

Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges.

Von

Dr. K. Escherich

(Straßburg i. E.).

Mit Tafel XXX.

Es ist schon viel über die Entwicklung des Nervensystems der Insekten gearbeitet worden, und dennoch sind wir heute weit davon entfernt, den Vorgang in allen seinen Details zu verstehen. Ungeklärten Fragen begegnen wir auf Schritt und Tritt, und es sind nicht gerade die unwichtigsten Punkte, über die wir die Autoren verschiedener Meinung sehen: ich nenne nur die Bildung der peripheren Nerven und der Punktsubstanz, die Entstehung des Neurilemms, die Bedeutung und das Schicksal des sogenannten Mittelstranges etc. Besonders letzterer, der Mittelstrang, hat seit seiner Entdeckung durch HATSCHEK (77) die Embryologen in hohem Maße interessirt; — sein Verhalten während der Entwicklung ist ja auffallend genug, und da er ferner nicht nur bei den Insekten, sondern auch bei den übrigen Arthropoden und den Anneliden in mehr oder weniger modificirter Form beobachtet worden, so dürfte die genaue Kenntnis desselben auch für stammesgeschichtliche Folgerungen von großem Nutzen und großer Bedeutung sein.

Den Mittelstrang und seine Geschichte zu verfolgen, machte ich mir daher zur ersten Aufgabe, als ich zur Bearbeitung der Organogenese der *Musciden* schritt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sollen in der vorliegenden kleinen Abhandlung mitgetheilt werden.

Die Ansichten, die bisher über die Bedeutung des Mittelstranges ausgesprochen wurden, sind vielfach recht verschieden. Nur darüber stimmen die meisten Autoren mit einander überein, dass man bezüglich seines Schicksals unterscheiden müsse zwischen der intra- und interganglionalen Strecke desselben. In der ersteren Region soll nach

den einen Autoren der Mittelstrang an der Bildung der Ganglien und vor Allem der Querkommissuren mitbetheiligt sein (HATSCHEK [77], GRASSI [84], GRABER [90], HEYMONS [95], CARRIÈRE [97]); andere dagegen (WHEELER [93] etc.) bestreiten dies oder lassen die Beteiligung des Mittelstranges am Aufbau der Ganglien nur eine ganz geringe sein. Größer noch ist die Meinungsdivergenz bezüglich der interganglionalen Strecke: während nämlich diese nach einigen Forschern mit der Bildung des Nervensystems gar nichts zu thun hat, und entweder zu Endoskelettstücken zur Anheftung von Muskeln werden oder überhaupt ganz der Rückbildung unterliegen soll (HATSCHEK, AYERS [84], WHEELER), theiligt sich nach anderen (GRABER, HEYMONS, CARRIÈRE) auch die interganglionale Region des Mittelstranges an der Bildung der Ganglien, indem ihre Elemente zu dem sog. »hinteren Medianlager« zusammentreten sollen.

Meine Untersuchungen an Musciden führten mich zu wesentlich anderen Resultaten: nach ihnen entsteht nämlich aus dem Mittelstrang ein unpaarer medianer, zwischen den beiden Seitensträngen verlaufender Nervenstrang, der in jedem Segment Anschwellungen zeigt und auf der Höhe der Segmentgrenzen je ein Paar feiner Äste lateralwärts entsendet. Wenn wir die Lage dieses Stranges berücksichtigen, so unterliegt es keinem Zweifel, dass wir in ihm den von LEYDIG (64) von vielen Insekten beschriebenen ventralen, unpaaren Mediannerv (den »eigentlichen Sympathicus«), oder die von NEWPORT (32) an der Raupe von *Sphinx ligustri* entdeckten sogenannten Nervi respiratorii sive transversi vor uns haben.

Dass wir erst heute zu dieser Erkenntnis kommen, muss uns fast Wunder nehmen; denn nachdem die Entstehungsweise des Schlundnervensystems durch WHEELER, HEIDER, HEYMONS etc. bekannt geworden, lag doch die Frage nach der Bildung des von LEYDIG so eingehend beschriebenen »eigentlichen Sympathicus«, den ich fernerhin einfach als »ventralen Mediannerv« bezeichnen werde, gewiss sehr nahe. Trotzdem aber wurde diese Frage merkwürdigerweise niemals gestellt, wie denn überhaupt seit LEYDIG's oben erwähnten klassischen Untersuchungen das genannte Nervensystem beinahe in Vergessenheit gerathen ist.

In Folgendem soll nun die Entwicklung des Bauchmarkes nach Beobachtungen an *Lucilia caesar* eingehender geschildert werden, und zwar an der Hand von drei Stadien.

Die erste Anlage des ventralen Nervensystems sehen wir dann auftreten, wenn die Trennung der Keimblätter vollzogen ist, also am Beginn der »vierten Entwicklungsperiode«¹. Wir finden zunächst zu beiden Seiten der Medianlinie die regelmäßige epithelartige Anordnung des Ektoderms gestört und zwar durch große rundliche Zellen, die entweder zwischen den Ektodermzellen an der Oberfläche liegen (s. Fig. 2 und 4a), oder der Ektodermsschicht an ihrer Innenseite angelagert sind. Im ersteren Fall werden die hohen Cylinderzellen durch die neu entstehende runde Zelle aus einander gedrängt, so dass eine Lücke zwischen jenen entsteht (Fig. 2); im zweiten Fall liegen die fraglichen großen Zellen in halbkreisförmigen Ausschnitten der Ektodermsschicht, die sich meistens über zwei bis drei Ektodermzellen erstrecken (Fig. 1—5 b). Die Zahl, die Größe und die Lage der neuen großen Zellen, die wir mit WHEELER und den übrigen Embryologen als »Neuroblasten« bezeichnen wollen, variiert ungeheuer und ist fast auf jedem Querschnitt anders. Dabei ist jedoch nicht etwa an segmentale Verschiedenheiten zu denken, denn die Segmentation lässt in diesem Stadium irgend welchen Einfluss auf die lateralen Neuroblastengruppen noch nicht erkennen. Oft sehen wir die Neuroblasten dicht gedrängt (Fig. 1 und 4) der Mittellinie genähert; oft breiten sie sich ziemlich weit lateralwärts aus (Fig. 2, 3 und 5), und mitunter treffen wir auch einzelne Neuroblasten ganz isolirt seitabwärts stehen (Fig. 5).

In dieser variablen Anordnung ziehen nun die beiden lateralen Neuroblastenstreifen durch den ganzen Embryo von der Afteröffnung bis zur Mundöffnung, und noch weiter nach vorn, in den Gehirnanlagen endigend². Eine getrennte Anlage von Gehirn und Bauchmark, wie sie WILL (88) von den Aphiden beschrieben hat, und wie sie auch bei Anneliden vorkommen soll, ist jedenfalls bei unserem Objekt nicht zu beobachten. Eben so wenig fand ich bei *Lucilia* eine zeitliche Differenz in dem Erscheinen der Neuroblasten in der Kopf- und der Schwanzregion; dieselben treten vielmehr gleichzeitig in allen Regionen über den ganzen Embryo hin auf, während ja bei anderen Insekten (*Gryllotalpa*, *Chalicodoma* etc.) eine von vorn nach hinten allmählich fortschreitende Differenzierung der Neuroblasten stattfinden soll (KOROTNEFF [85], CARRIÈRE [97] u. A.).

Die Neuroblasten unterscheiden sich von den gewöhnlichen

¹ Über die Dauer dieser Periode siehe meine Keimblätterarbeit (ESCHERICH, 01) p. 307.

² Vgl. Fig. 77 (Taf. XIV) meiner Keimblätterarbeit.

Epithelzellen sowohl durch ihre Größe und ihre rundliche oder quere ovale Form, als auch durch eine dunklere Färbung ihres Protoplasmas. Nur auf der den Epithelzellen zugewandten Seite lassen sie eine helle, fast ungefärbte schmale Randzone erkennen, wodurch natürlich die Grenzen zwischen ihnen und den Epithelzellen noch deutlicher hervortreten. Auch die Kerne der Neuroblasten zeichnen sich von denen der letzteren durch eine größere Gestalt und hellere Färbung aus.

Was die Genese der Neuroblasten betrifft, so entstehen letztere nach meinen Beobachtungen nicht nur durch Abspaltung (tangentielle Theilung) von den Ektodermzellen, sondern auch durch direkte Umwandlung solcher. Letztere Entstehungsart ist an den an der Oberfläche gelegenen Neuroblasten (Fig. 2 und 4a) deutlich zu sehen. Solche Neuroblasten müssen dann natürlich aus der Epithelschicht herauswandern, um nach innen zu gelangen, und man trifft daher bei diesen meistens auch die oben schon erwähnten intercellulären Lücken im Epithel, durch die die Wanderung stattfinden kann (Fig. 2).

Eine ähnliche Ansicht bezüglich der Neuroblastengenese ist übrigens schon mehrfach geäußert worden; KOROTNEFF (85) z. B. schreibt darüber: »Einige der Ektodermzellen, welche die Nervenauftreibung bedecken, fangen an zu wachsen und ihre Kerne vergrößern sich bedeutend« »Hat sie (d. h. die Neuroektodermzelle) eine bestimmte Größe erreicht, so sinkt sie in die Tiefe des Ektoderms und wird von den benachbarten, unveränderten Zellen bedeckt« (p. 589). — Auch TICHOMIROFF (82), CARRIÈRE, HEYMONS u. A. nehmen theilweise eine derartige Entstehungsweise für die Neuroblasten an.

Nachdem nun die Neuroblasten so gebildet sind, beginnen sie Ganglienzellen zu produciren, indem sie durch mehrfach sich wiederholende Theilungen eine Anzahl kleinere Zellen hervorgehen lassen (s. Fig. 2 b), ein Vorgang, der schon von mehreren Autoren in ziemlich übereinstimmender Weise beschrieben wurde. Eine solch regelmäßige Anordnung der Ganglienzellen zu Säulchen, wie sie WHEELER (93) von *Xiphidium* beschreibt und abbildet, findet sich allerdings bei den Musciden nicht. Die Theilungen finden hier vielmehr nach verschiedenen Richtungen statt, so dass die Abkömmlinge eines Neuroblast oft in unregelmäßigen Haufen letzteren umgeben. In dieser Beziehung decken sich meine Befunde mehr mit denen CARRIÈRE's und HEYMONS' (95), die bei ihren Objecten ebenfalls eine große Unregelmäßigkeit in der Zahl und Lage der Neuroblasten und ihrer Abkömmlinge fanden.

