

## Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllo- poden, nebst Bemerkungen über deren Frontalorgane.

Von

**W. K. Spencer** (Demy of Magdalen College, Oxford).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

---

Mit Tafel XXIX und 7 Figuren im Text.

---

Die nachfolgenden Mittheilungen enthalten das Resultat von Untersuchungen, welche ich an verschiedenen Phyllopoden, vor Allem an *Branchipus Grubii* und *torticornis*, *Artemia salina*, *Estheria tici-nensis* und *Apus cancriformis* anstellte. Diese mir von Herrn Professor KORSCHOLT angerathenen Untersuchungen sollten zunächst nur zu meiner eigenen Orientirung dienen, als ich mit Erlaubnis meines College im Sommersemester 1901 am Marburger zoologischen Institut studirte, doch zeigte sich beim Vergleich mit der Litteratur bald, dass die vorhandenen Angaben in verschiedener Hinsicht der Berichtigung und Ergänzung bedürfen. Dies gilt sowohl für die Morphologie des Centralnervensystems der ausgebildeten Thiere, wie für diejenige der Larven; überhaupt ist ein Verständnis des ausgebildeten Gehirns nur durch das Studium der verschiedenen Entwicklungsstadien zu gewinnen, bezüglich deren ich mich vorläufig allerdings auf diejenigen der Metamorphose beschränken musste, welche ich von den oben genannten Formen, mit Ausnahme von *Artemia*, studirte.

Außer den auf das Centralnervensystem bezüglichen Angaben kann ich auch noch einige weitere über die frontalen Sinnesorgane machen. Wenn ich diese wie die anderen zur Mittheilung bringe, so geschieht dies, um unsere Kenntnis in einigen Punkten zu erweitern, doch hoffe ich sie später selbst noch ergänzen und weiter ausführen zu können, wozu ich leider aus äußeren Gründen jetzt nicht in der Lage bin.

Bezüglich der angewandten Methoden sei erwähnt, dass ich die brauchbarsten Präparate nach Anwendung von HERMANN'scher Lösung bei Nachbehandlung mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinfärbung erhielt. Dessgleichen gab mir die Anwendung von Pyrogallussäure (nach BOLLES LEE) sehr gute Resultate, besonders für die Darstellung der Nervenfasern. Objekte, die mit Sublimat und ZENKER'scher Lösung konservirt waren, wurden ebenfalls benutzt und erwiesen sich in verschiedener Hinsicht als brauchbar, doch ist das oben erwähnte Osmiumgemisch entschieden vorzuziehen. Die ausgewachsenen Thiere wurden während der Konservirung zerschnitten. Für die Erkennung der feineren Struktur des Gehirns und besonders bei den kleineren Larven wurden die Schnitte möglichst dünn hergestellt. Die mitgetheilten Befunde basiren nur auf lückenlosen Schnittserien.

An Material verfügte ich über zahlreiche lebende *Branchipus* aus der Umgebung von Berlin, an denen ich die geeignetsten Konservirungsmethoden erproben konnte, wobei mir, wie bei der übrigen Untersuchung, Herr Dr. TÖNNIGES in freundlicher Weise zur Seite stand. Herrn Professor CORI in Triest verdanke ich eine Sendung ausgezeichnet konservirter *Artemia* aus Capodistria, ferner bin ich Herrn Professor A. BRAUER für die freundliche Überlassung getrockneten Schlammes mit Eiern von *Branchipus*, *Estheria* und *Apus* zu Dank verpflichtet, da mir erst hierdurch das Studium der betreffenden Larvenformen ermöglicht wurde. Endlich hat mich Herr Stud. GÖRICH zuletzt noch bei der Ausführung einiger Zeichnungen, zu deren vollständiger Fertigstellung mir die Zeit fehlte, freundlichst unterstützt.

Den genannten Herren, ganz besonders aber Herrn Professor KORSCHOLT für seine liebenswürdige Antheilnahme an meinen Arbeiten, spreche ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus.

### Historische Übersicht.

Um die Kenntnis von der zusammengesetzten Natur des Arthropodengehirns hat sich besonders RAY LANKESTER ein großes Verdienst erworben, im Jahre 1873 sprach er sich über diese Frage folgendermaßen aus:

»The segmentation of the prostomial axis in Arthropoda and some Annelids, which has an appearance of being a zooid segmentation comparable to that of the metastomial axis, on account of the identity in the character of the appendages with those of the metastomical axis, has yet to be explained. It may be suggested that it is due to a distinct breaking up of this axis like the posterior one into zooid segments or zoonites; then is much against this sup-

position. Much more likely, it seems, is the explanation that the oral aperture shifts position, and that the ophthalmic segment alone in Arthropoda represents the prostomium the antennary and antennular segments being aboriginally metastomial and only prostomial by later ad aptational shifting of the oral aperture.«

Später (in seiner bekannten Arbeit über die Extremitäten und das Nervensystem von *Apus*, 1881) begründete RAY LANKESTER diese Auffassung noch weiter. Dabei stützte er sich ganz besonders auf das Verhalten der beiden Antennen-Nervenpaare, welche bei einigen Phyllopoden aus der Schlundkommisur entspringen, wie von ZADDACH für *Apus* und von GRUBE für *Limnetis* gezeigt wurde.

In einer unter Leitung von RAY LANKESTER ausgeführten Untersuchung von PELSENER (1885) über das Nervensystem von *Apus caneriformis* im ausgebildeten Zustand stellte dieser Forscher fest, dass sich die Fasern des ersten Antennennerven bis zu einem besonderen Ganglion am Gehirn zurück verfolgen lassen, während der zweite Antennennerv von einem kleinen Ganglion herkommt, welches dem ersten Paare der postoralen Querkommissuren des strickleiterförmigen Bauchmarks entspricht (Textfig. 5).

Auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung eines anderen Phyllopoden, nämlich *Branchipus*, widersprach CLAUS (1886) der von RAY LANKESTER und PELSENER vertretenen Auffassung: »Ich kenne keine Thatsache, durch welche die Annahme eines Urgehirns als ausschließliches Centrum des Augenpaares gerechtfertigt und das sekundäre Hinzukommen eines zweiten Centrums für die Antenne zur Begründung eines Syncerebrums verwerthet werden könnte. Im Gegentheil muss vom phylogenetischen Standpunkte die Antenne als frühere Bildung im Vergleich zu dem großen seitlichen Augenpaar betrachtet werden, zumal die Entstehung des letzteren direkt mit dem Auftreten eines sekundären Gehirnabschnittes zusammenfällt.«

Weiterhin ist die Kenntnis vom Bau des Phyllopodengehirns durch die in anderen Abtheilungen der Arthropoden vorgenommenen Untersuchungen gefördert worden. PACKARD nahm auf Grund seiner Arbeit über die Entwicklung von *Asellus* das Vorhandensein von vier distinkten Abschnitten an: 1) die optischen Ganglien, 2) das Procerebrum, 3) das Antennularganglion, 4) das Antennenganglion. Auf der anderen Seite spricht sich REICHENBACH (1886) nach seinen Studien über die Entwicklung von *Astacus* für die Zusammensetzung des Gehirns aus drei Abschnitten aus, nämlich aus den Augenganglien, Antennular- und Antennenganglien. In einem späteren Stadium theilt sich das Antennularganglion in zwei Partien, von denen die vordere als Procerebrum angesprochen wird (K. HEIDER), während die hintere den Nerven zur ersten Antenne abgibt. In noch späteren Stadien scheint auch das Ganglion der zweiten Antenne eine ähnliche Theilung durchzumachen. Das wichtigste Ergebnis der hier in Betracht kommenden Untersuchungen REICHENBACH's ist die Thatsache, dass eine große Übereinstimmung zwischen dem Ursprung jedes der drei Ganglien mit denen des Bauchmarks vorhanden ist. Diese Ähnlichkeit in der Entstehungsweise der betreffenden Ganglien geht so weit, dass REICHENBACH so wie dies bekanntlich schon früher MILNE EDWARDS und HUXLEY thaten, die Augen als Extremitäten betrachten möchte, denen ein besonderes Segment entspräche. Ich verweise im Übrigen bezüglich dieser Betrachtungen auf die von KORSCHULT und HEIDER in ihrem Lehrbuch gemachten Ausführungen (Spec. Theil, I. Aufl., p. 362 ff.).

