

# Über spezifische Strukturen der nervösen Centralorgane.

Von

Dr. **Em. Rádl**

Pardubitz (Böhmen).

---

Mit Tafel III—V.

---

In dieser Abhandlung soll bewiesen werden, dass verschiedene Theile der nervösen Centralorgane spezifische Strukturen besitzen, welche von physiologischer Wichtigkeit sind. Der Gedanke, der mich bei dieser Untersuchung geleitet hat, ist, dass alle Theile des nervösen Centralorgans spezifisch gebaut sind, d. h. dass zu einer einheitlich charakterisirten physiologischen oder psychologischen Eigenschaft dieses Organs auch eine ebenso spezifisch, einheitlich charakterisirte Struktur desselben gehört; doch bin ich weit davon entfernt, einen nur einigermaßen allgemeineren Beweis dieser These zu liefern; Alles was ich heute thun kann, ist, dass ich die optischen und die olfactorischen Centra in jener Hinsicht prüfen werde, wobei nur noch anhangsweise auf andere Gebiete hingewiesen werden soll. Ich glaube durch diese Arbeit den Schritt gemacht zu haben in einer Richtung, welche nur sehr vorübergehend von den Autoren berührt worden ist; wenn es mir nicht gelungen ist, etwas tiefer in die ungemün interessanten sich hier darbietenden Probleme einzudringen, so möchte man darin weniger einen Vorwurf für mich, als einen Ansporn für sich selbst sehen, dorthin zu gelangen, wohin mir zu kommen noch nicht gelungen ist.

Ich werde mir zuerst erlauben, durch einige Angaben aus der Litteratur den heutigen Standpunkt in der uns interessirenden Frage zu charakterisiren. Die Spekulationen über die Beziehungen zwischen der Struktur und den Funktionen des Gehirns drehen sich um drei Punkte. Es ist dies zuerst die Theorie von den spezifischen

Sinnesenergien von JOH. MÜLLER, dann die Ansichten über die Lokalisation der psychischen Erscheinungen im Gehirn und endlich die Neuronen-Theorie oder allgemeiner die Theorie von der Zusammensetzung des Gehirns aus den Zellen. — Was zuerst die erste Theorie, diejenige von den spezifischen Sinnesenergien betrifft, so wird durch dieselbe ausgesagt, dass die physiologischen und psychologischen Erscheinungen, sofern sie an das Nervensystem gebunden sind, nicht nur von der Mannigfaltigkeit der äußeren Reize, sondern auch von etwas in dem Nervensystem selbst abhängig sind, was eben die spezifische Energie desselben bildet. Worin diese spezifische Energie oder Eigenschaft des Nervensystems zu suchen sei, das hat JOH. MÜLLER nicht entschieden, sondern er lässt die Frage offen, »ob die Ursachen der verschiedenen Energien der Sinnesnerven in ihnen selbst liegen oder im Hirn und Rückenmarkstheilen, zu welchen sie hingehen« und er bemerkt nur, »dass es gewiss ist, dass die Centraltheile der Sinnesnerven im Gehirn unabhängig von den Nervenleitern der bestimmten Sinnesempfindungen fähig sind<sup>1</sup>«. Auch die Frage nach der Beschaffenheit dessen, was man sich unter den Sinnessubstanzen (das Morphologische, welches den Sinnesenergien zu Grunde liegt) zu denken hat, hat JOH. MÜLLER unentschieden gelassen, so dass man darunter eben so gut irgend welche chemische Verbindungen, wie sichtbare histologische Strukturen verstehen kann.

Nach JOH. MÜLLER sollte man den Begriff der spezifischen Sinnesenergie von dem der spezifischen Reizbarkeit unterscheiden; so ist z. B. die spezifische Energie des Gesichtssinnes die Licht- und Farbenempfindung, die spezifische Reizbarkeit des Sehorgans besteht aber unter Anderem darin, dass dasselbe auf die Lichtwellen und nicht etwa auf chemische Agentien eingerichtet ist. Es ist einleuchtend, dass zwischen der spezifischen Sinnesenergie und spezifischen Reizbarkeit ein Zusammenhang besteht, welcher wahrscheinlich tiefer ist als die Theorie, wie sie von JOH. MÜLLER aufgestellt worden ist, zugeben will; thatsächlich haben auch viele Nachfolger J. MÜLLER's den Namen Energie und Reizbarkeit in der uns interessirenden Theorie promiscue gebraucht, so z. B. J. ROSENTHAL<sup>2</sup>, wenn er von der spezifischen Energie der motorischen und sekretorischen Nerven spricht, oder wenn E. HERING<sup>3</sup> den Leberzellen spezifische Energie zuschreibt.

<sup>1</sup> Physiologie. II. 2. p. 249 ff.

<sup>2</sup> Biol. Centralbl. 1885.

<sup>3</sup> Lotos. V. Prag 1884.

Obwohl sich nach J. MÜLLER keine eindeutigen Thatsachen finden ließen, welche erlauben würden, bestimmt zu behaupten, dass die Ursache der specifischen Sinnesenergie hier oder dort lokalisiert ist und worin sie eigentlich besteht, so haben es doch allgemeinere Theorien mit sich gebracht, dass man allmählich von der allgemeinen Aufstellung dieser Theorie durch J. MÜLLER mehr und mehr abwich und es so zu sagen für ausgemacht hielt, dass die Ursache dieser Energie in einzelnen Zellen oder Zellengruppen liegen muss. Wie unbestimmt aber die Grundlage ist, auf welcher man diese Anschauung aufbaut, ist aus der neueren Geschichte dieser Theorie zu sehen.

H. HELMHOLTZ<sup>1</sup> hat die Lehre von der specifischen Reizbarkeit durchgearbeitet (in der YUNG-HELMHOLTZ'schen Theorie von dreierlei Nervenfasern der Retina und in einer Erklärung des CORTI'schen Organs); interessant ist zu sehen, dass er, der seine volle Aufmerksamkeit den peripheren Sinnesorganen gewidmet hat, die specifische Energie in das Gehirn, in die Gehirnzellen verlegt hatte, während die neueren Forscher, welche sich wieder vorzugsweise mit der Struktur der nervösen Centralorgane beschäftigt haben, die Ursachen der specifischen Energien in den peripheren Sinnesapparaten suchen. Denn es bemerkt z. B. A. v. KÖLLIKER<sup>2</sup>, »dass die Nervenzellen alle wesentlich dieselbe Funktion darbieten und dass die verschiedenen Leistungen derselben davon abhängen, dass die Beziehungen der Zellen zu ihrer Umgebung verschieden sind«. Unter der Funktion der Nervenzellen versteht A. v. KÖLLIKER auch die Empfindungen und unter dem Worte Umgebung nicht etwa die jede Gehirnzelle umgebenden anderen Zellen, sondern darunter soll die Körperumgebung, d. h. die auf den Körper wirkenden Reize (Licht, Schall etc.) verstanden werden. Es folgt dies aus dem Satze KÖLLIKER's, dass »eine Nervenzelle, die nur mit tonerzeugenden Apparaten in Verbindung steht, wird keine Gerüche vermitteln können und centrifugale Axonen, die nicht an Muskelfasern gehen, keine Bewegungen«.

Nach v. KÖLLIKER entsprechen auch die Thatsachen seiner Anschauung, indem sich zwar gewisse Unterschiede zwischen verschiedenen Gehirngebieten auffinden lassen, dieselben aber nach seiner Meinung zu geringfügig sind, um physiologisch verwerthet werden zu können. — In ähnlicher Weise bemüht sich auch C. GOLGI<sup>3</sup> zu be-

<sup>1</sup> Handbuch der physiol. Optik. 1894.

<sup>2</sup> Handbuch der Gewebelehre. II. 1896. p. 810 u. 812.

<sup>3</sup> Untersuchungen über den feineren Bau des periph. und centr. Nervensystems, übers. v. TEUSCHER. p. 186 ff.

weisen, dass auch Rindengebiete von angeblich entgegengesetzter physiologischer Bedeutung wesentlich den gleichen Bau zeigen.

In einem ähnlichen Sinne spricht sich auch W. BECHTEREW<sup>1</sup> aus. Er bemerkt, dass die Elemente des Nervensystems überall wesentlich gleichartig sind, auch in der Hirnrinde vermisst er trotz des sorgfältigsten Studiums solche Strukturverschiedenheiten, welche als ausreichende Erklärung für die Mannigfaltigkeit der Thätigkeiten dieser Hirnrinde geltend gemacht werden könnten. Nur die Richtung der Neurite ist nach ihm von Stelle zu Stelle verschieden. »Wenn sich aber demungeachtet die aufgenommenen Eindrücke qualitativ von einander unterscheiden, so müssen hierfür augenscheinlich die zur Aufnahme der Reize bestimmten peripheren Apparate verantwortlich gemacht werden.«

Einen anderen Standpunkt nimmt P. FLECHSIG<sup>2</sup> ein. Er hebt v. KÖLLIKER gegenüber hervor, dass es thatsächlich Unterschiede im Bau verschiedener Gehirnthteile giebt, denn die Art der Gruppierung der Nervenzellen ist von Stelle zu Stelle verschieden und diese Gruppierung muss als entscheidendes Moment betrachtet werden; eben die Feststellung der Art der Einfügung für jedes einzelne Nerven-element hält FLECHSIG für das Endziel aller anatomischen Erforschung der Centralorgane. Wie man sich nun konkret vorstellen soll, wie diese Art der Gruppierung der Gehirnzellen physiologisch resp. psychologisch verwerthet werden kann, ist am besten aus der Abhandlung von R. Y CAJAL<sup>3</sup> über das Chiasma opticum zu sehen, zu deren Übersetzung P. FLECHSIG ein Vorwort vorausgeschickt hat, in dem er zwar nicht alle Details annimmt, aber sich doch mit der Richtung dieser Abhandlung einverstanden erklärt. R. Y CAJAL nimmt in dieser Studie an, dass das Chiasma opticum nur bei den Thieren mit Linsen-äugen vorhanden ist<sup>4</sup>, und indem er weiterhin annimmt, dass das auf der Retina entstandene Bildchen durch die Nervenfasern des Opticus als solches weiter läuft, und sich in die Gehirncentra wieder als ein Bildchen projicirt (wobei noch angenommen wird, dass die Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Nervenfasern des Opticus unwesentlich sind<sup>5</sup>), kommt er auf die Ursache der Kreuzung: Gegenüber

<sup>1</sup> Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. 1899. p. 624, 625.

<sup>2</sup> Die Lokalisation der geistigen Vorgänge. Leipzig 1896. p. 81.

<sup>3</sup> Die Struktur des Chiasma opticum etc. Deutsch von J. BRESLER. 1899.

<sup>4</sup> Die Nervenkreuzungen sind bei den Insekten und Crustaceen einerseits, wie bei den Arachniden andererseits in ähnlicher Art vorhanden, obwohl die ersteren Äugen mit aufrechten, die letzteren mit umgekehrten Bildern besitzen.

<sup>5</sup> und noch andere Hypothesen macht, z. B. die von dem sog. panoramatischen Sehen der Thiere.

den äußeren Gegenständen sind bekanntlich die Bildchen auf der Retina verkehrt; die Abbildungen der Gegenstände, welche von einander im Raume am weitesten nach rechts und links entfernt sind, sind einander im Auge am nächsten (d. h. beide nasalwärts gelegt); da nun diese beiden Bildchen als solche ins Gehirn projicirt werden, so würde das totale Gehirnbild nicht dem äußeren Gegenstande entsprechen, sondern aus zwei verkehrten Theilen bestehen. Durch das Chiasma wird nun diese Umkehrung wieder korrigirt. Die anderen Kreuzungen im Gehirn und Rückenmark bilden wieder eine Korrektur der optischen Kreuzung, z. B. in so fern, als es nöthig ist, dass auf den linksseitigen Lichtreiz linksseitige motorische Reaktion folgen könnte.

Man muss nicht die Einzelheiten dieser Theorie beachten, obwohl sich gewiss sehr Vieles gegen dieselben einwenden ließe; der wesentlichste Punkt derselben ist, glaube ich, dass durch die Nervenfasern ein Stück des äußeren Bildes läuft und dass im Gehirn ein »geistiges Bild« entsteht, dem äußeren Gegenstande adäquat, wohlbemerkt, nicht eine unräumliche Vorstellung des äußeren Gegenstandes, sondern ein räumlich im Gehirn ausgedehntes Bild, eine thatsächliche Projektion des äußeren Gegenstandes und des Retinabildes. Ich glaube, dass dies eine Hypothese ist, welche einem jeden Unbefangenen zeigen muss, dass man auf diesem Wege gewiss nicht zu der Erkenntnis der Beziehungen zwischen den psychischen, physiologischen und anatomischen Thatsachen wird gelangen können.

Einen ausführlicheren Versuch, die Beziehungen zwischen der Struktur und den Funktionen des centralen Nervensystems zu erklären, hat S. EXNER<sup>1</sup> unternommen. Seine Ansichten über die spezifische Struktur des Gehirns, kurz zusammengefasst, sind die folgenden<sup>2</sup>. »Auch das Organ des Bewusstseins besteht aus Nervenbahnen im weiteren Sinne des Wortes und

α. alle Erscheinungen der Qualitäten und Quantitäten von bewussten Empfindungen, Wahrnehmungen und Vorstellungen lassen sich zurückführen auf quantitativ variable Erregungen verschiedener Antheile dieser Summe von Bahnen.

β. Zwei Empfindungen sind für das Bewusstsein gleich, wenn durch den Sinnenreiz dieselben Rindenbahnen in demselben Maße in Erregung versetzt werden.

<sup>1</sup> Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. I. Theil. 1894.

<sup>2</sup> p. 225.

