ganz alten Exemplaren mit dickem Chitin ganz prachtvolle Imprägnirungen in den kleinen Antennen gewahrte; durch das Chitin schimmerten die schwarzen Fasern mit überraschender Klarheit hindurch und unter den Sinnessschläuchen sah ich sehr

häufig den gesammten Verlauf des nervösen Endapparates. Ich konstatierte mit absoluter Sicherheit, dass von den Sinneszellen die distalen Fortsätze in keinem Falle verzweigt waren, vielmehr gingen diese Fortsätze ziemlich gerade bis zur Kegelspitze. Die schönsten Bilder erhielt ich übrigens bei den durchsichtigen Palpen der Hilfskiefer und den Sinneshaaren des Telson. Von gut imprägnirten Präparaten sind mir leider viele im Kanadabalsam völlig undurchsichtig geworden, während andere sich jahrelang ganz vorzüglich gehalten haben. Ich war fernerhin nicht wenig überrascht, als ich bei Schnitten durch die überaus harten Taster der Mandibeln in einigen Fällen ganz wunderbare Imprägnirungen sah, so dass einzelne Nervenfasern durch die ganzen Taster hindurch deutlich zu verfolgen waren (Nr. 7, Fig. 4). Ich möchte hier wiederholen, dass ich in meinen auf *Astacus* bezüglichen Abbildungen (Fig. 4 und 5) des besseren Verständnisses und der Einfachheit halber kombinirte Bilder gegeben habe, indem ich zuerst einen gut gelungenen, nach einer der gewöhnlichen Methoden hergestellten Schnitt mit dem Zeichenapparat mit größter Sorgfalt wiedergab, und dann einige gut imprägnirte Fasern anderer Präparate, oft ganzer Serien, bei derselben Vergrößerung einzeichnete. Dies Verfahren ist um so mehr berechtigt, als in den meisten Fällen, in welchen überhaupt einzelne Fasern imprägnirt waren, nebenan die Gruppen der Sinneszellen oder doch wenigstens die Kontouren der die Gruppen umhüllenden Scheiden sehr deutlich zu erkennen waren. Das gleiche Verfahren habe ich in Fig. 11 befolgt. Auch in den zahlreichen Fällen, in welchen überhaupt keine Imprägnirungen gelungen waren, konnte ich den gesammten histologischen Bau der Sinneszellengruppen, der Hypodermiszellen etc. mit völlig befriedigender Sicherheit, vermuthlich durch die Einwirkung der Osmiumsäure, wahrnehmen.

Ein ganz wunderbares Objekt fand ich nun in unserem blinden völlig durchsichtigen *Niphargus* (*Gammarus*) *puteanus*, nachdem ich lange nach geeigneten Objekten gefahndet hatte, welche ein Schneiden nicht erfordern. Ich habe meine bei diesem Thiere gewonnenen Resultate bereits eingehend beschrieben (Nr. 7), und einige Abbildungen gegeben (l. c. Fig. 9, 10, 11 u. 12). In der vorliegenden Arbeit habe ich von demselben Objekte einige neue Figuren zur Darstellung gebracht (Fig. 7 u. 8).

Bei meinem *Niphargus*-Material, welches ich vielfach mit kleinen Abweichungen der GOLGI'schen Methode bearbeitete, hat mir keine Modifikation mehr geleistet, als das von RAMON Y CAJAL empfohlene

Verfahren. Ich brachte die in der Größe sehr verschiedenen Thiere in eine Mischung von 1% Osmiumsäure und 3,5% Kali bichr. und zwar wurde von der ersten Lösung 1 Theil, von der zweiten 4 Theile genommen. Durchgängig habe ich die besten Erfolge gehabt, wenn ich am zweiten Tage die eingelegten Thiere in mehrere Stücke zerschnitt und in eine neue Mischung brachte und dann am dritten Tage diese Stücke für 48 Stunden in die Silberlösung (Argent. nitr. 1,5) einlegte. Der Silberlösung wurde auf 200 Gramm 1 Tropfen Ameisensäure zugesetzt, wodurch die störenden Niederschläge von Chromsilber bekanntlich vermindert werden sollen. Die Schnittmethode habe ich eigentlich nur zum Studium des Centralnervensystems in Anwendung gebracht und zumal vom Bauchmark gute Bilder erhalten, im Übrigen habe ich gut imprägnirte Antennen, Mundwerkzeuge und Beine nach kurzem Verweilen in absolutem Alkohol und Nelkenöl in Kanadabalsam eingeschlossen, ohne aber ein Deckglas aufzulegen. Sämmtliche Abbildungen, die ich von *Niphargus* in meinem früheren wie in dem vorliegenden Aufsätze gegeben habe, sind nach solchen Präparaten angefertigt. Auch von den gewöhnlichen *Gammariden* (*Gammarus pulex* und *Gammarus fluviatilis*) habe ich hin und wieder brauchbare Präparate hergestellt, doch waren dieselben in keiner Beziehung mit den ganz wunderbar imprägnirten Präparaten des völlig durchsichtigen, zarten *Niphargus* zu vergleichen. Ich muss aber hier betonen, dass keineswegs der größere Theil meiner Präparate gelang, vielmehr waren die Erfolge sehr ungleich und auf einzelne Körpertheile der verschiedenen Thiere vertheilt. Bei einem Exemplar waren beispielsweise nur die Antennen und vielleicht ein Beinpaar gut imprägnirt, bei einem anderen nur die Mundwerkzeuge, bei einem dritten die Extremitäten des Abdomens etc.; es gelang mir aber glücklicherweise, gute Präparate von allen Theilen des Körpers herzustellen. Was nun die Endigungsweise der Nervenfasern der typischen Hautsinnesorgane des *Niphargus* anbetrifft, so habe ich den bei *Astacus* festgestellten Befunden kaum etwas Neues hinzuzufügen; die großen Sinnesschläuche der kleinen Antennen (Nr. 7, Fig. 11) zeigten in einigen Fällen eine größere Zahl gut imprägnirter distaler Fortsätze von Sinneszellen; eben so waren vielfach bei demselben Thier alle Nervenfasern sämmtlicher Sinneshaare bis zur Spitze wunderbar imprägnirt, ohne aber auch nur in einem einzigen Falle eine Verzweigung erkennen zu lassen.

Es lag nun nahe bei diesem besonders günstigen Objekte

nachzuforschen, ob nicht außer diesen mit Sinneszellen in direkter Verbindung (Kontinuität) stehenden Nervenfasern vielleicht noch frei oder gar verästelt in der Hypodermis auslaufende Nervenfasern zur Beobachtung kommen.

Ich habe eine Reihe von Befunden eruiert, welche für die Entscheidung letzterer Frage von Wichtigkeit sind. Ich sah nämlich ebenfalls bei *Niphargus*, dass auf den Antennen, den Mundwerkzeugen und sämtlichen Extremitäten außer den typischen Sinneshaaren auch alle anderen Haargebilde ohne Ausnahme innerviert waren. In der Mehrzahl der Fälle waren, wenn überhaupt eine Imprägnirung einer Extremität gelungen war, sämtliche zu den Haaren führenden Nervenfasern durch das Chromsilber tief schwarz gefärbt, und ich konnte diese Fasern dann immer bis in die äußerste Spitze jedes Haares deutlich verfolgen. In selteneren Fällen waren nur wenige Fasern imprägnirt, in einem Fall sogar nur eine einzige (Nr. 7, Fig. 10). Die Präparate, auf welchen nur wenige Fasern gut imprägnirt waren, sind nun aber besonders instruktiv, da man den gesammten Verlauf der Fasern von der Peripherie bis kurz vor das Centralorgan deutlich durch alle Glieder der betreffenden Extremität verfolgen kann. Während nun bei den typischen Sinneshaaren aus jeder der nicht allzuweit unterhalb des Sinneshaares liegenden Gruppe von Sinneszellen immer eine oder deren mehrere schön imprägnirt waren, konnte ich bei den anderen gewöhnlichen Haaren mit gut imprägnirten Fasern, die ich auf weite Strecken rückwärts verfolgte, niemals auch nur eine Spur einer imprägnirten Zelle sehen (Nr. 7, Fig. 9). Bei Anwendung anderer Methoden bemerkt man die Sinneszellen unterhalb der typischen Sinneshaare sehr deutlich und erkennt sofort, dass von jeder bipolaren Zelle ein distaler und ein proximaler Fortsatz ausgeht; bei den anderen Haaren sieht man dagegen weder eine Gruppe noch eine besondere Zelle unterhalb des Haargebildes liegen, und eben so wenig eine Nervenfasern zum Haare gehen. Wenn nun thatsächlich zu den innervierten gewöhnlichen Haaren eine Sinneszelle gehört, so liegt sie auf jeden Fall von dem Haar selbst sehr weit entfernt und in unmittelbarer Nähe des Centralorgans oder aber im Centralorgan selbst. Wir würden dann bei *Niphargus* zweierlei Arten von Nervenendigungen haben, von denen die einen von der Peripherie dem Centralorgan zustreben, um in demselben mit einer feinen Verzweigung, und ohne direkte Kontinuität mit einer Ganglienzelle frei auszulaufen, und andere, die von Ganglienzellen des Centralorgans nach der

Peripherie gehen und ohne eine Verzweigung zu bilden und ohne mit einer anderen Zelle in Kontinuität zu stehen, direkt in das Haar eintreten und bis zur äußersten Spitze zu verfolgen sind¹. Dass weder unter den typischen Sinneshaaren noch den anderen innervierten Haaren vom Niphargus eine dendritische Verzweigung vorkommt, muss ich als ganz sicher ansehen, da ich über eine große Zahl vorzüglicher Präparate mit gut imprägnirten Fasern verfüge, die übrigens die schönsten und zierlichsten Verzweigungen der Nervenenden an der Muskulatur sowie an einzelnen Drüsenzellen und der Muskulatur erkennen lassen. Es ist aber keineswegs immer so leicht, sofort festzustellen, ob man ein typisches Sinneshaar mit terminaler Sinneszelle vor sich hat, oder eine imprägnirte Faser mit dem Centralorgan nahe anliegender Zelle, da bekanntlich im gesammten Verlauf der Nervenfasern und auch des distalen Fortsatzes der Sinneszelle vielfach verschiedene dicke, knötchenförmige Anschwellungen wie bei der Methylenblaufärbung gesehen werden und Sinneszellen vortäuschen können. Verwechslungen sind besonders da möglich, wo die Sinneszellen, wie bei Niphargus, relativ klein sind. Auf Kontrollpräparaten, die mit guten anderen Methoden hergestellt werden, wird aber der wahre Sachverhalt meist leicht entschieden. Dass ich außer Präparaten, die in toto eingelegt wurden, auch eine größere Zahl von Schnittserien, zumal zum Studium des Centralnervensystems, angefertigt habe, wurde bereits oben betont. Ich sah in den Ganglien des Bauchmarks von der Peripherie herkommende und frei mit Verzweigungen auslaufende Nerven und eben so von (unipolaren) Ganglienzellen des Centralorgans nach der Peripherie aufsteigende Fortsätze. Ein genaues Verfolgen einer und derselben Faser von der Peripherie bis zum Centralorgan oder auch vom Centralorgan nach der Peripherie ist bei Niphargus auch auf Schnitten kaum möglich. Nach dem Erscheinen meiner Arbeit Nr. 7 habe ich auch bei *Asellus aquaticus*, bei welchem ich früher mit der Chromsilbermethode niemals befriedigende Resultate erzielt hatte, recht schöne Imprägnirungen hergestellt. Wie bei Niphargus sah ich, dass auf den Antennen, Mundwerkzeugen, Extremitäten, überhaupt überall wo Haare standen, diese Haare ohne Ausnahme mit

¹ Auf Grund meiner neuen Schnittpräparate glaube ich nunmehr, dass eine solche zweite Art von Nervenendigung mit im Centralorgan gelegenen bipolaren Sinneszellen nicht vorkommt, und dass die gesuchten Sinneszellen in der Nähe des Centralorgans, aber nie in demselben liegen.