Zwischen den beiden lateralen, Neuroblasten producirenden Ektodermfeldern hat sich die Bauchwand längs der Medianlinie zu einer mehr oder weniger tiefen Rinne eingesenkt, die von HATSCHKE als »Primitivfurche« bezeichnet wurde, im Gegensatze zu den diesen begrenzenden lateralen Partien, den »Primitivwülsten«. Der Boden der Rinne wird von zwei bis drei meist cylindrischen Zellen gebildet, die in ihrer Form den Ektodermzellen ähneln, in ihrer Struktur aber entschieden den Neuroblasten näher stehen. Doch sind sie von den letzteren meist nicht schwer zu unterscheiden durch die hellere, oft einen gelblichen Ton zeigende Färbung, und durch eine gröbere netzig-alveoläre Struktur; ferner ist auch der Kern weniger differenziert gefärbt und oft nur schwer zu sehen. Diese Zellen, die also zwischen den beiden lateralen Neuroblastenreihen liegen, bilden den »Mittelstrang«. Die Primitivrinne und damit auch letzterer reichen von der Mund- bis zur Afteröffnung.

In diesem langen Verlauf bleibt der Mittelstrang nicht etwa vollkommen unverändert und gleichmäßig, sondern er lässt vielmehr, sowohl bezüglich seiner Breite als auch bezüglich seiner Zusammensetzung deutlich eine Segmentirung erkennen — im Gegensatze zu den Seitensträngen. Welcher Art die segmentalen Abänderungen des Mittelstranges sind, sollen die Querschnitte (Fig. 1—5) der ersten Serie veranschaulichen: auf dem ersten Schnitt (Fig. 1), der ungefähr in der Gegend der Segmentgrenze geführt ist, sehen wir den Mittelstrang aus vier Zellen bestehen, von denen drei hohe Cylinderzellen darstellen, während die vierte queroval ist und den ersteren an der Innenseite anliegt, und zwar in ganz ähnlicher Weise wie die lateralen Neuroblasten den Ektodermzellen. Der nächste Schnitt (Fig. 2), der etwas weiter hinten (distalwärts) gelegen ist, zeigt uns aufs deutlichste, dass die querovale (vierte) Zelle ein Abkömmling von der mittleren der drei ersten cylindrischen Zellen ist. Die beiden seitlichen Zellen bleiben dagegen ungeheilt und umrahmen die mittleren auf beiden Seiten. Diese Anordnung der Zellen ist für die Segmentgrenzen- (also interganglionale) Region überaus charakteristisch und bleibt bis in spätere Stadien bestehen, was für die sichere Orientirung von großem praktischen Werthe ist.

Gehen wir einige Schnitte weiter nach hinten, etwa bis an die Grenze des vorderen Segmentdrittels, so ändert sich das Bild auffallend, und wir finden hier nur zwei schmale, cylindrische Zellen (s. Fig. 3). Übrigens ist dieses Bild bei Weitem nicht so charakteristisch und beständig wie das eben beschriebene, indem hier

manchmal sogar nur eine Zelle vorhanden ist, oder die beiden Zellen schmaler ev. anders geformt erscheinen, wie auf unserer Figur.

Nach kurzem Verlauf in dieser geringen Entfaltung (nach zwei bis drei Schnitten schon) wird der Mittelstrang wieder stärker und besteht jetzt wieder aus drei Zellen. Dieselben sind gewöhnlich an ihrem äußeren Ende schmaler als in ihrem inneren; außerdem ist zuerst häufig die mittlere Zelle länger als die beiden seitlichen und springt in Folge dessen etwas nach innen vor (s. Fig. 4). Auf dem letzten Schnitt dagegen (Fig. 5), der, wie wir später sehen werden, der Lage nach der hinteren Querkommissur des Ganglions entspricht, sind die drei Zellen wieder annähernd von gleicher Länge, doch zeichnen sich hier die beiden seitlichen Zellen von der mittleren dadurch aus, dass sie an ihren lateralen Ecken zu einem langen und schmalen Fortsatz ausgezogen sind, der sogar noch über die lateralen Neuroblasten ein wenig herübergreift.

Auf den folgenden Schnitten sehen wir wieder drei einfache Zellen, bis wir nach drei bis fünf Schnitten wieder zu der charakteristischen Anordnung der vier Zellen, von der wir ausgegangen sind, gelangen. In dieser hier geschilderten Weise wechseln nun die Bilder ziemlich regelmäßig mit einander ab, und zeichnen sich dabei besonders die in Fig. 1 und 2 und Fig. 5 dargestellten durch eine große Konstanz aus. In den dazwischen liegenden Regionen dagegen treffen wir, wie ja auch oben schon erwähnt, mancherlei Abweichungen, aber meist von ganz untergeordneter Bedeutung.

Versuchen wir nun, uns ein Gesamtbild von dem eben besprochenen Entwicklungsstadium des ventralen Nervensystems zu machen, so haben wir also zu unterscheiden 1) einen unpaaren Abschnitt (Mittelstrang), der den Boden der Primitivrinne bildet und eine deutliche Segmentierung zeigt, und 2) einen paarigen Abschnitt (Seitenstränge), der zu beiden Seiten des ersteren an der Bauchseite entlang zieht, aus unregelmäßigen Neuroblastengruppen besteht und nicht segmentiert ist.

Ein ganz ähnliches Bild führt uns WHEELER (93) in seiner Fig. 30 (Taf. III) von *Xiphidium* vor: auch hier sehen wir den »Mittelstrang«, der als kontinuierlicher Strang zwischen lateralen Neuroblastenreihen eingebettet ist, segmentale, interganglionale Anschwellungen zeigen, welche ihre größte Ausdehnung in der Höhe der Segmentgrenzen erreichen und welche durch das Vorhandensein je eines großen Neuroblasts (*mnb*) ausgezeichnet sind. Letzterer entspricht ohne

Zweifel der mittleren Zelle in der Vierzellenregion bei *Lucilia* (s. Fig. 2 *mb*).

Vollkommen übereinstimmend mit meinen Befunden sind auch die Angaben von HEYMONS (95) über *Forficula*. Man betrachte nur die HEYMONS'sche Fig. 11 (Taf. II), die bezüglich des Mittelstranges sich genau mit meiner Fig. 2 deckt: hier wie dort haben wir eine große Mittelzelle, die durch Theilung nach innen eine kleinere Zelle abgegeben hat, und die beiderseits von schmalen Cylinderzellen umrahmt wird.

Auch die zweite Figur, die HEYMONS von diesem Stadium giebt, (Fig. 12, Taf. II.), und die einen Querschnitt durch die ganglionale Region darstellt, stimmt recht gut mit meiner Fig. 5 überein, nur scheinen dort mehr als drei Zellen den Mittelstrang zu bilden.

Jedenfalls können wir daraus, dass bei den so verschiedenen Ordnungen der Dipteren, Orthopteren und Dermapteren solch weitgehende Übereinstimmungen bezüglich der Bildung des Mittelstranges bestehen, mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, dass derselbe Bildungsmodus auch für die übrigen Insekten gilt.

Wir kommen nun zu dem zweiten Entwicklungsstadium. Die Differenzirung der drei aus dem Ektoderm hervorgehenden Systeme (Epidermis, Seitenstränge und Mittelstrang) ist schon bedeutend weiter fortgeschritten: die Seitenstränge haben sich von dem Ektoderm losgelöst und sind selbständig geworden; letzteres erscheint viel regelmäßiger und flacher, und die Mittelstrangzellen endlich haben an Größe beträchtlich zugenommen. In Folge dieser Größendifferenz zwischen Epidermis- und Mittelstrangzellen ist natürlich auch die Verbindung der beiden nicht mehr so innig wie im vorhergehenden Stadium, und hängen die letzteren jetzt nur noch an den zugespitzten äußeren Enden mit den ersteren zusammen (s. Fig. 6—10). Ferner sehen wir jetzt die Primitivrinne stark rückgebildet und verflacht, indem sich ihre Ränder beträchtlich genähert haben, hier und da sogar schon bis zur Berührung (s. Fig. 8). Im letzteren Fall ist der Mittelstrang bereits von der Oberfläche etwas abgerückt und es bedarf jetzt nur noch eines kleinen Schrittes bis zur Trennung desselben von der Epidermis.

Betrachten wir nun die hierhergehörigen Figuren 6—10 im Einzelnen etwas näher, so fällt uns in Fig. 6 sofort die große Ähnlichkeit bezüglich der Zellanordnung des mächtig entfalteten Mittelstranges mit der Vierzellenregion des vorigen Stadiums auf. Hier wie dort

sind die mittleren Neuroblasten (*mb*) beiderseits eingefasst von hohen cylindrischen Zellen (*ma* und *ma'*); nur sind letztere jetzt bedeutend länger und schmaler geworden, und umgreifen erstere auch auf der Ventralseite, indem sie sich in der Medianlinie vereinigt haben. Außerdem sind zu den uns bekannten charakteristischen vier Zellen noch einige (zwei bis drei) schmale spindelförmige Zellen (*mc*) hinzugetreten, die der dorsalen, breiten Seite des Mittelstranges anliegen, in querer Richtung verlaufend. Sie ragen auf beiden Seiten noch etwas über den Mittelstrang hinaus und begrenzen so eine kurze Strecke weit die beiden Seitenstränge auf der Dorsalseite (s. Fig. 6).

Was nun diese letzteren betrifft, so sehen wir dieselben von dem Epithel schön vollkommen losgelöst, und mehr oder weniger zu soliden runden oder ovalen Zellhaufen zusammengeballt. An der ventralen und äußeren Seite derselben kann man noch deutlich die Neuroblasten des vorigen Stadiums erkennen, während die von ihnen abstammenden, innen gelegenen Zellen vielfach modificirt, schmal, cylindrisch oder zugespitzt erscheinen.

Der folgende Schnitt (Fig. 7) zeigt noch ein ganz ähnliches Bild wie der vorhergehende; nur fehlen hier die dorsalen, querverlaufenden Zellen des Mittelstranges, oder man sieht vielmehr nur noch wenige Reste davon (*mc*). Auch die Seitenstränge zeigen im Allgemeinen die nämliche Konfiguration wie oben geschildert.

Mit dem Querschnitt (Fig. 8) kommen wir in diejenige Region, wo der Mittelstrang am schwächsten ausgebildet ist, entsprechend etwa der Fig. 3 des vorigen Stadiums. Während aber dort der Mittelstrang aus zwei Zellen bestand, sehen wir hier doppelt so viel; auch ihre Form hat sich etwas verändert, indem nämlich ihre äußeren Enden zugespitzt sind, und derart gegen einander konvergiren, dass sie in einem Punkte zusammentreffen. Dieser Punkt liegt aber in unserem Schnitt nicht mehr direkt an der Oberfläche, sondern ist dadurch, dass die Ränder der Primitivfurchen sich in der Medianlinie wenigstens oberflächlich bereits vereinigt haben, etwas davon abgerückt. Damit ist natürlich auch der Zusammenhang des Mittelstranges mit der Epidermis bedeutend lockerer geworden, und so der Process der vollständigen Trennung der beiden eingeleitet.