γ. Zwei Empfindungen sind ähnlich, wenn wenigstens ein Theil der in beiden Fällen erregten Rindenbahnen identisch ist. Die Qualität der Empfindung und ihre Lokalisation sind demnach das Resultat der Erregungen verschiedener Bahnen der Großhirnrinde.«

Aus den citirten Worten, welche die Richtung der ganzen Abhandlung kurz charakterisiren, ist zu sehen, dass auch S. EXNER aus den Leitungsbahnen alle psychischen Erscheinungen erklären will, oder wenigstens für erklärbar hält. In demselben Sinne, nur noch detaillirter, hat S. EXNER dasselbe Princip auf die Erklärung gewisser optischer Erscheinungen, welche er »Diffusionserscheinungen« nennt, angewendet (ein Beispiel derlei Diffusion ist z. B., dass ein dicht bedruckter weißer Papierbogen, wenn er wenig beleuchtet ist, als homogen grau erscheint). Dass aber sein Leitungsprincip nur sehr spärlich die unbekanntenen Beziehungen zwischen dem Bau und der Thätigkeit der Retina beleuchtet, ist z. B. aus folgendem Satze ersichtlich: »Ob man wirklich die von der Neuronenlehre geforderte Zwischensubstanz als Träger der Bahnungen und die ‚horizontalen Zellen‘ als solche der Hemmung annehmen will, oder ob man es vorzieht, die Diffusion durch die ‚amakrinen Zellen‘, . . . oder durch andere vermittelt sein zu lassen, eben so, ob man die Hemmungsvorgänge in andere Gebilde verlegt, ist vorläufig Geschmackssache.« Ich möchte nur noch glauben, dass, wenn es Jemandem mehr gefallen würde, diese Bahnungen und Hemmungen erst im Gehirn oder in den Beziehungen des Gehirns zu der Retina zu suchen, dass auch dagegen nicht wesentliche Gründe angeführt werden könnten. Kann die Unfruchtbarkeit derlei Versuche besser gezeigt werden, als durch den angeführten Verzicht von EXNER auf jede deutlichere Erklärung?

Thatsächlich ist auch neuerdings v. KRIES<sup>1</sup> in einer sehr scharfsinnigen Erörterung zu dem Schlusse gelangt, dass es unmöglich ist von der Erforschung der nervösen Leitungsbahnen die Lösung der wichtigsten Fragen, die Beziehungen zwischen der Struktur des Gehirns und seinen Funktionen betreffend, zu erwarten. Er weist darauf, dass es wohl manche Thatsachengebiete der Physiologie der nervösen Centralorgane und der Psychologie giebt, zu deren Verständnis die anatomischen Kenntnisse unentbehrlich sind, dass es aber auch viele andere giebt, welche klar genug verstanden und analysirt werden können, ohne auf die Anatomie eingehen zu müssen, welches nicht nur für dieses Gebiet sondern auch für andere Gebiete der

<sup>1</sup> Über die materiellen Grundlagen der Bewusstseins-Erscheinungen. Tübingen und Leipzig 1901.

Physiologie gilt. Ferner sei auf F. SCHENCK<sup>1</sup> hingewiesen, welcher ebenfalls, den Anschauungen von VERWORN entgegen behauptet, dass nicht alle physiologischen Erscheinungen auf den morphologischen Begriff der Zelle reducirt werden können, indem sie einerseits in einer einzigen Zelle vor sich gehen (bei den Protozoen), andererseits an besondere Strukturen, an denen sich mehrere Zellen betheiligen, gebunden sind (bei den mehrzelligen Wesen).

Doch bleibt im Großen und Ganzen noch die Richtung vorherrschend, welche durch die oben referirten Theorien von v. KÖLLIKER, P. FLECHSIG und S. EXNER charakterisirt wurde. Die Ansichten, welche gegen diese Theorien angeführt werden, stützen sich immer noch mehr auf Hinweise auf ihre logischen Inkonsequenzen, auf die Unmöglichkeit durch dieselben alle einschlägigen Thatsachen gehörig zu erklären etc. als auf neue Thatsachen, auf welche andere Theorien, als die erwähnten, angewendet werden müssten.

### **I. Über die unrichtige Grundlage der Hypothesen, von welchen aus man die Beziehungen zwischen dem Bau und der Funktion der nervösen Centralorgane beurtheilt.**

Aus der kurzen Übersicht der in der Einleitung referirten Abhandlungen bemerkt man, dass in der neueren Zeit das Hauptgewicht auf die Thatsache gelegt wird, dass das centrale Nervensystem eben so aus Zellen zusammengesetzt ist, wie die anderen thierischen Gewebe. Diese Richtung hat ihren besten Ausdruck in der Neuronentheorie gefunden; diese Theorie behauptet wesentlich zwei Punkte: erstens, dass das Gehirn in natürlich abgegrenzte Einheiten — Zellen — aufgelöst werden kann und zweitens, dass auch die physiologischen oder psychischen Thatsachen weit genug analysirt sich eben so in Elemente auflösen lassen, deren jedes je einer Zelle oder einer natürlich abgegrenzten Gruppe derselben entsprechen. In diesem Sinne hat schon HELMHOLTZ die einzelnen Farbenempfindungen in einzelne Ganglienzellen verlegt und diese seine Hypothese haben sehr viele Autoren für eine große Errungenschaft unserer Wissenschaft betrachtet: man spricht dann von der specifischen Energie der einzelnen Ganglienzellen oder Neuronen, von der Ladung und Entladung derselben, von dem in den Ganglienzellen lokalisirten Gedächtnis etc.

Wenn man nun aber untersucht, worauf diese Zurückführung

---

<sup>1</sup> Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg 1899.

aller histologischen wie physiologischen Erscheinungen auf die Zellen und Zellenthätigkeiten basirt, so findet man einerseits die Thatsachen, dass einfache Zellen sehr verschiedenartige Funktionen ausüben können, wie z. B. bei den Protozoen, und andererseits die anerkannte Thatsache, dass das Centralnervensystem aller Organismen aus Zellen zusammengesetzt ist. Aus diesen beiden Prämissen macht man den, wie ich glaube, unrichtigen Schluss, dass das Gehirn so zu sagen nur ein Aggregat von selbständigen Einheiten, eben den Zellen ist. Die Unrichtigkeit dieses Schlusses besteht in Folgendem: Man nimmt stillschweigend an, dass das Gehirn nicht anders analysirt werden kann, als dass man bei fortschreitender Analyse auf die Zellen kommen muss — ob man nun bei denselben als bei den letzten Einheiten bleiben will, oder in denselben noch mehr elementare Theile annimmt. Ganz gewiss sprechen gegen diese Annahme die neueren Entdeckungen der Primitivfibrillen, welche durch mehrere Zellen kontinuierlich laufen; es lassen sich aber auch allgemeinere Gründe gegen die erwähnte Annahme anführen. Dieselbe würde nämlich nur dann plausibel erscheinen, wenn verschiedene Theile des Centralnervensystems nichts anderes Charakteristisches aufweisen würden als irgend welche Unterschiede in ihrer Zusammenfügung aus Zellen. Wenn man aber zuerst einen analogen Fall als Beispiel wählt, so findet man, dass z. B. der Muskel nicht überhaupt aus Zellen besteht, sondern aus ganz besonders gebauten Zellen. Das was den Muskel zu einem Muskel macht, das, wodurch wir denselben bequem und eindeutig charakterisiren können, ist nicht eine Zusammenfügung aus soviel und soviel solcher und solcher Zellen, sondern es ist dies seine spindelförmige Form, seine Längsstreifung und eventuell Querstreifung, seine Innervationsart u. s. f., alles Eigenschaften, welche augenscheinlich viel mehr charakteristisch für den Begriff »Muskel« sind als die Eigenschaft, dass der Muskel aus Zellen zusammengesetzt ist. Es ist also natürlicher einen Muskel nach den Arten seiner Streifung, nach seiner Innervation u. s. f. zu analysiren als nach der Zusammensetzung aus den Zellen. In diesem Falle sind die Verhältnisse zu augenscheinlich, als dass man jemals auf den Gedanken kommen würde, besonderes Gewicht darauf zu legen, dass der Muskel die Summe der ihn zusammensetzenden Zellen ist, wie man es in der Lehre von dem Nervengewebe thut. Es handelt sich also, wie ein Jeder vielleicht einsieht, nicht um die Thatsache, ob ein Nervencentrum aus Zellen zusammengesetzt ist oder nicht, sondern um die Bedeutung, welche man dieser Thatsache beilegen soll, darum ferner, ob es nicht

natürlicher wäre, dieses Nervencentrum anders als in die Zellen zu zerlegen.

Ein jedes Ganzes können wir theoretisch in eine unendliche Anzahl von Summen theilen und in jedem einzelnen Falle werden die einzelnen Summenglieder nach einem anderen Gesetze gebildet sein; wir können z. B. das Gehirn als die Summe einer Schnittserie oder als die Summe von einer gewissen Anzahl Kubikcentimeter Gehirnmasse, als die Summe der dasselbe zusammensetzenden chemischen Substanzen oder auch als die Summe aller dasselbe zusammensetzenden Zellen auffassen; ein Schnitt jener Serie, ein Kubikcentimeter Gehirnmasse, ein Atom, eine Zelle sind in jedem einzelnen Falle die letzten Theile, die einzelnen Summenglieder; die Art wie diese Glieder in jedem einzelnen Falle summirt werden müssen, ist verschieden und ganz gewiss ungemein verwickelt. Auch die physiologischen und psychischen Erscheinungen des Gehirns kann man auf verschiedene Art analysiren; es ist nur ein Fall aus vielen möglichen, wenn man z. B. die subjektiven Lichterscheinungen nach ihrer Qualität und Intensität unterscheidet. Man könnte z. B. das Gehirn sich in Kubikcentimeter getheilt denken und nun suchen, wie müssen die psychischen Erscheinungen analysirt werden, auf dass jedem einzelnen Kubikcentimeter Gehirnssubstanz eine bestimmte Gruppe der psychischen Erscheinungen entsprechen würde. Selbstverständlich wird Niemandem einfallen, diesen sonderbaren Gedanken durchzuführen; ich führe ihn nur deshalb an, um zu veranschaulichen, auf welchen logischen Grundlagen die Theorien von dem Zusammenhange der Struktur und Thätigkeit des Gehirns aufgebaut sind; eben so wie es Thatsache ist, dass das Gehirn aus Zellen zusammengesetzt ist, und dass auf jede einzelne Zelle bestimmte psychische und physiologische Erscheinungen bezogen werden können, eben so ist es Thatsache, dass in der Mannigfaltigkeit der physiologischen und psychischen Erscheinungen etwas jedem Klümpchen Gehirnmasse, welches in einem Kubikcentimeter enthalten ist, entsprechen muss; es handelt sich aber darum, wie praktisch, wie natürlich eine solche Analyse sein wird.

Dadurch also, dass man behauptet, dass sich die physiologischen und psychischen Erscheinungen auf einzelne Zellen beziehen lassen, behauptet man nicht etwas, zu dessen Entdeckung man ausgedehnter Untersuchungen nöthig hätte; das ist nur ein Postulat, ein »geben wir zu« und von diesem Postulate ausgehend muss man erst durch konkrete Studien zu beweisen suchen, ob dieses Postulat ein natürliches war. Darin steckt der logische Fehler derjenigen, welche

in dem Gedanken, dass das Gehirn aus Zellen zusammengesetzt ist und dass auf jede dieser Zelle oder Zellengruppe spezifische Funktionen bezogen werden können, eine große Errungenschaft tiefer Forschung sehen. Der thatsächliche Fehler, den nun die erwähnten Theoretiker machen, liegt in den Konsequenzen, welche sie aus jener Hypothese ziehen. Sie behaupten nämlich, dass die Elemente, auf welche heute die Psychologie ihre Erscheinungen zurückgeführt hat, dass es eben diese sind, welche den einzelnen Zellen oder Zellengruppen des Nervensystems entsprechen, ohne zu beachten, dass morgen Jemand auftreten kann, der die psychischen Thatsachen wird ganz anders analysiren wollen, als in Empfindungen, Vorstellungen u. s. f.; was wird dann aus allen den Theorien sein, welche die z. B. grüne Farbe in diese Zelle, die rothe in jene etc. lokalisiren und vergessen, dass die rothe, die grüne und ähnliche Farbe nur eine Abstraktion aus einer großen psychischen Mannigfaltigkeit ist? Keine Farbe ist roth überhaupt, denn man unterscheidet verschiedene Sättigungen von Roth, Grün etc., und welche Thatsache bürgt dafür, dass es nicht ein bestimmter Sättigungsgrad beliebiger Farbe nicht ist, der auf je eine Zelle gebunden wird, sondern eine bestimmte Farbe? Denn thatsächlich kennen wir keine Eigenschaften der Zelle, welche wir z. B. mit dem psychologischen Begriff »Roth« in gesetzmäßigen Zusammenhang bringen könnten; Alles was wir darüber sagen können, bleibt bloß eine Vermuthung. Es liegt also ein Fehler darin, anzunehmen, dass die psychologischen Elemente, auf welche man heute die psychologischen Erscheinungen zurückführt, den morphologischen Elementen, in welche man das Gehirn eben analysirt hat, d. h. den Zellen, entsprechen, und der Fehler liegt nicht in der Unmöglichkeit einer solchen Annahme, sondern darin, dass diese Annahme nicht als eine Möglichkeit, sondern als apriorische Wahrheit betrachtet wird.

Ich möchte also die Lösung des Problems, die Beziehungen zwischen der Struktur und den Funktionen des Nervensystems in einer anderen Richtung suchen; ich möchte das zu erforschende Problem folgendermaßen formuliren: Das Nervensystem unterscheidet sich histologisch in mehreren Punkten von anderen Geweben des Gesamtkörpers; diesen Unterschied in einem möglichst klaren Begriff auszudrücken, ist die Aufgabe, durch deren Lösung wir uns der Erkenntnis dessen nähern, was wir den morphologischen Begriff des Nervensystems nennen. Ferner finden sich innerhalb des Nervensystems bestimmte Strukturen, welche von Stelle zu Stelle verschieden

sind; je klarer wir das Wesentliche dieser Strukturen und die unterscheidenden Merkmale derselben ausdrücken können, desto tiefer dringen wir in die Erkenntnis des Nervensystems. Es lässt sich ferner finden, dass morphologisch eigenthümlich charakterisirte Theile des Centralnervensystems auch besondere physiologische Eigenschaften haben und aus den physiologischen Untersuchungen lässt sich dann auf die Beziehungen bestimmter morphologischer Eigenschaften zu ganz bestimmten physiologischen schließen. Wenn ich endlich finde, dass bestimmte Theile des Centralnervensystems bei äußerlich verschiedenartiger Struktur dieselbe physiologische Rolle (in irgend einem Punkte) haben und in denselben einige strukturelle Ähnlichkeiten finde, so schließe ich, dass es eben diese strukturelle Ähnlichkeiten sind, welche jenen gemeinsamen Funktionen zu Grunde liegen.

Diese Gesichtspunkte sollen in dieser Abhandlung angewandt werden; es wird sich zeigen, ob man mit Hilfe derselben weiter und zu bestimmteren Resultaten vordringt als durch die Untersuchung der Leitungsbahnen und der Neurone.