Nervenfasern in Verbindung standen. Bei den typischen Sinneshaaren bemerkte ich auch stets mit Leichtigkeit in einer gewissen Entfernung von der Haarbasis eine oder mehrere imprägnirte Sinneszellen, dagegen fand ich wie bei *Niphargus* unterhalb anderer Haare, bei welchen man bei gewöhnlichen Methoden keine Sinneszellen zur Anschauung bekommt, niemals im gesammten Verlauf der Nervenfasern eine Anschwellung, die man mit einiger Sicherheit als die gesuchte Sinneszelle hätte in Anspruch nehmen können. Es ist mir wahrscheinlich, dass die gesuchten Sinneszellen eben so wie *Niphargus* in der Nähe des Centralorgans liegen, zumal ich im Centralorgan selbst bei keiner Methode bipolare Ganglienzellen gefunden habe, sondern stets nur unipolare. Da ich nun bei *Niphargus* und *Asellus* in manchen Fällen nur eine einzige Faser in einer Extremität imprägnirt sah, und diese Faser, die unverzweigt in das Haar eintrat, proximalwärts bis kurz vor das Centralorgan verfolgen konnte, ohne dass eine merkliche Anschwellung zu konstatiren war, ist eine Täuschung nicht gut anzunehmen; einstweilen bleibt es neuen Untersuchungen an besonders geeigneten Objekten überlassen, diese Nervenendigungsweise, zu erklären. Von *Niphargus* habe ich in dieser Arbeit noch einige Abbildungen gut imprägnirter Extremitäten gegeben, die in so fern von besonderem Interesse sind, als an einigen Stellen auch unverzweigte Nervenfasern, welche die Hypodermis durchsetzen, zu erkennen sind und zwar an Stellen, wo normaler Weise gar kein Haar zu stehen pflegt (*x* in Fig. 8). Von *Asellus* habe ich Chromsilberpräparate der Antennen in Fig. 9 und eines Beines in Fig. 10 abgebildet.

Gehen wir jetzt dazu über, meine neuen Befunde bei marinen Crustaceen zu besprechen.

Mit der Methylenblaumethode habe ich nicht nur bei *Palaemon*, sondern auch bei *Calianassa*, *Gebia*, *Crangon*, *Nika*, *Alpheus*, *Hippolyte*, *Penaeus* und *Squilla* völlig befriedigende Resultate erzielt, die unter einander stets im besten Einklang standen. Ich will hier nur meine Befunde bei *Palaemon* besprechen, da ich diese Garneele in Neapel während fünf Monaten stets frisch zur Verfügung hatte und besonders sorgfältig studirte. Untersucht wurden *Palaemon serratus* und *Palaemon squilla*. Das Methylenblau wurde theils in Meereswasser, theils in Kochsalzwasser gelöst, doch schien die Meereswasserlösung den Vorzug zu verdienen. Schwache Methylenblaulösungen erwiesen sich als geeigneter, als concentrirte. Ich verfuhr beim Einspritzen in ähnlicher Weise wie früher bei *Astacus*. Ge-

wöhnlich injicirte ich einige Individuen am Morgen gegen 10 Uhr und zwar an verschiedenen Körperstellen und zumal solchen, an welchen keine wichtigeren Organe liegen, damit die Versuchsthiere möglichst wenig geschädigt wurden. Am Postabdomen vertragen diese Krebsse die Methylenblaeinspritzungen vorzüglich, doch überstanden viele Individuen auch Injektionen in der Kopf- und Leberregion. Meist waren am Nachmittag gegen 2 Uhr gewisse Körperstellen oder selbst der gesammte Körper prachtvoll blau gefärbt, und die Nervenfasern ließen sich mit nur gewünschter Deutlichkeit bis in die äußersten Spitzen der Haare verfolgen. Andere Exemplare injicirte ich am Abend und brachte sie wieder ins Aquarium; da aber bei diesen Thieren am andern Morgen die Farbe meist wieder verblasst war, injicirte ich dieselben Exemplare noch einmal an anderen Stellen und untersuchte sie gegen Mittag. Das Herz habe ich nur selten injicirt, da dann die Farbe zwar in kurzer Zeit den ganzen Körper durchsetzt, die Thiere aber auch meist schnell absterben. Es war mir bei meinen Versuchen ganz besonders daran gelegen, postmortale Veränderungen völlig auszuschließen. Es gelingt übrigens bei einiger Vorsicht recht häufig, mehrfach injicirte Thiere auch fernerhin am Leben zu erhalten. Ich habe stets viel mehr Exemplare injicirt als ich untersuchen konnte und fand, dass die nicht untersuchten Thiere im Aquarium ruhig weiter lebten und allmählich ihre Blaufärbung wieder verloren. Obschon ich nun die denkbar größten Modifikationen des Verfahrens in Anwendung brachte, waren meine Resultate stets die gleichen, sie standen aber mit den Angaben von RETZIUS in schroffem Widerspruch. Stets sah ich wie von terminalen Sinneszellen, die nicht direkt unter der Haarbasis, sondern in einiger Entfernung von derselben gelegen sind, die distalen Fortsätze in das Haar eintraten und völlig unverästelt bis zur Haarspitze verliefen, während jeder proximale Fortsatz sich beim Eintritt in das Centralorgan T-förmig theilte und dann feine Verästelungen zeigte, welche aber nie direkt mit den Ganglienzellen in Berührung traten. Überaus häufig habe ich die prachtvollsten Nervenfärbungen in den Antennen, Schuppen, Mundwerkzeugen, allen Extremitäten sowie den Schwanzflossen zur Anschauung bekommen. Freie verästelte Nervenendigungen sah ich dagegen häufig an der Muskulatur, an Drüsen- und Pigmentzellen. Nicht selten waren aber auch Zellen gefärbt, die mit dem Nervensystem und den Sinnesorganen in keiner direkten Beziehung standen, z. B. Bindegewebszellen. Auf meine bei den übrigen Crustaceen mit der Methylenblaumethode erzielten

Resultate will ich hier nicht weiter eingehen, da sie nichts Anderes ergaben, als was ich für Palaemon beschrieben habe. Mit der Anfertigung von Dauerpräparaten, die nach Anwendung der Methylenblaumethode hergestellt waren, habe ich nie Glück gehabt, so dass ich sehr bald davon abstand.

Sämmtliche mit der Methylenblaumethode untersuchten marinen Krebse habe ich gleichzeitig außer mit gut bewährten anderen Konservierungs- und Färbungsmitteln auch mittels des Chromsilberverfahrens GOLGI'S in der von RAMON Y CAJAL empfohlenen, und von mir mit Erfolg früher erprobten Modifikation, behandelt und auch wieder Palaemon in großer Zahl untersucht. Im Großen und Ganzen entsprachen meine Resultate keineswegs den gehegten Erwartungen und ich glaube die chemische Beschaffenheit des Meereswassers hierfür verantwortlich machen zu dürfen. Immerhin hatte ich bei Palaemon in einigen Fällen an den Antennen, Schuppen und Abdominalbeinen völlig befriedigende Resultate, die mit den mit der Methylenblaumethode eruirten Befunden genau übereinstimmten. Häufiger erzielte ich gute Imprägnirungen verschiedener Extremitäten bei Phronima, Idothea, Mysis, Euphausia und Nebalia. Auch die Antennen von Pagurus und Squilla gaben mir in einigen Fällen völlig zufriedenstellende Bilder.

In Fig. 11 habe ich einen Schnitt durch die kleine Antenne von Pagurus, in Fig. 12 einen solchen durch eine kleine Antenne mit Schuppe von Nebalia, in Fig. 13 einen Schnitt durch die kleine Antenne von Palaemon squilla, in Fig. 14 einen Schnitt durch die kleine Antenne von Squilla mantis gegeben. Es wurden jeweils Schnitte, die nach einer gewöhnlichen Methode angefertigt waren, abgebildet, und dann wurden bei derselben Vergrößerung gut imprägnirte Stellen anderer mit der Chromsilbermethode hergestellten Schnitte eingezeichnet. Fig. 15 stellt eine Extremität des Postabdomens von Phronima sedentaria dar und ist nach einem imprägnirten in toto in Kanadabalsam eingelegten Präparate entworfen. Die Anschwellungen der Nervenfasern unterhalb der Haarbasis glaube ich mit Recht als Sinneszellen (Sinnesnervenzellen) deuten zu dürfen.

Meine alten wie neuen mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode bei Insekten, Myriapoden, Spinnen und Crustaceen eruirten Befunde stehen nun nach dem Gesagten im besten Einklang und lassen sich auch mit meinen älteren, mit relativ einfachen Methoden festgestellten Angaben, recht gut vereinbaren.

Frei und verästelt auslaufende Nervenendigungen sind mir in

der Arthropodenhaut niemals zur Anschauung gekommen, doch sah ich solche im Centralorgan, an der Muskulatur, sowie an Drüsen- und Pigmentzellen.

Meine in Nr. 7 bereits mitgetheilten diesbezüglichen Befunde, die ich seither immer nur wieder bestätigen und erweitern konnte, haben übrigens mittlerweile durch ALLEN und zumal BETHE eine direkte Bestätigung erfahren.