VIALLANES (1893) lässt das Gehirn der Crustaceen in drei Abschnitte zerfallen, welche den im Insektengehirn erkennbaren Abschnitten entsprechen:

1<sup>o</sup> D'un 1<sup>er</sup> segment pré-oesophagien (protocérébron) innervant les yeux, c'est le siège des centres visuels et des centres psychiques;

2<sup>o</sup> d'un 2<sup>me</sup> segment pré-oesophagien (deutocérébron) qui innerve les antennes de la première paire, et fournit une racine au système nerveux visceral; c'est le siège des centres olfactifs;

3<sup>o</sup> d'un 3<sup>me</sup> segment de nature post-oesophagienne (tritocérébron). Chez les Crustacés il se divise en deux parties: le lobe antennaire (siège des centres tactiles) innervant les antennes de la deuxième paire; et le ganglion oesophagien (siège des centres gustatifs) innervant le labre et fournissant une racine au système visceral. Chez les Insectes, les Myriapodes et le Péripace, la deuxième antenne faisant défaut, le tritocérébron est réduit au ganglion oesophagien.«

Diese Entwicklung des Gehirns wurde auch von GOODRICH (1898) für die richtige gehalten, er unterscheidet ebenfalls ein Protocerebrum, Deuto- und Tritocerebrum, denen jedem ein Ganglienpaar eines Metamers entspricht, so dass also doch die Extremitätennatur der Augensiele auch nach seiner Meinung nicht ganz ausgeschlossen wäre. Diese Auffassungen scheinen mir nicht genügend Rücksicht auf die Thatsache zu nehmen, dass die Sehganglien erst spät sich mit dem Gehirn vereinigen. Bei den primitiveren Formen kann darüber kein Zweifel bestehen, dass das Protocerebrum wenigstens aus zwei Abschnitten besteht.

Die soeben erschienene Abhandlung von HEYMONS über die Entwicklungsgeschichte der Myriopoden (1901) giebt in gewisser Hinsicht eine Bestätigung der zuletzt erwähnten Anschauungen, speciell derjenigen von RAY LANKESTER und GOODRICH. Aus diesen Untersuchungen ergibt sich, dass das Gehirn aus folgenden Theilen seinen Ursprung nimmt:

»1) einer unpaaren präoralen Anlage im Acron = Archicerebrum,

2) zwei paarigen gleichfalls präoralen Anlagen = dorsale Rindenplatte (Lamina dorsalis cerebri) und Lobi frontales nebst Lobi optici,

3) drei metamer auf einander folgenden paarigen postoralen Ganglien im Präantennensegment, Antennensegment, und Intercalarsegment = Protocerebrum, Deuterocerebrum und Tritocerebrum,

4) einem präoralen unpaaren Abschnitt des Eingeweidennervensystems (Ganglion frontale) = Pons cerebri.«

Indem HEYMONS die von ihm geschilderten Verhältnisse mit den Crustaceen vergleicht, giebt er folgende Zusammenstellung:

#### Segmentirung des Cephalons:

<i>Myriopoda</i> ( <i>Scolopendra</i> )	<i>Crustacea</i> ( <i>Branchipus</i> )
<i>Acron</i>	(Acron) } ( <i>Protocephalon</i> )
1. Metamer	(Präantennensegment) } Antennulasegment
2. Metamer	Antennensegment } Antennensegment
3. Metamer	(Intercalarsegment) } Mandibelsegment
4. Metamer	Mandibelsegment } Mandibelsegment
5. Metamer	erstes Maxillensegment } erstes Maxillensegment
6. Metamer	zweites Maxillensegment } zweites Maxillensegment
7. Metamer	

Segmentirung des Nervensystems:

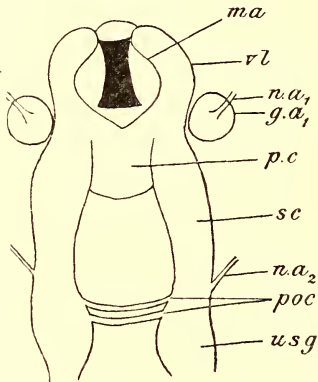
	<i>Myriopoda</i>		<i>Crustacea</i>	
<i>Acron</i>	Syncerebrum	}	Procerebrum	
1. Metamer	Protocerebrum		Deutocerebrum	
2. Metamer	Deutocerebrum		Tritocerebrum	
3. Metamer	Tritocerebrum	}	Ganglion Mandibelganglion	
4. Metamer	Mandibelganglion		}	suboeso- erstes Maxillengangl.
5. Metamer	erstes Maxillengangl.			}
6. Metamer	zweites Maxillengangl.		phageale	

Auf die hier berührten Fragen wird später noch zurückzukommen sein.

Eigene Untersuchungen.

1. Die Larve von *Estheria*.

Die Untersuchung einer Serie von Querschnitten durch die *Nauplius*-Larve lässt deutlich den Charakter des oberen Schlundganglions als »Syncerebrum« erkennen. Man nimmt die folgenden Abschnitte wahr:



Textfig. 1.

Das Gehirn und die anschließenden Partien des Nervensystems der Nauplius-Larve von *Estheria*. Figurenbezeichnung bei der Tafelerklärung. Der Nerv der ersten Antenne ( $na_1$ ) konnte nur so eingetragen werden, wie es für seinen Ursprung vom Ganglion das Wahrscheinlichste ist.

1) Einen medianen Theil (Textfig. 1, Fig. 2 *pc* Taf. XXIX) der ausgesprochen bilateral-symmetrisch ist und welcher zwei Vorderlappen direkt am Medianauge entlang sendet (Textfig. 1). Diese Partie entspricht dem Procerebrum von PACKARD.

2) Zwei seitliche Ganglien (Fig. 1 und 2  $ga_1$  Taf. XXIX), welche der Basis der Vorderlappen außen anliegen, aber scharf von ihnen gesondert sind; wir haben es hier mit dem Ganglion der ersten Antenne zu thun, an deren Basis sie liegen; kleine Nervenstümpfe lassen sich auf den Schnitten beobachten, welche zweifellos dem proximalen Theil der Nerven entsprechen.

In die Textfig. 1 wurden diese Nerven ( $na_1$ ) mehr schematisch eingetragen.

Die genannten beiden Hirnpartien (1 und 2) stehen noch mit der Hypodermis im Zusammenhang (Fig. 2. Taf. XXIX).