## II. Über spezifische Strukturen in den optischen Ganglien.

Wir stoßen gleich am Anfange unserer Untersuchung auf ein Problem, das bisher nicht nur nicht gelöst worden ist, sondern dessen Bedeutung man nicht einmal klar genug erwogen hat. Allen höher differenzirten Sehorganen sind selbständige Gruppen von Ganglienzellen mit ihren Ausläufern angehängt, welche man Ganglien nennt; welche Bedeutung haben denn diese Ganglien? Ob man bei den Würmern, z. B. bei *Alciope* einen Gehirnabschnitt als Ganglion opticum oder Lobus opticus nennen darf, ist bisher nicht entschieden; von den Mollusken haben aber die Cephalopoden ein sehr verwickelt gebautes nervöses Sehcentrum, und auch bei *Pecten* und ihm verwandten Gattungen erlauben die zwischen der Linse und den Stäbchen liegenden Schichten vielleicht schon den Namen eines Ganglion opticum. Einer eingehenden Analyse wird es vielleicht gelingen, auch in dem Gewirr der Nervenfasern innerhalb des großen Fühlerganglions von *Helix* den Theil isolirt darzustellen, welcher als Sehcentrum anzusprechen wäre. Bei allen mit Sehorganen versehenen Arthropoden, die einfachsten Typen vielleicht ausgenommen, giebt es sogar eine ganze Gruppe von Ganglien, welche als selbständige Sehcentren fungiren, und zwar nicht nur bei den zusammengesetzten Seitenaugen, sondern auch oft bei den (einfachen)

Frontaugen. Bei den Wirbelthieren sind bekanntlich besondere optische Centren wie in dem Auge selbst, so auch in dem Gehirn entwickelt.

Warum sind hier besondere Augenganglien entwickelt, d. h., warum ist das Auge nicht direkt mit dem Gehirn oder sogar mit den Muskeln und anderen durch Nerven verbunden? Auf diese Frage bekommen wir nur sehr allgemeine Antworten, so z. B., dass in diesen Ganglien die optischen Eindrücke bearbeitet werden, dass diese Eindrücke von dort wie von einer Centralstation in andere Theile des Nervensystems vertheilt werden, indem dort die Anzahl der ein- und austretenden Bahnen verändert wird, und ähnliche Antworten, wenn überhaupt welche, werden gegeben. Was aber unter der Bearbeitung der Lichteindrücke zu verstehen sei, oder warum zu jener Vermehrung oder Verminderung oder überhaupt Veränderung der Nervenbahnen ein Ganglion nöthig ist und dies nicht in einem Nerven geschehen kann, darüber weiß Niemand eine befriedigende Antwort zu geben und doch sieht ein Jeder ein, dass erst, wenn das Letztere beantwortet wäre, erst dann das Erstere den Werth einer Erklärung haben würde. Denn wenn ich mir unter dem Worte »Bearbeitung der Lichteindrücke« gar nichts Konkretes vorstellen kann, so weiß ich nicht, wozu diese Erklärung eigentlich dienen sollte; und wenn ich nicht einsehe, dass eine Veränderung der Anzahl der Nerven-fibrillen innerhalb eines scharf umschriebenen Ganglions geschehen muss, oder dass sie dort thatsächlich geschieht, so ist auch diese Erklärung für mich werthlos.

Es ist auch nicht möglich, sich mit der Antwort zu befriedigen, dass sich diese Augenganglien allmählich mit zunehmender Differenzirung des Auges entwickelt haben, da man ja sehen kann, dass die minder entwickelten Augen besonderer Ganglien entbehren, dass dieselben bei den höher entwickelten zuerst undeutlich und erst bei den höchst entwickelten deutlich gegen das Gehirn abgegrenzt sind. Denn eine solche Antwort ist zuerst gar keine Antwort auf unsere Frage; zugegeben, dass sie auch richtig wäre, so hat sie uns gar nichts darüber erklärt, in welcher morphologischen und physiologischen Eigenschaft des Auges es liegt, dass dasselbe, zu einer bestimmten Differenzirung gelangt, ein selbständiges Ganglion bekommt, und ferner ist jene Antwort auch im Sinne der Phylogenetiker von sehr geringem Werthe, da sie uns gar nichts Bestimmtes darüber sagen kann, warum die Augen, welche offenbar auf verschiedenen morphologischen Grundlagen gebaut sind (Mollusken-, Arthropoden-, Vertebraten-Augen), in dieser

einen Eigenschaft, in dem Besitze eines Notabene ähnlich gebauten Ganglions einander ähnlich sind. Die Werthlosigkeit jeder phylogenetischen Erklärung unseres Problems bemerkt man, wenn wir demselben eine etwas andere Fassung geben. Auch andere Sinnesapparate oder überhaupt Körpertheile besitzen ihre besonderen Ganglien; von diesen allen unterscheiden sich die Augenganglien durch besondere Eigenthümlichkeiten (wie weiter unten gezeigt werden soll); es kann demgemäß gefragt werden, was es an einem Augenganglion ist (welch eine Struktur oder Beschaffenheit), welche dasselbe eben zu dem Augen-Ganglien macht und ferner, wie wird dieses Charakteristische der Augenganglien dort realisirt, wo noch keine selbständigen Ganglien vorhanden sind, wie es der Fall ist bei den weniger entwickelten Augen.

Man werfe mir nicht vor, dass das hier aufgestellte Problem zu grüblerisch, dass dasselbe unlösbar ist. Die historisirende Methode, welche in allen biologischen Erscheinungen nur Entwicklung sieht, ist zwar derlei Problemen fern; man kann sich aber nur einmal das Vorhandensein solcher Probleme klar vorstellen, und man findet, dass dieselben ein weit interessanteres Untersuchungsgebiet darbieten als alle phylogenetischen Spekulationen; und wenn auch der Weg zu ihrer Lösung schwierig ist, und sich nicht beim ersten Versuch auffinden lässt, so bereitet wieder die Entdeckung desselben weit mehr Vergnügen als die öden Probleme der Phylogenie je Einem bereiten können.

Um zu unserem Problem zurückzukehren, so rücken wir der Frage nach dem Wesen der Augenganglien viel näher, wenn wir eine nur halbklare Vorstellung davon haben würden, was ein Ganglion überhaupt ist; sucht man aber nach einer klaren Definition desselben, so findet man, dass ganz gewiss dazu eine Gruppe von Ganglienzellen gehören muss, dass diese Ganglienzellen mit einem peripheren Organ und andererseits mit anderen nervösen Centren verbunden zu sein pflegen, aber ein Jeder fühlt die Unbestimmtheit derlei Angaben und nach etwas Bestimmteren sucht man vergebens. Von unserer Unkenntnis über die wesentlichen Eigenschaften eines Ganglion überzeugt man sich, wenn man versucht einige konkrete Fragen zu beantworten, wie z. B. ob sich unabhängig von dem centralen Nervensystem Ganglien entwickeln können (ob alle Ganglien segmentaler Natur sind), oder die Frage, mit welchem Rechte z. B. C. CLAUS<sup>1</sup> die kleinen Zellengruppen, welche er unter

<sup>1</sup> Arb. zool. Inst. Wien 1879.

den Sinnesborsten der Arthropoden beschreibt, Ganglien nennt. Diese Unklarheit, welche dem Begriffe des Ganglion anhaftet, hat ihre Ursache zum großen Theile in der induktiven Natur der biologischen Wissenschaft, dass wir nämlich über das Ganglion nichts wissen können, als was wir aus verschiedenen morphologischen und physiologischen Thatsachen abstrahiren, und darum nicht eher auf einen klaren Begriff des Ganglion kommen können, bevor wir nicht alle hierher gehörigen Thatsachen gut analysirt kennen. Trotzdem aber dies ein Ziel der Forschung ist, welches fast in unendlicher Zukunft zu erreichen ist, so müssen wir uns doch bemühen, auf Grund unserer dermaligen Kenntnisse uns eine möglichst klare Vorstellung davon zu bilden, was ein Ganglion ist.

Bei unseren nachfolgenden Untersuchungen werden wir wesentlich nur von Ganglien sprechen, welche ziemlich stark differenzirt sind und bei solchen könnte man glauben, dass keine Zweifel entstehen können, was man ein Ganglion nennen soll. Doch auch hier stößt man auf Schwierigkeiten: man sagt z. B., dass die Decapoden vier Augenganglien besitzen und theilt die im Augenstiel vorhandene nervöse Masse deshalb in vier Ganglien, weil dieselbe in vier räumlich getrennte und nur durch Fibrillenbündel verbundene Zellen- und Punktsubstanzmassen gesondert werden kann. Nun aber besteht das vierte Ganglion, das dem Gehirn am nächsten liegende, wieder selbst aus mehreren und deutlich von einander abgegrenzten Zellen- und Punktsubstanzmassen, welche unter einander auch durch Faserbündel, die wohl sehr kurz sind, verbunden sind; soll man diese kleineren Massen auch Ganglien nennen? Wenn man an eine nähere Analyse des Bauchstranges der Arthropoden tritt, so muss man mit denselben Schwierigkeiten kämpfen. Mehrere Ganglien verschmelzen z. B. im Thorax zu einer äußerlich einheitlichen Masse, in welcher sich aber bei näherer Durchsicht kleine Inseln auffinden lassen; mit welchem Rechte nennt man die ganze thorakale Nervenmasse ein Ganglion, während man bei anderen Gattungen, wo die Verschmelzung nicht so weit vorgedrungen ist, von mehreren Ganglien spricht, und wie definirt man den Unterschied zwischen den Thorakalganglien (z. B. von *Carcinus*) und einem Abschnitt derselben, z. B. dem Theile, welcher das erste Fußpaar innervirt? Das sind Probleme, welche von den vergleichenden Anatomen kaum berührt werden (man begnügt sich mit der nichtssagenden Behauptung, dass ein größeres Ganglion aus kleineren Ganglien zusammengesetzt ist), und doch, wenn überhaupt der Begriff des Ganglion einige Wichtigkeit hat, — und gewiss

hat er sie — so muss der Versuch gemacht werden, dieses Problem wenigstens klar aufzufassen.

Um etwas, wenigstens annähernd Klares, vor den Augen zu haben, wenn wir von einem Ganglion sprechen werden, wollen wir vorläufig für unseren Zweck als Ganglion eine Anhäufung nervöser Substanz nennen (welche wie jede andere lebendige Masse in Zellen differenziert ist), welche räumlich gegen die Umgebung begrenzt ist und von welcher wir annehmen (und möglichst auch beweisen wollen), dass sie morphologisch einheitlich gebaut und physiologisch eine einheitliche Funktion hat. Es lässt sich nicht behaupten, dass diese Definition die bestmögliche sei; aber sie bildet für die konkrete Untersuchung so zu sagen ein Schema, in welches die Thatsachen eingezeichnet werden können; es ist möglich, dass sich bei fortschreitenden Untersuchungen ein anderes mehr passendes Schema wird anführen können; dies kann uns aber nicht der Pflicht entheben, uns eine einheitliche Vorstellung von dem Ganglion schon jetzt zu bilden, auf dass unsere Untersuchungen nicht unzusammenhängende Anhäufungen von einzelnen Beobachtungen wären. Wir befinden uns dabei in einem bewussten Gegensatze zu denjenigen Forschern, welche es für unmöglich halten, eine allgemeine Definition des Ganglions zu geben und welche es vorziehen, statt des Begriffes eine Reihe der Thatsachen anzuführen, an deren Anfang die Ganglienzelle gestellt wird, dann mehrere Zellen, dann ein einfaches Fasergeflecht dazu, und diese Elemente verwickelter und verwickelter, bis am Ende uns ein menschliches Gehirn vor die Augen vorgeführt wird. Dieser Darstellungsart wollen wir nicht folgen, da durch dieselbe unsere Unkenntnis von dem wahren Wesen des Nervensystems nicht beseitigt, sondern nur verdeckt wird.

Das erste Augenganglion der Arthropoden, das gleich hinter dem Auge folgende, habe ich schon bei verschiedenen Arthropoden beschrieben und verschiedene Eigenthümlichkeiten desselben hervorgehoben. Ich habe dasselbe von *Virbius*<sup>1</sup> und anderen Decapoden, von *Squilla*<sup>2</sup> und von *Stenobothrus*<sup>2</sup> beschrieben und auf das Charakteristische seiner Struktur hingewiesen. Bei allen Arthropoden bildet dasselbe eine nach außen konvexe und nach innen konkave ziemlich dünne Schicht der nervösen Substanz, welche wieder aus mehreren konzentrischen Schichten zusammengesetzt ist. Um eine allgemeine

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.

<sup>2</sup> Ibid.

Vorstellung von der Form dieses Ganglion zu haben, mag man dasselbe auf der Fig. 3 Taf. V ansehen, wo es schwach vergrößert in seinen Umrissen dargestellt ist. Distal, hinter der Basalmembran des Auges liegen einige Schichten von dunkel gefärbten Kernen (Zellen), deren Fortsätze nach dem Ganglion zu eine Schicht von horizontal verlaufenden Fasern und noch mehr nach innen ein sehr inniges Geflecht von feinen und feinsten Fäserchen bilden, welches Geflecht im Folgenden immer als Punktsubstanz<sup>1</sup> genannt werden soll. Innerhalb der Punktsubstanz dieses Ganglions haben schon mehrere Autoren besondere Gebilde beschrieben, welche kurz als dichtere Anhäufungen von Punktsubstanz charakterisirt werden können und welche sehr regelmäßig in der Punktsubstanz vertheilt sind und ihrer Zahl nach den Ommatidien im Auge entsprechen. In der schematischen Fig. 3 Taf. V sind diese Gebilde durch schwarze Striche angedeutet. Diese Gebilde hat schon B. T. LOWNE<sup>2</sup> beschrieben und denselben eine analoge Funktion wie den Ommatidien zugeschrieben, ferner hat sie J. CARRIÈRE<sup>3</sup> bei *Musca* untersucht und für Anschwellungen der Tracheenästchen gehalten; G. H. PARKER<sup>4</sup> hat in diesen Gebilden mit der Methylenblauinjektion dichte Verzweigungen der Nerven-fibrillen beobachtet. Ich selbst<sup>5</sup> habe gefunden, dass diese dichten Ansammlungen von Punktsubstanz theils aus dunkel sich färbender homogener Substanz, theils aus feinen Fäserchen zusammengesetzt

<sup>1</sup> Für das innige Geflecht oder Netz der Nervenfibrillen, welchen noch Fäserchen und überhaupt Elemente anderer als nervöser Natur zugemischt sind, und welches für die nervösen Centren der Evertebraten so charakteristisch ist, wurden bekanntlich mehrere Namen vorgeschlagen: Punktsubstanz (LEYDIG), Marksubstanz (DIETL), Neuropile (HIS), masse médullée (VIALLANES), Molekularsubstanz (Stratum moleculare, WALDEYER) u. a. ä. Es ist aber die Bedeutung der Einführung dieser Namen nicht einzusehen, nicht darum, weil es überhaupt unrichtig wäre neue Bezeichnungen in diesem Falle zu wählen, aber der Grund dafür ist nicht stichhaltig genug. Das von LEYDIG eingeführte Wort Punktsubstanz führt nicht leicht zu Missdeutungen, und es ist nicht nur sein Fehler, dass es uns nichts über das Wesen der Punktsubstanz sagt; denn Niemand hat bisher etwas Anderes als mehr oder weniger begründete Theorien über den Bau der Punktsubstanz bringen können. Ein Jeder weiß, was mit dem Worte Punktsubstanz gemeint wird, und desshalb halte ich mich an dieses Wort. Eine andere Frage ist die Punktsubstanz begrifflich klar aufzufassen; wie schwierig dies ist, wird aus den oben referirten Thatsachen zu sehen sein.