In seiner Arbeit über das Centralnervensystem von *Carcinus maenas* etc. (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIV, 1895) bemerkt BETHE Folgendes: »In Übereinstimmung mit VOM RATH und ALLEN fand ich, dass unterhalb jedes Sinneshaares eine oder mehrere bipolare Zellen (Sinnesnervenzellen) liegen, deren peripherer Ausläufer unverzweigt (im Gegensatz zu RETZIUS, der Verzweigungen angiebt) bis in die Spitze des Haares zu verfolgen ist. Der andere Ausläufer wendet sich zum Centralorgan und tritt in dasselbe, wie ALLEN direkt beobachten konnte, mit T-förmiger Theilung ein (ALLEN, Quart. Journal of microsc. science 1894). Freie Endigungen konnte ich eben so wenig, wie die beiden vorher erwähnten Forscher finden. Es ist daher wohl erlaubt, vorläufig diejenigen Fasern, welche durch periphere Nerven in das Centralnervensystem eindringen und innerhalb desselben nicht mit Zellen in direkter Verbindung stehen als sensibel zu bezeichnen.« In einer anderen Arbeit (Die Otocyste von *Mysis*, Zoolog. Jahrbücher Bd. VIII, 1895) betont BETHE, dass er mit der Methylenblaumethode Resultate erhalten habe, welche mit den von mir publicirten völlig übereinstimmen (l. c. pag. 555). Besonders gute Resultate hatte genannter Autor an den Antennen von *Pagurus*, *Mysis* und *Crangon* und an den äußeren Schwanzanhängen von *Mysis*. Eine Verzweigung des peripheren Ausläufers habe ich (sagt BETHE) eben so wenig wie VOM RATH gesehen, und ich bin geneigt, die diesbezüglichen Befunde von RETZIUS für postmortale Veränderungen zu halten. Ein Nerv, der so varicös ist wie die von RETZIUS bei *Palaemon* abgebildeten, ist sicher nicht normal. Jeder varicöse, perlschnurartige Nerv ist ein Kunstprodukt, das auf Zusammenziehung der zähflüssigen Nervenmasse beruht, wie ich mich oft bei der Beobachtung frisch gefärbter Nerven überzeugt habe.

Auf Grund meiner mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode bei den sensiblen Nerven der Insekten, Myriapoden, Spinnen und Crustaceen festgestellten Befunde habe ich nun meine frühere Auffassung über den feineren Bau der Hautsinnesorgane und des sen-

siblen Nervensystems der Arthropoden einigermaßen geändert und ungefähr in folgender Weise (Nr. 7) beschrieben:

Es handelt sich nicht, wie die früheren Autoren annahmen, um einen vom Centralorgan aufsteigenden Nerven, der aus den Fortsätzen von im Centralorgan liegenden Ganglienzellen zusammengesetzt ist und sich unterhalb der Sinneszellengruppen auffasert, um dann an jede Sinneszelle eine Faser abzugeben, vielmehr liegen nach meinen neuen Befunden die Verhältnisse gerade umgekehrt. Jede mehr oder weniger weit von der Hypodermis entfernt gelegene Sinneszelle schiebt einen bald längeren bald kürzeren distalen Fortsatz in ein zugehöriges Sinneshaar und einen gewöhnlich recht langen proximalen Fortsatz nach dem Centralorgan. Letzterer Fortsatz tritt nun aber keineswegs mit einer Ganglienzelle in direkte Verbindung, vielmehr theilt er sich beim Eintritt in das Centralorgan dichotomisch und läuft frei aus nach Bildung mehr oder weniger reichlicher Verästelungen. In den Verlauf jedes sensiblen Nervenapparates ist daher nur immer eine Zelle (Sinneszelle) eingeschaltet und nicht wie früher allgemein angenommen wurde, eine im Centralorgan liegende Ganglienzelle und eine periphere Sinneszelle (vgl. d. schematische Abbildung Nr. 6). Die stets unipolaren Ganglienzellen des Centralorgans entsenden nun einen Stammfortsatz nach der Peripherie, der unterwegs einige Nebenäste abgeben kann und an der Muskulatur, den Pigment- und Drüsenzellen nach Bildung oft sehr zierlicher Verzweigungen stets frei endet ohne aber mit irgend einer anderen Zelle in direkte Berührung zu treten. Freie und verästelte Nervenendigungen in der Hypodermis selbst, wie sie in der Haut der Würmer neben Nervenendigungen mit terminalen Sinneszellen beschrieben wurden, sind mir bei Arthropoden nie zur Anschauung gekommen, wohl aber schienen mir freie und verästelte Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen des Darmes bei verschiedenen Crustaceen, Insekten und Myriapoden vorzukommen. An Stelle des von mir früher vorgeschlagenen Ausdruckes Sinneszelle hat RETZIUS die Bezeichnung Sinnesnervenzelle in Anwendung gebracht. Genau genommen ist die betreffende Zelle nichts Anderes als eine gewöhnliche Hypodermiszelle, deren proximaler Fortsatz bis in das Centralorgan hineingewachsen ist. Der distale Fortsatz nimmt den Reiz auf und der proximale leitet denselben dem Centralorgan zu. Ob man nun den distalen Fortsatz auch einen nervösen nennen will, wie den proximalen oder einen einfachen Plasmafortsatz, ist bis zu einem gewissen Grade Geschmackssache.

C. Besprechung neuer Arbeiten über die Hautsinnesorgane und das sensible Nervensystem der Arthropoden.

Während meine Untersuchungen über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode (l. c. Nr. 7, 1894) durch die oben erwähnten Befunde von ALLEN und BETHE eine direkte Bestätigung erfahren haben, wurden mir von C. CLAUS in einem im Zool. Anz. Nr. 461, 1894 erschienenen Artikel (Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, insbesondere der Crustaceen) einige Einwände gemacht, die zwar keineswegs die Richtigkeit meiner Darstellung in Abrede stellen, wohl aber beweisen sollen, dass seine älteren Angaben mit meinen Befunden im besten Einklang ständen. Bereits früher hatte derselbe Autor in einem in Nr. 375 des Zool. Anzeigers 1892 erschienenen Aufsatz »Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen« auf die zwischen uns Beiden bestehende Übereinstimmung in Betreff der Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Crustaceen hingewiesen, die ich in meinen Schriften in Abrede gestellt hatte. Um diesem Autor völlig gerecht zu werden, wiederhole ich zunächst wörtlich die von demselben zur Stütze seiner in beiden Schriften beigebrachten Angaben (p. 523—528).

Schon in meinem Aufsatz über die blassen Kolben und Cylinder von Cyclops (Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. I, 1860) habe ich (sagt CLAUS) die Ganglienzellen und die von denselben abgehenden Nerven abgebildet, welche zu den Tastborsten der vorderen Antennen treten. In der Monographie der freilebenden Copepoden 1863 beschäftigte ich mich zuerst mit dem Inhalt der Borsten und sprach mich über denselben in folgender Weise aus: Der Inhalt, welcher sich Anfangs, so lange das Thier lebt, hell und homogen zeigt, nimmt nach einiger Zeit eine etwas getrübbte kleinblasige Beschaffenheit an und scheint die kontinuierliche Fortsetzung der Substanz eines Nerven zu sein, den man an günstigen Objekten zu dem Cylinder herantreten sieht. Verfolgt man den starken in das Lumen der Antenne eintretenden Nervenstamm, so sieht man am schärfsten in dem langgestreckten Basalgliede, dass ein Theil seiner Nervenfasern nach dem oberen Rande zu den Borsten ausstrahlt, und dass eine jede Borste eine dieser Fasern enthält. Bestimmter äußerte ich mich in der Schrift über Argulus (Über die Entwicklung, Organisation etc. der Arguliden. Diese Zeitschr. Bd. XXIII 1875).

»Was LEYDIG an der Wurzel der Tastborste als kleinen zelligen Körper beschreibt, der rückwärts fadig verläuft und wohl eine kleine Ganglienkugel vorstelle, entspricht der Matrix sammt Neubildung, während allerdings der Centrifaden, den man hier und da noch weit nach rückwärts verfolgen kann, nervöser Natur ist. Dieses Verhalten möchte unterstützt werden durch das Verhalten der als Riechfäden bekannten Cuticularanhänge so zahlreicher Crustaceen. Für diese habe ich längst in mehreren Arbeiten nachgewiesen (vgl. auch die Arbeiten über Cypridinen und Halocypriden — Stirngriffel — ferner über Apus und Branchipus), dass der Nerv nicht etwa nur an die Basis der Borste herantritt, sondern sich unmittelbar in den feinstreifigen Inhalt der Borste fortsetzt. Neuere Untersuchungen, insbesondere an *Sida crystallina* und Branchipus-Larven, haben mir indessen gezeigt, dass das Verhältnis des Borsteninhalts zum Nerven nicht so einfach ist und durch die an der Basis der Borste gelagerte Matrix complicirter wird. Auch die Matrix erstreckt sich als streifige Substanz in den Borstenraum hinein und färbt sich bei Behandlung mit Überosmiumsäure ebenfalls bedeutend. Untersucht man aber in dieser Weise behandelte Objekte unter sehr starker Vergrößerung, so weist man den Nervenaufläufer der Ganglienzelle als Centrifaden in der Achse des streifigen Matrikalfortsatzes mit geringer Mühe nach, und auch an frischen lebenden Thieren gelingt es nachher leicht den nackten Achsenzylinder im Inneren der streifigen Substanz zu erkennen. Borsten, welche nicht zum Tasten oder, wenn wir so sagen dürfen, als Riechfäden dienen, entbehren des Achsenfadens im Zusammenhange mit dem fehlenden Nerven, während ihr streifiger Inhalt Matrixsubstanz ist. Sehr schön sehe ich das Verhältnis an den Borsten der Ruderantennen von *Sida*. In den Ästen der Ruderantennen verfolgt man die zarten Nerven bis zur Spitze und erkennt sofort ihre Verschiedenheit von dem in der Achse zusammenlaufenden und wohl noch als Längsstrang diese erfüllenden dicken Matrikalstrang. Die großen zweitheiligen Fiederborsten verdanken ihren streifigen Charakter ausschließlich den Matrikalsträngen und sind ausschließlich Ruderborsten, die kurzen und einfachen Dornen aber sind Tastgebilde und besitzen einen Achsenfaden in dem streifigen Inhalt; zu ihnen tritt ein mit einer Ganglienzelle versehener Nerv heran, um sich zwischen den Matrixzellen hindurch in den Achsenfaden fortzusetzen (Fig. 51 Af). Die zwei großen Schwanzborsten der Daphnien sind auch Tastborsten.«