Sehr interessante Verhältnisse bieten die Schlundkommissuren dar. Nach vorn erstrecken sie sich so weit dorsalwärts, dass sie neben die Ganglien der ersten Antenne zu liegen kommen (Textfig. 1 *sc*). Sie verschmelzen aber nicht mit diesen letzteren, vereinigen sich

jedoch vorn und ventral mit dem Procerebrum. Hierauf möchte ich im Hinblick auf den morphologischen Werth der ersten Antenne großes Gewicht legen. Auf diesem Stadium machen sich die Querkommissuren im Gehirn bemerkbar, welche die beiden Seitenpartien verbinden (Fig. 2). Die ersten Querkommissuren, welche außerhalb des Gehirns liegen, sind die zwei postoralen Kommissuren (Textfig. 1 *que*) des unteren Schlundganglions. Das letztere besteht aus bloßen Verdickungen der Schlundkommissuren. Von den unteren Schlundganglien werden zwei Zellgruppen abgegeben, welche in ein median gelegenes Ganglion übergehen (Fig. 3 *eg*), dieses letztere stellt die Anlage des Eingeweide-Nervensystems dar. Ob die unteren Schlundganglien im Zusammenhang mit den sympathischen Ganglien entstehen oder von vorn herein die Ganglien der zweiten Antenne darstellen, ist nicht ohne Weiteres zu entscheiden. Es ist von Bedeutung, dass in diesen jungen Larvenstadien die Nerven der zweiten Antenne nur wenig vor den unteren Schlundganglien entfernt entspringen. Beim ausgewachsenen Thier sind recht bedeutende Änderungen im Bau des Gehirns erfolgt, und zwar in Folge der durch die Stellung der paarigen Augen bedingten starken Verlängerung der Sehnerven. Ob die Nerven der zweiten Antenne in Verbindung mit der Vorwärtsverschiebung der zweiten Antenne selbst ebenfalls eine Verschiebung nach vorn erleiden, wie es zweifellos bei *Branchipus* der Fall ist, konnte leider nicht mit Sicherheit entschieden werden. Ausgewachsene Estherien erhielt ich einige Exemplare erst gegen Ende meiner Untersuchungen und es war mir leider unmöglich, das Verhalten des Gehirns und seiner Nerven daran noch festzustellen. Ich hoffe dies, wie gesagt, später noch nachzuholen.

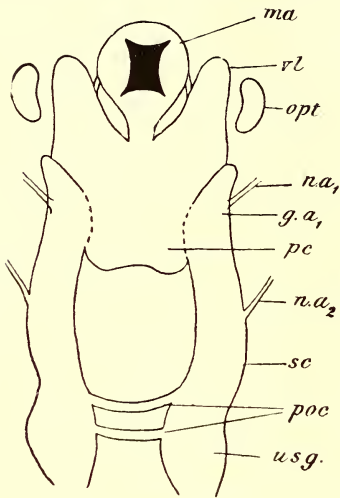
## 2. Die Larve von *Branchipus*.

Der junge *Branchipus* verlässt das Ei nicht im Nauplius-Stadium wie *Estheria*, sondern als Metanauplius (CLAUS). Eine Andeutung des ersten postmandibularen Segments ist schon bemerkbar, obwohl die Zahl und Form der Extremitäten noch diejenige der Nauplius-Larve ist.

Das Verhalten der vorderen Theile des Nervensystems ist ein wesentlich ähnliches wie bei *Estheria*. Wir treffen dieselbe mediane Partie (das Procerebrum, *pc* Fig. 4 und 5, Textfig. 2) an und an diesem zwei Vorderlappen eben so wie die zwei, zu beiden Seiten liegenden Antennenganglien (Textfig. 2). Die letzteren sind nicht so scharf abgetrennt wie bei *Estheria* und besonders in den hinteren Partien verschmelzen sie mit dem Gehirn, während sie vorn besser

gesondert erscheinen (Fig. 4). Der Nerv der ersten Antenne ( $na_1$ ) konnte auch hier nur nach seiner ungefähren Lage in die Textfigur eingetragen werden. Die Ganglien der ersten Antenne ( $ga_1$ ) sind durch eine besondere Querkommissur verbunden (Fig. 4 und 5), welche nach hinten konkav erscheint und sich leicht von der Kommissur im Procerebrum unterscheiden lässt.

In Verbindung mit dem Procerebrum treten in sich abgeschlossene Komplexe regelmäßig angeordneter Zellen auf (Fig. 5  $\alpha$ ), welche



Textfig. 2.

Das Gehirn und die anstoßenden Partien des Metanauplius von *Branchipus*.

eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem übrigen Gehirn gewinnen. Leider war mein Material ein zu geringes, als dass ich Sicheres über diese Zellkomplexe auszusagen vermöchte, doch scheinen sie mir vielleicht jenen Bildungen vergleichbar, welche A. KOWALEVSKY, PATTEN, LAURIE und BRAUER bei der Entwicklung des Skorpions beobachteten und zum Theil als Sinnesorgane problematischer Natur, zum Theil als nur der Vergrößerung und Weiterentwicklung des Gehirns dienend, betrachteten. Neuerdings hat HEYMONS Ähnliches für die Entwicklung der Myriopoden beobachtet und ebenfalls im letzteren Sinne gedeutet.

Nach hinten geht das Gehirn in die Schlundkommissur über, welche wie bei *Estheria* als Verdickungen die unteren Schlundganglien aufweist.

Die Nerven der zweiten Antenne entspringen bei *Branchipus* näher am Gehirn, als bei *Estheria*, wie sich aus einem Vergleich der Textfiguren 1 und 2 ergibt.

In späteren Stadien ist eine deutliche Verschiebung des zweiten Antennennerven nach vorn festzustellen; diese Verlagerung steht in direkter Beziehung mit dem Vorrücken der zweiten Antenne selbst, wie sie im Verlauf der Entwicklung zu beobachten ist.

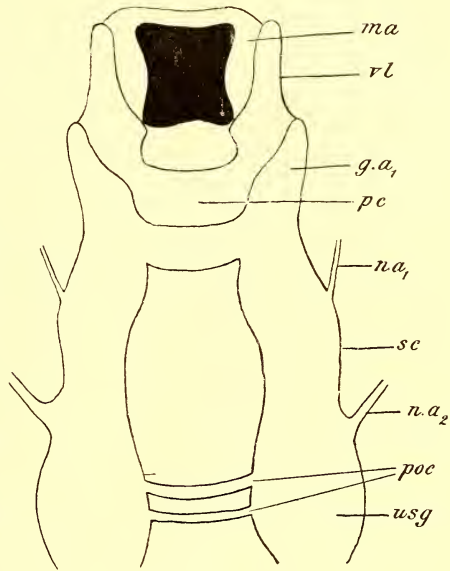
### 3. Die Larve von *Apus*.

Leider war die jüngste Larve von *Apus*, welche mir zu Gebot stand, beträchtlich älter als die der beiden vorher besprochenen Species, sie hatte bereits eine Länge von 1,7 mm und entsprach

dem vierten Larvenstadium von CLAUS, doch stimmte der Bau ihres Centralnervensystems im Ganzen mit derjenigen überein, wie wir sie bereits von *Estheria* und *Branchipus* kennen lernten.

Ein medianes bilateral symmetrisches Procerebrum mit den zwei Vorderlappen ist ebenfalls vorhanden (Textfig. 3 *pc*), jederseits davon sind die beiden Antennenganglien sichtbar, welche nach hinten zu wieder eine Vereinigung eingehen, indem sie durch die Querkommissur verbunden werden, weiter nach hinten setzen sie sich in die beiden Schlundkommissuren fort.

Die Nerven der ersten Antenne entspringen nicht aus dem Gehirn, sondern nehmen ihren Ursprung eigentlich von den Schlundkommissuren (Textfigur 3 und Fig. 7, Taf. XXIX *na<sub>1</sub>*), welches Verhalten auch bei dem ausgebildeten Thier zu beobachten ist. Jedoch ist ausdrücklich hervorzuheben, dass sie in diesem Jugendstadium dem Gehirn noch viel näher liegen als im ausgebildeten Zustand. Es ist von Interesse, dass dieses letztere Verhalten mit demjenigen von *Limnetis* im ausgebildeten Zustand übereinstimmt.



Textfig. 3.  
Gehirn der 1,7 mm langen Larve von *Apus*.