Der nächste Schnitt, Fig. 9, ist nicht weit hinter dem eben besprochenen gelegen und entspricht der Fig. 4 des vorigen Stadiums. Der Mittelstrang besitzt hier ungefähr die Form eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen rechter Winkel ventralwärts gerichtet ist. Er ist

aus einer Anzahl (fünf bis sechs) unregelmäßig geformter Zellen zusammengesetzt.

Auf dem folgenden Schnitt Fig. 10 sehen wir den Mittelstrang aus drei großen Zellen bestehen, von denen die beiden seitlichen (*my*) lateralwärts gerichtete Fortsätze zeigen und die mittlere (*mx*) innen abgerundet ist, und die in ihrer Gesamtheit ein stumpfwinkliges Dreieck bilden. Die drei Zellen, vor Allem die beiden seitlichen, sind auffallend schwach gefärbt, eben so ihre Kerne, mit Ausnahme der Nucleolen, die eine sehr intensive dunkle Färbung zeigen. Dadurch unterscheiden sie sich charakteristisch von den übrigen Mittelstrangzellen, und ermöglichen sie uns, diese Region stets leicht wieder zu erkennen.

Ein Punkt ist noch besonders hervorzuheben an unserem Schnitt: wir sehen nämlich durch den Mittelstrang eine deutliche quere Trennungslinie hindurchziehen, die die im Ektoderm steckende kleine Partie von dem frei ins Innere ragenden, bei Weitem größeren Theil des Mittelstranges scheidet. Es löst sich also hier nicht der ganze Mittelstrang aus dem Verbande des Ektoderms los (wie auf den vorhergehenden Schnitten), sondern es bleibt ein, wenn auch nur ganz kleiner Rest, in demselben zurück. Dieser Mittelstrangrest, der an seiner Struktur nicht schwer zu erkennen ist, ist später, wenn die drei Zellen schon etwas weiter von der Bauchwand abgerückt sind, oft noch deutlich im Ektoderm zu sehen.

Trotzdem also hier der Mittelstrang eine Trennung in zwei Theile erfahren hat, wäre es ganz verfehlt, von einer Sonderung in eine dermatogene und neurogene Schicht zu sprechen. Eine solche setzt ja eine richtige Zell- und Kerntheilung voraus, während es sich in unserem Fall wohl nur um eine mechanische Trennung, um eine Zerreißung, veranlasst durch das enorme Wachsthum des nach innen ragenden Theils des Mittelstranges, handeln dürfte. Der im Ektoderm zurückgebliebene kleine Rest besteht ja lediglich aus kernlosen Fragmenten, die denn auch wahrscheinlich bald zu Grunde gehen werden.

Unsere Befunde bezüglich der Trennung des Mittelstranges vom Ektoderm stimmen — besonders wenn wir auch das Verhalten der Fig. 8 und 9 berücksichtigen — ganz mit denjenigen CARRIÈRE'S an *Chalicodoma* überein, wonach »das gesammte Zellmaterial des Bodens der Neuralrinne in der Bildung des Mittelstranges aufgeht, während seine Überdachung durch das Zusammenschließen der im Bereich der Primitivwülste erzeugten Hypodermis erfolgt«. Anderer

Meinung dagegen sind GRABER (90), HEYMONS (95) u. A., indem nach diesen Autoren auch im Bereich der Primitivrinne wenigstens theilweise eine Sonderung in neurogene und dermatogene Zellen stattfinden soll.

Dieses eben besprochene zweite Entwicklungsstadium lehrt uns also Folgendes: 1) Die Seitenstränge lösen sich (zeitlich vor dem Mittelstrang) vom Ektoderm ab und bilden jetzt zwei selbständige Stränge. 2) Der Mittelstrang entfaltet sich mächtig, hauptsächlich durch Vergrößerung seiner Elemente, weniger durch Vermehrung derselben, und zeigt im Querschnitt die Form eines Dreiecks. 3) Der Zusammenhang des Mittelstranges mit Ektoderm ist ein viel lockerer geworden, indem ersterer nur mit der äußersten, schmalen Spitze in das letztere eingeklebt ist. 4) Die Primitivrinne verflacht sich mehr und mehr, indem ihre Ränder sich nähern und sich schließlich vereinigen, wodurch 5) der ganze Mittelstrang von der Oberfläche abgerückt und seine Trennung von der Epidermis eingeleitet wird. 6) Mittelstrang und Seitenstränge stehen mit einander in keinerlei Verbindung, sondern sind völlig getrennt und unabhängig von einander.

Das nächste und zugleich letzte Entwicklungsstadium, das hier besprochen werden soll, ist reichlich älter als das vorhergehende, und zeigt schon ganz deutlich die typische Gestaltung des Bauchmarkes¹. Als hauptsächlichste Veränderung fällt uns zunächst auf, dass der Mittelstrang nun vollständig aus dem Verbande des Ektoderms herausgetreten ist und zusammen mit den Seitensträngen sich ziemlich tief nach innen versenkt hat. Ventral wird der Bauchstrang jetzt begrenzt von einer zu Muskeln werdenden Mesodermis, die sich zwischen ersterem und der Körperwand eingeschoben hat (Fig. 11 *mus*), und dorsal grenzt er an den Darm, resp. an die Muscularis desselben (Fig. 11 *Da*).

Wenn wir ferner den Flächenschnitt (Fig. 17) betrachten, so bemerken wir als weitere Veränderung, dass die Seitenstränge viel mächtiger entwickelt sind als vorher und dass sie nun auch eine deutliche Segmentirung zeigen, d. h. dass man an ihnen jetzt

¹ Leider gelang es mir nicht, ein die beiden letzten Stadien verbindendes Zwischenstadium in einer vollständigen Serie zu erhalten. Das einzige Präparat, das mir von einem solchen Stadium vorliegt, ist größtentheils missglückt. Trotzdem konnte ich davon wenigstens einige Schmitte (Fig. 19 u. 20), die uns werthvolle Anhaltspunkte bezüglich der Entstehung der Punktsubstanz geben, gebrauchen.

eine ganglionale und interganglionale Region unterscheiden kann. — Ein anderes neues Moment erblicken wir sodann im Auftreten der sogenannten Punkt- oder Fasersubstanz. Dieselbe durchzieht die Seitenstränge, dem medianen Rande derselben genähert, in ihrem ganzen Verlaufe von vorn bis hinten als sogenannte Längskommissuren, und in der ganglionalen Region treten diese Längsstämme durch zwei Querkommissuren (die vordere und hintere) mit einander in Verbindung. Außerdem sehen wir noch zwischen den letzteren beiden Kommissuren nach außen, etwas schräg nach vorn gerichtet, jederseits einen feinen Strang von Punktsubstanz ausgehen, der in den peripheren Nerven seine Fortsetzung findet.

Bezüglich des Mittelstranges ist noch hervorzuheben, dass die Segmentirung, die im vorigen Stadium bereits zu erkennen war, jetzt noch viel ausgesprochener zu Tage tritt, indem er nun in stark angeschwollene, verbreiterte Abschnitte und in dünne strangartige, letztere verbindende Regionen zerfällt, also ähnlich wie die paarigen Seitenstränge in Ganglien und Kommissuren, jedoch mit diesen alternirend. Von den ersteren, von den Anschwellungen des Mittelstranges, gehen nach jeder Seite je ein langer plasmatischer Fortsatz (Nerv), senkrecht zur Längsachse gerichtet nach außen (Fig. 17 *n.t.*). In der dazwischenliegenden strangartigen Region ist der Mittelstrang zweimal unterbrochen von den beiden Querkommissuren, und wir werden später sehen, dass er an diesen Stellen mit dem paarigen Nervensystem in Verbindung tritt und sogar auch an der Bildung der Kommissuren mitbetheiligt ist.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Querschnitte über, so zeigt uns der erste Schnitt der hierher gehörigen Serie, Fig. 11, das Verhalten des Bauchstranges in der Höhe der Segmentgrenze, was etwa der Mitte der interganglionalen Region der Seitenstränge entspricht. Wir sehen hier Mittelstrang und Seitenstränge vollkommen isolirt von einander. Letztere besitzen einen annähernd runden Querschnitt und bestehen größtentheils aus Zellen von ganz ungleicher Größe und Form. Dorsal, ganz der Oberfläche genähert, sehen wir die Punktsubstanz, die hier eine ganz schwache Entwicklung zeigt und etwa den Raum einer mittelgroßen Zelle einnimmt. Sie ist allseits von Ganglienzellen eingeschlossen, nur dorsalwärts liegt sie eine kleine Strecke weit frei an der Oberfläche.

Zwischen den beiden so beschaffenen Seitensträngen ist der Mittelstrang gelegen; er füllt aber keineswegs den ganzen Zwischenraum zwischen jenen aus, sondern lässt vielmehr jederseits noch eine

ziemliche Lücke frei. Was den feineren Bau des Mittelstranges betrifft, so zeigt derselbe noch die nämliche charakteristische Zusammensetzung, wie wir ihn in dem vorhergehenden Stadium auf dem Schnitte Fig. 6 bereits kennen gelernt haben, und die weiterhin auf die Vierzellenfigur des jüngsten hier berücksichtigten Stadiums (Fig. 1 und 2) zurückzuführen ist. Wir finden hier dieselben Elemente in derselben Anordnung wie auf Fig. 6 wieder: zunächst die beiden hohen schmalen Rahmen- oder Grenzzellen (*ma* und *ma'*), die sich ventral in einem schmalen Bogen vereinigt haben und so die Form eines Hufeisens angenommen haben. Zwischen den beiden Schenkeln liegen die mittleren Neuroblasten (*mb*) und dorsal über die freien Enden des Hufeisens lagern sich wieder quer die Zellen *mc* über. Die lateralen Fortsätze dieser letzteren, die auf Fig. 6 nur ganz wenig über die Seitenstränge sich schoben, sind hier zu langen plasmatischen Fäden ausgewachsen, die über die Seitenstränge hinweg bis an die Seitenwand des Körpers reichen, und sich hier, wie es scheint, in zwei Äste gabeln. Die Stelle, an der diese Stränge die Körperwand erreichen, liegt in unmittelbarer Nähe der Tracheeneinstülpungen und so vermüthe ich, dass die fraglichen Äste in Beziehungen zu den Tracheen treten. Dieses Moment verdient deswegen besonders hervorgehoben zu werden, da es bei der Beurtheilung der Natur dieser Seitenäste nicht ohne Bedeutung ist.