Auf diese letzteren kam ich im nachfolgenden Jahre 1876 in dem Aufsätze: Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden nochmals zurück. »Aus dem kleinen Ganglion des letzten Beinpaars schienen mir jederseits die langen Nerven der (schon von GRUTHUISEN als solche betrachteten) Tastborsten des Abdomens zu entspringen (Fig. 1), die schräg über den Darmkanal herablaufen und vor ihrem Eintritt in den Matrikalkörper der Cuticularanhänge je zwei spindelförmige Ganglienzellen durchsetzen (Fig. 6). Das Verhalten dieses letzteren zu der Matrix wiederholt das bereits für die Tastborsten der Antennen beschriebene Verhalten, indem es an günstigen Objekten eben so gelingt den nervösen Achsenfaden durch die Matrix hindurch in die Borste zu verfolgen. Auffallenderweise sind die beiden Nerven LEYDIG entgangen, der ausdrücklich hervorhebt, nie einen Nerven beobachtet zu haben und deshalb auch die Deutung GRUTHUISEN's bestreitet.«

Einige Jahre später fand F. LEYDIG in seiner Schrift über Amphipoden und Isopoden Gelegenheit auf die von mir behauptete Nervenendigung in den Cuticularanhängen von *Sida* und *Branchipus* zurückzukommen und seine gegentheilige Meinung aufrecht zu erhalten. Auf die Bemerkung dieses Forschers: »Auch will ja CLAUS bei anderen Crustaceen einen nervösen Achsenfaden zwischen den Matrixzellen hindurch in die Borsten verfolgen. So lange freilich ein zur Borste tretender Nerv nicht zu erkennen ist, mag es sich um eine fadige Verlängerung protoplasmatischer Substanz handeln, welche von den Zellen der Matrix aus sich in den Kanal der Borste erhebt. Ich verweise zur Erläuterung auf die Fig. 11 der Taf. I meiner Schrift über Daphniden, was mich in meiner 1879 veröffentlichten Phronimiden-Arbeit (Arbeiten aus dem zool. Inst. der Univ. Wien 1879) veranlasste zu antworten: Es beweiße jener Autor mit der Bemerkung nur, dass er, anstatt die betreffende Stelle auf p. 24 und 25 meiner Argulidenschrift zu lesen, sowie die Fig. 51 auf Taf. XVIII derselben sich näher anzusehen, lediglich sein älteres Daphnidenwerk im Auge habe und merkwürdigerweise zur Widerlegung meiner Deutung heranziehe.

Auch für die Riechschläuche der Hyperiden wurde das Eintreten von Nervenfibrillen in das Innere bestätigt, wie aus dem nachfolgenden Passus aus dem Werke »Die Platysceliden, Wien 1887« zu ersehen ist. »Wie bei *Phronima* und den verwandten Hyperiden beginnen die Sinnesschläuche auf dem von einem glänzenden

Cuticularring eingefassten Porus der Chitinhaut mit stärker chitinisirtem, meist verschmälerten, zuweilen stiel förmigen Basalstück, welchem der blasse, zartwandige und am Ende blindgeschlossene Hauptabschnitt folgt. Hier und da sind die Enden in Folge des Abbrechens der Spitze geöffnet, ein pathologisches Verhalten, welches auch bei anderen Crustaceen wiederkehrt und wohl zu der irrigen Vorstellung Anlass gegeben haben mag, als besäßen die Riechhaare an der Spitze Öffnungen. Vornehmlich würden dieselben da zu erwarten sein, wo kleine die Spitze krönende Aufsätze, wie glänzende Knöpfchen, Kegel oder Spitzen, auftreten, deren Entfernung zur Entstehung eines Porus Veranlassung geben müsste. Über die feinere Struktur, insbesondere in Betreff des speciellen Verhaltens des zum Borstenschlauch tretenden Nerven, liegen mir keine neuen Beobachtungen vor. Nur das will ich bemerken, dass an günstigen Objekten der zum Borstenschlauch tretende Nerv sich in die Achsensubstanz des ersteren weiter verfolgen und mittels Reagentien als Achsenfaden darstellen lässt.«

Die letzte auf diese Frage bezügliche Angabe findet sich in einer größeren Abhandlung »Die Halocypriden des Atlantischen Oceans und Mittelmeeres, Wien 1891«. Die auf den nervösen Endapparat bezügliche Stelle (p. 35) lautet: An den vorderen Antennen (der Halocypriden) finden sich nur fünf den Endgliedern zugehörige Anhänge, deren Lage und Form bereits bei Besprechung dieser Gliedmaße beschrieben wurde. Mit denselben steht ein verhältnismäßig umfangreicher Nerven- und Ganglienapparat in Verbindung. Der in das proximale Glied des Schaftes eingetretene Nerv schwillt alsbald zu einem bald mehr birnförmigen, bald mehr langgestreckten Ganglion an, welches die eigenthümlichen glänzenden Kugeln enthält und setzt sich durch das obere Geißelglied zwischen dessen Längsmuskeln in die Geißel fort, in deren Achse die Fibrillen bündelweise aus einander weichen, um in die fünf Sinnesanhänge einzutreten. Im Inneren derselben lassen sich die zarten Fibrillenbündel durch die ganze Länge bis zum distalen Ende verfolgen, meist noch von einem spärlichen Protoplasma umlagert, welches auf den Überrest der Matrix des Anhanges zu beziehen ist und zuweilen noch ein oder zwei Kerne aufweist. Das gleiche Verhalten zeigen die Nervenfibrillen in den fünf Borstenanhängen am Nebenast der hinteren oder Schwimmfuß-Antenne, deren Nerv alsbald nach dem Eintritt in das mächtige Schaftglied ein großes Ganglion bildet und dann zwischen den Muskelgruppen nach dem verjüngten Distalende

verläuft. Hier theilt sich derselbe in zwei Faserbündel, von denen das kleinere in den mit Schwimmborsten besetzten Hauptast tritt, das größere aber nochmals ein Ganglion durchsetzt, in dessen Zellen die specifisch tingirten glänzenden Kugeln des vorderen Antennenganglions wiederkehren. Die Fibrillenzüge treten aus diesem Ganglion in den Nebenast und von da in dessen fünf Cuticularanhänge ein, in deren Achse sie sich bis zum Distalende verfolgen lassen.« — »Durch diese schon an Osmium-Alkoholpräparaten leicht zu konstatirenden Befunde haben meine früheren Angaben über das Verhalten der Nervenfibrillen in den Tastborsten und Spürschläuchen eine volle zuverlässige Bestätigung erhalten.«

Nach CLAUS »leuchtet es ein«, dass für O. VOM RATH der Ausdruck, ein Ganglion durchsetzt, den Anlass zur Missdeutung seiner (der CLAUS'schen) Anschauung gegeben habe, einer Missdeutung, welche schon durch das Verhalten der einfacheren nur durch eine oder zwei neben einander liegende Ganglienzellen vermittelten Endigungsart, welcher die Komplikation des Vorhandenseins eines Ganglions homolog gestellt war, widerlegt sein müsste. Es wird dann des Weiteren angeführt, dass die Verschiedenheit der Bezeichnungswiese als Achsenfaden (CLAUS) oder Terminalstrang (VOM RATH) als Ganglienzelle (CLAUS) oder Sinneszelle (VOM RATH) beziehungsweise Sinnesnervenzelle (RETZIUS) um so weniger zum Beweise einer abweichenden Anschauungsweise verwerthet werden könnte, da VOM RATH selbst einräumt, dass ein strenger Unterschied zwischen Ganglienzelle und Sinneszelle nicht besteht. Nach CLAUS passt die Bezeichnung Achsenfaden mehr für die einfacheren von ihm vornehmlich beobachteten Fälle, in welchen es ausschließlich der Distalausläufer einer oder zweier Zellen ist, welcher in die Achse des Cuticularanhanges eintritt, wogegen der Ausdruck Terminalstrang (VOM RATH) vielleicht überall da besser zuträfe, wo Distalfortsätze zahlreicher Nervenzellen zusammentreten oder der Distalfortsatz von nur einer oder zwei Nervenzellen eine außerordentliche Stärke und fibrilläre Struktur zeigt (Frontalorgan oder Stirntentakel der Halocypriden). CLAUS bemerkt fernerhin: »Wenn O. VOM RATH in seiner Publikation sich äußert: Nach der geläufigen Anschauungsweise soll der an die Sinneszellen (Ganglienzellen der Autoren) antretende vom Centralorgan herkommende Nerv das Ganglion seiner Länge nach durchsetzen und dann in das Sinneshaar eintreten, so bezieht er offenbar auch meine Angaben auf diese Anschauungsweise. Und wenn er weiter hinzufügt: Ich habe mich aber in vielen Fällen überzeugen

können, dass der Nerv keineswegs durch die Gruppe der Sinneszellen hindurchtritt und die Sinneszellen etwa wie die Beeren einer Traube den Nervenfibrillen ansitzen, so giebt er dem Ausdruck durchsetzen eine Auslegung, die meiner Anschauung, mit welcher seine eigene trotz verschiedener Ausdrucksweise vollkommen identisch ist, gänzlich fremd ist. Nicht nur die oben citirte Stelle, welche die beiden Nervenzellen unterhalb der Schwanzborste der Daphniden betrifft, giebt einen unzweideutigen Beleg, dass ich die Bezeichnung durchsetzen des Ganglions im Sinne des Durchtritts der Nervenfasern durch die Ganglienzellen verstehe, sondern die als homolog zur Seite gestellte Parallele das einfachere durch eine oder zwei Ganglienzellen und das complicirtere durch eine größere als Ganglion bezeichnete Gruppe von Ganglienzellen vermittelte Verhalten der Nervenendigung in Sinnesborsten zeigt, dass ich in demselben Sinne auch das Hindurchtreten der Nerven durch das Ganglion verstanden habe.«

Ich habe in meiner ersten Erwiderung an C. CLAUS (Zool. Anz. Nr. 386, 1892 »Über die von C. CLAUS beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen«) mich wörtlich wie folgt ausgedrückt:

»Während nach der Anschauungsweise von CLAUS der Nerv das Ganglion seiner Länge nach durchsetzen soll, um dann in das Sinneshaar einzutreten und letzteres in Gemeinschaft mit den Fortsätzen einiger Matrixzellen auszufüllen, habe ich in meinen Aufsätzen kurz gesagt Folgendes behauptet: Das Ganglion der Autoren wird besser als eine Gruppe von Sinneszellen — percipirenden Epithelzellen — aufgefasst. Der Nerv durchsetzt diese Gruppe von Sinneszellen keineswegs, er kann daher auch nicht ins Haar eintreten, vielmehr fasert sich der Nerv unterhalb der Gruppe der Sinneszellen auf und giebt an jede Zelle eine Faser ab. Das Haarlumen wird ausgefüllt von den protoplasmatischen Fortsätzen der Sinneszellen, die sich zu einem feinstreifigen Bündel, dem Terminalstrang, zusammenlegen und in Gemeinschaft mit den Fortsätzen einiger Hypodermiszellen (Matrixzellen des Haares) in das Haar eintreten. Ich glaube, dass diese Deutung doch nicht einfach eine Bestätigung der CLAUSschen Angaben genannt werden darf.«

Wie sich CLAUS die Beziehungen der vom Centralnervensystem (Centralorgan) zur Peripherie verlaufenden Nerven zu den in oder unter der Hypodermis liegenden Sinneszellen gedacht hat, ist mir

aus den Beschreibungen und Abbildungen genannten Autors nicht ersichtlich gewesen. Es ist mir eben so wenig gelungen mit einiger Sicherheit zu erkennen, wie sich dieser Forscher die Beziehungen des die peripheren Ganglien »durchsetzenden« Nerven zu den Ganglienzellen des Centralorgans vorgestellt hat. Nach der Ausdrucksweise von CLAUS sind auf jeden Fall über den feineren Bau der Hautsinnesorgane der Crustaceen (andere Arthropoden wurden meines Wissens von diesem Autor nicht untersucht) mehrere und einander direkt entgegengesetzte Deutungen zulässig.