Die Nerven der zweiten Antenne bieten besonders interessante Beziehungen dar. Im ausgebildeten Zustand wurden sie von ZADDACH auf der Höhe der Schlundkommissur aufgefunden und diese Lagerung ist als ein besonders ursprüngliches Verhalten des Nervensystems von *Apus* aufgefasst worden. In der jungen Larve jedoch entspringen sie zweifellos eine Strecke vor den Querkommissuren der unteren Schlundganglien (Textfig. 3 und Fig. 8 Taf. XXIX *na<sub>2</sub>*).

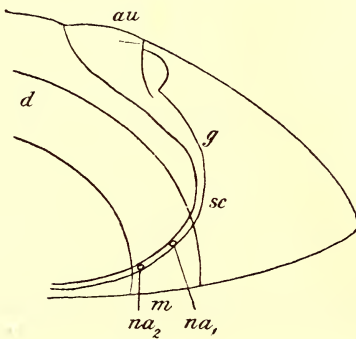
Sie unterliegen demnach eben so wie die Nerven der ersten Antenne späterhin einer Verschiebung nach rückwärts.

Wir sahen bei *Branchipus*, dass die Verlagerung der Nerven zu derjenigen der Antenne in direkter Beziehung steht, ich glaube voraussetzen zu dürfen, dass dasselbe bei *Apus* der Fall ist.



Eine genaue Betrachtung der von CLAUS und ZADDACH gegebenen Figuren lässt erkennen, dass sowohl die erste wie die zweite Antenne eine Rückwärtsverschiebung erleidet. Auch die von PELSENEER gegebene Darstellung entspricht diesem Verhalten, indem sie zeigt, wie das Gehirn des ausgewachsenen Thieres an der Oberseite des Körpers, um nicht zu sagen in dorsaler Lage, gelegen ist (Textfig. 4). Diese eigenartige Stellung bringt es mit sich, dass das Gehirn von den unteren Schlundganglien weiter entfernt wird, d. h. dass die Schlundkommissuren eine bedeutende Verlängerung erfahren und zwar ganz besonders die vor dem Abgang des ersten Antennennerven gelegene Partie (Textfig. 5).

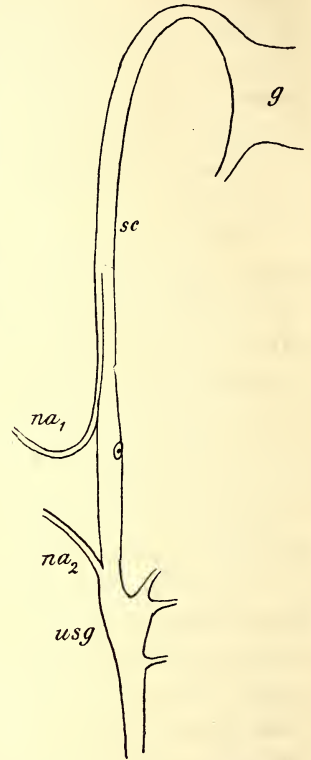
Das Eingeweide-Nervensystem ist schon in diesem Stadium als ein geschlossener Ring mit einem medianen Ganglion vor-



Textfig. 4.

Textfig. 4. Seitliche Ansicht der vorderen Partie des Nervensystems von *Apus* (nach PELSENEER). *m*, Mund; *d*, Darmkanal; *au*, Auge; *g*, Gehirn; *na<sub>1</sub>*, Nerv der ersten, *na<sub>2</sub>*, der zweiten Antenne.

Textfig. 5. Linke Hälfte der vorderen Partie des Nervensystems von *Apus* (nach PELSENEER).



Textfig. 5.

handen, so wie ihn das ausgebildete Thier zeigt und wie er ebenfalls bei *Estheria*, *Branchipus* und *Artemia* ausgebildet ist.

PELSENEER vertritt in seiner Beschreibung des ausgebildeten Nervensystems von *Apus* die Meinung, dass die länglichen Anschwellungen, welche die unteren Schlundganglien darstellen, nur Ganglien des visceralen Nervensystems sind, zu welchen die beiden Querkommissuren gehören.

Als das Ganglion der zweiten Antenne betrachtet er eine kleine Gruppe von Zellen, welche nach außen von diesen Ganglien gelegen

sind. Dies mag wohl beim ausgebildeten Thier der Fall sein, in der jungen Larve hingegen ist nichts von einer besonderen Differenzirung eines Ganglions der zweiten Antenne zu bemerken.

Die Fasern des zweiten Antennennerven können in ihrem Verlauf deutlich in diejenigen der unteren Schlundganglien verfolgt werden.

#### 4. Branchipus und Artemia im ausgebildeten Zustand.

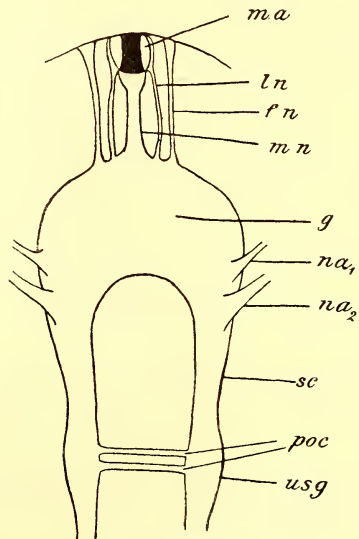
CLAUS fand das Gehirn des jungen *Branchipus* im Wesentlichen aus den folgenden Partien bestehend:

1) aus zwei durch eine Querbrücke verbundenen vorderen Lappen, welche das dreitheilige Stirnauge und außerdem gewisse an der Stirnseite gelegene Sinneszellen innerviren;

2) aus kleineren seitlichen hinteren Lappen, deren Ganglienzellen ebenfalls durch eine Querkommissur verbunden sind;

3) aus den dorsalen Anschwellungen, welche mit den Augenganglien in Verbindung stehen, und vielleicht als sekundäre hintere Abschnitte aufzufassen sind; sie stehen nach vorn mit dem Frontalorgan in Verbindung.

Das Gehirn zeigt im jugendlichen Alter nach CLAUS eine kontinuierliche Decke von Ganglienzellen und erst im Lauf der späteren Entwicklung scheint dieselbe in Gruppen von Ganglienzellen zu zerfallen; Letzteres wird vielleicht durch die fortschreitende Entwicklung der Augennerven und die andauernde Vergrößerung der Ganglienzellen in einzelnen Hirnpartien verursacht. Das Gehirn des ausgebildeten Thieres nimmt allmählich die Form eines »mehrfach eingekerbten Halbringes« an, wie LEYDIG es beschrieb. Durch ähnliche Wachsthumsvorgänge erklärt CLAUS das Auftreten von Ganglien im Gehirn des ausgewachsenen *Apus*, wie PELSENEER dies darstellt.

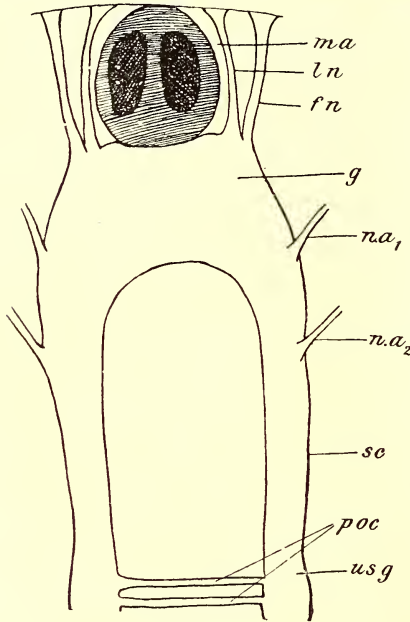


Textfig. 6.

Vordere Partie des Nervensystems von *Branchipus*. *ma*, Medianauge; *mn* und *ln*, Median- und Lateralnerv desselben; *fn*, Nerv des Frontalorgans; *g*, Gehirn; *na*<sub>1</sub> und *na*<sub>2</sub>, Nerven der ersten und zweiten Antenne; *usg*, unteres Schlundganglion.