Der nächste Schnitt (Fig. 12) ist von dem eben besprochenen nur wenig verschieden, und entspricht etwa dem Schnitt 7 des vorhergehenden Stadiums. Es fehlen hier lediglich die Zellen *mc* mit ihren langen Ausläufern; im Übrigen sind sowohl Seitenstränge wie Mittelstrang noch genau so wie auf dem Schnitt Fig. 11.

Mit dem folgenden Schnitt Fig. 13 nähern wir uns der ganglionalen Region der Seitenstränge und zugleich der Region des Mittelstranges, wo dieser die geringste Entfaltung zeigt, entsprechend den Schnitten Fig. 3 und 8 der früheren Perioden. Wir sehen demnach die Seitenstränge hier stark verbreitert, beinahe doppelt so breit wie auf den vorhergehenden Schnitten, den Mittelstrang dagegen sehr schwach entwickelt und nur aus wenigen, locker zusammenhängenden Zellen bestehend. Die Form der Seitenstränge ist nicht mehr rund, sondern quer oder vielmehr dreieckig; die Dorsal- und Ventralränder konvergiren nämlich lateralwärts und setzen sich in den peripheren Nerven (*np*) fort.

Bezüglich der die Seitenstränge zusammensetzenden Elemente ist zu bemerken, dass dieselben, oder wenigstens die ventrale Hauptmasse derselben aus unipolaren Zellen besteht, deren Fortsätze gegen die Punktsubstanz gerichtet sind. Meist sieht man auch feine plasmatische Fäden von diesen Fortsätzen ausgehen, die einzeln oder zu Büscheln vereinigt in die Punktsubstanz eintreten.

Solche unipolare Zellen wurden schon mehrfach beschrieben, so von GRABER (90) bei *Melolontha*, von HEYMONS (95) bei *Forficula* und von WHEELER (93) bei *Niphidium* etc. Bezüglich der Beziehungen der fädigen Ausläufer zu der Punktsubstanz sind die genannten Forscher der Ansicht, dass letztere lediglich aus einem dichten Geflecht dieser feinen Fäden bestehe. So äußert sich z. B. HEYMONS (l. c. p. 36): »Die Fortsätze der einzelnen Zellen bilden sich zu zarten plasmatischen Fäden aus, die sich verästeln und deren Endausläufer wohl unter einander in Verbindung treten. Das ganze so entstandene Fasergeflecht stellt die sogenannte Punktsubstanz dar«

Nach meinen Beobachtungen trifft dies nur theilweise zu und ist an der Genese der Punktsubstanz noch ein anderer Process betheilig, der auf den Querschnitten 19 und 20, welche der oben erwähnten unvollständigen Serie eines etwas jüngeren Stadiums angehören, deutlich zu sehen ist. Betrachten wir uns besonders den Querschnitt durch den rechten Seitenstrang in Fig. 19, so sehen wir ventral und lateral einen Kranz von großen ovalen oder runden Zellen, das sind die ursprünglichen Neuroblasten. Innerhalb dieser befinden sich eine Anzahl langgestreckter Zellen (die Tochterzellen), deren eines Ende verschmälert ist und die mit diesen ihren zugespitzten Enden um einen Mittelpunkt herum radiär angeordnet sind. Besonders auffallend ist dabei, dass die Grenzen dieser Zellen gegen das verschmälerte Ende zu allmählich verschwinden und so im Centrum des radiär angeordneten Zellhaufens das Protoplasma der daran betheiligten Elemente zu einer einheitlichen Masse zusammenfließt. Letztere weicht durch eine feinkörnige, mitunter auch feinfaserige Struktur und durch die verschiedene Färbung deutlich von dem Plasma der intakt gebliebenen äußeren Zellhälften ab. Bezüglich der Färbung verhält sich die centrale Masse genau wie die vollkommen ausgebildete Punktsubstanz, indem sie bei Doppelfärbung mit Pikrinsäure gelb, bei solcher mit Bleu de Lyon blassblau erscheint, so dass wir die fragliche Masse als zur Punktsubstanz ge-

hörig, oder vielleicht besser als die erste Anlage derselben betrachten dürfen. Nach diesem Befunde dürfte also die sogenannte Punktsubstanz nicht allein aus einem dichten Geflecht feinsten Zellausläufer bestehen, sondern außer diesem noch aus einer Grundsubstanz, die aus dem theilweisen Zerfall von Neuroblasten-Tochterzellen hervorgegangen ist. — Eine ähnliche Ansicht hat übrigens auch HATSCHKE (77) schon ausgesprochen, indem er die Fasersubstanz durch fibrillären Zerfall von Zellen entstehen lässt.

Der nächste Schnitt, Fig. 14, ist durch die vordere Querkommissur eines Ganglions geführt. Die beiden Seitenstränge sind jetzt noch mehr genähert als auf dem vorigen Schnitt und stehen durch eine dicke Brücke von Punktsubstanz mit einander in Verbindung. Letztere ist meistens allseits umschlossen von Zellen; manchmal sind allerdings auch Lücken zwischen den sie bedeckenden Zellen zu beobachten, so dass die Kommissur dann kleinere oder größere Strecken weit frei und unbedeckt an der Oberfläche liegt. Solche intercelluläre Lücken finden sich besonders in der der Querkommissur dorsal aufliegenden Decke, die aus einer Lage flacher Zellen besteht. Lateral und ventral ist die Kommissur zum größten Theil umgeben von einem dicken Polster von Ganglienzellen; und in dem Zwischenraum zwischen den beiden Seitensträngen liegen ihr ventral eine oder mehrere Zellen des Mittelstranges dicht an.

Es tritt nun die Frage an uns heran, woher das Material dieser Querkommissur stammt; d. h. ob letztere genetisch lediglich den Seitensträngen angehört, oder ob vielleicht auch der Mittelstrang an ihrer Bildung mit betheiligt ist. Um eine befriedigende Antwort auf diese Frage zu erhalten, müssen wir wiederum auf das etwas jüngere Stadium, das wir oben bei der Besprechung der Genese der Punktsubstanz schon einmal herangezogen hatten, zurückkommen. Wir sehen auf Fig. 20, die einen Querschnitt durch den Mittelstrang und den demselben anliegenden rechten Seitenstrang darstellt, die Anfänge der Bildung von Punktsubstanz. Der Seitenstrang zeigt uns ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie oben in Fig. 19 bereits kennen gelernt. Auf der Außenseite sehen wir wieder eine Anzahl großer Neuroblasten liegen, und innerhalb derselben ihre Abkömmlinge, langgestreckte Zellen, deren innere zugespitzte Enden in Zerfall und Umwandlung in Punktsubstanz begriffen sind. Letztere ist aber hier nicht, wie auf Schnitt Fig. 19, auf allen Seiten von Zellen umgeben, sondern liegt dorsal frei an der Oberfläche und reicht hier bis an den

Mittelstrang heran. An diesem seinerseits, resp. in seinem dorsalen Theile, haben ebenfalls solche Zerfalls- und Umwandlungsprocesse stattgefunden und zur Bildung von Punktsubstanz geführt. Indem nun diese Punktsubstanz jederseits mit der der Seitenstränge in Verbindung tritt und verschmilzt, entsteht so die Querkommissur. Sie gehört also genetisch sowohl zu dem Mittelstrang als auch zu den Seitensträngen.

Zu demselben Resultat ist auch GRABER (90) gekommen, indem er angiebt, dass »wenigstens ein Theil der fibrillären Querkommissur aus den Zellen des Mittelstranges hervorgeht«. Auch seine Abbildungen (Fig. 68 und 69) stimmen recht gut mit meiner Fig. 20 überein. — Eben so ist auch HEYMONS (95) der Ansicht, dass sich »der Mittelstrang an der Bildung sowohl der vorderen wie der hinteren Kommissur betheiligt« und illustriert dies durch eine sehr instruktive Zeichnung (Fig. 13, Taf. II). WHEELER (93) dagegen bestreitet die Betheiligung des Mittelstranges an der Bildung der vorderen Querkommissur vollständig, bezüglich der hinteren lässt er die Frage noch offen.

Um nun wieder auf unsere Fig. 14 zurückzukommen, so möchte ich noch auf die langen, zarten Protoplasmafäden, die von den Ganglienzellen ausgehen, aufmerksam machen; an denselben ist hier besonders deutlich zu sehen, wie sie, meist zu Büscheln vereinigt, in die Kommissur jederseits eintreten. Eine Faserkreuzung, wie HEYMONS (95) in den Kommissuren von *Forficula* angetroffen, konnte ich dabei nicht mit Sicherheit konstatiren.

Die nächste Fig 15 zeigt uns einen Querschnitt durch die Mitte der ganglionalen Region, also gerade zwischen vorderer und hinterer Querkommissur. Die Seitenstränge sind hier noch mehr genähert, so dass der Mittelstrang, der eine solide Masse aus mehreren unregelmäßigen Zellen bildet, den Zwischenraum zwischen beiden, wenigstens in der dorsalen Hälfte, vollkommen ausfüllt. In den Seitensträngen fällt vielleicht das Verhalten der Punktsubstanz auf, die weniger scharf gegen die Zellen abgegrenzt ist und sich auch ziemlich weit ventralwärts erstreckt. Im Übrigen sind auch hier wieder die unipolaren Ganglienzellen mit ihren langen Ausläufern sehr deutlich zu sehen.

Der folgende und zugleich letzte Schnitt dieses Stadiums, Fig. 16, ist durch die hintere Querkommissur geführt, und wir sehen hier bezüglich der Seitenstränge und der Punktsubstanz ganz ähnliche Verhältnisse wie oben auf Schnitt Fig. 14 (vordere Querkommissur).

Ganz abweichend davon ist aber der Mittelstrang und sein Verhalten zur Kommissur. Besonders auffallend und charakteristisch für diese Region sind die zwei großen Zellen (*my*), die jederseits der Mitte der ventralen Seite der Kommissur anliegen und einen, meist nur undeutlich zu sehenden Fortsatz in diese senden. Die Zellen sind sehr groß, von rundlicher Form und zeichnen sich vor Allem durch die äußerst blasse Färbung ihres Protoplasmas und die intensive, dunkle Färbung des großen Nucleolus von den sie umgebenden Ganglienzellen sehr deutlich aus. Zwischen diesen beiden runden Zellen sehen wir eine flaschenförmige Zelle (*mx*), die in ihrer dorsalen Hälfte stark verjüngt und in einen spitzen Fortsatz ausgezogen ist; mit letzteren dringt sie, gleich den beiden Seitenzellen, jedoch noch tiefer als diese, in die Punktsubstanz der Querkommissur ein. Ihr Protoplasma ist etwas dunkler gefärbt als das der Seitenzellen, und verhält sich demnach ähnlich wie die typischen Mittelstrangzellen. Meistens liegt dieser flaschenförmigen Zelle an ihrem ventralen Ende noch eine zweite Zelle an, das ist der Neuroblast, von dem die erstere abstammt.