1) Der vom Centralorgan (Centralnervensystem) kommende Nerv tritt an die Ganglienzellen (Sinneszellen) der Hypodermis an und giebt an jede Zelle eine Faser ab, wie ich es für Crustaceen, Insekten, Myriapoden und Spinnen beschrieben habe. Ob man nun die distalen Fortsätze der in die Sinneshaare eintretenden Ganglien- oder Sinneszellen Plasmafortsätze nennen will, wie ich es that, oder mit CLAUS von einem Eintreten von Nervenfasern in die Sinneshaare sprechen möchte, ist bis zu einem gewissen Grade Geschmackssache. Vom rein morphologischen Standpunkte aus scheint mir meine Deutung die berechtigtere zu sein, da wir einfache Epithelzellen vor uns haben, die erst durch das Antreten einer Nervenfasern zu sinnespercipirenden Zellen oder kurz Sinneszellen werden.

2) Eine andere Auffassung ist nach der Darstellung von CLAUS möglich, nämlich die, dass die Nervenfasern nicht an die Sinneszellen antreten, sondern durch die einzelnen Sinneszellen direkt hindurchtreten, so dass der distale Fortsatz nichts Anderes wäre als die direkte Fortsetzung der am proximalen Theile der Sinneszelle eingetretenen Nervenfasern. Bei dieser Auffassung, die nebenbei bemerkt keineswegs so völlig unberechtigt ist, als sie auf den ersten Blick erscheint (ich habe wenigstens Präparate vor Augen gehabt, die zu Gunsten dieser Annahme sprachen), würde man natürlich mit vollem Rechte von in die Sinneshaare eintretenden Nervenfasern sprechen dürfen.

3) Es könnten aber auch die Nervenfasern die Ganglien- oder Sinneszellengruppen in der Weise durchsetzen, dass die Nervenfasern durch die Gruppen dieser Zellen durchtreten und diesen Fasern die Ganglien- oder Sinneszellen jeweils nur mit einem kurzen Fortsatz wie die Beeren einer Traube ansitzen. Auch diese Möglichkeit ist nach meinen Präparaten, zumal bei frischgehäuteten Thieren, keineswegs undenkbar, und ich bedurfte oft längeren Studiums der betreffenden Präparate, um eine solche Auffassung wieder fallen zu

lassen. Diese Möglichkeit habe ich früher zwar hervorgehoben, aber nie gesagt, dass CLAUS diese Auffassung vertreten habe.

4) Die Nervenfasern könnten aber auch die Ganglien- oder Sinneszellengruppen in der Weise durchsetzen, dass überhaupt keine direkte Berührung oder Zusammenhang zwischen Nervenfasern und den sogenannten Sinneszellen stattfindet und letztere nur wie in den Geschmacksorganen der Säuger von frei auslaufenden verästelten Nervenendigungen korbformig umgeben würden. In Betreff der proximalen Fortsätze der peripheren Sinneszellen erfahren wir nach den Beschreibungen von CLAUS nichts Bestimmtes, doch darf man aus der gesamten Darstellung entnehmen, dass dieser Autor wie auch die übrigen früheren Forscher der unrichtigen Ansicht war, dass eine direkte Verbindung der Nervenfasern (proximale Ausläufer der Sinneszellen) mit den im Centralorgan befindlichen (unipolaren) Ganglienzellen stattfindet. Bei dieser Auffassung, die auch ich früher geteilt habe, würden somit in einen jeden derartigen nervösen Apparat zwei Zellen eingeschaltet sein, eine im Centralorgan gelegene Ganglienzelle und eine in oder unter der Hypodermis befindliche Ganglien- oder Sinneszelle, während in Wirklichkeit der Apparat nur eine Zelle, nämlich eine periphere Sinneszelle enthält. In Bezug auf die falsche Ansicht einiger Autoren, nach welcher der Nerv in der Peripherie gar zwei Ganglienzellen durchsetzen soll, hat sich CLAUS wie folgt ausgesprochen:

O. VOM RATH bemerkt: »Wenn nun Gruppen von Sinneszellen in größerer Zahl neben einander liegen und eine Strecke weit von der Hypodermis und den Sinneshaaren entfernt sind, findet man zwischen den Terminalsträngen längliche, dunkel tingirte Kerne, welche langgestreckten Hypodermiszellen angehören. Diese letzteren Zellen haben einige Autoren zu der unrichtigen Auffassung von zwei hinter einander liegenden Gruppen von Ganglienzellen verführt, in Wirklichkeit findet man aber stets nur eine Gruppe von Sinneszellen und die zwischen dieser Gruppe und dem Sinneshaar gelegenen Zellen sind nichts Anderes als gewöhnliche Hypodermiszellen (Stützzellen).« Offenbar bezieht sich die letztere Bemerkung auf das von LEYDIG für die Vorderantennen von Branchipus beschriebene und von WEISMANN für Leptodora behauptete Doppelganglion und die Einschaltung einer proximalen und distalen Ganglienzelle in den Verlauf jeder Nervenfasers. Ich darf wohl darauf hinweisen, dass ich selbst gegen diese Deutung mich aussprach und dieselbe dahin berichtigt habe (C. CLAUS, Zur Kenntnis der Organisation und des

feineren Baues der Daphniden. Diese Zeitschr. 1876), dass das vermeintliche distale Ganglion der Cladoceren und eben so das von Branchipus, welches auch ich in meiner ersten Arbeit über Apus und Branchipus im Sinne LEYDIG's gedeutet habe, auf Gruppen von Matrixzellen zurückzuführen sei.

Auf was sich meine eben von CLAUS citirten Angaben beziehen, geht aus meiner Arbeit, »Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen«, Zoolog. Anz. Nr. 365 u. 366, 1891, sehr deutlich hervor, indem ich mich wörtlich wie folgt ausdrückte:

»Ich erinnere daran, dass ich schon früher bei den Myriapoden und Insekten den Nachweis geliefert habe, dass in allen Fällen, in welchen von den Autoren, z. B. SAZEPIN, zwei hinter einander liegende Ganglien beschrieben wurden, z. B. in den Antennen der Chilognathen und der Wespe, in Wirklichkeit nur eine Gruppe von Sinneszellen zu finden ist. In gleicher Weise überzeugte ich mich bei den Crustaceen davon, dass bei den Objekten, bei welchen von den Autoren angegeben wurde, dass der nervöse Endapparat aus zwei hinter einander liegenden Ganglien bestehe (erste Antenne der Daphniden und Phyllopoden nach LEYDIG, erste Antenne von Leptodora nach WEISMANN) oder ein Ganglion in zwei durch nervöse Substanz verbundene Abtheilungen zerfalle (große oder zweite Antenne der Landasseln nach LEYDIG), in Wirklichkeit nur ein Ganglion, das heißt eine einzige Gruppe von Sinneszellen gefunden werden kann, und ein zweites distales Ganglion durch Hypodermiszellen vorgetäuscht wird. Ferner kann durch den Umstand, dass meist in unmittelbarer Nähe der Riechschläuche noch Tasthaare stehen, deren Sinneszellengruppen stets der Hypodermis näher gerückt sind als die Sinneszellengruppen der Riechschläuche, selbst auf Schnitten, das Vorhandensein von zwei hinter einander liegenden Gruppen von Sinneszellen vorgespiegelt werden. Die interessantesten Verhältnisse im Bau des nervösen Endapparates finden wir bei den Entomostraca. Schon oben habe ich bemerkt, dass sämtliche Sinneshaare der Rankenfüße von Lepas unterhalb ihrer Basis nur eine einzige große Sinneszelle erkennen lassen, während ich in allen anderen Fällen bis jetzt unterhalb der Sinneshaare stets eine Gruppe von Sinneszellen vorfand.«

Auf den mir von CLAUS in seiner ersten Erwiderung (Zool. Anz. Nr. 375, 1892) gemachten Vorwurf, ich hätte in meiner Arbeit über die Hautsinnesorgane der Insekten seinen Ausdruck Achsenfaden (distaler Fortsatz der Sinneszelle) ohne Nennung des Namens des Autors

verwendet und dann in einer späteren Arbeit wieder fallen lassen, möchte ich hier nicht wieder zurückkommen. Ich habe bereits in Nr. 6 gezeigt, dass ich den Ausdruck überhaupt gar nicht gebraucht und demgemäß auch nicht fallen gelassen habe; ich habe vielmehr ausdrücklich angegeben, wesshalb ich den Ausdruck Achsenfaden nicht adoptiren könnte und schlug für denselben die Bezeichnung Terminalstrang vor.