<sup>2</sup> Trans. Linn. Soc. 1878.

<sup>3</sup> Biol. Centralbl. 1885/1886.

<sup>4</sup> Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XII. 1895.

<sup>5</sup> Archives d'anat. microsc. 1898. — Sitzungsber. böhmische Gesellsch. Wiss. 1899. — Diese Zeitschr. 1900.

sind, die ich Neurogliafäserchen genannt habe, wodurch ich nur ihren histologischen Unterschied von den Nervenfibrillen hervorheben, aber nichts über ihre wahre Bedeutung aussprechen wollte. Ferner habe ich nachgewiesen, dass die aus dem Auge in das erste Ganglion kommenden Nervenfasern durch die Punktsubstanz desselben hindurchlaufen, ohne in derselben sich zu verzweigen oder zu endigen.

Die Regelmäßigkeit in dem Bau des ersten Ganglion kann aber noch weiter verfolgt werden. Die Fig. 2, Taf. III zeigt uns einen Theil des Längsschnittes durch die Punktsubstanz des ersten Ganglion bei *Musca*. Die Schnittrichtung ist so zu denken, dass sie die Ommatidien, welche distal von der Punktsubstanz (in der Richtung *om*) zu denken sind, längsgeschnitten würden. Das Gehirn sammt allen optischen Ganglien ist bei *Musca* leicht aus dem Kopfe herauszupräparieren, wenn man den Kopf derselben von hinten aufmerksam öffnet und die nun sichtbare Gehirnmasse mit einem kleinen Skalpell herausnimmt. Alkoholsublimat ist ein gutes Konservierungsmittel für dasselbe, und als Färbungsmittel habe ich meistens das Hämatoxylin (DELAFIELD, BENDA) benutzt. Kein anderes Färbungsmittel hat mir so klare Bilder gegeben als diese einfach zu behandelnden Flüssigkeiten. Schon bei schwächeren Vergrößerungen erscheinen an dem Ganglion die oben erwähnten Schichten und die Punktsubstanzschicht desselben tritt als eine scharf an allen Seiten begrenzte Masse hervor. Dieselbe besteht aus abwechselnd helleren und dunkleren Streifen, welche ihrer Anzahl nach den Ommatidien des Auges entsprechen. Bei starker Vergrößerung findet man nun, dass diese dunklen Streifen nicht homogen sind, sondern dass dies eigentlich röhrenförmige Gebilde sind, deren dunkler gefärbte Wände aus einem sehr feinen und dichten Geflecht von Fibrillen besteht. Das Lumen der Röhren ist nicht leer, sondern ist von einem lockeren Geflecht von Fibrillen gefüllt, welche oft etwas dunkler gefärbt erscheinen als die Fibrillen in den Wänden. Ganz nahe an den inneren Seiten dieser Röhren sind oft etwas dickere dunkel gefärbte Fäserchen zu sehen, welche an die Nervenfibrillen erinnern, immerhin aber viel dünner sind als die Nervenfasern, welche durch die Punktsubstanz laufen. Fig. 2, Taf. III veranschaulicht diese Verhältnisse. Die Abstände zwischen den einzelnen Röhren sind durch ein etwas heller gefärbtes Punktsubstanzgeflecht gefüllt; in diesen Zwischenräumen laufen auch die Nervenfibrillen hindurch.

Über die Form der Punktsubstanzröhren belehrt uns der Querschnitt durch das Ganglion, der auf der Fig. 7, Taf. III abgebildet ist.

Die quergeschnittenen Röhren erscheinen hier als in regelmäßigen Reihen angeordnete dunkle Kränzchen von dichter Fibrillenmasse und sind von einem weitmaschigen Netz gefüllt, welches in einigen derselben fehlt; fast regelmäßig erscheint jedes Röhren als aus zwei kleineren Röhren zusammengesetzt; in einigen Fällen sind dieselben vollständig von einander gesondert, in anderen ist die Theilung nur mehr oder weniger deutlich angedeutet; die inneren Wände der Röhren sind ziemlich glatt, die äußeren gehen in das mehr lockere Punktsubstanzgeflecht der Umgebung über. Zu beiden Enden sind die Röhren nur durch die Punktsubstanz geschlossen. Diese dunklen Punktsubstanzröhren geben der Punktsubstanz des ersten Ganglion ein sehr eigenthümliches Gepräge; die Ähnlichkeit seiner Struktur mit derjenigen des zusammengesetzten Auges lässt sich nicht verkennen, und zwar liegt dieselbe nicht nur in dem Vorhandensein der den Ommatidien analogen Röhren überhaupt, sondern auch in der charakteristischen Anordnung derselben, indem sie regelmäßige Quer- und Längsreihen bilden. Man könnte verleitet sein, diese Struktur durch eine Zufälligkeit zu erklären, nämlich dadurch, dass die Nervenfasern, welche das Auge verlassen, durch ihre Anordnung in dem Auge noch auf das Ganglion wirken und in demselben eine ähnliche Struktur hervorrufen, welcher aber sonst keine Bedeutung zuzuschreiben sei. Diese Erklärung, so plausibel sie auch scheinen mag, ist aber aus dem einfachen Grunde nicht annehmbar, dass die Nervenfasern nicht in derselben Anordnung, welche sie im Auge hatten, in das erste Ganglion eintreten. Aus den Ommatidien heraustretend, treten nämlich diese Nervenfasern zu Bündeln zusammen, in welchen sie ihre ursprüngliche Anordnung verlieren, und es lässt sich ganz gut konstatiren, dass dieselben zu der Punktsubstanz des Ganglion angelangt, nicht den nächsten Weg durch dasselbe wählen, sondern dass viele derselben zuerst horizontal über der Punktsubstanz laufen und erst auf einer anderen Stelle in dieselbe dringen. Thatsache ist also, dass die gegenseitige Lage der Nervenfasern zwischen dem Auge und dem Ganglion gestört wird und doch entstehen in dem Ganglion analoge Strukturen wie in dem Auge.

An der regelmäßigen Struktur der Punktsubstanz in dem ersten Augenganglion nehmen auch die Nervenfibrillen Theil. An der Fig. 7, Taf. III, welche den stark vergrößerten Querschnitt durch das erste Ganglion von *Musca* darstellt, finden wir zwischen den oben beschriebenen dunklen Röhren leere Räume innerhalb der lockeren

Punktsubstanz, welche ebenfalls eine mehr oder weniger ausgesprochene Tendenz zur Verdoppelung zeigen, und in jedem solchen Raume liegen zwei sehr dunkelgefärbte Querschnitte der durch die Punktsubstanz ziehenden Nervenfibrillen; an einigen Stellen, wo die Lücke in der Punktsubstanz deutlicher in zwei Theile gesondert ist, liegt in jeder Hälfte eine Fibrille. An dem Längsschnitt durch das Ganglion finden wir diese Fibrillen ihrer Länge nach orientirt. Sie laufen durch die Punktsubstanz (Fig. 2 Taf. III) zwischen den dunklen Röhren als scharf kontourirte, dunkelblau gefärbte Fäserchen hindurch, ohne ihre Individualität innerhalb der Punktsubstanz zu verlieren, weder verzweigen sie sich, noch endigen sie hier, sondern verlassen unverändert an anderer Seite wieder die Punktsubstanz. Nur bei sehr starken Vergrößerungen glaube ich zu sehen, wie von diesen Fäserchen sehr feine heller gefärbte Fibrillen rechts und links abzweigen, aber wahrscheinlich sind dies nur Gerinnungsprodukte; wenn wir also diese nicht beachten, so folgt, dass die Nervenfasern sich nicht nur nicht in der Punktsubstanz des ersten Ganglion verzweigen, noch dass sie dort endigen, sondern dass sie auch von dem Fibrillengeflecht dieses Ganglion durch eine homogene Schicht, welche eine Röhre um dieselben bildet, gesondert sind.

Es ist hier noch etwas über die Vorstellung einzufügen, welche sich J. CARRIÈRE<sup>1</sup> von dem Bau der Punktsubstanz in diesem Ganglion gemacht hat. CARRIÈRE hat dieses Ganglion bei *Musca (vomitoria)* untersucht und wie schon oben bemerkt, auch die Punktsubstanzröhren gesehen; er glaubt, dass jedes dieser Röhren aus zwei Tracheenröhren besteht, welche mit einer Wand an einander gedrückt und an dieser Seite abgeplattet sind; ihre Wände sollen aber nicht wie sonst spiralförmig verdickt, sondern völlig glatt sein. CARRIÈRE hat aber nicht die Mündung dieser Röhren in die Tracheenäste, welche oberhalb und unterhalb des Ganglion liegen, ordentlich sehen können. Ich aber habe mich vergebens bemüht, in der Punktsubstanzschicht des ersten Ganglion irgend welche Tracheenästchen zu finden, obwohl auf der andern Seite die Deutlichkeit, mit welcher die Tracheen über und unter der Punktsubstanz hervortreten, so groß ist, dass sie dem Auge nicht entgehen können. Ferner ist das Lumen der von mir beschriebenen Punktsubstanzröhren nicht ganz leer, sondern, wie oben bemerkt mit lockerem Geflecht gefüllt; weiterhin sehe ich bei *Cordulegaster* (Libellulidae) ganz analoge Gebilde, wie die Röh-

<sup>1</sup> Biol. Centralbl. 1885/86.

chen von *Musca* sind, und ganz unabhängig von denselben, unregelmäßig verlaufend, sehr deutliche Tracheen innerhalb der Punktsubstanz dieses Ganglion; endlich sind analoge Gebilde, wie die Punktsubstanzröhrchen von *Musca*, auch bei den Crustaceen vorhanden, wo keine Tracheen überhaupt vorkommen. Es wäre also möglich, dass nur bei *Musca vomitoria* zufällig in diesen Röhrchen Tracheen laufen, welches ich jetzt nicht entscheiden kann; jedenfalls könnte an das Vorhandensein dieser Tracheen kein allgemeines Problem angeknüpft werden.

Es ist nun noch etwas über die Zellen, respektive Zellenkerne des ersten Ganglion hinzuzufügen. Die Zellen, welche dieses Ganglion umgeben, haben sämtlich die auffällige Eigenschaft, dass ihr Protoplasma äußerst spärlich ist, so dass nur der Kern an ihnen deutlich hervortritt; sonst unterscheiden sie sich von einander nur etwas durch ihre Größe und Färbung, indem die mehr nach außen gelegenen Kerne etwas heller gefärbt erscheinen als die inneren. Alle Kerne, ausgenommen eine Art, haben eine auffällige Lage; sämtlich liegen sie nämlich außerhalb der Punktsubstanz und bilden an ihrer äußeren und inneren Seite eine Schicht für sich. Innerhalb der Punktsubstanz liegt nur eine charakteristische Art von Kernen; dieselben sind länglich, oft zugespitzt und mit ihrer Längsachse der Richtung der Punktsubstanzröhrchen folgend und es liegt je einer in einer Wand des Röhrchens und zwar regelmäßig in der distalen Hälfte derselben; welches Gebiet diese Kerne als ihre Zelle beherrschen, ist aus den Präparaten nicht zu sehen; vielleicht stehen sie in gesetzmäßiger Beziehung zu den Punktsubstanzröhrchen. Sonst weiß ich nichts, was über die Zellen zu sagen wäre; außer den letzterwähnten Kernen ist an keinen von ihnen etwas zu finden, was auf eine ähnlich regelmäßige Struktur hinweisen würde, wie die Struktur der Punktsubstanz.

Nachdem ich die nur etwas auffallenden Eigenschaften des ersten Ganglion von *Musca* im Vorhergehenden hervorgehoben habe, will ich jetzt die Beschreibung zusammenfassen und auf das Specifiche der Struktur in diesem Ganglion hinweisen.

1) Das erste optische Ganglion von *Musca*, welches gleich hinter dem Auge liegt, ist ein morphologisch einheitliches, d. h. als ein Ganzes zu erkennendes Gebilde, welches einerseits mit dem Auge, andererseits mit den mehr proximalen Ganglien durch Nervenfaserbündel zusammenhängt. Seine Einheitlichkeit ist daran zu erkennen, dass wir an jedem Stück desselben, so fern es nur nicht zu klein ist, dieses Ganglion erkennen können.

2) Denn es hat seine eigene, spezifische Struktur: es besteht aus regelmäßigen Schichten, in welche seine nervöse Masse gesondert ist; es folgen hinter einander von dem distalen Ende angefangen: zwei Schichten von Kernen, eine Schicht aus Nervenfibrillen, die Punktsubstanzschicht, eine proximale Schicht von Kernen.

3) Die aus dem Auge in dieses Ganglion führenden Nervenbahnen endigen nicht in demselben, sondern laufen durch dasselbe unverzweigt und ununterbrochen hindurch.

4) Die Punktsubstanz dieses Ganglion ist sehr eigenartig gebaut, indem dieselbe in regelmäßigen Abständen röhrenförmige Anhäufungen bildet, zwischen welchen die Nervenfasern zu je zwei an einander genähert hindurchlaufen.