Weitere Wachstumsänderungen haben zur Folge, dass die Entfernung zwischen dem Gehirn und den Sinnesorganen der Kopfregion

stark vergrößert wird (Textfig. 6), ähnlich wie schon vorher eine Änderung in der Lage des zweiten Antennennervs beschrieben wurde. Diese Veränderungen treten nicht in demselben Maße bei *Artemia* ein, deren Nervensystem mir eines der ursprünglichsten, wenn nicht das ursprünglichste Nervensystem eines Phyllopoden zu sein scheint. Nicht nur, dass das Gehirn, auch des erwachsenen Thieres, unvollständig von der Hypodermis getrennt ist, sondern auch die Form des Gehirns, die Lage des Sehnerven und Ganglions, die Kürze der Frontalnerven, die Größe des Nauplius-Auges, alles dies zeigt einen gewissermaßen noch larvalen Charakter an (Textfig. 7).



Textfig. 7.

Gehirn und die anschließenden Theile des Nervensystems von *Artemia*. Bedeutung der Buchstaben wie in Textfig. 6.

Fernerhin ist die Lage des zweiten Antennennerven hervorzuheben, welcher nicht weit hinter dem Gehirn vor der Schlundkommissur entspringt und zwar an einer ungefähr entsprechenden Stelle wie bei der *Branchipus*-Larve.

Frontalschnitte zeigen im Gehirn das Ganglion der ersten Antenne, von einer besonderen Zellen-Gruppe in der hinteren Partie des Gehirns ( $ga_1$  Fig. 9), von welchen die Fasern der ersten Antennennerven ausgehen. Diese Zellen sind durch eine Querkommissur verbunden; außerdem verlaufen zu ihnen andere Nervenfasern,

welche von den verschiedenen Sinnesorganen der Kopfregion her verfolgt werden können.

Die histologische Struktur der Ganglienzellen im Gehirn stimmt mit der von VIALLANES für die Arthropoden im Allgemeinen beschriebenen überein. Es finden sich sowohl seine »cellules ganglionnaires« im eigentlichen, wie auch die »cellules chromatiques« (p. 420), die letzteren liegen gewöhnlich in der Nähe des Ausgangspunktes der Nerven, welche zu den Sinnesorganen gehen.

Die Bindegewebszellen, welche CLAUS im Gehirn von *Branchipus* beschrieb, habe ich bei diesem Thier nicht auffinden können. Es

möchte sein, dass bei *Artemia* Derartiges vorhanden ist, wenn nämlich die beiden seitlichen Hälften des Gehirns sich an einander legen und sich vereinigen, könnten einige Bindegewebszellen in die Masse des Gehirns eingeschlossen werden. Ich kann in meinen Schnitten keinen rechten Anhalt dafür finden, dass die »Bindegewebszellen« ein so regelmäßiges Vorkommen und Verhalten zeigen, wie es CLAUS im Gehirn von *Branchipus* in der Umgebung seines »Centralkörpers« beschreibt.

##### 5. Das frontale Sinnesorgan von *Branchipus* und *Artemia*.

Obwohl man die frontalen Sinnesorgane der Entomostraken schon ziemlich lange kennt, sind doch die Ansichten über ihre Natur sehr verschiedene. Für *Branchipus* hat CLAUS ihren Bau beschrieben und zwar sind hier zweierlei Organe zu unterscheiden, beide treten erst während der Larvenentwicklung auf. Die eine Art besteht nach CLAUS im Wesentlichen aus einer stark vergrößerten Hypodermiszelle, in deren Peripherie unterhalb der kleinzelligen oberflächlichen Hypodermissschicht ein Kranz von Ganglienzellen angelagert ist. Die Bedeutung eines derartig einfach gebauten Organs muss von vorn herein eine recht zweifelhafte sein. Ich möchte glauben, dass durch die Untersuchung von *Artemia* auf die Struktur dieses Organs etwas mehr Licht geworfen wird. Bei diesem Phyllopoden hat es genau dieselbe Lage wie bei *Branchipus*, nämlich zu beiden Seiten des Frontal Auges (Textfig. 6 und 7).

Ich fand dieses Organ bei verschiedenen Individuen in differenter Weise ausgebildet, was ich dadurch erklären möchte, dass es nicht immer die gleich hohe Ausbildung erreicht oder beibehält. Hier soll es von einem Thier beschrieben werden, bei welchem ich seine Struktur genauer festzustellen vermochte (Fig. 10), was leider durchaus nicht immer in gleicher Weise möglich ist.

Vom Gehirn aus sieht man einen Strang von Ganglienzellen gegen die Hypodermis hin verlaufen, welcher sich in die Zellen des Frontalorgans festsetzt. Auf Sagittalschnitten durch den Kopftheil von *Artemia* finde ich zwei große, dunkelgefärbte Zellen. Vor diesen Zellen befindet sich ein ziemlich umfangreicher Körper (*c*), der bei der hier angewandten Behandlung (Osmiumsäure-Fixirung und HEIDENHAIN'sche Färbung) stark dunkelblau erscheint. Ich halte ihn für eine Differenzirung entweder des Chitins oder aber der Hypodermis und glaube, dass es sich um ein stärker lichtbrechendes Gebilde, d. h. also vielleicht um einen dioptrischen Theil des betreffenden Sinnesorgan handelt.

Zwischen den großen, wohl der Hypodermis zugehörigen, bezw. durch deren Umwandlung entstandenen Zellen befinden sich Fortsätze der langen, spindelförmigen Zellen, welche darunter liegen (Fig. 10) und die Fortsetzung jenes vom Gehirn ausgehenden Zellenstrangs bilden. Im peripheren Theil dieser Zellen, d. h. also in den genannten Fortsätzen, liegen stäbchenartige Gebilde (Fig. 10 und 10a) ähnlich denen, wie sie CLAUS von den Nauplius-Augen der Crustaceen beschrieb.

Andere Individuen zeigen die peripheren Zellen mit Stäbchen, aber ohne den »lichtbrechenden Körper«, während wieder andere weder den letzteren, noch die Stäbchen, noch die vergrößerten Hypodermiszellen aufweisen, so dass nur die Ganglienzellen des vom Gehirn ausgehenden Stranges mit der Hypodermis in Verbindung stehen.

Aus den hier erhaltenen Befunden erscheint es nicht schwierig, den Bau des Frontalorgans von *Branchipus* zu erklären, und würde es eine der von mir bei *Artemia* beobachteten Ausbildungsstufen einnehmen.

Im Betreff des zweiten von CLAUS beschriebenen Frontalorgans habe ich seiner vortrefflichen Beschreibung nichts weiter hinzuzufügen, als dass er die sehr charakteristische, ommatidienähnliche Anordnung der Zellen beschreibt aber nicht abbildet, wesshalb ich dies in Fig. 11 nachholen möchte. Die eigenartig geformten, mehrstrahligen Gebilde, welche CLAUS beschrieb (1886, Tafel V, Fig. 5), liegen inmitten von Zellgruppen. Die Bilder zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit den von PURCELL für die Augen der Phalangiden beschriebenen.

Beide Organe zeigen in ihrem Bau gewisse Strukturen, die ihre Deutung als lichtempfindliche Organe, d. h. als wenig entwickelte oder aber als rudimentär gewordene Augen nahe legen. Da man über ihre Herkunft so wenig und nichts Genaueres über ihre embryonale Entwicklung weiß, so ist es um so schwieriger, die richtige Deutung für die Organe zu finden und sie mit den bei anderen Arthropoden vorkommenden zu vergleichen.