Wenn mir ferner CLAUS vorhält, dass die von ihm beschriebenen einfacheren Fälle, in welchen nur eine oder zwei Ganglienzellen unter einem Sinneshaar liegen, einen »unzweideutigen« Beleg über die Bezeichnung durchsetzen des Ganglions gäben (vgl. p. 527), so kann ich das nicht zugeben. Zunächst muss ich bemerken, dass die betreffende Stelle keineswegs völlig klar abgefasst ist, aber gesetzt den Fall, dass für diese sogenannten einfachen Fälle die Endigungsweise der Nerven wirklich »unzweideutig« festgestellt wäre, so wäre damit doch noch lange nicht bewiesen, dass in den komplizirteren, wesentlich zahlreicheren Fällen, in welchen unter den Sinneshaaren jeweils eine größere, ja oft recht große Zahl von Sinneszellen liegt, genau dieselbe Endigungsweise der Nervenfasern vorkommen muss. Ich möchte des Weiteren bemerken, dass, wenn wirklich CLAUS bei sämtlichen Crustaceen in der Haut nur eine Nervenendigungsweise festgestellt hätte, damit doch auch sicher nicht entschieden wäre, dass bei den Myriapoden, Insekten und Spinnen auch nur diese eine Nervenendigungsweise der Haut vorkommt. Ich erinnere hier daran, dass bei den Würmern, z. B. Lumbricus und Nereis, zwei sehr verschiedene Nervenendigungsweisen in der Haut beschrieben wurden, und zwar eine mit terminalen Sinneszellen und eine andere mit frei auslaufenden verästelten Fasern, deren Zellen weit in das Körperinnere hineingerückt sind. Auch sehen wir bei den Säugern, dass im Geruchsorgan terminale Sinneszellen mit unverzweigten Fortsätzen gefunden werden, während sämtliche übrigen Nervenendigungen in der Haut frei und verästelt auslaufen. Bekanntlich stehen auch in den Geschmacksorganen die früher als Sinneszellen beschriebenen peripheren Zellen gar nicht in direkter Berührung mit den Nervenfasern, vielmehr durchsetzen die Nervenfasern diese Zellgruppen, indem sie zwischen den einzelnen Zellen durchtreten und frei auslaufende Verästelungen bilden. Wie ich übrigens schon oben bemerkte, habe ich keine Stelle in den CLAUS'schen Schriften gefunden, in welchen dieser Autor seine bei niederen Krebsen beschriebenen Angaben auf

sämmtliche andere Crustaceen oder gar auch auf die Myriapoden, Insekten und Spinnen verallgemeinert hätte. Es ist daher einigermaßen befremdend, dass CLAUS seine letzte Abhandlung, Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, insbesondere Crustaceen, betitelte, obsehon er, wenigstens nach seinen Publikationen zu schließen, doch nur Crustaceen bearbeitet hat. Ich kann auch nicht umhin meine Verwunderung darüber auszusprechen, dass CLAUS gegen die mit der Methylenblaumethode eruirten Resultate von RETZIUS kein Wort des Bedenkens ausgesprochen hat, sondern sich damit begnügte darüber Beschwerde zu erheben, dass RETZIUS seine Arbeiten nicht berücksichtigt habe. Merkwürdigerweise hat CLAUS auch zu der zwischen RETZIUS und mir bestehenden Meinungsverschiedenheit keine Stellung genommen. Wenn übrigens RETZIUS Recht behalten hätte, hätte auch die CLAUS'sche Darstellung von dem Durchsetzen eines Ganglions im Sinne von RETZIUS interpretirt werden können (cf. p. 530).

Auf eine weitere Diskussion der zwischen CLAUS und mir bestehenden Meinungsverschiedenheit glaube ich hier schon desshalb nicht näher eingehen zu müssen, als ich selbst auf Grund meiner mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode eruirten Befunde meine frühere Auffassung geändert habe, und zwar hauptsächlich in Bezug auf die Endigungsweise des proximalen Fortsatzes der Sinneszellen im Centralorgan. Da der proximale Fortsatz, wie ich mehrfach betont habe, im Centralorgan gar nicht mit einer Ganglienzelle in direkte Berührung tritt, wie früher allgemein angenommen wurde, sondern frei und mit Verästelungen nach dichotomischer Theilung ausläuft, handelt es sich, wie eingehend oben p. 522 aus einander gesetzt wurde, gar nicht um einen vom Centralorgan aufsteigenden Nerven, dessen Fasern an die Sinneszellen der Peripherie antreten, man muss vielmehr diese frühere Auffassung umkehren und sagen, dass von einer in oder unter der Hypodermis gelegenen Sinneszelle (Sinnesnervenzelle, RETZIUS) der unverzweigte distale Fortsatz sich nach dem Sinneshaar biegt, während der längere proximale Fortsatz in das Centralorgan eintritt, um sich dort nach dichotomischer Theilung zu verästeln und ohne mit einer Ganglienzelle in direkte Berührung zu treten. Wenn nun CLAUS sich mit meiner Auffassung einverstanden erklärt, so bezieht sich das doch wohl nur auf meine frühere Darstellung, da er meine neue Ansicht mit keinem Worte bespricht.

Über eine neue Arbeit von Retzius.

Nachdem ich mich nun lange vergeblich abgemüht hatte, die zwischen RETZIUS und mir über das sensible Nervensystem der Crustaceen bestehenden Meinungsverschiedenheiten zu erklären, und gerade im Begriffe war die vorliegende Abhandlung abzuschicken, erhielt ich (im Februar dieses Jahres) von RETZIUS in liebenswürdigster Weise eine neue, dasselbe Thema betreffende Arbeit eingeschickt, durch welche eine Entscheidung der schwebenden Streitfrage zu meinen Gunsten herbeigeführt wird (G. RETZIUS, Das sensible Nervensystem der Crustaceen, Biol. Unters., VII, Jena 1895). Da ich an meinem völlig druckfertigen Manuskripte nichts mehr ändern wollte, sollen die wichtigsten der neuen Resultate von RETZIUS hier im Zusammenhang besprochen werden.

Das Auffinden von sensiblen Zellen in der Haut von Lumbricus, sowie solcher in oder unterhalb der Haut von Polychäten und Mollusken hatte bei RETZIUS Zweifel an der Richtigkeit seiner über die sensiblen Nervenfasern der Crustaceen publicirten Befunde entstehen lassen. »Es lag nahe anzunehmen (sagt RETZIUS), dass eine derjenigen der Würmer und Mollusken ähnelnde Einrichtung auch bei den Crustaceen vorhanden sei.« Es sprach dann derselbe Autor die auf p. 504 citirte Vermuthung aus, dass die in seiner früheren Arbeit als Scheidenkerne gedeuteten Kerne die Sinneszellen der Autoren sein könnten. Während nun RETZIUS neue Untersuchungen über die sensiblen Zellen der Crustaceen vornahm, erschien meine Arbeit Nr. 7, sowie die von ALLEN (l. c.) und von BETHE (l. c.). Die neuen Untersuchungen von RETZIUS waren bei marinen Crustaceen von keinem befriedigenden Erfolg gekrönt, so verhinderten bei Palaemon und Mysis u. A. die Chromatophoren die Verfolgung der sensiblen Elemente. Im Telson dieser Thiere gelang es RETZIUS zwar mehrfach bipolare Zellen imprägnirt zu erhalten, deren distaler Fortsatz bis in die Wurzel der Sinneshaare, deren proximaler eine Strecke weit centralwärts verfolgt werden konnte (l. c. Taf. VI, Fig. 10). Es wandte sich nun dieser Autor wieder dem Flusskrebse zu und erzielte mit der Methylenblaumethode die besten Resultate an den breiten Theilen der Maxillen, Mandibeln und Abdominalbeine. Diese neuen Befunde stehen nun in vorzüglichem Einklang mit meinen mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode nicht nur bei Astacus, sondern auch bei allen anderen Arthropoden eruirten Angaben.

RETZIUS injicirte die Krebse mit einer kleinen Spritze in der

Regel an der ventralen Seite des Abdomens; zuweilen wiederholte er die Injektion nach einer viertel Stunde noch einmal, ließ dann die Thiere in einem Eisschrank eine Stunde liegen, worauf einige Abdominalfüße abgeschnitten und auf die etwaige Färbung geprüft wurden. In der Regel sah dieser Autor dann hier und da schon eine oder einige Sinnesnervenzellen mit ihren Fortsätzen schön blau gefärbt. Diese Färbung hielt sich bei dem im Eisschrank liegenden Krebs eine Stunde, worauf sie gewöhnlich anfang zu verbleichen, um endlich ganz zu verschwinden. Dieses frühe Auftreten und bald eintretende Verschwinden der Färbung soll nun eine Erklärung dafür abgeben, dass dieser Forscher im Jahre 1890 die sensiblen Zellen nicht auffand. Für eine gute Färbung des Bauchstranges waren 8—20 Stunden erforderlich, dann waren aber so gut wie keine peripherischen Zellen mehr zu sehen, da dieselben längst verblasst waren. Ferner betont genannter Autor, dass er die fraglichen von LEYDIG und CLAUS bei Crustaceen beschriebenen Zellen dicht unter den Borsten, wo sie in den meisten Abbildungen dargestellt sind, gesucht habe, ohne aber bei seinen Versuchsthieren, Palaemon und Astacus, solche Zellen in der Nähe der Borsten zu finden, sie lagen vielmehr in der Regel eine mehr oder weniger bedeutende Strecke von der Basis der Borsten entfernt, d. h. centralwärts gerückt. Nachdem er diese Thatsache bei seinen neuen Untersuchungen erfahren, konstatierte er, dass der Nachweis dieser sensiblen Elemente zu den leichtesten Methylenblau-Experimenten gehört.

Ich möchte hier gleich daran erinnern, dass ich bereits 1891 (Nr. 5), wie folgt, die Lage der Sinneszellen beschrieben habe. »Die Gruppe der Sinneszellen liegt (bei Crustaceen) von der Hypodermis und dem Sinneshaar oft sehr weit entfernt, und es besitzt dann der Terminalstrang (Bündel der distalen Fortsätze) eine ansehnliche Länge etc.« In Nr. 7 betonte ich fernerhin, dass man bei Anwendung anderer Methoden, z. B. meiner Osmiumgemische (Nr. 8) mit der größten Leichtigkeit die terminalen Sinneszellen nachweisen kann, und ich erklärte es für unbedingt nothwendig, neben der Methylenblau- und Chromsilbermethode noch bewährte andere Methoden in Anwendung zu bringen.

In Betreff der distalen Fortsätze der terminalen Sinneszellen (Sinnesnervenzellen) spricht sich RETZIUS jetzt wie folgt aus: »Sie verlaufen, wie die Autoren beschrieben haben, ohne Theilung und Verästelung in ziemlich gestreckter Bahn nach den Sinneshaaren (Borsten) hin und treten in die Wurzeln derselben hinein. Eine Verästelung,

wie ich früher annahm, ist, wie in neuerer Zeit u. A. VOM RATH und BETHE hervorgehoben haben, in der That nie vorhanden.« Es wird dann ferner ausgeführt, dass bei *Astacus* das Eintreten der Nervenfasern in das Sinneshaar in keinem Falle zu verfolgen war. Bei *Palaemon* und *Mysis* hat RETZIUS in den Telsonplatten die distalen Zellenenden mit der Chromsilbermethode in vielen Fällen gefärbt erhalten, doch wurde niemals das Eindringen der Nervenfasern in den Haarschaftraum gesehen; dieser Autor hält das, was er früher in diesem Raume als verästelte feinste Nervenfasern beschrieben hat, jetzt aller Wahrscheinlichkeit nach für etwas ganz Anderes. Nach der Fixirung mit pikrinsaurem Ammoniak hat RETZIUS neuerdings wiederum im Haarschaftraum solche verästelte Körnchenketten beobachtet, welche Nervenfaserschlingen vortäuschen können und vermuthlich durch Granulaniederschläge entstanden seien. Postmortal sollen in der That solche Körnchenketten in Kettenform entstehen, welche durch pikrinsaures Ammoniak fixirt und gefärbt werden und körnige, verästelte Nervenendigungen vortäuschen können.