5) Diese Eigenschaften befinden sich zusammen in keinem anderen Theile des Centralnervensystems von *Musca*, weder im Gehirn noch in dem Bauchstrang; sie charakterisiren also morphologisch dieses Ganglion. —

Bei *Sarcophaga* und *Haematopota* finde ich dieselben Verhältnisse innerhalb des ersten Ganglion wie bei *Musca*. Bei *Cordulegaster* und bei *Lestes* (Libellulidae) sind die Verhältnisse in so fern verschieden, als hier nicht die Punktsubstanzröhrchen zu unterscheiden sind, sondern die Punktsubstanz an analogen Stellen nur Knäuel von dichtem Geflecht bildet, welches in der Form von dunklen Palissaden in der Punktsubstanz in derselben Weise vertheilt ist, wie die Röhrchen bei *Musca*. Die Punktsubstanz, welche die Lücken zwischen diesen Punktsubstanzknäueln ausfüllt, ist sehr locker, so dass die Knäuel viel unabhängiger von einander zu sein scheinen als bei den Musciden. Auch stehen hier die Nervenfibrillen in einer anderen Beziehung zu den Knäueln. In der Fig. 6 Taf. IV ist eine Stelle aus dem Querschnitte der Punktsubstanz des ersten Ganglion von *Cordulegaster* abgebildet. Man sieht, dass das Punktsubstanzgeflecht hier je um vier Nervenfibrillen gruppiert ist, von denen zwei dickere links und rechts und zwei dünnere vorn und hinten liegen; jede Fibrille liegt in einem sonst leeren Röhrchen, dessen Wände von dem dichten Geflecht der Punktsubstanz gebildet sind; die rechts und links liegenden Röhrchen sind größer als die vorn und hinten liegenden, welche letztere wie in die Lücke zwischen den ersteren eingeschoben erscheinen. Wenn man bei geringerer Vergrößerung ein größeres quergeschnittenes Gebiet dieser Punktsubstanzschicht übersieht, findet man auch hier, ganz ähnlich wie bei *Musca*, dass die Punktsubstanzknäuel in regelmäßigen Abständen reihenweise angeordnet sind. Auch

hier ist auf dem Längsschnitte keine Endigung oder Verzweigung der Fäserchen in die Punktsubstanz des ersten Ganglion zu sehen. Auf der Fig. 6 Taf. IV sehen wir auch eigenthümliche kleine Kerne, welche in den dunklen Punktsubstanzknoten des 1. Ganglions von *Cordulegaster* liegen und welche offenbar den Kernen in den Punktsubstanzröhrchen von *Musca* entsprechen.

Thatsächlich giebt es also Unterschiede in der Struktur des ersten Ganglion bei *Musca* und *Cordulegaster*, zugleich aber ist zu sehen, dass einige Eigenthümlichkeiten bei beiden Insekten dieselben blieben. Hier wie dort ist das Ganglion nicht nur überhaupt aus Schichten gebaut, sondern die einzelnen Schichten sind einander in beiden Fällen analog; die Punktsubstanzschicht hat in beiden Fällen dieselben palissadenartig angeordneten Knäuel, welche aber bei *Musca* eine höhere Differenzirung zeigen, in so fern sie als eigenthümliche Röhrchen hier entwickelt sind. In beiden Fällen sind endlich die aus dem Auge kommenden Nervenfascherchen ganz regelmäßig in dem Ganglion vertheilt.

Wenn wir nun zu anderen Insektengruppen übergehen, so finden wir die für *Musca* und *Cordulegaster* gemeinsamen Züge überall entwickelt. Ich habe sehr verschiedenartige Insektenordnungen auf die Struktur des ersten Ganglion untersucht und obwohl sich in den Einzelheiten Unterschiede aufweisen lassen, so sind doch überall die Schichtung der nervösen Masse, die in der Mitte gelegene Punktsubstanz, die Punktsubstanzknäuel, ihre und der Nervenfibrillen regelmäßige Anordnung zu konstatiren. Dasselbe lässt sich aber nicht nur bei den Insekten, sondern auch in dem ersten Augenganglion derjenigen Crustaceen beobachten, bei welchen überhaupt das erste Ganglion entwickelt ist. Ich habe ganz analoge Punktsubstanzknoten, wie sie bei den Insekten vorkommen, bei *Virbius*, *Astacus*, *Palaemon* und *Squilla* beschrieben<sup>1</sup> und auch alle anderen oben erwähnten Eigenschaften des ersten Ganglion sind hier vorhanden. Da aber die Insekten und Crustaceen die einzigen Organismtypen sind, bei welchen die zusammengesetzten Augen vorkommen, so können wir behaupten, dass überall, wo zusammengesetzte Augen weit genug differenzirt vorkommen, hinter ihnen ein Ganglion liegt, welches eine ganz spezifische Struktur hat. Bei den zusammengesetzten Arthropodenaugen, welche eine einfachere Struktur aufweisen, wie bei den Phyllopoden, Isopoden u. Ä. fehlt das Ganglion, welches wir mit Bestimmtheit als ein Äquivalent des ersten Ganglion der höheren Krebse und In-

<sup>1</sup> l. c.

sekten betrachten könnten; die damit zusammenhängenden Thatsachen sollen weiter unten näher besprochen werden.

Bisher haben wir ausschließlich nur die Morphologie des ersten Ganglions des zusammengesetzten Auges berücksichtigt; wir wollen nun mit einigen Worten seine physiologische Bedeutung berühren; es sei aber gleich Anfangs bemerkt, dass uns dabei keine positiven Untersuchungen, sondern nur Vermuthungen führen werden. Zweifellos ist, dass wir im ersten Ganglion das vor uns haben, was wir Anfangs als Ganglion definirt haben; denn es ist hier eine Anhäufung nervöser Substanz vorhanden, das Gebilde ist räumlich gegen die Umgebung ganz gut abgegrenzt und hat eine einheitliche Struktur, welche wir oben beschrieben haben. Nur über die Funktion dieses Ganglion sind wir im Unklaren, obwohl wir aus seiner Struktur a priori schließen können, dass diese Funktion specifisch für dasselbe ist. Ist nun an dieses Ganglion die Theorie anwendbar, dass die Ganglienzellen derselben die elementaren Centren sind, in welchen das diesem Ganglion Eigenthümliche vor sich geht? Aus der Beschreibung, welche oben von diesem Ganglion gegeben wurde, lässt sich die Wahrscheinlichkeit einer solchen Theorie nicht nachweisen. Diese Theorie hätte nur dann eine Berechtigung, wenn sich an den Zellen des Ganglions Strukturen auffinden ließen, welche mit der Funktion des Ganglion in Zusammenhang gebracht werden könnten. Wir haben aber keine derartigen Strukturen beobachtet; möglich ist, dass dieselben in den Kernen verdeckt sind, aber wozu sollte es dienen dieselbe hypothetisch anzunehmen, wenn sie zu nichts Anderem tauglich sein sollen als zur Unterstützung wieder nur einer Hypothese? Sehr auffällig jedoch waren in dem Ganglion Strukturen, bei deren Beschreibung wir gar nicht genöthigt wurden den Begriff Zelle anzuwenden: die Schichten, die Punktsubstanz, die Knäuel, die regelmäßig gruppirten Fibrillen, dies Alles sind Erscheinungen, welche zwar Theile einzelner oder mehrerer Zellen sind, aber diese ihre Eigenschaft waren wir nicht genöthigt hervorzuheben. Einem Jeden nun, der über die Physiologie dieses Ganglion nachdenkt, wird einfallen, wozu denn diese Schichten, diese Knäuel, die regelmäßige Vertheilung derselben etc., dass diese höchstwahrscheinlich mit der Funktion des Ganglion zusammenhängen und Keiner, der durch einseitige Theorien nicht irre geführt ist, wird auf den Gedanken kommen, aus dem unentwirrbaren Geflecht der nervösen Elemente dieses Ganglion die einzelnen Zellen herauszunehmen und für jede derselben eine physiologische Rolle ausdenken zu wollen, nicht darum, weil sie keine solche hat, sondern weil dieselbe

für den Begriff dieses Ganglion nicht von Bedeutung ist. Die regelmäßige Struktur des ersten Ganglion ist es, welche physiologisch erklärt werden muss, nicht die Thätigkeit seiner Zellen.

Wir finden aber ferner, dass auch die Anschauung, welche A. BETHE über die physiologische Rolle der Centren entwickelt hat, auf unser Ganglion nicht passt. Nach demselben<sup>1</sup> giebt es keine nervösen Centra in dem bisher angenommenen Sinne, sondern ein Centrum ist nur die Stelle, wo die Nervenbahnen (welche kontinuierlich durch den ganzen Körper laufen) verzweigt, umgeschaltet u. Ä. werden, ähnlich etwa wie das Geleise in einem Bahnhofe. Der Reiz, welcher in einem Sinnesorgan den Nerv trifft, hält sich nicht in dem Centralorgan auf (gewiss nicht in den Zellen, welche nach BETHE wesentlich nur trophische Bedeutung haben sollen), sondern derselbe läuft ununterbrochen durch alle Ganglien hindurch bis wieder zu einem peripheren Organ (z. B. zu dem Muskel). In unserem Falle lässt sich zwar aus dem Verlaufe der in das Ganglion eintretenden und aus demselben heraustretenden Nervenfibrillen schließen, dass dieselben das Ganglion in einer anderen Gruppierung als das Auge verlassen, welches für die Annahme BETHE's spricht, aber dass diese Umschaltung der Bahnen nicht die wesentliche Rolle dieses Ganglions ist, darauf zeigen andere Strukturen derselben: seine Schichtung, seine Knäuel; übrigens ist nicht einzusehen, warum eine solche Umschaltung nicht in einem bloßen Nervenbündel geschehen könnte, warum dazu ein specifisch gebautes Ganglion nöthig ist.

Wir nehmen also die Theorien, welche über die Funktion dieses Ganglion ausgedacht wurden, nicht an und wollen uns für unseren Fall folgende Vorstellung bilden. Da unser Ganglion bei allen gut differenzirten zusammengesetzten Augen vorkommt, so schließen wir, dass dasselbe mit der Thätigkeit dieser Augen irgendwie gesetzmäßig zusammenhängt. Wir wollen fragen, ob sich in seiner Struktur nicht etwas auffinden ließe, was mit der Sehfunktion der Augen überhaupt und ferner etwas, was speciell mit der Art des Sehens des zusammengesetzten Auges zusammenhängt. Dieses Problem ist der Untersuchung zugänglich; wir werden durch Vergleichung dieses Ganglion mit anders gebauten Sehcentren zeigen können, was für alle allgemein und was für jeden Typus derselben speciell ist, wodurch unsere obige Frage beantwortet wird. Da die Struktur dieses Ganglion doch einen Sinn haben muss, nehmen wir ganz allgemein an, dass der Nervenreiz,

<sup>1</sup> Biol. Centralbl. 1898.

welcher in das Ganglion aus dem Auge kommt, ein anderer ist als derjenige, welcher das Ganglion verlässt. Wir stellen uns weiter vor, dass das Ganglion auch physiologisch eine Einheit ist, und wir wollen seinen physiologischen Zustand in jedem Momente seinen Tonus nennen; diesem Tonus ist auch jede durch das Ganglion hindurchlaufende Nervenfibrille unterworfen; es folgt daraus, dass, wenn eine Veränderung in der Fibrille geschieht, dieselbe innerhalb des Ganglion durch dessen Tonus beeinflusst wird, und dies ist die Ursache der Veränderung des Reizes in dem Ganglion. Je nach der Struktur der Elemente des Ganglion ist dieser Tonus verschieden; wie er aber mit dieser Struktur zusammenhängt, ist heute unmöglich zu sagen. Wir müssten zuerst etwas über die Physiologie der Nervenfibrille und über die physiologischen Beziehungen der Elemente eines Ganglion gegen einander wissen, was aber heute ein gänzlich unbekanntes Gebiet ist. Wir begnügen uns mit dieser wohl sehr allgemein gehaltenen Vorstellung; wir werden noch einige Mal in dieser Abhandlung auf diesen Punkt zurückkommen und einige Bemerkungen noch hinzufügen können. —

Wir gehen nun zur Untersuchung des zweiten optischen Ganglion der zusammengesetzten Augen über. Dieses Ganglion, dessen Lage und Form man wieder an der Fig. 3, Taf. V ansehen kann, ist bei allen zusammengesetzten Augen vorhanden, auch bei solchen, welche kein deutliches erstes Ganglion entwickelt haben, obwohl es bei den einfacheren Arthropodentypen auch einfacher gebaut ist. Allgemein besteht dasselbe aus Ganglienzellen, welche seine Peripherie einnehmen, in ihrer Größe einige Typen unterscheiden lassen, von welchen wieder die kleinen Zellen mit sehr spärlichem Protoplasma, welche wir schon in dem ersten Ganglion konstatiren konnten, hervortreten. Sie senden ihre Ausläufer in die Mitte des Ganglion, welche eben in der Fig. 3 gezeichnet ist (die Zellen sind fortgelassen worden), und welche aus der Punktsubstanz gebildet ist. Ich bemerke gleich hier, dass ich auch in diesem Ganglion keine auffällige Strukturen an den Zellen beobachtet habe, und wenn ich daher in Folgendem von dem zweiten Ganglion spreche, meine ich immer nur die Punktsubstanz desselben. Diese Punktsubstanz bildet ein sehr scharf gegen die Umgebung abgegrenztes ganz eigenthümlich gebauetes Gebilde. Obwohl dasselbe etwas in seiner Form bei verschiedenen Gattungen variirt, so ist es doch allgemein nach dem Auge zu konvex, proximal konkav und nach vorn etwas zugespitzt. Niemals liegt die Querachse dieses Ganglion parallel mit der Basalmembran

des Auges, sondern immer gegen dieselbe stark geneigt, so dass die vordere Spitze desselben immer weiter von der Basalmembran des Auges (und also auch von dem ersten Ganglion) entfernt ist als die hintere Spitze. Auf den Fig. 5, Taf. III und Fig. 3, Taf. V sieht man diese Neigung mit der Camera abgebildet. Dass diese Lage des Ganglion nicht eine Zufälligkeit ist, folgt daraus, dass man dieselbe bei den verschiedensten Typen finden kann, wie ich schon einmal hervorgehoben habe<sup>1</sup>. Dieselbe habe ich nämlich bei folgenden Typen konstatiren können: *Isopoda* (*Oniscus*, *Sphaeroma*), *Phyllopora* (*Apus*), *Decapoda* (*Astacus* und viele andere, Fig. 5, Taf. III, Fig. 3, Taf. V), *Schizopoda* (*Mysis*, nach der Abbildung in GRENACHER'S Monographie<sup>2</sup>), *Stomatopoda* (*Squilla*), *Insecta*<sup>3</sup>. Aus diesem Grunde sind wir berechtigt, in der schrägen Lage des zweiten Ganglion ein wichtiges Merkmal desselben zu sehen, denn wo immer das Ganglion vorhanden ist, da hat es auch diese Lage. Um nun auf die innere Struktur des Ganglion überzugehen, wollen wir wieder zuerst dasselbe von *Musca* näher beschreiben und dann erst seine Eigenthümlichkeiten bei anderen Typen erwähnen. Auf Fig. 1, Taf. III ist ein Theil dieses Ganglion aus einem Längsschnitt bei starker Vergrößerung abgebildet. Sein proximales Ende ist bei *b*, das distale bei *a*; von den Kernen, welche alle außerhalb der Punktsubstanz liegen, ist nur einer, um die Lage derselben anzudeuten, eingezeichnet. Man sieht zuerst, wie scharf die Punktsubstanz nach außen und innen abgegrenzt, wie zugeschnitten, erscheint. Sie besteht aus fünf sehr deutlich hervortretenden Schichten dunkler Punktsubstanz, welche von einander durch hellere Zwischenschichten gesondert sind; die erste dunkle Schicht (vom distalen Ende angefangen) ist etwas dicker, dann folgen zwei dünnere, und dann wieder zwei sehr dicke Schichten. Nun aber sind diese Schichten in der Wirklichkeit nicht so homogen, wie ich sie gezeichnet habe, sondern in jeder derselben lassen sich wieder mehr oder weniger hervortretende dunklere und hellere Schichten unterscheiden; sie sind aber zu fein und undeutlich, und namentlich nicht an allen Stellen zu sehen; mehr als andere tritt eine sehr dunkel schattirte Schicht hervor, welche am proximalen Rande des Ganglion liegt und sich auch in der Abbildung befindet. Innerhalb des ganzen Ganglion, in den dunklen wie in den hellen Schichten,

<sup>1</sup> Sitzungsber. böhm. Gesellsch. Wiss. 1899.