Außer dieser charakteristischen und sehr beständigen ventralen Zellgruppe des Mittelstranges sehen wir auch auf der dorsalen Seite der Querkommissur eine große Zelle liegen, die ihrer Färbung und ihrer Lage nach zweifellos dem Mittelstrang zuzurechnen ist. Besonders auffallend an ihr ist der Umstand, dass sie gegen die Kommissur nicht abgegrenzt ist, sondern in dieselbe übergeht, indem die ventrale Hälfte der fraglichen Zelle in Zerfall und Umwandlung in Punktsubstanz begriffen ist. Es beteiligt sich also auch hier, wie bei der vorderen Kommissur, der Mittelstrang am Aufbau der Querkommissur. — Zu erwähnen ist ferner noch, dass die Kommissur dorsal nicht überall von Zellen bedeckt ist, sondern dass sie jederseits der eben besprochenen Mittelstrangzelle eine ziemliche Strecke unbedeckt ist und frei liegt.

Fassen wir unsere Resultate über das Verhalten des Mittelstranges zur hinteren Querkommissur kurz zusammen, so ergibt sich 1) dass der Mittelstrang durch theilweisen Zellzerfall Material zur Bildung der Kommissur abgibt und 2) dass er durch plasmatische Ausläufer einiger seiner Elemente mit der Kommissur zusammenhängt und dadurch mit dem paarigen Nervensystem in direkte Verbindung tritt.

Versuchen wir nun das eben beschriebene Bild des Mittelstranges auf das vorhergegangene Stadium zurückzuführen, so werden wir

kaum fehl gehen, wenn wir es mit dem Schnitt Fig. 10 in Beziehung bringen. Auch dort zeichneten sich ja die seitlichen Zellen durch die blasse Färbung ihres Protoplasmas und die dunkle Färbung des Nucleolus aus, genau wie hier, und ferner besaßen dieselben auch dort bereits kurze seitliche Fortsätze. Es dürften demnach die beiden seitlichen Zellen *my* und *my'* der Fig. 10 direkt in die gleichnamigen Gebilde der Fig. 16 übergegangen sein, während die mittlere Zelle *mx* des früheren Stadiums noch mehrere Zellen (die flaschenförmige und die große dorsale Zelle) abgegeben haben muss. Leider fehlt mir gerade von dieser interessanten und wichtigen Region das vermittelnde Zwischenglied, das uns diesen Vorgang in seinen Einzelheiten zeigen könnte.

Bis hierher reichen meine Beobachtungen. — Im weiteren Verlauf kommt es nun zu einer starken Konzentration des Bauchmarks in der Längsrichtung, ferner zu einer Konkrescenz der beiden Seitenstränge, und als Endresultat dieser Verschmelzungsvorgänge entsteht ein einziges großes »Brustganglion«. Es ist jetzt sehr schwer, in diesem die beiden heterogenen Nervensysteme von einander zu unterscheiden und es bedarf dazu wohl besonderer Färbemethoden. Mir gelang es wenigstens nicht in dem larvalen und imaginalen Brustknoten auf Schnitten die Elemente des Mediannervs von denen der Lateralnerven mit Sicherheit zu trennen. Dagegen kann man in späten Embryonalstadien, in denen die Konzentration des Bauchmarks schon ziemlich weit fortgeschritten ist, noch ganz deutlich den Medianerv erkennen, und zwar an der charakteristischen Zellgruppe, die wir oben auf Schnitt Fig. 16 angetroffen haben. Ich stellte in Fig. 18 einen Querschnitt eines solchen älteren Stadiums dar, und wir sehen hier zwischen den beiden Seitensträngen eingebettet die große flaschenförmige Zelle *mx*, und zu beiden Seiten derselben je eine große runde Zelle *my*, die bezüglich ihrer auffallend blassen Färbung vollkommen mit den gleichnamigen Zellen der Fig. 16 übereinstimmen. Dass diese drei Zellen hier nicht mit der Querkommissur verbunden erscheinen, rührt lediglich davon her, dass der Schnitt etwas schief geführt ist.

Nebenbei möchte ich darauf aufmerksam machen, dass man an dem vorliegenden Schnitt bereits deutlich ein äußeres und ein inneres Neurilemm erkennen kann. Ferner befindet sich ventral der beiden großen runden Zellen (*my*) des Mediannervs jederseits ein kleiner leerer Raum, in dem Querschnitte feiner blasser Fäden liegen.

Über die Bedeutung dieser letzteren will ich mich vorläufig jeder Erklärung enthalten.

Zusammenfassung und Schlussbemerkung.

Meine Untersuchung galt, wie Eingangs erwähnt, in erster Linie dem Zweck, die Entwicklung und die Bedeutung des sogenannten Mittelstranges zu studiren und ich glaube, dass die Ergebnisse dieser Studie in nicht geringem Maße zur Klärung der viel umstrittenen Frage beizutragen geeignet sind.

Wir sahen bei *Lucilia* den Mittelstrang als erste Anlage den Boden der Primitivrinne bilden; seine Elemente lassen bezüglich ihrer Anordnung schon in diesem frühen Stadium eine Segmentirung erkennen, und unterscheiden sich auch schon in Struktur und Form deutlich von den benachbarten Ektodermzellen. Dieser Unterschied wird im nächsten Stadium noch bedeutend auffallender, da das Ektoderm jetzt, nach der Loslösung der beiden Seitenstränge aus relativ niederen Zellen besteht, während die Zellen des Mittelstranges noch merklich größer geworden sind. Wird in Folge dessen die Verbindung des Mittelstranges mit der Epidermis schon viel lockerer, so erfolgt weiter dadurch, dass die Ränder der Primitivrinne sich einander nähern und schließlich in der Medianlinie sich vereinigen, die vollständige Trennung und Ausstoßung aus dem Verbande der Epidermis. Es findet also bei *Lucilia* im Bereiche des Mittelstranges keine Sonderung in eine dermatogene und neurogene Schicht statt, sondern die gesammte Mittelstranganlage rückt nach innen und kommt nun zwischen die beiden Seitenstränge zu liegen, hier einen unpaaren Nerv, den »ventralen Mediannerv«, bildend. — Dieser zeigt jetzt eine noch viel deutlicher ausgeprägte Segmentirung als vorher, indem an ihm stark angeschwollene Partien (Ganglien) auf dünne strangartige Abschnitte abwechselnd folgen; erstere sind in der Höhe der Segmentgrenzen gelegen, letztere im Bereich der Segmente selbst.

Von den Anschwellungen (Ganglien) des Mediannervs gehen je ein Paar feiner, querer Lateralnerven ab, die dorsal über die Seitenstränge hinweg zu der Leibeshaut ziehen und vermuthlich mit den Tracheeneinstülpungen in Verbindung treten. — Der Mediannerv bleibt nicht etwa, wie in früheren Stadien, in seinem ganzen Verlaufe von vorn nach hinten isolirt und unabhängig von den Seitensträngen, sondern tritt jetzt mit letzteren in Verbindung und zwar in der Weise, dass einige seiner Zellen

feine plasmatische Fortsätze in die hintere Querkommissur jedes Ganglions einsenden. Außerdem liefert der Mittelstrang durch theilweisen Zellerfall auch noch Material sowohl zur vorderen wie zur hinteren Querkommissur.

Wir haben demnach im Bauchmark zwei genetisch verschiedene Nervensysteme zu unterscheiden: die paarigen Lateralnerven und den unpaaren Mediannerv. Beide entstehen unabhängig von einander und treten erst sekundär mit einander in Verbindung.

Während nun bei den Musciden in Folge der extremen Koncentration des Bauchmarks die beiden ebengenannten heterogenen Systeme in späteren Stadien so innig mit einander verschmelzen, dass eine Unterscheidung derselben äußerst schwierig wird, so scheint sich dagegen bei den meisten anderen Insekten im larvalen und selbst im imaginalen Zustand der unpaare ventrale Mediannerv seine Selbständigkeit größtentheils erhalten zu haben.

So beschreibt OUDEMANS (88) von *Machilis* zwischen den Längskommissuren des Bauchmarks einen unpaaren Nerv, von dem segmental je zwei feine Queräste abgehen, und bezüglich der pterygoten Insekten finden sich mehrere Angaben über die Existenz eines solchen Mediannervs. Schon SWAMMERDAM (1752) bildet auf Tafel XXVIII, Fig. 3 seiner Biblia natura beim Seidenwurm zwischen den Längskommissuren, wenigstens in den vorderen Segmenten, einen unpaaren Mediannerv ab, der sich nach kurzem Verlauf in zwei Äste gabelt (*ll*), und der sicherlich mit unserem »ventralen Mediannerv« identisch ist. Ferner beschreibt LYONET (1762) bei der Raupe von *Cossus ligniperda* und NEWPORT (32) bei *Sphinx ligustri* ebenfalls einen solchen unpaaren Nerv zwischen den Längskommissuren des Bauchmarks. Am eingehendsten beschäftigte sich F. LEYDIG (64) mit dem fraglichen Nerv, den er als den »eigentlichen Sympathicus« bezeichnet, und ihm verdanken wir eine Reihe prächtiger klarer Abbildungen und Schilderungen über das Verhalten desselben bei den verschiedenen Insektenklassen. — Bei *Locusta viridissima* z. B. sehen wir »zwischen den beiden Längskommissuren einen medianen Nerv herabziehen. Wir bemerken dann bald weiter daran, dass er keineswegs einen eigenen kontinuierlichen Faden bildet und etwa ohne Unterbrechung vom ersten bis zum letzten Ganglion verläuft, sondern es zeigt sich, dass er immer wieder zwischen je zwei Ganglien wurzelt, sich dann aber jedesmal auf der Höhe der Ganglien in zwei quere Äste theilt, die, nachdem jeder in ein längliches Ganglion angeschwollen, mit

den Spinalnerven (d. h. die peripheren Nerven) sich verbinden und in deren Bahn so lange verlaufen, bis sie zur Peripherie kommen«.

Ähnlich verhält sich der Mediannerv bei *Aeschna grandis* (cfr. LEYDIG, Taf. V, Fig. 6); nur gehen hier die Queräste nicht in der Höhe der Ganglien ab (wie bei *Locusta*), sondern mehr in der Mitte zwischen je zwei Bauchmarkganglien, und ferner scheinen diese Queräste auch keine besonderen Ganglien mehr zu bilden, ein Verhalten, das dem des von *Lucilia* geschilderten embryonalen Mediannervs nahe kommt.