In Betreff des fraglichen Eindringens der Nervenfasern in den Haarschaftraum möchte ich nur bemerken, dass ich in den charakteristischen Sinneshaaren, welche als Kegel, Zapfen, Schläuche etc. bezeichnet werden, wie aus meinen früheren Untersuchungen und Abbildungen hervorgeht, die Fasern vielfach bis zur Spitze des Haargebildes verfolgen konnte; bei manchen anderen Haargebilden konnte ich dagegen die Fasern nur bis zum Ende der kuppelförmigen Haarwurzel verfolgen. In Betreff des proximalen Fortsatzes der Sinnesnervenzellen bemerkt RETZIUS, dass eine Theilung oder Verzweigung nicht vorkäme, dagegen träte im Centralorgan die bekannte dichotomische Theilung und Verzweigung auf. Durch Anwendung der Chromsilbermethode hat derselbe Autor bei Copepoden eine Reihe interessanter Befunde constatirt und sich davon überzeugt, dass der distale Fortsatz der Sinnesnervenzellen sich in keinem Fall verästelt, vielmehr stets unverzweigt in das Sinneshaar eintritt.

Es ist somit RETZIUS neuerdings zu denselben Resultaten gekommen, wie ich sie Nr. 7, 1894 publicirt habe, und darf die Streitfrage als erledigt angesehen werden. Ich bedauere nur, dass der verdienstvolle Autor nicht von vorn herein bei der Anwendung der Methylenblau- und Chromsilbermethode das Richtige traf, es wäre mir viel Arbeit und Zeit erspart geblieben.

In Betreff der Nervenfasern, bei welchen ich wie bei *Niphargus* und *Asellus* unterhalb bestimmter Haargebilde bis jetzt keine zuge-

hörigen Sinneszellen auffinden konnte und die Vermuthung aussprach, dass die gesuchten Zellen in unmittelbarer Nähe des Centralorgans oder gar in demselben gelegen sein könnten, meint RETZIUS mit Recht, dass diese Zellen schwerlich im Centralorgan zu finden seien, da er selbst, wenigstens bei *Astacus*, im Centralorgan stets unipolare aber nie bipolare Ganglienzellen gesehen habe. Dagegen hält derselbe Autor es für keineswegs unmöglich, dass bei gewissen Ganglien, vor Allem dem Gehirnganglion, die Zellen bis in die unmittelbare Nähe des Centralorgans hinabrücken können, wie es bei Vertebraten in der Regel geschieht. Auch bei *Nereis* fand RETZIUS bipolare Sinneszellen in Gruppen dem Centralorgan dicht angelagert, während lange distale Fortsätze unverzweigt zur Peripherie gingen.

Über die Innervirung verschiedener anderer Organe des Arthropodenkörpers will ich mich hier nicht aussprechen, da meine bis jetzt eruirten Befunde hierfür noch nicht ausreichen.

D. Schlussbemerkungen.

Vergleicht man nun die mit der Chromsilber- und Methylenblau-methode bei dem sensiblen Nervensystem bei Arthropoden bis jetzt festgestellten Thatsachen mit den bei anderen Evertebraten gewonnenen Resultaten, so ergibt sich, wie ich bereits Nr. 7 ausführte, eine große Ähnlichkeit, wenigstens bei Arthropoden, Würmern und Mollusken, da stets terminale Sinneszellen (Sinnesnervenzellen) gefunden werden, die bei *Lumbricus* in der Epidermis selbst, bei *Nereis* und den Mollusken weiter von der Epidermis entfernt liegen und stets unverzweigte distale Fortsätze entsenden. Bei den Arthropoden ist in so fern ein Übergangsstadium zu konstatiren, als die Sinneszellen bald in, bald unter der Hypodermis gefunden werden, ja bei demselben Thiere können in bestimmten Körpertheilen, wie den Antennen der Hymenopteren, einige Sinneszellengruppen sehr dicht der Hypodermis anliegen, während bei den sogenannten Geruchskegeln der Antennen derselben Thiere die Sinneszellen oft recht weit von der Hypodermis entfernt sind.

Die übereinstimmenden Resultate bei Würmern, Mollusken und Arthropoden können mit den Hautsinnesorganen der Vertebraten nur schwer verglichen werden. Ähnliche Verhältnisse der Nervenendigungen finden sich bei Vertebraten wohl nur in der Riechschleimhaut wieder, indem in dem Riechepithel außer cellulären Faserursprüngen auch noch freie intraepitheliale Nervenendigungen vorkommen, so dass das Epithel der *Regio olfactoria* eben so wie die

Netzhaut zu dem Nervensystem in doppelter Beziehung steht, indem es Faserbildungen an das Gehirn abgibt und solche davon empfängt (cf. M. v. LENHOSSÉK, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane, Wiesbaden 1894). Im Übrigen wurde von einer Reihe von Autoren der Nachweis geliefert, dass in der Wirbelthierhaut alle Nerven frei endigen und eine direkte Verbindung mit Zellen der Epidermis mit Ausnahme der Riechzellen nicht stattfindet. Nach RETZIUS steht das Tastorgan, das Organ der eigentlichen sensiblen Nervenfasern, merkwürdigerweise in der morphologisch-phylogenetischen Entwicklung höher als manche Sinnesorgane, indem die Nervenzellen desselben sich bis in die Nähe der Centralorgane, wo sie die Cerebrospinalganglien bilden, zurückgezogen und ihren bipolaren Typus in einen pseudo-unipolaren verändert haben, sowie dadurch, dass die peripherischen Fortsätze dieser Nervenzellen sich in dem eigentlichen Sinnesorgan der Haut und den Schleimhäuten ungemein stark verästeln und intracellulär mit freien Spitzen endigen.

Sehr auffallend ist auf jeden Fall der Befund, dass der Nervus acusticus ebenfalls mit frei auslaufenden Fasern endigt, ohne mit den sogenannten Hör- oder Haarzellen in direkte Verbindung zu treten. Die Haarzellen wären nach RETZIUS als eine Art sekundär in die Nervenleitung eingetretener Epithelzellen, als sekundäre Sinneszellen aufzufassen; in ähnlicher Weise werden von den Autoren die früher als Sinneszellen in den Geschmacksknospen und verwandten Organen vorkommenden Zellen als sekundäre Sinneszellen gedeutet, auch sie stehen mit Nervenfasern nicht in Kontinuität, sondern nur in Kontiguität.

Nach einigen Autoren, wie v. LENHOSSÉK, ist bei den Vertebraten das ursprüngliche Verhalten in der Riechschleimhaut realisirt, sonst aber ist es überall dem höheren Typus dem der terminalen Endbäumchen gewichen.

Zool. Inst. der Univ. Freiburg i. B., 8. März 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII und XXIV.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem OBERHÄUSER'schen Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Spitze einer Maxillarpalpe von *Locusta viridissima*. Vergr. 170.

sh, Sinneshaar; *bz*, Begleitzellen; *bk*, Blutkörperchen; *pk*, Porenkanal; *hyp*, Hypodermis; *szg*, Sinneszellengruppe; *ch*, Chitin.

Die Figur wurde mit Benutzung einer früher von mir gegebenen Abbildung gezeichnet. Die imprägnirten Nervenfasern wurden nach einer ganzen Schnittserie durch eine Palpe eingetragen.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Spitze einer Labialpalpe von *Machilis polypoda*. Vergr. 152.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Antenne von *Glomeris marginata*. Vergrößerung 250. Mit Benutzung einer früheren Abbildung gezeichnet.

k, Kegel; *lk*, längliche Hypodermiskerne; *bg*, Begleitzellen; *z*, Zapfen; *hyp*, Hypodermis.

Fig. 4. Spitze einer Antenne von *Polydesmus complanatus* mit imprägnirten Nervenfasern und Sinneszellen. Vergr. 400.

x, unbekanntes Sinnesorgan; *k*, Kegel; *z*, Zapfen; *sz*, Sinneszellen.

Fig. 5. Unterlippe von *Iulus terrestris*; kombiniertes Bild. Vergr. 100.

k, Kegel; *mi*, innere Laden; *me*, äußere Laden; *m*, Muskulatur; *n*, Nerv; *usg*, unteres Schlundganglion; *gs*, Speicheldrüsen.

Die Abbildung wurde mit Benutzung einer früheren Zeichnung entworfen.

Fig. 6. Schema der Nervenendigungen des sensiblen Nervensystems der Arthropoden.

sz, Sinneszelle; *co*, Centralorgan (Kopie aus Arbeit Nr. 7).

Fig. 7. Ein Bein von *Niphargus puteanus*. Vergr. 52.

Fig. 8. Ein anderes Bein von *Niphargus puteanus*. Vergr. 52.

Fig. 9. Eine kleine Antenne von *Asellus aquaticus*. Vergr. 500. Unterhalb der Sinneskegel liegen imprägnirte Sinneszellen.

Fig. 10. Ein imprägnirtes Bein von *Asellus aquaticus*. Vergr. 35.