PATTEN beschrieb von der *Limulus*-Larve ein Organ, welches nach seiner Darstellung dieselbe Lage einnimmt wie das sogenannte Geruchsorgan des ausgebildeten Thieres und von ihm als ein »primitives Geruchsorgan« in Anspruch genommen wird. Die Beschreibung stimmt in mancher Hinsicht mit dem »Kolbenzellenorgan« von CLAUS überein. Jedenfalls aber bringt PATTEN das Frontalorgan von *Branchipus* in Beziehung zu dem »medianen Nerven und der medianen

olfactory region« von *Limulus*, während das »Kolbenzellenorgan« mit den seitlichen Nerven und primitiven Sinnesorganen von *Limulus* gleichwerthig sein soll. Neuerdings vergleicht HEYMONS das Frontalorgan der Crustaceen mit dem sogenannten TÖMÖSVÁRY'schen Organ der Myriopoden und er ist in ähnlicher Weise wie auch GOODRICH geneigt, diese Organe auf entsprechende Sinnesorgane der Anneliden zurückzuführen. Thatsächlich wird man die bei den primitivsten Crustaceen vorkommenden frontalen Sinnesorgane für eine sehr frühe Erwerbung ansehen dürfen, und wenn wir auch keinen Beweis haben, so ist es doch nicht unwahrscheinlich, dass sie auf die Anneliden-ähnlichen Vorfahren der Arthropoden zurückzuführen sind.

Auf die wichtige Frage der Verlagerung der ersten Antenne und ihres Ganglions nach vorn, bzw. auf ihre Verschiebung nach hinten, wie sie sich aus meinen eigenen, wie den Untersuchungen früherer Autoren ergibt, beabsichtige ich jetzt eben so wenig einzugehen, wie auf die von anderen Forschern bereits sehr eingehend gewürdigte theoretische Bedeutung der Zusammensetzung des Gehirns aus verschiedenen Abschnitten. Ganz besonders möchte ich dies aus dem Grunde noch nicht thun, weil meine Beobachtungen bezüglich des ersteren Punktes bei den verschiedenen untersuchten Formen zu differenten Ergebnissen führten, und weil sie offenbar noch nicht ausgedehnt genug sind, um schon jetzt weitere Schlussfolgerungen auf sie gründen zu dürfen. Dagegen hoffe ich, diesen Fragen durch spätere Untersuchungen näher treten und eine Vervollständigung der hier mitgetheilten Befunde bieten zu können. Erwähnen möchte ich hier nur, wie aus neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Crustaceen, z. B. denen von PEDASCHENKO und DELLA VALLE (*Lernaea* und *Gammarinen*) mit Sicherheit hervorzugehen scheint, dass die Antennenganglien, und zwar auch diejenigen der ersten Antenne postoral und ventral angelegt werden, um erst späterhin eine Verschiebung nach vorn durchzumachen. Ganz ähnlich lauten die Beobachtungen und Anschauungen in dem schon Eingangs erwähnten neuen Werk von HEYMONS über die Myriopoden-Entwicklung, in welchem die Antennensegmente bzw. die betreffenden Hirnabschnitte ebenfalls als postoral angesehen werden. Die Tendenz zu einer Vorwärtsverschiebung der Antennennerven ergibt sich auch aus meinen eigenen Beobachtungen, wobei ich zunächst von *Apus* absehe, bei welcher Form andere Verhältnisse mitzusprechen scheinen. Gerade

das letztere Verhalten zeigt, dass wohl nur ausgedehntere Untersuchungen der Embryonal- und Larven-Entwicklung eine Klärung dieser Fragen zu bringen vermögen.

Marburg, im August 1901.

### Litteratur.

- A. BRAUER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.
- C. CLAUS, 1) Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus und Apus. Abhandl. Akad. Wiss. Göttingen. Bd. XVIII. 1873. — 2) Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1886. — 3) Das Medianauge der Crustaceen. Ebenda. Bd. IX. 1891.
- G. FICKER, Zur Kenntnis der Entwicklung von *Estheria tinariensis*. Bals. Cris. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXXIV. 1876.
- E. S. GOODRICH, On the relation of the Arthropod Head to the Annelid Pro-stomium. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XL. 1898.
- E. GRUBE, Bemerkung über die Phyllopoden. Arch. f. Naturgesch. Bd. XIX. 1853.
- E. HÉROUARD, Organes frontaux, glande unicellaire. Bull. Soc. Zool. France. Tome XX. p. 68—70. 1895.
- R. HEYMONS, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. 1901.
- N. JOLY, Recherches zool. anat. et physiologiques sur l'*Isaura cycladoides* (*Estheria*) nouveau genre etc. Ann. Sc. Nat. (2.) Vol. XVII. 1842.
- KORSCHMELT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Heft II. Jena 1892.
- E. RAY LANKESTER, On the primitive cell-layers. Ann. Mag. Nat. Hist. 4 ser. Vol. XI. 1873. — Ders., Observations and reflexions on the appendages and on the nervous system of *Apus caneriformis*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXI. 1881.
- F. LEYDIG, Über *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851.
- A. S. PACKARD, On the structure of the brain of the Sessile-eyed Crustacea. Mem. of the National Academy of Science. 1887.
- W. PATTEN, On the Morphology and Physiology of the Brain and Sense Organs of *Limulus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXV. 1894. — Ders., Segmental Sense Organs of Arthropods. Journ. of Morphol. Vol. II. 1889.
- D. D. PEDASCHENKO, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis*. Travaux Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. T. XXVI. 1898.
- P. PELSENER, Observations on the Nervous System of *Apus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV. 1885.
- F. PURCELL, Über den Bau der Phalangidenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

- H. REICHENBACH, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandl. SENCKENB. Ges. Frankfurt. Bd. XIV. 1886.  
 P. SAMASSA, Das Centralnervensystem der Cladoceren. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.  
 A. DELLA VALLE, Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna u. Flora. 20. Monogr. 1893.  
 H. VIALLANES, Étud. histol. et organolog. sur les centres nerveux et les organes des sens des Arthropodes. Ann. Sc. Nat. 7. sér. Tome XIV. 1893.  
 G. ZADDACH, De apodis cancriformis Schaeff. Anatomie et historia evolutionis. Diss. inaug. zootomica. Bonnae 1841.

### Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind auf der Höhe des Objektisches mit dem Zeichenapparat entworfen. Der Darm ist gelb gehalten, Nephridien, Muskeln und andere innere Organe wurden nur angedeutet.

#### Buchstabenerklärung:

- |  |  |
|--|--|
| <i>a</i> <sub>1</sub> , erste Antenne;                 | <i>oc</i> , Ösophagus;   |
| <i>a</i> <sub>2</sub> , zweite Antenne;                | <i>opt</i> , Augenganglion;                                      |
| <i>ad</i> , Antennendrüse;                             | <i>pc</i> , Procerebrum;   |
| <i>au</i> , Auge;                                      | <i>pge</i> , Zellfortsätze im Frontalorgan;                      |
| <i>c</i> , lichtbrechender Körper des Frontalorgans;   | <i>poc</i> , postorale Kommissuren;                              |
| <i>d</i> , Darm;                                       | <i>qe</i> <sub>1</sub> , Querkommissur des Procerebrum;          |
| <i>eg</i> , Eingeweidenervenganglion;                  | <i>qe</i> <sub>2</sub> , Querkommissur der ersten Antenne;       |
| <i>fe</i> , vordere Fortsetzung der Schlundkommissur;  | <i>r</i> , rhabdomähnliche Gebilde im Frontalorgan;              |
| <i>g</i> , Gehirn;                                     | <i>sc</i> , Schlundkommissur;                                    |
| <i>ga</i> <sub>1</sub> , Ganglion der ersten Antenne;  | <i>sth</i> , Stäbchen;   |
| <i>ga</i> <sub>2</sub> , Ganglion der zweiten Antenne; | <i>sz</i> , Sinneszellen im Frontalorgan;                        |
| <i>ge</i> , Gehirnkommisur bei <i>Estheria</i> ;       | <i>usg</i> , unteres Schlundganglion;                            |
| <i>he</i> , Hypodermiszellen;                          | <i>vl</i> , Vorderlappen des Gehirns;                            |
| <i>ma</i> , Medianauge;                                | <i>y</i> , die großen Zellen des frontalen Sinnesorgans;         |
| <i>na</i> <sub>1</sub> , Nerv der ersten Antenne;      | <i>z</i> , Ganglienzellgruppen im Gehirn von <i>Branchipus</i> . |
| <i>na</i> <sub>2</sub> , Nerv der zweiten Antenne;     |  |

#### Tafel XXIX.

Fig. 1—3. Querschnitte durch die Nauplius-Larve von *Estheria*.