Ferner beschreibt LEYDIG einen Mediannerv bei *Bombus terrestris*, bei *Cimbex variabilis* und bei *Carabus auratus*. Bei letzterem ist die Kontinuität des unpaaren Nervs segmental unterbrochen, d. h. er wird in jedem Segment durch einen kurzen Nerven, der vom oberen und vorderen Theil der Bauchknoten entspringt und dann in ein rundliches Ganglion anschwillt, vertreten.

Endlich gelang es dem scharfsichtigen Histologen auch bei den Musciden, bei denen, wie oben bemerkt, in Folge der extremen Konzentration des Bauchmarks der Mediannerv in der bezeichneten typischen Form nicht bestehen kann, wenigstens »Elemente des eigentlichen Sympathicus« festzustellen. »Es zeigt sich,« sagt LEYDIG, »dass bei *Musca domestica* an den Spinal- (peripheren) Nerven, in einiger Entfernung vom Brustknoten Nerven abgehen, welche durch hellen Habitus, sowie durch allmähliche Entwicklung peripherischer Ganglien sich durchaus an die nicht bezweifelbaren sympathischen Nerven von *Bombus*, *Gryllotalpa* anschließen. Wenn also auch hier ein gesonderter Sympathicus zu fehlen scheint, so fehlen doch nicht sympathische Nervenfasern.«

Nach diesen Angaben scheint also der ventrale Mediannerv, wenn auch oft in modificirter und reducirter Form, eine allgemeine Verbreitung bei den Insekten zu besitzen. Dasselbe trifft auch für den Mittelstrang zu, indem dieser ebenfalls bei allen bis jetzt embryologisch untersuchten Insekten aufgefunden wurde, so dass also von dieser Seite kein Hindernis für meine oben dargestellte Ansicht bezüglich der Bedeutung des Mittelstranges besteht.

Auch in histologischer Beziehung stimmen meine Befunde mit den Angaben LEYDIG's überein, indem auch diese »eine Verschiedenheit in der inneren Natur« des Mediannervs gegenüber den peripheren Nerven kund geben. »An frischen, sorgfältig behandelten Präparaten kann es dem Beobachter kaum entgehen, dass der mediane Nerv und seine Gabeläste einen entschieden helleren und

zarteren Habitus an sich haben, als die Längskommissuren und die Seitennerven der Bauchmarksganglien.«

Was nun die früheren embryologischen Befunde betrifft, so sind die Mehrzahl derselben keineswegs unvereinbar mit meinen Ergebnissen. Denn wie Eingangs erwähnt, vertritt ja eine Anzahl von Forschern (GRABER, CARRIÈRE, HEYMONS) die Meinung, dass der Mittelstrang sich am Aufbau des Ganglion beteiligt und also nervöser Natur sei.

Anders verhält es sich allerdings mit den Angaben WHEELER's (93), wonach aus dem Mittelstrang lediglich Endoskelettstücke hervorgehen sollten. Jedoch dürften diese Befunde jetzt wohl nachzuprüfen sein, wobei vor Allem darauf zu achten wäre, ob die Endoskelettstücke nicht vielleicht einer nachträglichen, nach der Loslösung des Mittelstranges erfolgenden Einstülpung der Epidermis ihre Entstehung verdanken.

Ich möchte hier auch kurz die Frage nach den Beziehungen des Schlundnervensystems zu dem ventralen Mediannerv berühren. LEYDIG (64) schon warf diese Frage auf und glaubte, dieselbe in dem Sinne beantworten zu können, dass er in dem Ganglion frontale das »Homologon« eines Ganglions des ventralen Mediannervs und in den sog. paarigen Eingeweidenerven die Homologa der Gabeläste des Mediannervs erblickte. Ich glaube, dass diese Ansicht nicht direkt abzuweisen ist und dass wir thatsächlich in dem sog. Schlundnervensystem die Fortsetzung des ventralen Mediannervs vor uns haben dürften. Die embryonale Entwicklung des ersteren in der dorsalen Medianlinie des stomodäalen Ektoderms, wie wir sie vor Allem durch HEYMONS kennen lernten, lässt eine solche Annahme wohl zu. Näher auf diese Frage hier einzugehen ist nicht meine Absicht; ich wollte nur kurz darauf hinweisen.

Meine oben entwickelte Anschauung, wonach das Bauchmark der Insekten aus zwei heterogenen Systemen zusammengesetzt ist, findet in den erst kürzlich veröffentlichten Befunden von HEYMONS (01) an *Scolopender* eine gewisse Stütze. Hier liegen nämlich die Anlagen der Seitenstränge primär ganz lateral, so dass sie ventral von einer breiten Hypodermisstrecke von einander getrennt sind. Aber auch im Bereiche dieser letzteren, der sog. Membrana ventralis, findet die Bildung neurogener Elemente statt, wodurch die beiden Seitenstränge mit einander in Verbindung gebracht und schließlich vereinigt werden.

Das unpaare Bauchmark von *Scolopender* ist demnach ein Verschmelzungsprodukt von zwei heterogenen Bestandtheilen, nämlich den beiden starken Lateralnerven und den zwischen ihnen liegenden, von der Membrana ventralis abgespaltenen neurogenen Elementen, die in ihrer Gesamtheit dem Mittelstrang der Insekten entsprechen dürften. —

Außer diesem ventralen Nervensystem kommt bei *Scolopender* auch noch ein dorsaler Nerv vor, der auf der Dorsalseite des Herzens verläuft und der vollkommen unabhängig vom Gehirn aus dem dorsalen Körperektoderm seinen Ursprung nimmt.

»Es ist nicht unwahrscheinlich,« folgert nun HEYMONS, »dass dieser Dorsalnerv nur mit denjenigen Nerven-elementen zu vergleichen, die an der Ventralseite in der medianen Region zwischen den Neuralsträngen (Mittelstrangregion) gelegen ist und dort wohl ursprünglich einen eben so feinen Ventralnerven bildet.« HEYMONS nimmt demnach bei *Scolopender* ventral drei Längsstämme von Nerven an: einen unpaaren ventralen Mediannerv und paarige Lateralnerven, und kommt somit zu demselben Ergebnis wie ich bei den Musciden.

Dass es sich bei den Seitensträngen (Lateralnerven) des Bauchmarkes um primäre laterale Organe handelt, geht nach HEYMONS aus der ursprünglich lateralen Lagerung derselben im Körper des *Scolopender*-Embryos deutlich und zweifellos hervor.

Sind diese Folgerungen richtig, so müssen wir der Urform der Arthropoden vier longitudinale Nervenstämme zuschreiben: einen ventralen und einen dorsalen Mediannerv und zwei Lateralnerven.

Wollten wir nun noch weiter gehen und versuchen, diese vier Nervenstämme mit den Nerven niederer Würmer zu vergleichen, so stoßen wir auf ein äußerst complicirtes Problem, das nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse noch kaum zu lösen sein dürfte. Wenn es auch, wie HEYMONS meint, »recht nahe liegen dürfte«, die Lateralnerven der Arthropoden mit den lateralen Longitudinalnerven der Plathelminthen und Nemertinen zu vergleichen, so müssen wir uns doch hüten, diesen Vergleich ohne Weiteres anzustellen. Wenigstens ist ERSIG (99) zu ganz anderen Resultaten gekommen und erklärt die Ansicht, wonach der Bauchstrang der Annulaten durch ventrale Annäherung der beiden Seitennerven der Platoden zu Stande gekommen sein soll, für völlig unhaltbar. — Nach diesem Autor dürfen wir nur die Schlundkommissuren als Homologa der Platoden-Seitennerven,

resp. nur deren kurzer vorderer, cephaler Abschnitte betrachten, da ihre längeren hinteren, das Soma durchziehenden Theile nur als Larvenorgane funktioniren und später ganz zu Grunde gehen. — Die Entstehungsweise der Seitenstränge des Annelaten- und Arthropoden-Bauchmarkes ist denn auch eine ganz andere als die der Platoden-Seitennerven und spricht viel eher für die von GOETTE (84) ausgesprochene Ansicht, dass das Bauchmark »zuerst in einem Ganglienpaar dicht hinter dem Munde und zu beiden Seiten der Prostomiallinie bestand, dass alsdann immer mehr solcher Ganglienpaare sich dem ersten rückwärts anschlossen, woraus zuletzt die Stränge hervorgingen«. Die Frage, warum sich dem ersten Ganglienpaar des Prostomialfeldes nach hinten andere anschlossen, fällt, wie EISIG bemerkt, mit der Frage nach der Metamerie überhaupt zusammen. —

Ist also der Stammbaum der Seitenstränge der Arthropoden noch keineswegs vollständig aufgeklärt, so trifft dies noch viel mehr für den ventralen Mediannerv zu. Um die phylogenetische Entwicklung dieses Nervs kennen zu lernen, müssten wir vor Allem über den Mittelstrang der Anneliden besser unterrichtet sein, als dies heute der Fall ist. Die meisten Autoren (KLEINENBERG [86], VEJDOVSKY [88], EISIG etc.) nehmen an, dass bei den Anneliden die großen Wimperzellen der zwischen den Neuralplatten gelegenen Wimperinne (des »Neurotrochoids«) in Elemente der bleibenden Epidermis umgewandelt werden, und dass dieses Neurotrochoid keine nervöse Organisation erkennen lasse. Danach müssten wir in dem Neurotrochoid ein spezifisches Larvenorgan der Anneliden erblicken, das in keinerlei Beziehung zu dem Mittelstrang der Arthropoden gebracht werden dürfte.

Anders verhält es sich jedoch, wenn wir die Befunde von R. BERGH (90) berücksichtigen. Nach diesem Autor entwickelt sich nämlich bei *Lumbricus*-Embryonen entlang der Mittellinie des Bauches zwischen den Neuralplatten der linken und rechten Seite ein Plexus von Nervenzellen und Nervenfasern, welcher später der Bauchkette einverleibt wird. Und so würde also die Bauchkette des Regenwurms aus zwei verschiedenen Anlagen entstehen, nämlich 1) aus einem aus gewöhnlichen Epidermiszellen hervorgehenden und frühzeitig fungirenden Plexus (Mittelstrang) und 2) aus den durch die Thätigkeit der Neuroblasten entstehenden paarigen Neuralplatten, deren Zellen erst später in Funktion treten.

Hier haben wir also ganz ähnliche Verhältnisse bez. der Zusammensetzung des Bauchmarks, wie ich sie bei den Embryonen von

Lucilia vorfand, und ich stehe auch nicht an, in dem BERGH'schen Plexus und in einem »ventralen Mediannerv« homologe Gebilde zu erblicken. — Vielleicht werden neue Untersuchungen an Anneliden-Embryonen jetzt, da die vielumstrittene »Mittelstrangfrage« durch meine Befunde an *Lucilia* in ein neues Stadium getreten ist, bald zur weiteren Klärung des hier angedeuteten Problems beitragen.