<sup>2</sup> Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

<sup>3</sup> Mehrere Abbildungen in meiner Abhandlung in Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss. 1899.

besteht die Punktsubstanz aus einer homogenen Grundsubstanz und aus sehr feinen Fibrillen, welche ein sehr dichtes Geflecht bilden, und über deren Herkunft ich nichts Bestimmteres angeben kann. In regelmäßigen Abständen bleiben aber in diesem Geflecht Lücken bestehen, welche längs und quer durch das Ganglion laufen, und in denselben liegen die Nervenfasern, welche durch ihre scharfen Kontouren und ihre dunkelblaue Färbung deutlich hervortreten. Auf unserer Abbildung sehen wir, dass die meisten derselben vom distalen zum proximalen Ende, zu Bündeln gruppiert, laufen, einige in der distalen hellen Zwischenschicht quergeschnitten sind und als dunkle Punkte mit einem hellen Hof erscheinen, und in der proximalen Zwischenschicht liegen wieder einige in der links-rechten Richtung laufende. Das Ganglion ist zu dick, um einzelne Fasern auf ihrem Verlaufe durch die ganze Punktsubstanz verfolgen zu können; unsere Abbildung giebt uns aber doch eine allgemeine Vorstellung von den Richtungen, in welchen die Fibrillen laufen.

Man sieht, dass diese Nervenfasern nicht beliebige Richtungen wählen; obwohl sich kleine Abweichungen konstatiren lassen, so macht doch ihr Verlauf den Anschein einer großen Regelmäßigkeit; man kann sehr leicht die Richtungen angeben, welche die Fibrillen einschlagen. Wie groß diese Regelmäßigkeit ist, davon überzeugt man sich erst an einem Querschnitt durch dieses Ganglion, von dem ein Theil ebenfalls stark vergrößert auf der Fig. 4, Taf. III abgebildet ist. Schon bei schwächeren Vergrößerungen sieht man an einem solchen Querschnitt, namentlich deutlich an Stellen, wo die dunkle Schicht getroffen ist, dass die Punktsubstanz in überaus regelmäßige Längs- und Querreihen dunkler und heller Punkte angeordnet ist, und bei stärkerer Vergrößerung findet man nun, dass die hellen Punkte helle Höfe sind, in deren einer Ecke sich ein quergeschnittenes Bündel von mehreren, gewöhnlich von fünf Fibrillen befindet. Die hellen Räume sind von der Punktsubstanz umflochten, deren Fibrillen verschiedenartig sich durchkreuzen, oft aber, wie es an der in der Fig. 4 abgebildeten Stelle der Fall ist, zeigen sie eine Tendenz, eine bestimmte Richtung einzuhalten. Wenn wir nun noch einmal zu unserem Längsschnitt zurückkehren, so bemerken wir, dass in der distalen dunklen Schicht die Punktsubstanz zu besonderen palissadenartig angeordneten Knoten verdichtet ist; aus dem Querschnitt erkennen wir, dass diese Knoten nichts als Knäuel der Punktsubstanz in den Ecken zwischen je vier hellen Höfen darstellen. Namentlich bei schwächeren Vergrößerungen treten auf dem Längsschnitt diese

Punktsubstanzknäuel mit auffallender Deutlichkeit hervor; bei stärkerer Vergrößerung werden die Unterschiede der Helligkeit zwischen den Schichten und Knäueln zu viel verwischt.

Demjenigen, welcher sich eine Vorstellung von der regelmäßigen Struktur der nervösen Centren machen will, ist nichts so zu empfehlen, als sich Schnitte durch das zweite optische Ganglion von *Musca* zu bereiten; dadurch soll aber nicht gesagt werden, dass bei anderen Arthropoden etwa diese Differenzirungen innerhalb des zweiten Ganglion nicht deutlich zu sehen wären. Was zuerst die Form und Lage dieses Ganglion betrifft, so haben wir bereits oben bemerkt, dass dieselbe im Großen und Ganzen bei allen Gattungen konstant bleibt. Aber auch die Schichten und die Anordnung der Fibrillen treten sehr deutlich hervor. Bei den Libelluliden z. B. ist offenbar im Zusammenhange mit den enorm entwickelten Augen das zweite Augenganglion sehr groß. Die Elemente desselben (die Zellen wieder bei Seite gelassen) sind hier ebenfalls die durch ihren scharfen Kontour und dunkle Färbung hervortretenden Nervenfasern und die feinsten Fibrillen, welche das dichte Geflecht der Punktsubstanz bilden. Auf dem Längsschnitte durch das Ganglion ist ebenfalls eine ungemein deutliche Schichtung zu finden; es sind hier nicht weniger als 19 deutliche Schichten vorhanden. Auf der Fig. 6, Taf. III ist ein Theil des Längsschnittes durch dieses Ganglion einer erwachsenen Larve von *Aeschna* bei einer schwachen Vergrößerung abgebildet: die Serie wurde mit VAN GILSON'S Flüssigkeit gefärbt, wobei die längsverlaufenden Fibrillen undeutlich geblieben sind; sehr deutlich sieht man aber die quergeschnittenen Nervenfasern. Die Schichten sind nicht alle gleich dick, distal drei dünnere, dann eine sehr dicke, in welcher mehrere weniger deutliche Schichten angedeutet sind, dann eine weniger dicke mit der Andeutung einiger Schichten, ferner zwei dünnere und wieder eine dickere, und endlich eine Reihe dünner Schichten, von welchen eine der mittleren durch ihre dunklere Färbung besonders gegen die anderen hervortritt. Im Unterschiede gegen *Musca* ist hier aber nicht eine so deutliche Sonderung der einzelnen Schichten in Punktsubstanzknoten ausgebildet, obwohl dieselben nicht vollständig fehlen. Auf dem Querschnitte durch dieses Ganglion bemerkt man ganz analoge, in Längs- und Querreihen angeordnete Nervenfaserbündel und Punktsubstanzgeflecht, so dass ich eine Abbildung dieser Verhältnisse ruhig unterlassen und auf die ganz analoge Struktur bei *Musca* hinweisen kann.

Die 19 Schichten, welche bei den Libelluliden vorkommen,

dürften den Höhepunkt der Differenzirung des Ganglion in Schichten angeben; bei anderen Arthropoden finde ich deren bedeutend weniger. Bei einer großen Sphingiden-Art sehe ich nur zwei dunkle dicke Schichten, zwischen welchen eine ebenfalls dicke helle Schicht liegt; bei anderen Insekten sind mehrere vorhanden, treten aber nicht deutlich genug hervor, um gezählt werden zu können.

Bei den Crustaceen ist dieses Ganglion ganz analog wie bei den Insekten gebaut und auf seine Struktur näher einzugehen, wäre nur das oben Gesagte zu wiederholen; es ist nur zu bemerken, dass bei denselben (bei den höher entwickelten) zu dem zweiten Ganglion noch ein drittes hinzutritt, welches demselben ganz analog gebaut ist (und nicht gut mit dem dritten Ganglion opticum der Insekten analogisirt werden kann); dieses dritte Ganglion ist allgemein noch aus mehr Schichten zusammengesetzt als das zweite. So finde ich bei *Squilla* im zweiten Ganglion vier dunkle Schichten, im dritten etwa sechs; bei *Astacus* im zweiten Ganglion zwei Schichten, im dritten deren mehr aber nicht deutlich genug differenzirt etc. Bei *Apus*, bei welchem, wie oben bemerkt, die optischen Centra einfacher gebaut sind, habe ich etwas von einer Schichtung nicht unterscheiden können; aber schon bei den Daphniden ist dieselbe vorhanden; bei denselben ist nur ein Ganglion opticum entwickelt, welches die Nervenfasern aus dem Auge empfängt und in das Gehirn sendet. Nun unterscheidet P. SAMASSA<sup>1</sup> in diesem »Sehganglion« von *Sida* drei Schichten der Punktsubstanz, von denen die oberste und die unterste eine dichte Ansammlung der Punktsubstanz aufweisen, die mittlere sie trennende Schicht stellt sich bedeutend heller dar. Bei den Isopoden, speciell bei *Sphaeroma*, wo die Verhältnisse innerhalb des hinter dem Auge folgenden Ganglions ziemlich deutlich sind, ist nichts von einer Schichtung zu sehen; wohl ist aber die Punktsubstanz in Knoten gruppirt, zwischen welchen die Nervenfasern laufen, ganz ähnlich wie bei den höheren Krebsen.

Um nun die Vorstellung von der Komplieirtheit des zweiten Ganglion opticum der Arthropoden zu vervollständigen, muss noch die Art seiner Verbindung mit anderen Centren erwähnt werden. Ich habe diese Verbindung in einer selbständigen Abhandlung<sup>2</sup> beschrieben und will mich hier desshalb auf das Allernöthigste beschränken. Das allgemein Charakteristische für die Nervenbahnen, welche dieses Ganglion mit den proximalen und distalen Centren verbinden, ist, dass

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

<sup>2</sup> Sitzungsber. böhm. Gesellsch. Wiss. 1899.

dieselben eine auffällige Verschiedenheit in ihrer Länge aufweisen, und diese Verschiedenheit fällt schon bei den einfachsten Typen auf. Bei *Apus* liegt das optische Ganglion so schräg gegen die Basalmembran des Auges, dass die das Ganglion mit dem Auge verbindenden Fasern ganz auffallend verschiedene Länge haben müssen. Etwas Ähnliches kommt auch bei *Branchipus* vor, wie ich aus der Abbildung von G. H. PARKER<sup>1</sup> sehe, obwohl hier die Lage der optischen Centren von der Umgebung ganz anders beeinflusst sein muss als bei *Apus*, da bei *Branchipus* die Augen gestielt, bei *Apus* sessil sind. Auch bei *Sphaeroma* entstehen durch eine sehr geneigte Lage des optischen Ganglion gegen das Auge ebenfalls große Unterschiede in der Länge der Nervenfasern. Bei den höheren Krebsen und bei den Insekten tritt dazu noch, dass die Nervenfasern, welche dieses Ganglion mit dem ersten und dritten verbinden, gekreuzt verlaufen, wodurch, wie man aus der Fig. 5 Taf. III und Fig. 3 Taf. V sehen kann, der Unterschied in der Länge der Nervenfasern noch erhöht wird<sup>2</sup>. Ich habe in der erwähnten Abhandlung auch die Hypothese angeführt, durch welche dieser auffallende Längenunterschied der Nervenbahnen erklärt würde, nämlich dass der in dem Auge hervorgerufene Reiz in bestimmten zeitlichen Intervallen in dem zweiten und dritten Ganglion ankommt, und habe eben diesen in der Zeit vor sich gehenden Vorgang als charakteristisch für die optischen Centren erklärt.

Ich will jetzt noch einige Worte über das dritte Ganglion opticum hinzufügen. Über dieses Ganglion der Decapoden ist bereits oben gesagt worden, dass es in seiner Struktur sehr ähnlich ist dem zweiten Ganglion, ja dass die Schichtung in demselben noch deutlicher als in jenem hervortritt. Bei den Insekten ist die Punktsubstanz des dritten Ganglion aus zwei selbständigen Gebilden zusammengesetzt, von denen das größere noch Spuren der Schichtung zeigt, das kleinere

<sup>1</sup> Mittheil. Zool. Station Neapel. 1895.

<sup>2</sup> Nebenbei kann bemerkt werden, dass diese Kreuzungen der Nervenfasern auch CAJAL's Theorie von den Nervenkreuzungen ganz quer kreuzen. Nach seiner Theorie wird durch das Chiasma die Ähnlichkeit zwischen dem Gegenstande und dem centralen Bilde desselben hergestellt, nachdem sie in den Augen gestört wurde. Nun aber wird in dem Insektenauge der äußere Gegenstand nicht umgekehrt abgebildet, man sollte also erwarten, dass die Nervenfasern in der schönsten Ordnung parallel neben einander centralwärts das Bild tragen werden; nun aber laufen sie zwischen den Augenganglien so kreuz und quer, dass das Insekt gewiss eine sehr große Phantasie haben müsste, um aus dem so zugerichteten Bilde sich eine Vorstellung vom äußeren Gegenstand zu konstruieren. CAJAL's Theorie ist aber selbst für sich so wenig annehmbar, dass es nicht nöthig ist, deren Unmöglichkeit erst durch neue Thatsachen zu beweisen.

aber homogen ist. Auf den ersten Blick erkennt man aber bei den Crustaceen wie bei den Insekten, dass die drei ersten Ganglien derselben eine gemeinsame Gruppe bilden, dass es *Ganglia optica* sind, indem sie sich von den nervösen Centren, welche proximal von denselben liegen, in ihrer Struktur auffällig unterscheiden; denn das vierte Ganglion, welches bei den höheren Krebsen noch entwickelt ist, hat keine Spur von der Schichtung, von den palissadenartig angeordneten Punktsubstanzknäueln oder von regelmäßig vertheilten Nervenfibrillen, wohl aber kommen hier andere Gebilde vor, welche uns im dritten Abschnitte dieser Abhandlung interessiren sollen. Auch bei den Insekten sind die proximal vom dritten Ganglion opticum liegenden Centra ganz anders als diese gebaut.