Fig. 1. Durch die vordere Partie des Gehirns. Hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 4.

Fig. 2. Durch den hinteren Theil des Gehirns. ZEISS Oc. 3, Obj. E.

Fig. 3. Durch das untere Schlundganglion. Hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 4.

Fig. 4 u. 5. Querschnitte durch das Gehirn des Metanauplius von *Branchipus torticornis*. Hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 4.



524 W. K. Spencer, Zur Morphol. des Centralnervensyst. der Phyllopoden etc.

Fig. 6—8. Querschnitte durch eine Larve von *Apus* von 1,7 mm Länge. ZEISS D, Comp.-Oc. 4.

Fig. 9. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Artemia salina*, im erwachsenen Zustand. ZEISS A, Comp.-Oc. 4.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch das Frontalorgan von *Artemia salina*. ZEISS Comp.-Immers. 1/12, Comp.-Oc. 6.

Fig. 10a. Ende der Zellfortsätze aus dem frontalen Sinnesorgan von *Artemia* mit den Stäbchen.

Fig. 11 a u. b. Gruppe von Sinneszellen mit den rhabdomartigen Gebilden aus dem Frontalorgan eines halb erwachsenen *Branchipus torticornis*. ZEISS hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 8.

Fig. 1.

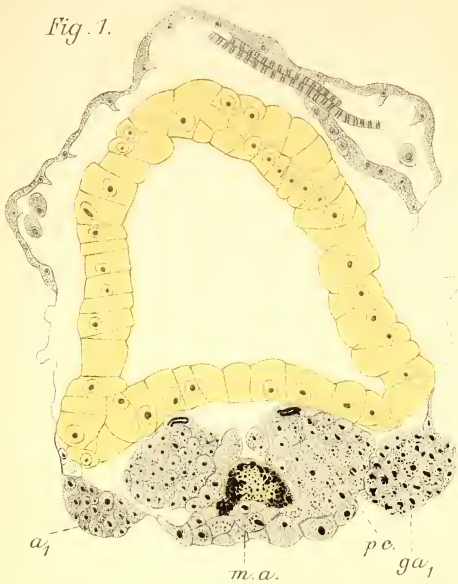


Fig. 2.

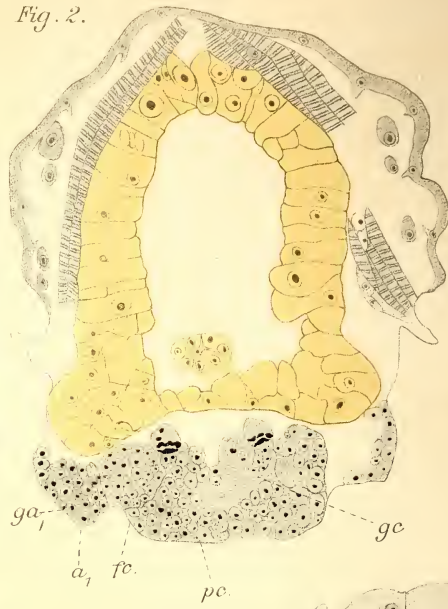


Fig. 3.



Fig. 6.

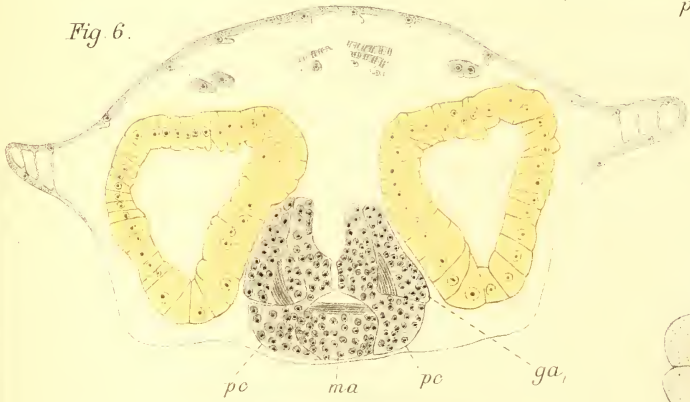


Fig. 11a.



Fig. 11b.



Fig. 8.

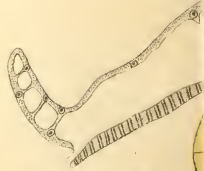
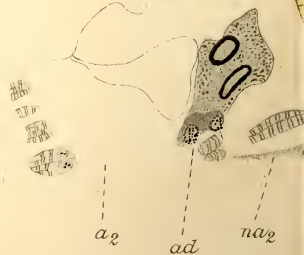
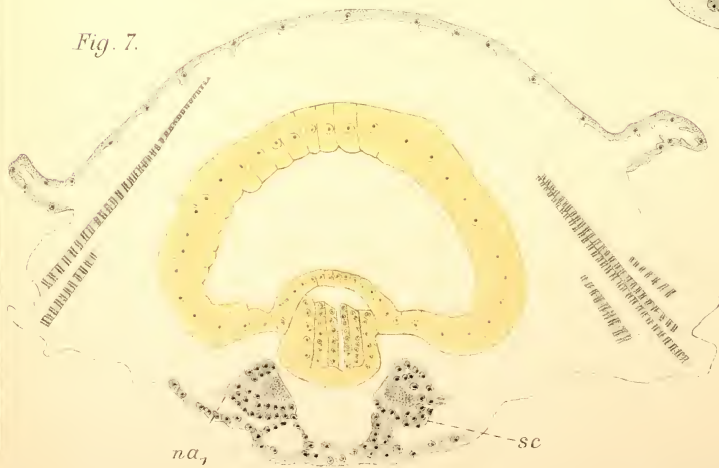


Fig. 7.