Straßburg i. Els., 15. November 1901.

Litteraturverzeichnis.

1884. H. AYERS, On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite *Teleas*. Mem. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. III.
1890. R. S. BERGH, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Diese Zeitschr. Bd. LVII.
1858. E. BLANCHARD, Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ann. Sciences. N. Zool. Tome X.
1897. CARRIÈRE u. BÜRGER, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria*) im Ei. Nov. Act. Leopold. Carol. Bd. LXIX.
1899. H. EISIG, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIII.
1900. K. ESCHERICH, Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nov. Act. Leop. Carol. Bd. LXXVII.
1884. A. GOETTE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 2. Heft.
1890. VEIT GRABER, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschriften Akad. Wiss. Wien. Bd. LVII.
1884. B. GRASSI, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania (3). Vol. XVIII.
1877. B. HATSCHKE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI.
1895. R. HEYMONS, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.
1901. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Heft 33.
1886. N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV.
1885. A. KOROTNEFF, Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
1864. F. LEYDIG, Vom Bau des thierischen Körpers. Bd. I. Tübingen.
1762. P. LYONET, Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule. II. Éd. Haag.
1832. G. NEWPORT, On the nervous system of *Sphinx ligustri* L. and on the changes which it undergoes during a part of the metamorphoses of the insect. Philos. Trans.
1888. OUDEMANS, Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren und Collembolen. Berlin.

1752. J. SWAMMERDAM, Bibel der Natur. Leipzig 1752.
 1882. A. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei. (Russisch.) Arb. Labor. zool. Mus. Moskau.
 1888—1892. E. VEJDOVSKÝ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.
 1893. W. M. WHEELER, A Contribution to Insect Embryology. Journ. Morph. Boston. V. 3.
 1888. L. WILL, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. III.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Grau = Ektoderm und Seitenstränge, braun = Mittelstrang, gelb = Punktsubstanz.

Fig. 1—5. Querschnitte durch das jüngste hier besprochene Stadium. Tiefe Primitivrinne, deren Boden von Mittelstrangzellen gebildet wird. Letztere unterscheiden sich in Struktur und Form von den benachbarten Ektodermzellen und lassen einen segmentalen Wechsel bezüglich ihrer Anordnung erkennen. *ma*, *mb* und *mx*, *my*, charakteristische Mittelstrangzellen. — Beiderseits des Mittelstranges Bildung von Seitenstrang-Neuroblasten. *b*, durch Abspaltung, *a*, durch direkte Umwandlung von Ektodermzellen entstanden.

Fig. 6—10. Querschnitte durch das zweite Stadium. Primitivrinne verflacht; Seitenstränge von der Epidermis vollständig losgelöst; Mittelstrangzellen bedeutend vergrößert, ihr Zusammenhang mit der Epidermis stark gelockert. *ma*, *mb*, *mx*, *my* wie vorher, *mc* neu hinzutretene spindelförmige Querzellen des Mittelstranges; *Mst*, Mittelstrang; *Sst*, Seitenstrang; *Ep*, Epidermis.

Fig. 11—16. Querschnitte des dritten Stadiums. Fig. 11 Bauchmark in situ, Fig. 12—16 Bauchmark isolirt dargestellt. Auch der Mittelstrang hat sich aus der Epidermis gelöst und tritt mit den Seitensträngen in Verbindung. Von den Zellen *mc* gehen feine Fortsätze quer über die Seitenstränge hinweg zur Körperwand. Auftreten von Punkt- und Fasersubstanz. *Da*, Wand des Mitteldarms; *mus*, Muskeln; *np*, periphere Nerven; *nt*, quere Nervenäste des unpaaren Mediannervs; *ma*, *mb*, *mc*, *mx*, *my* wie vorher.

Fig. 17. Flächenschnitt durch das Bauchmark desselben Stadiums; theilweise rekonstruirt. Mittelstrang deutlich segmentirt. In jedem Ganglion zwei Querkommissuren. Die Linien 11—16 zeigen die Lage der betreffenden Querschnitte an. *nt* und *np* wie vorher.

Fig. 18. Querschnitt durch das Bauchmark eines älteren Embryonalstadiums, an dem noch deutlich die charakteristischen Mittelstrangzellen *mx* und *my* zu sehen sind. *al*, äußeres Neurilemm; *il*, inneres Neurilemm.

Fig. 19. Querschnitt durch den rechten Seitenstrang eines zwischen dem zweiten und dritten Stadium gelegenen Stadiums. Zeigt die Bildung der Punktsubstanz durch theilweisen Zellzerfall. *nbl*, Neuroblasten.

Fig. 20. Querschnitt durch den rechten Seitenstrang und den Mittelstrang desselben Stadiums. Zeigt die Bildung von Punktsubstanz im Mittelstrang.

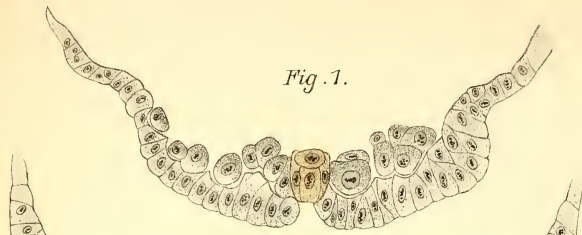


Fig. 1.

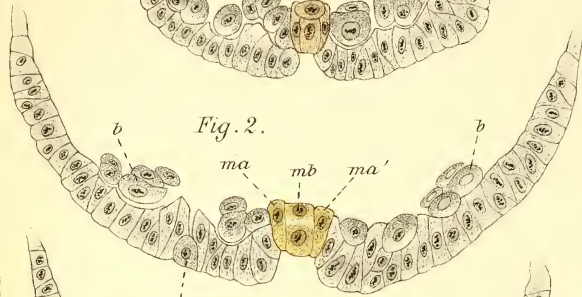


Fig. 2.

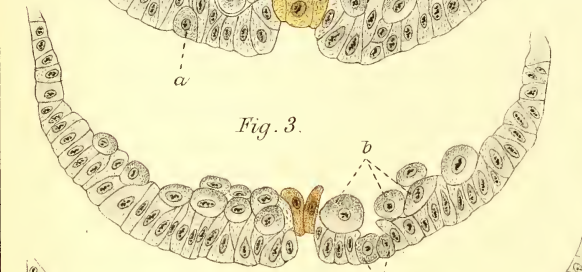


Fig. 3.

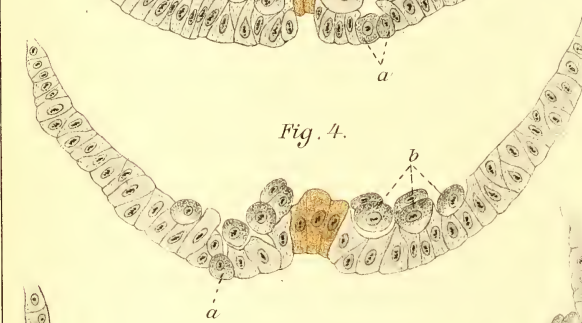


Fig. 4.

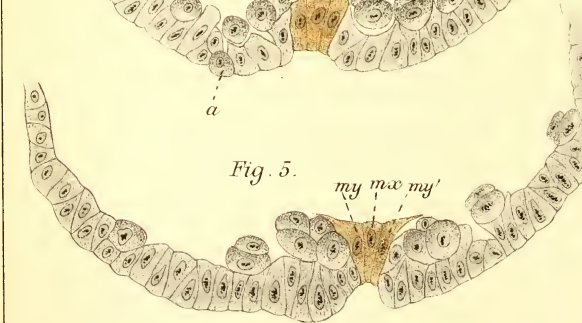


Fig. 5.

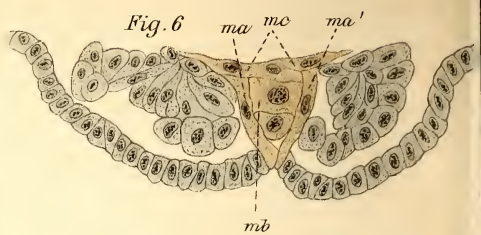


Fig. 6.

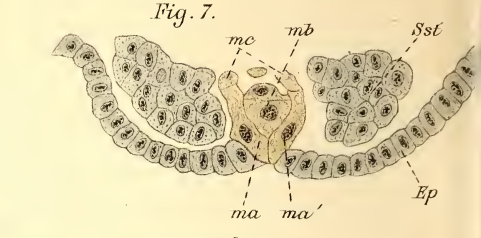


Fig. 7.

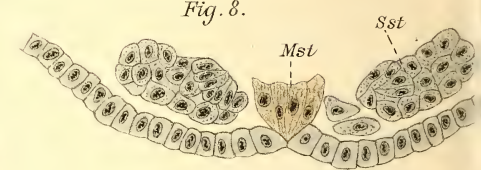


Fig. 8.



Fig. 9.

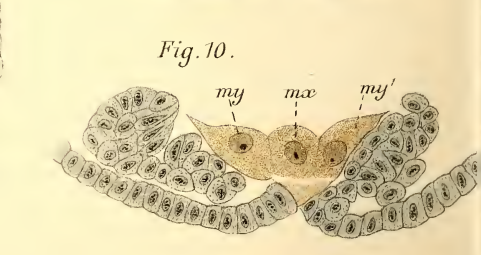


Fig. 10.

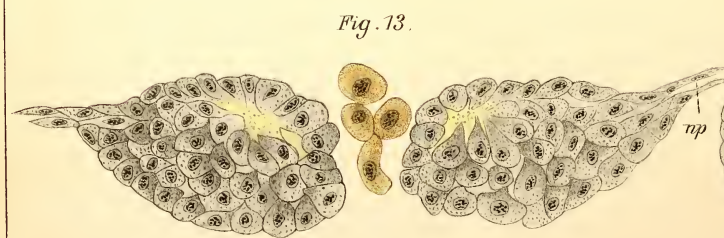


Fig. 13.

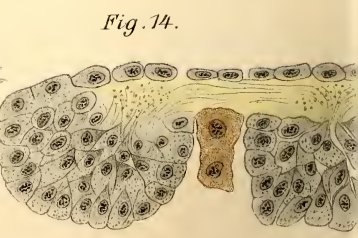


Fig. 14.

Fig. 12.

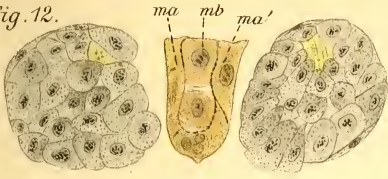


Fig. 15.



Fig. 16.

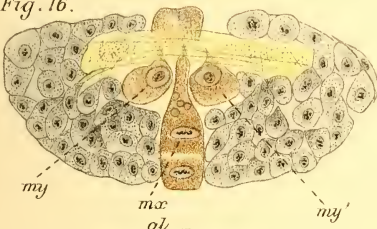


Fig. 18.