Wenn wir nun die angeführten Thatsachen über den Bau des zweiten Augenganglion der Arthropoden überblicken, so müssen wir in denselben den besten Beweis unserer Behauptung finden, dass die nervösen Centra eine spezifische Struktur haben. Wenn wir das Charakteristische in dem zweiten Ganglion opticum der Arthropoden hervorheben, so finden wir Folgendes:

1) Das zweite optische Ganglion der Arthropoden (sofern es als selbständiges Ganglion differenzirt ist) ist ein morphologisch einheitliches, d. h. als ein Ganzes erkennbares Gebilde, welches einerseits mit dem ersten, andererseits mit dem dritten Ganglion opticum (und proximal noch mit anderen Centren) durch Nervenfasern verbunden ist. Seine Einheitlichkeit ist daraus zu erkennen, dass wir an jedem (hinlänglich großen) Stück seiner Punktsubstanz dasselbe erkennen können (nach den Schichten im Längsschnitt, nach der reihenweisen Vertheilung der Fibrillen im Querschnitt).

2) Dieses Ganglion besteht aus sehr deutlich geschichteter Punktsubstanz, wobei einzelne Schichten sich von einander durch ihre Helligkeit resp. Dunkelheit unterscheiden; die Anzahl und Dicke der Schichten ist aber bei verschiedenen Gattungen verschieden.

3) Die durch dieses Ganglion ziehenden Nervenbahnen sind auf dem Querschnitte in ganz regelmäßigen Abständen von einander in Längs- und Querreihen angeordnet; andere Nervenfasern laufen in Ebenen, welche senkrecht zu dieser Richtung stehen. Dadurch wird ein äußerst regelmäßiges Geflecht der Nervenbahnen hervorgerufen.

4) Die Punktsubstanz liegt in den Lücken zwischen den Nervenfaserbündeln und dieselbe ist es, welche die dunklen und hellen Schichten hervorruft; durch eine knäueiförmige Anhäufung dieser

Punktsubstanz zwischen den Nervenfaserbündeln entstehen ähnliche Punktsubstanzknoten, wie im ersten Ganglion.

5) Dieses Ganglion ist auf eine ganz eigenartige Weise mit den proximalen Theilen des nervösen Tractus verbunden, indem dasselbe immer gegen die distalen Theile mit seiner Querachse stark geneigt ist, woraus folgt, dass die hier vorkommenden Nervenbahnen (proximal wie distal) eine sehr mannigfaltige Länge haben, und indem dieselben bei den vollständig differenzirten Typen proximal wie distal gekreuzt verlaufen.

Es wäre nun noch wichtig zu wissen, ob die Anzahl der Punktsubstanzknoten resp. der Nervenfibrillenbündel im zweiten Ganglion dieselbe ist wie im ersten und so groß wie die Anzahl der Ommatidien. Ich habe die Punktsubstanzknoten bei verschiedenen Gattungen gezählt und bin zu der Überzeugung gekommen, dass diese Anzahl nicht sehr von jener abweicht, dass sie also wahrscheinlich derselben ähnlich ist; doch ist es sehr schwierig sich Gewissheit darüber zu verschaffen, denn auf dem Querschnitte lässt sich dies gar nicht kontrolliren, da derselbe wegen der Krümmung des Ganglion nicht so geführt werden kann, dass dasselbe überall in derselben Höhe getroffen würde und auf dem Längsschnitte sind die Knoten namentlich gegen die Seiten des Ganglion zu undeutlich, um gezählt werden zu können.

In keinem anderen nervösen Centrum der Arthropoden, weder im Gehirn noch in dem Thorakal- oder Abdominalganglion ist etwas zu finden, was in der Struktur der Punktsubstanz nur angenähert an die Struktur des zweiten Ganglion opticum der Arthropoden erinnern würde; dasselbe ist also wirklich specifisch gebaut. Aus diesem Grunde kann man nun weiter mit einer Wahrscheinlichkeit, wie sie überhaupt die vergleichende Methode zulässt, schließen, dass in dieser Struktur etwas liegt, was für den Sehakt der Arthropoden eine unumgängliche Bedingung ist. Eben so, wie es eine wesentliche Eigenschaft der zusammengesetzten Augen ist, dass sie aus einzelnen Ommatidien gebaut sind, eben so ist für dieselben charakteristisch, dass sie Centra besitzen mit einer Struktur, wie sie oben beschrieben worden ist. Die Bedeutung dieser Erkenntnis wird dadurch nicht vermindert, dass wir ja nicht wissen, wozu diese Strukturen dienen, denn wir wissen eben so wenig, warum das zusammengesetzte Auge zusammengesetzt und nicht einfach ist; möglich ist, dass der Grund, welcher uns das Erste erklären würde, zugleich auch für das Letztere die erwünschte Erklärung bringen könnte.

Offenbar werden wir uns nach einer Eigenschaft der nervösen

Substanz umsehen müssen, welche dieselbe nöthigt, in den Centralorganen, die der Lichtperception dienen, die beschriebenen Strukturen anzunehmen. Wir stoßen dabei auf die Frage, ob die beschriebenen Strukturen nur für die zusammengesetzten Augen charakteristisch sind, oder ob sie auch bei anders gebauten Sehorganen vorkommen; daraus werden wir dann schließen dürfen, was an denselben für das Sehorgan überhaupt, und was für die Arthropoden speciell charakteristisch ist.

Es ist hier nöthig noch einige Worte über die nervösen Centra der weniger differenzirten zusammengesetzten Augen hinzuzufügen. Wir haben schon oben bemerkt, dass bei den Cladoceren nur ein Ganglion opticum entwickelt ist, und *Apus* besitzt zwei Augenganglien (wie auch *Branchipus*); bei den Isopoden fehlt ebenfalls das erste Ganglion. Steht nun die Thatsache, dass zusammengesetzte Augen mit einfacheren Centren möglich sind nicht im Widerspruch mit unserer Aufstellung, dass die optischen Centra für diese Augen specifisch sind? Man könnte uns einwenden, dass wir kein Recht haben diesen Centren eine so große Bedeutung zuzuschreiben, wenn ähnlich gebaute Sehorgane ohne diese Centren möglich sind.

Dieser Einwand ist aber nicht stichhaltig, obwohl in diesem Sinne sehr oft speculirt wird. Denn wir haben nirgends behauptet, dass eben diese Fasern, eben diese Punktsubstanz und eben diese specielle Anordnung, wie sie bei einer speciellen Arthropodenart vorkommt, für das zusammengesetzte Auge im Allgemeinen charakteristisch ist; wir haben nur geschlossen, dass das Charakteristische, das Gesetzmäßige an diesen Strukturen für jenes Auge wesentlich ist, also nicht die bestimmten geschichteten Fasern, sondern die Schichtung der Elemente überhaupt; offenbar ist nun die Schichtung dort an einen ganz speciellen physiologischen Vorgang gebunden; wenn nun dieser Vorgang in einfacher gebauten Augen auch entsprechend vereinfacht ist, so ist es begreiflich, dass auch die Schichtung nicht so deutlich sein muss, oder dass sie vielleicht durch eine andere Struktur vertreten werden kann. In den Augenganglien der Arthropoden wird ein Vorgang realisirt, von dem wir annehmen, dass derselbe bei allen Augentypen ähnlich ist; wenn nun aber die Mittel zu seiner Realisirung (das Auge, das Gehirn, die peripheren Organe, wie Muskeln, Drüsen etc.) etwas anders beschaffen sind, so müssen die Mittel auf eine etwas andere Art zusammengefügt werden, auf dass jener Vorgang hervorgebracht wird. Nun aber kennen wir das Gesetzmäßige dieses Vorganges nicht, sondern wir schließen induktiv auf dasselbe

daraus, dass wir in der Mannigfaltigkeit des Körpers der Arthropoden bestimmte Strukturen in den optischen Ganglien unverändert oder wenig modificirt sehen. In den weniger differenzirten Augentypen nehmen wir also an, dass derselbe (oder vielmehr ein sehr ähnlicher) Vorgang stattfindet, wie in den höher entwickelten, nur wird er hier auf eine mehr elementare Art realisirt. Ich fürchte, dass dieser Schluss denjenigen, welche an historisirendes Denken gewöhnt sind, unbegründet, oder gekünstelt erscheinen wird; ich weiß nicht, auf welche andere Weise ich nachweisen könnte, dass derselbe eine selbstverständliche Folgerung ist.

Ich will nun zu anderen Typen der Organismen übergehen und bei denselben die Struktur der Augenganglien untersuchen. Auffallend ist, dass Organismen, welche in ihrer allgemeinen Körperbeschaffenheit den Insekten ähnlich sind, auch ihre optischen Centra denselben ähnlich gebaut haben, obwohl die Struktur der Augen wenigstens scheinbar ziemlich bedeutende Differenzen aufweisen kann. Ich möchte daraus den Schluss ziehen, dass auch die Struktur der Sehorgane selbst bei diesen Organismen einander ähnlicher ist als zugegeben wird, nur werden diese Ähnlichkeiten erst gesucht werden müssen. Beachtenswerth ist zuerst, dass nach den Untersuchungen von St. RÉMY<sup>1</sup> bei *Julus* das (einzig) Ganglion opticum, welches gleich hinter den Augen liegt, mit dem Lobus opticus (einem Theile des Gehirns) durch Nervenfasern verbunden ist, welche, obwohl nicht gekreuzt, so doch einen höchst auffallenden (von St. RÉMY besonders hervorgehobenen) Längenunterschied aufweisen, indem die längsten derselben 75  $\mu$ , die kürzesten nur 15  $\mu$  lang sind. Das Ganglion opticum von *Julus* soll dem ersten Ganglion opticum der Insekten analog gebaut sein. Es ist aber namentlich bei *Scutigera*, bei welcher der nervöse optische Tractus sehr an denjenigen der Insekten erinnert. Das erste Ganglion opticum ist hier den Insekten analog durch ein Chiasma der Nervenfasern mit dem zweiten verbunden, welche ebenfalls (nach der Bemerkung von St. RÉMY) in ihrer Länge sehr stark von einander differiren. Hinter dem Chiasma liegt das zweite Ganglion opticum (von dessen innerer Struktur nur bemerkt wird, dass sie unmittelbar an die Verhältnisse bei den Insekten erinnert) und proximal von demselben der Lobus opticus (ein Gehirntheil).

Beachtenswerth sind ferner die Angaben von H. VJALLANES<sup>2</sup> über die nervösen Centralorgane von *Limulus*. Das Auge dieses Arthro-

<sup>1</sup> Contrib. à l'étude du cerveau chez les Arthrop. trachéates. Paris 1890.

<sup>2</sup> Le cerveau de la Limule. Ann. d. sc. nat. Zool. 1894.

poden ist bekanntlich sehr eigenthümlich gebaut, es hat aber einige Eigenschaften, welche es in die Reihe der zusammengesetzten Augen einzureihen nöthigen; es hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass auch in den optischen Centren dieses Organismus Analogien mit den oben beschriebenen vorkommen. Thatsächlich sind hier zwei selbständige Ganglien vorhanden, und hinter diesen noch ein drittes, welches aber schon theilweise mit dem Gehirn durch Punktsubstanz ununterbrochen verbunden ist. Das zweite (mittlere) Ganglion ist wieder auffällig durch seine schräge Stellung gegen das erste und dritte. VIALLANES zeichnet in dem distalen und mittleren Ganglion Strukturen, welche offenbar regelmäßig angeordnete Punktsubstanzknoten darstellen (im Text werden sie nicht erwähnt); endlich ist das erste Ganglion mit dem zweiten durch ein sehr deutliches Chiasma der Nervenfasern verbunden. Wenn wir aus den reihenweise angeordneten Punktsubstanzknoten auf eine regelmäßige Vertheilung der Nervenfibrillen in einem Ganglion schließen dürfen, so finden wir in den optischen Centren von *Limulus* wesentlich dieselben Strukturen wie bei den Insekten und höheren Crustaceen.

Ich habe selbst die optischen Centra der Arachniden untersucht, ob sich dort nicht etwas finden ließe, was für unsere Anschauung von den specifischen Strukturen dieser Centren wesentlich wäre. Bekanntlich besitzen die Arachniden mehrere Augen, welche ich in meiner Übersicht des Augentypus der Arthropoden<sup>1</sup> nach ihren morphologischen Eigenschaften und besonders nach ihrer Innervation getheilt habe in: Frontaläugen, welche den vorderen Mitteläugen anderer Autoren entsprechen, und welche den sogenannten Ocellen der höheren Insekten homolog sind, und zweitens in Seitenäugen (die hinteren mittleren Augen und die Nebenaugen der Autoren), welche den zusammengesetzten Augen der Arthropoden morphologisch ähnlich sind. Diese Seitenäugen der Arachniden sind nur aus nervösen Centren innervirt, deren äußerstes (das dem Auge nächste) in seiner Struktur dem ersten Ganglion der zusammengesetzten Augen ungemein ähnlich ist. Denn es besteht (Fig. 1, Taf. V) neben spärlichen Kernen aus einer Schicht von Punktsubstanz, welche in überaus deutliche Knäuel differenzirt ist, und diese bestehen aus dunklem Fasergewirr, zwischen welchen sich helle Lücken befinden, ganz ähnlich wie ich es bei *Musca* beschrieben habe. Auch der Quer-

<sup>1</sup> Über die morphologische Bedeutung der Doppelaugen bei den Arthropoden. Der von der königl. böhm. Gesellsch. der Wissensch. preisgekrönten Schriften Nr. 13. (Böhmisch.)

schnitt durch dieses Ganglion zeigt uns bekannte Strukturen (Fig. 2, Taf. V); wir finden das dichte Geflecht der Punktsubstanz, welches regelmäßig gereihte helle Höfe umspinnt, in welchen sich die Querschnitte der nervösen Fibrillen befinden. Ein Unterschied gegenüber den Crustaceen und Insekten liegt nur darin, dass dies das einzige so beschaffene Ganglion ist und dass die Centra, welche proximal von demselben liegen, ganz andere Strukturen aufweisen, welche mehr an einige Theile des vierten optischen Ganglion der Decapoden erinnern und von welchen im dritten Abschnitte die Rede sein soll. Bemerkenswerth ist, dass auch bei den Arachniden durch die Lage der Augenganglien (s. Fig. 1, Taf. V) große Unterschiede in der Länge der Nervenbahnen entstehen.

Auch die Frontalaugen der Arthropoden (die Punktaugen oder Ocelli der Autoren, sofern sie neben den zusammengesetzten Augen vorkommen) haben ihre besonderen Centren, kleine Ganglien, welche gewöhnlich in einer innigeren Beziehung zu dem Gehirn stehen. Leider sind sie nicht so weit differenzirt, um in denselben deutlich bestimmte Strukturen unterscheiden zu können.