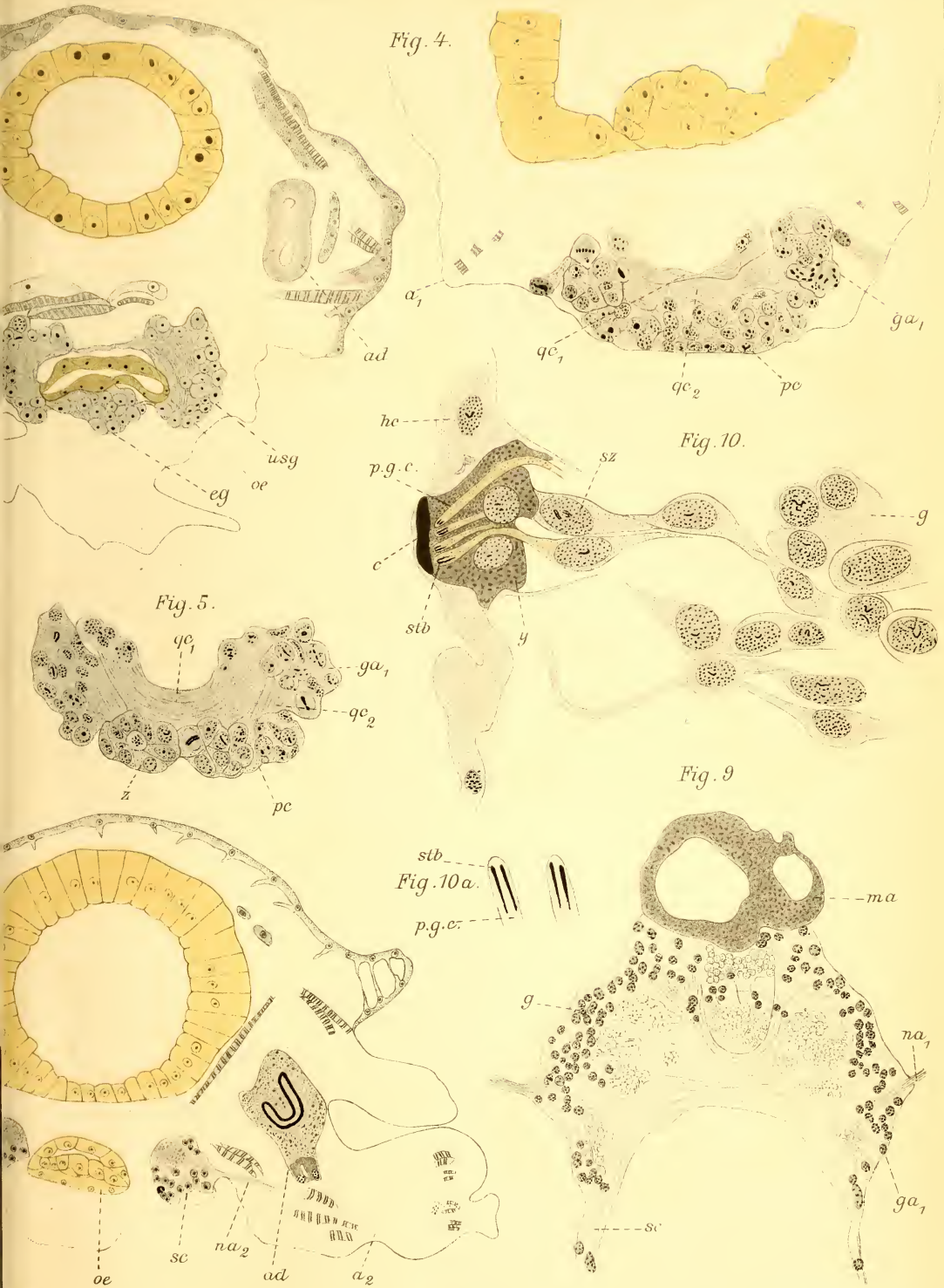


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

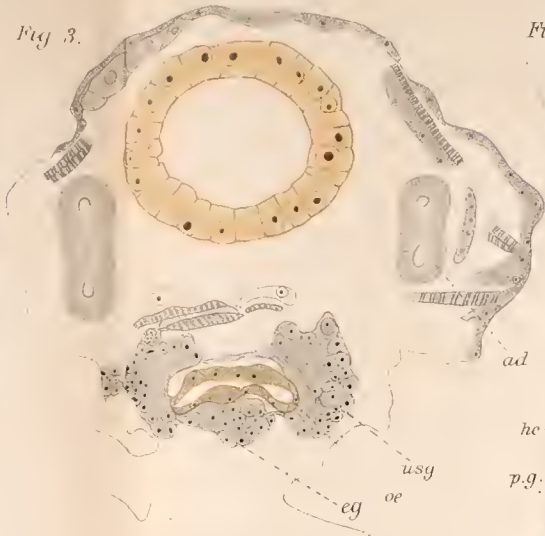


Fig. 4.



Fig. 6.

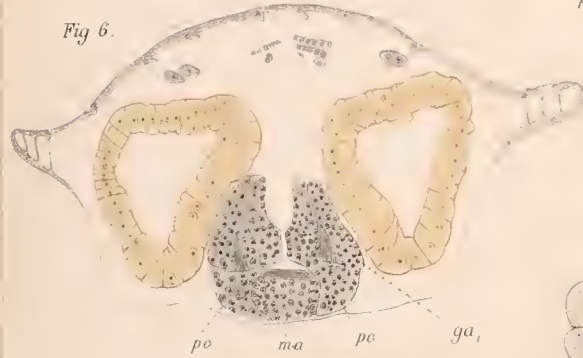


Fig. 11a.

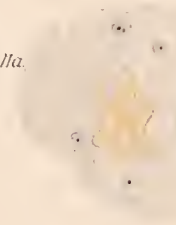


Fig. 11b.



Fig. 8.

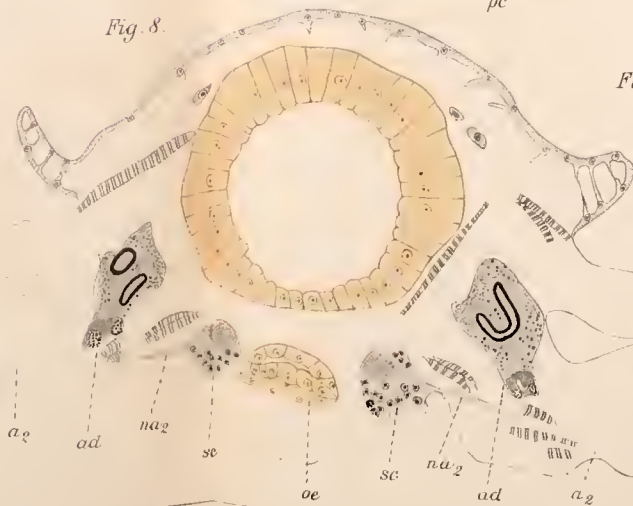


Fig. 5.



Fig. 10.



Fig. 9.

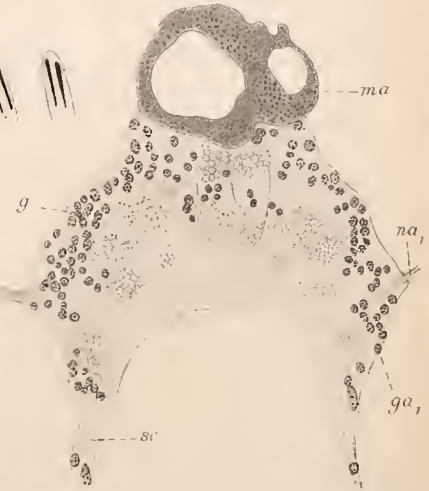


Fig. 10a.

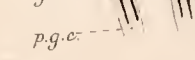
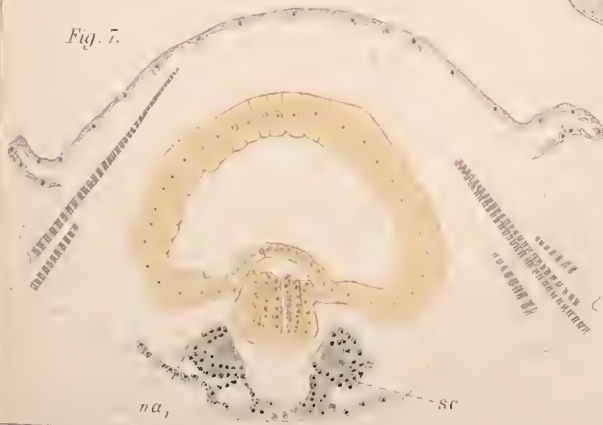


Fig. 7.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [71](#)

Autor(en)/Author(s): Spencer W. K.

Artikel/Article: [Zur Morphologie des Centrainervensystems der Phyllopoden, nebst Bemerkungen über deren Frontalorgane 508-524](#)