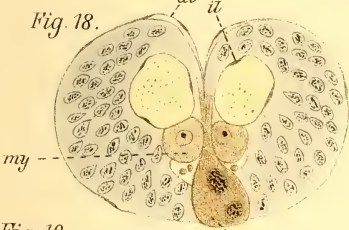


Fig. 19.

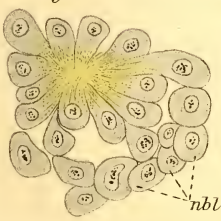


Fig. 20.

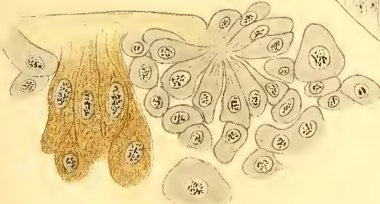


Fig. 17.

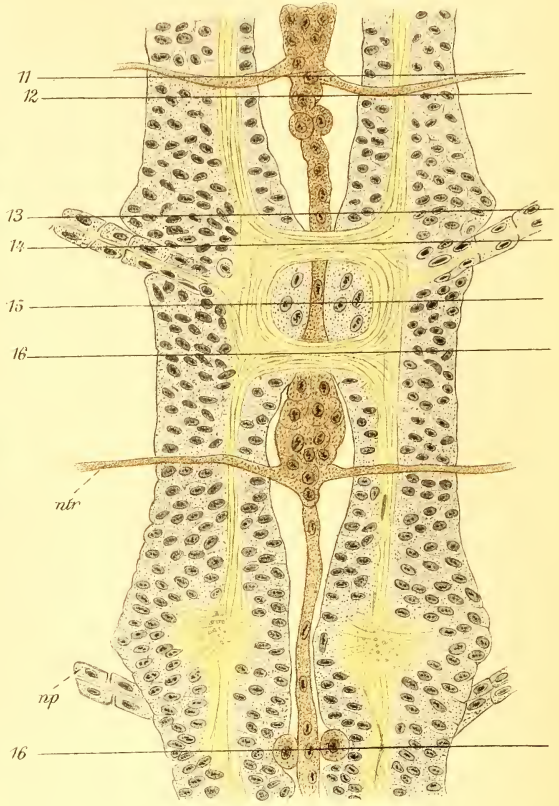
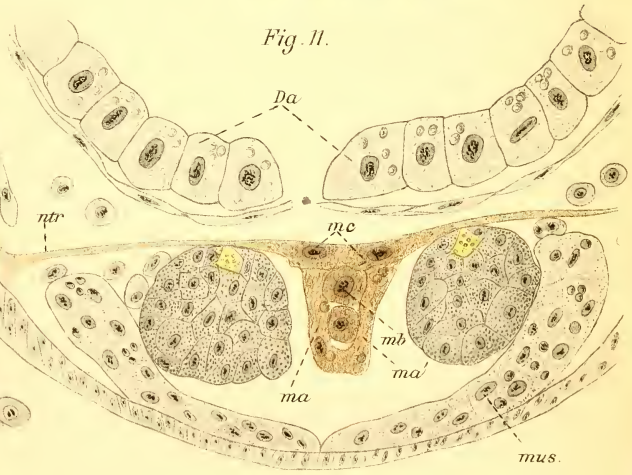


Fig. 11.



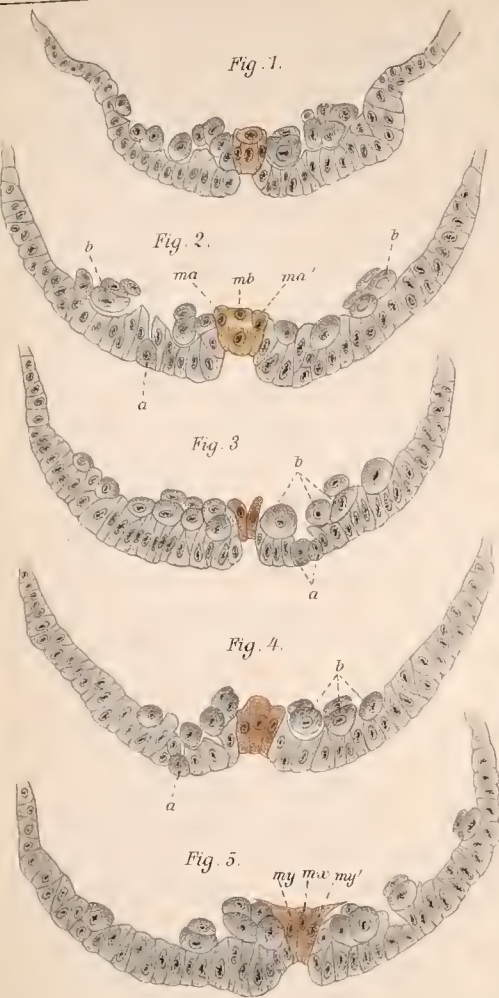


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

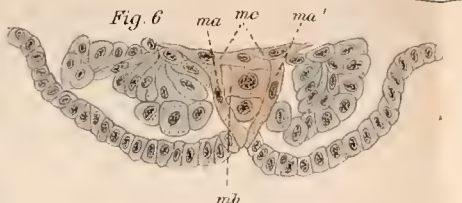


Fig. 6.

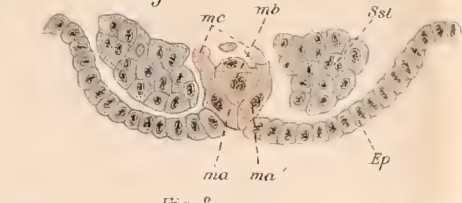


Fig. 7.



Fig. 8.

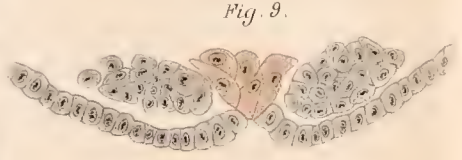


Fig. 9.

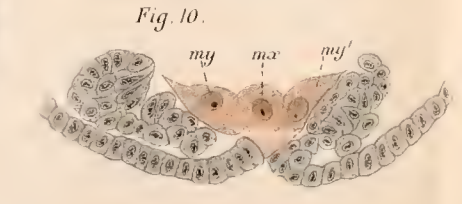


Fig. 10.

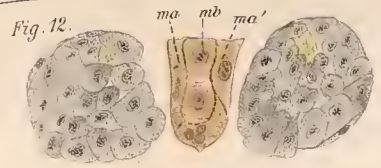


Fig. 12.

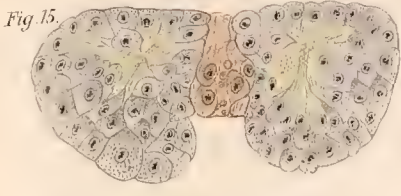


Fig. 15.

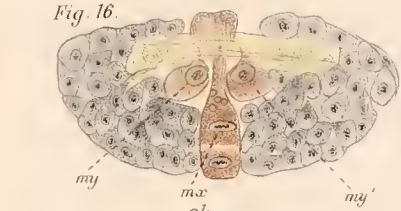


Fig. 16.



Fig. 18.



Fig. 19.

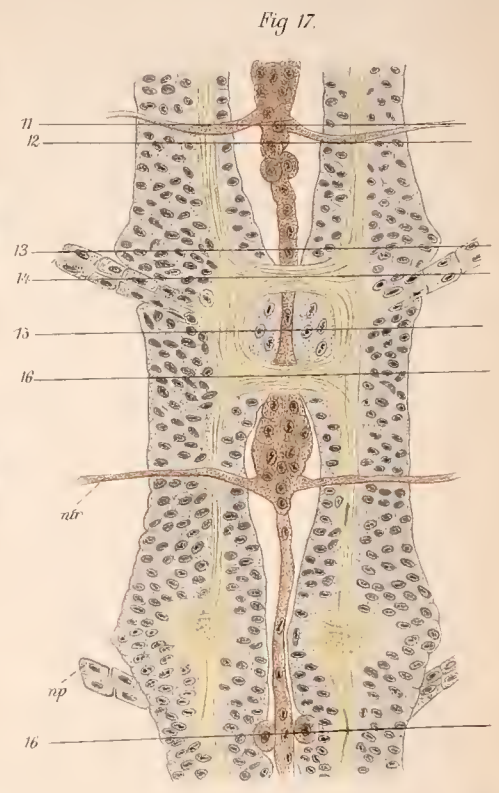


Fig. 17.

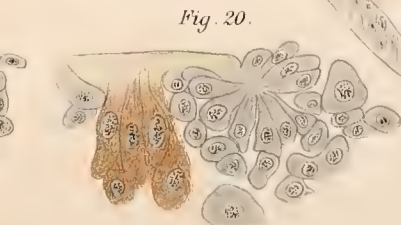


Fig. 20.

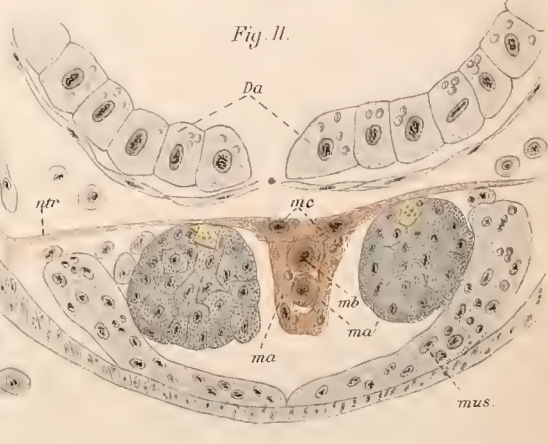


Fig. 11.

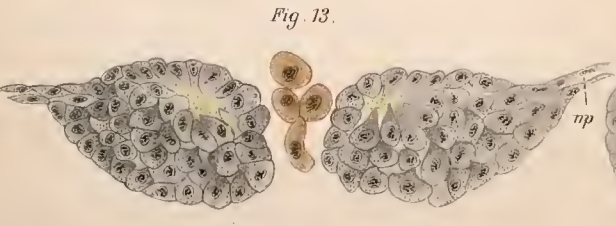


Fig. 13.

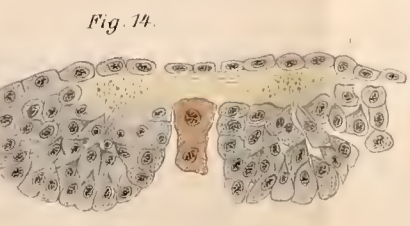


Fig. 14.

ZOBODAT - 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): Escherich Karl Leopold

Artikel/Article: [Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges 525-549](#)