Fig. 11. Schnitt durch die kleine (innere) Antenne von *Pagurus*. Vergrößerung 35. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

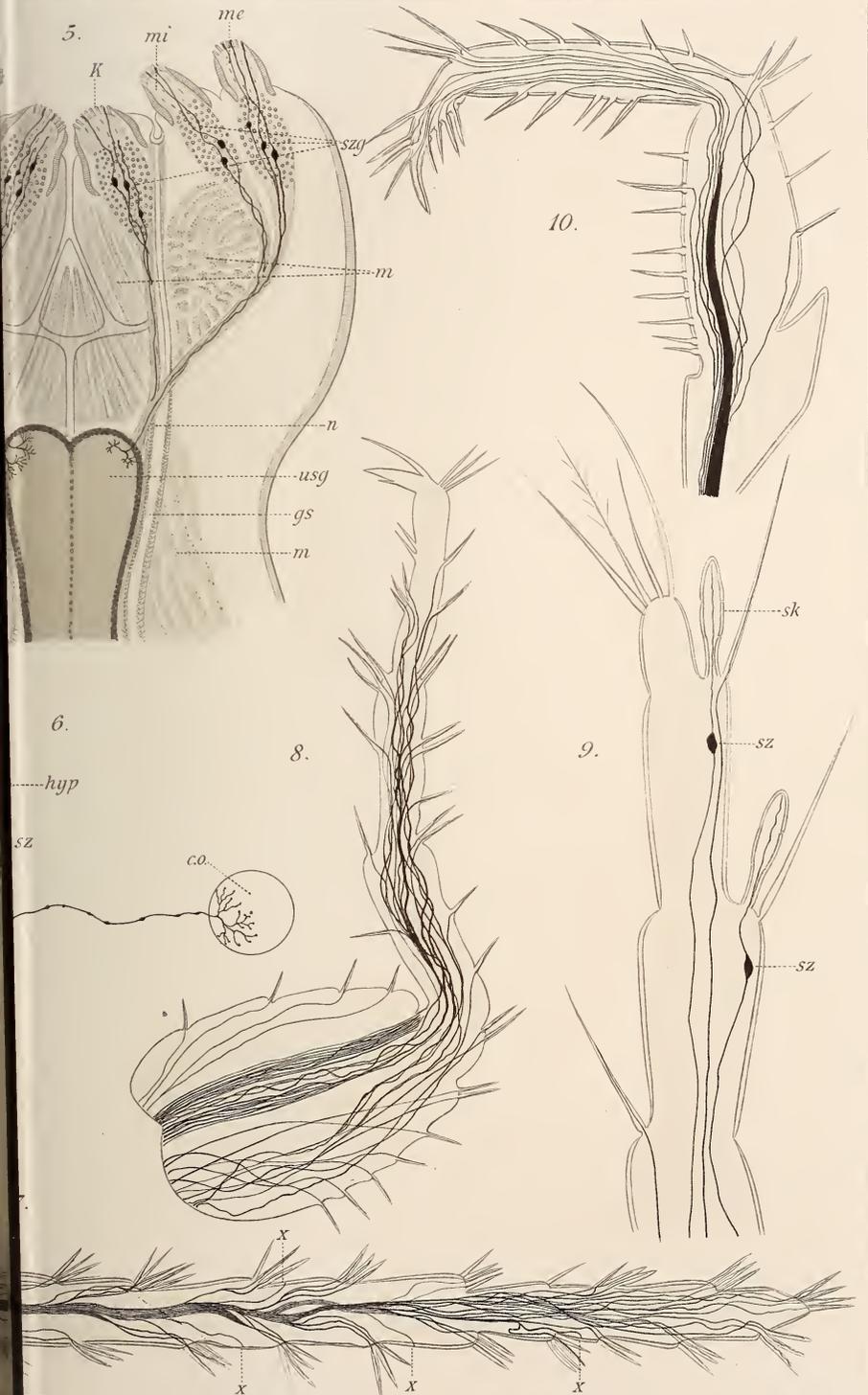
Fig. 12. Schnitt durch die kleine Antenne von *Nebalia*. Vergr. 400.

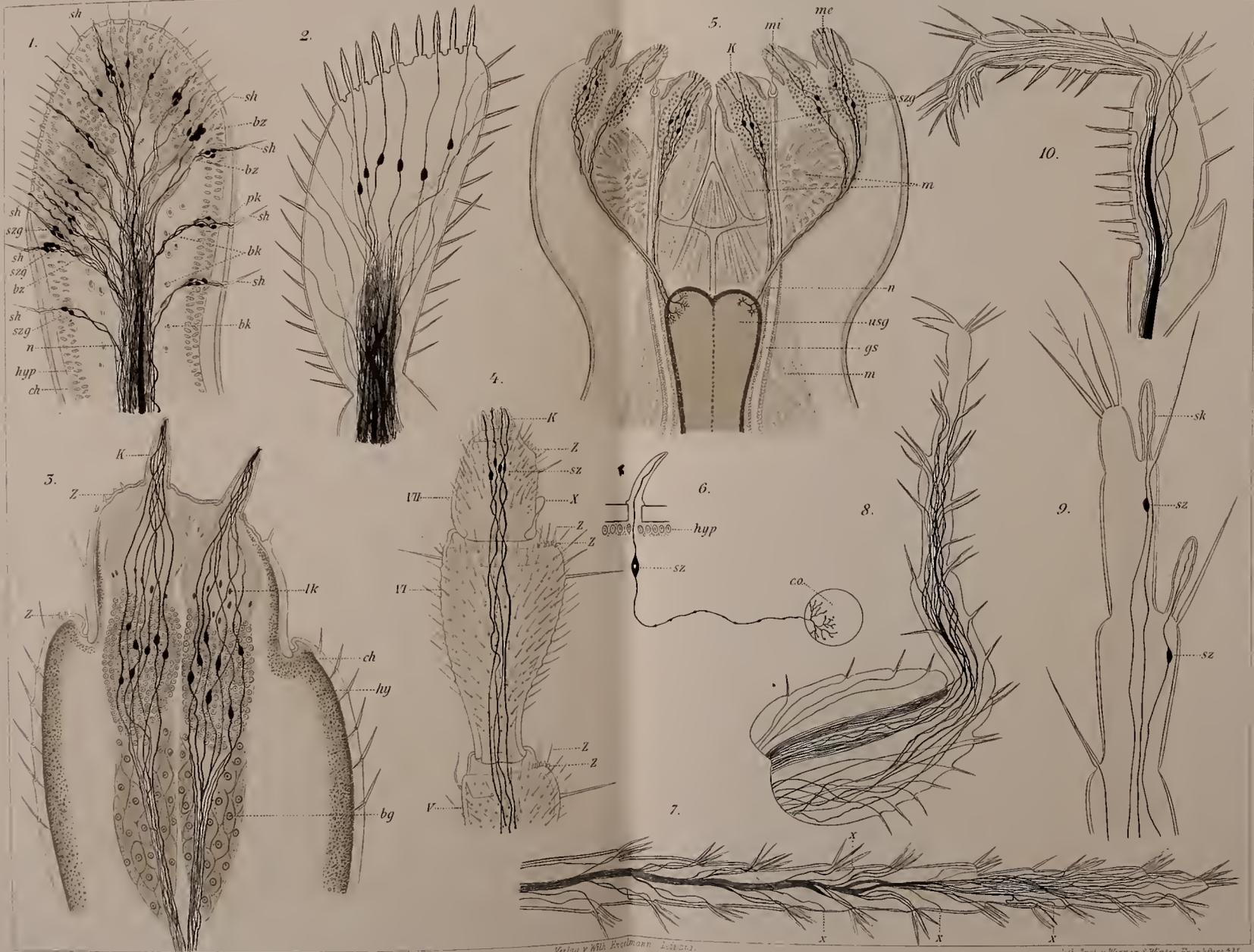
Fig. 13. Schnitt durch die kleine Antenne von *Palaemon*. Vergr. 152.

Fig. 14. Schnitt durch die kleine Antenne von *Squilla*. Vergr. 152.

sh, Sinneshaar; *szg*, Sinneszellengruppe.

Fig. 15. Eine Extremität des Postabdomens von *Phronima*. Vergr. 52.





Zeitschrift

11.



11.



12.



14.



13.



15.



Fig. 1. *animl. P.*

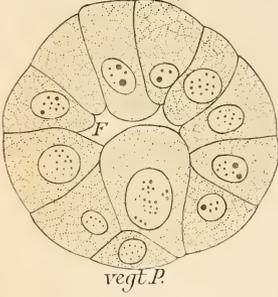


Fig. 2. *animl. P.*

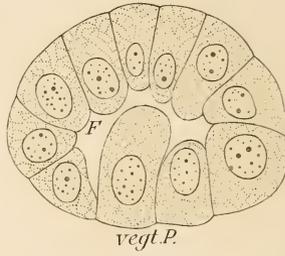


Fig. 3.

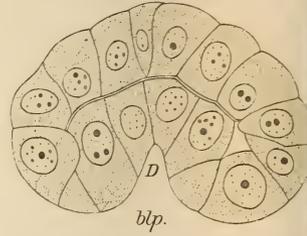


Fig. 7.

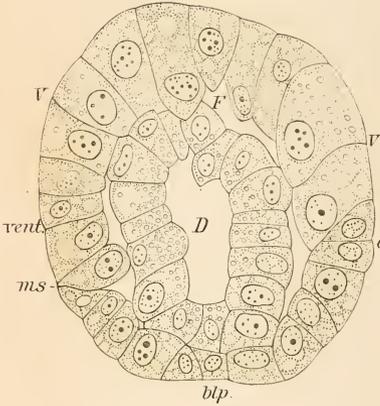


Fig. 8.

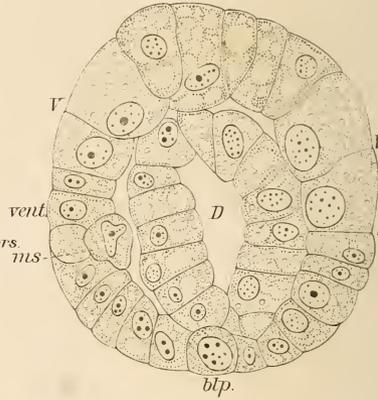


Fig. 9.



Fig. 12.

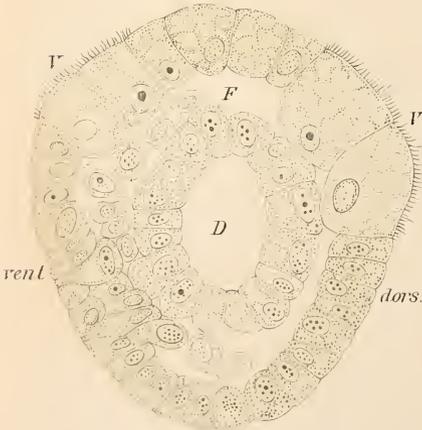
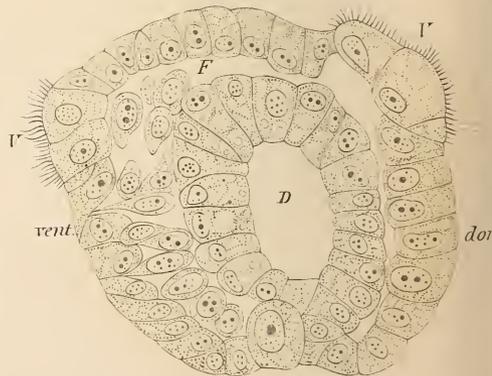


Fig. 13.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1895-1886

Band/Volume: [61](#)

Autor(en)/Author(s): Rath Otto von

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. 499-540](#)