Bei den Mollusken ist gewöhnlich das Auge nur sehr wenig differenzirt, so dass man nicht hoffen kann, in den Centralorganen besondere Strukturen aufzufinden, welche mit der Struktur und Funktion dieser Augen im Zusammenhange stehen würden. Thatsächlich lässt sich in der voluminösen Masse von Punktsubstanz, welche in dem Fühler von *Helix* liegt und welche auch ein einfach gebautes Auge innervirt, nichts erkennen, was speciell auf das Auge bezogen werden könnte, und auch bei *Pecten* sind diese Verhältnisse sehr wenig deutlich. Sein ziemlich gut entwickeltes Auge scheint schon einer Differenzirung der Centralorgane zu bedürfen und doch finde ich außerhalb des Auges nichts, was auf dieselbe hindeuten könnte. Das Auge ist hier durch einen Nerv oder vielmehr durch eine lockere Punktsubstanz, welche von spärlichen Ganglienzellen umgeben ist, mit dem sogenannten Mantelnerven verbunden, welcher wieder eher den Namen eines Ganglions als den eines Nerven verdient, da er aus einem lockeren Punktsubstanzgeflecht besteht, um welches herum spärliche Ganglienzellen liegen. Wahrscheinlich liegt aber bei *Pecten* das eigentliche Ganglion opticum innerhalb des Auges selbst und wird von den eigenthümlich verlaufenden Fibrillen und verschiedenartig angeordneten Zellen zwischen der Linse und den Stäbchen gebildet. Doch habe ich auch in diesen Stellen keine

deutlichen Differenzirungen gefunden, welche im Zusammenhange mit unserer Untersuchung anzuführen wären.

Erwähnenswerth sind aber wieder die optischen Centra der Cephalopoden. Bekanntlich liegen hinter den großen Augen dieser Thiere besondere nervöse Centra, deren histologischen Bau besonders M. LENHOSSÉK<sup>1</sup> und F. KOPSCH<sup>2</sup> untersucht haben. Ich selbst habe Gelegenheit gehabt, die Ganglia optica von *Loligo* zu untersuchen. Hinter dem Auge dieses Mollusken liegt ein ziemlich flaches Ganglion, nach welchem ein großes Ganglion folgt, welches proximal durch Nervenfasern mit dem Gehirn in Verbindung steht. F. KOPSCH hat gefunden, dass die aus dem Auge tretenden Nervenfaserbündel, bevor sie das flache Ganglion erreichen, sich kreuzen. In das Ganglion eingedrungen, laufen sie zuerst parallel zu seiner Oberfläche, biegen dann in das Ganglion um und endigen theilweise in der Punktsubstanz desselben, theilweise laufen sie durch dasselbe hindurch, um erst in dem großen Ganglion zu endigen. An dem Bau der Punktsubstanz des ersten Ganglion betheiligen sich nebstdem noch die Ausläufer von kleinen Zellen, welche zu beiden Seiten desselben liegen. KOPSCH hat auch bemerkt, dass die Punktsubstanz dieses Ganglion eine eigenthümliche Stratifikation aufweist. Auf der Fig. 3, Taf. III habe ich dieses Ganglion von *Loligo* abgebildet, wie es bei stärkerer Vergrößerung mit Hämatoxylin gefärbt erscheint. Wir finden distal eine Schicht von Kernen, welche wieder die bereits mehreremals erwähnte Eigenthümlichkeit haben, dass sie einen sehr spärlichen Protoplasmasaum besitzen, proximal von denselben liegt die Punktsubstanz und noch näher an das Gehirn eine nochmalige Schicht von kleinen Kernen. In der Punktsubstanz sind nur spärlich die Kerne zerstreut. Die Punktsubstanz ist außen deutlich geschichtet; distal eine dünne dunkle Schicht, welche nach außen eine sehr scharfe Abgrenzung der gesammten Punktsubstanz bildet, dann folgt eine helle dünne Schicht, dann eine dickere dunkle, eine dickere helle, wieder eine etwas dunkle, welche aber nach der Mitte allmählich in eine helle Schicht übergeht; an dem proximalen Ende des Ganglion wechseln drei dunkle Schichten mit zwei hellen; die gegen die Mitte gekehrte dunkle Schicht ist wieder etwas heller als die äußeren. Nebstdem sind aber noch in der Mitte des Ganglion sehr wenig deutliche Schichten zu beobachten, welche aus diesem Grunde auf der Abbildung fehlen. Hier und da haben sich auch die nervösen

<sup>1</sup> Archiv f. mikr. Anat. 1896.

<sup>2</sup> Anat. Anzeiger 1895.

Fibrillen gefärbt; an zwei Stellen sind auch Theile von den in die Punktsubstanz führenden Gefäßen zu sehen. Ich kann aber in diesem Ganglion weder an Längs- noch an Querschnitten eine Andeutung von etwaigen Punktsubstanzknäueln finden; damit hängt zusammen, dass auch von einer regelmäßigen Anordnung der Nervenfibrillen auf den Querschnitten nichts zu finden ist.

Das große Ganglion, welches proximal von dem eben beschriebenen liegt, hat eine ganz andere Struktur; kleine Gruppen von Zellen sind von der Punktsubstanz umflochten, und nichts von einer etwaigen Schichtung ist zu finden, ausgenommen die distale Oberfläche des Ganglion, welche als eine einfache Punktsubstanzschicht erscheint und auch etwas dunkler als die proximalen Theile ist. Wenn wir also die optischen Centren der Cephalopoden mit denjenigen der Arthropoden vergleichen wollen, können wir wesentlich nur auf das distale Ganglion jener reflektiren und finden dann, dass auch bei den Cephalopoden das optische Centrum die eigenthümliche Schichtung aufweist, welche wir bei den Arthropoden konstatirt haben; diese Eigenschaft ist also von der speciellen Beschaffenheit des zusammengesetzten Auges unabhängig, sie muss mit einer allgemeineren Eigenschaft der Sehorgane zusammenhängen; dagegen sind die Punktsubstanzknoten und wahrscheinlich auch die regelmäßige Gruppierung der Nervenfasern innerhalb der Punktsubstanz eine specielle Eigenschaft der zusammengesetzten Augen, sie haften eben an dieser ihrer Eigenthümlichkeit, was wir mit anderen Worten auch ausdrücken können: weil diese Augen zusammengesetzt sind, besitzen ihre Centra die Punktsubstanzknäuel.

Über den Bau der optischen Centra der Wirbelthiere habe ich nicht selbständige Studien gemacht, kann mich aber auf die große Litteratur über diesen Gegenstand berufen. Obwohl bei den Wirbelthieren das nervöse Geflecht und die Ganglienzellen im Allgemeinen räumlich nicht so von einander getrennt sind, wie wir dies fast durchgehends in den nervösen Centren der Evertebraten finden, so macht doch die Retina der Wirbelthiere einen Unterschied, indem sie an die Verhältnisse bei den Wirbellosen erinnert. Ihre erste auffällige und schon aus anderen optischen Centren bekannte Eigenschaft ist, dass ihre Elemente eine sehr detaillirt durchgeführte Stratifikation aufweisen. Zu äußerst liegt die Schicht der äußeren Kerne, hinter denselben folgt die dünne äußere molekulare Schicht, dann die dicke Schicht der Kerne, welche zu den bipolaren Zellen gehören, dann die dicke innere molekulare Schicht, und endlich die

Ganglienzellen, auf welchen noch eine Schicht der Nervenfasern liegt, welche aus der Retina in den Opticus führen. Was nun die Molekularschichten betrifft, welche ganz analog der Punktsubstanz der Evertebraten sind, so ist die äußere derselben viel zu dünn, um deutliche Schichten innerhalb derselben unterscheiden zu können; immerhin ist es charakteristisch, dass nach den Beobachtungen von R. Y CAJAL<sup>1</sup> die Endigungen der Sehzellen einerseits, der bipolaren andererseits in dieser Molekularschicht nicht in derselben Höhe sich befinden, wodurch diese, obwohl dünne Schicht in mehrere Etagen getheilt erscheint. Viel deutlicher ist aber die Stratifikation in der inneren molekularen Schicht zu sehen, wo die Etagen sich nach gewöhnlichen Färbungsmethoden ähnlich in dunkle und helle unterscheiden lassen, wie es bei den Arthropoden und Cephalopoden möglich war. Mit Hilfe der Methode von GOLGI unterscheidet CAJAL in dieser Schicht bei sämtlichen Klassen der Wirbelthiere fünf Unterschichten, obwohl er diese Unterschichten nicht als selbständige Bildungen nimmt, sondern dieselben nur aus den eigenthümlich verzweigten Zellen konstruirt, d. h. er beschreibt die Neurone, welche sich an der Bildung dieser Schichten betheiligen und betrachtet die Schichten nur als die Summe der Endigungen der einzelnen Neurone.

Die eigenthümliche Schichtung ist aber bei den Wirbelthieren noch in dem Lobus opticus vorhanden. Es ist dabei wieder zuerst der regelmäßige Wechsel des nervösen Geflechtes und der Zellschichten, und ferner die Schichtung innerhalb des Geflechtes selbst zu unterscheiden, obwohl beide Erscheinungen wahrscheinlich abhängig von einander sind. Was den Wechsel der Zellen und Nervengeflechte betrifft, so hat CAJAL den Lobus opticus der Vögel in 14 Schichten analysirt, welche aber spätere Autoren wieder zu einer etwas geringeren Anzahl zusammengezogen haben. Auch innerhalb des Nervengeflechtes selbst ist hier eine Schichtung entwickelt. Die Opticusfasern endigen nämlich in der oberflächlichen Schicht des Lobus mit eigenthümlichen Körbchen; diese Endigungen geschehen nun in einigen Ebenen<sup>2</sup>, und zwar so, dass die an den Rändern des Geflechtes endigenden Verästelungen stark horizontal verbreitet sind, während die aus den mittleren Schichten vorwiegend die vertikale Richtung einnehmen, wie es deutlich namentlich V. GEHUCHTEN<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Die Retina der Wirbelthiere. 1894.

<sup>2</sup> Siehe V. GEHUCHTEN, La Cellule. 1892. — R. Y CAJAL, Internat. Monatschrift. Anat. u. Phys. 1891 etc.

beschreibt. V. GEHUCHTEN glaubt zwar bemerken zu müssen, dass die einzelnen, so überaus deutlich hervortretenden Schichten nicht dieselbe Rolle als Einheiten spielen können, denn die in eine Schicht eintretenden Nervenfaserverästelungen gehören verschiedenen Zellentypen und überhaupt Ganglienzellen aus verschiedenen Orten an; warum aber dies ein Einwand für die physiologische Einheitlichkeit sein soll, hat er nicht erklärt, und ist dies um so weniger zu sehen, da wir die Funktionen der Zellen, welche in diese Schichten ihre Ausläufer senden, doch gar nicht kennen. Es sind doch dazu keine philosophischen Spekulationen nöthig, sondern es liegt an der Hand, dass, da diese Schichten konstant im Lobus opticus der Wirbelthiere vorkommen, dass sie auch eine physiologische Bedeutung haben müssen; wohl lässt sich über die speciellen Erklärungen derselben streiten, aber dass sie erklärt werden müssen, ist doch zweifellos<sup>1</sup>.

Es wäre noch wünschenswerth zu wissen, ob auf den Flächenschnitten durch die Retina oder durch den Lobus opticus der Wirbelthiere eine etwaige Regelmäßigkeit in der Anordnung der Nervenfasern besteht. Ich finde in der Litteratur keine Angaben darüber und glaube desshalb, dass dieselbe nicht vorkommt, sonst würde sie den zahlreichen Beobachtern kaum entgangen sein. Es bleibt uns also nur die Thatsache, dass die optischen Centra der Wirbelthiere eine äußerst gut entwickelte Schichtung, wie in ihren nervösen Elementen überhaupt, so auch speciell in den sogen. molekularen Schichten aufweisen; diese Eigenschaft haben die optischen Centra der Wirbelthiere mit denjenigen sämmtlicher anderer Thiergruppen, wo diese Centra zur deutlicheren Entwicklung kommen, gemeinsam. Wir können aber von den Wirbelthieren nicht mehr das behaupten, was wir bei den Arthropoden erkannt haben, und was auch für die Mollusken gilt, nämlich, dass die Stratifikation der nervösen Elemente sich nur in den optischen Centren und in keinem anderen Theil der nervösen Substanz dieser Organismen findet; denn bei den Wirbelthieren finden sich im Gehirn sehr mannigfache Gebiete, in welchen die Schichtung der nervösen Masse auch deutlich durchgeführt wird. Wir werden daraus schließen können, dass die Ursache, welche die optischen Centra in Schichten anordnet, auch in anderen Theilen des Gehirns thätig ist, oder, mit anderen Worten, dass die Gesetze, welche die nach einem optischen Reize entstehenden Vorgänge

<sup>1</sup> P. FLECHSIG hat bereits auf diese Schichtung als charakteristische Eigenschaft der optischen Centren der Wirbelthiere hingewiesen. (Die Lokalisation der geistigen Vorgänge. Leipzig 1896.)

beherrschen, mit den Gesetzen einiger anderer physiologischer (und psychologischer) Vorgänge etwas Gemeinsames haben müssen; worin aber diese Ähnlichkeit zu suchen ist, entzieht sich derzeit unserer Beurtheilung. —

Wir haben nun die Struktur der optischen Centra bei allen Thiergruppen, wo immer sie zur deutlichen Entwicklung gelangen, untersucht und gefragt, welche Eigenschaften für jede derselben charakteristisch ist, und ferner gesucht, ob alle optischen Centra überhaupt in irgend einer Eigenschaft übereinstimmen. Dabei haben wir den von den Autoren gepflegten Gedankengang verlassen, nämlich zu untersuchen, aus welchen Zellen einzelne Centren bestehen, und diese Zellen dann zu vergleichen, wir haben vielmehr das Typische an jedem Centrum hervorzuheben gesucht, es bestünde nun in welcher Eigenschaft immer; dabei ist es uns gelungen zu finden:

1) dass thatsächlich die optischen Centra der Thiere, sofern sie nur genug differenzirt sind, spezifische Strukturen haben;

2) dass eine Vergleichung dieser Centra bei verschiedenen Organismen typen möglich ist, wenn man nur von der vorgefassten Meinung sich losmacht, dass die nervösen Centra nicht anders aufgefasst werden können als Gruppen von Ganglienzellen resp. Leitungsbahnen;

3) dass alle optischen Centra, wenn sie nur eine hinlänglich hohe Entwicklungsstufe erlangt haben, darin einander ähnlich sind, dass sie eine ausgesprochene Schichtung ihrer nervösen Substanz besitzen;

4) dass nebst dieser ihnen gemeinschaftlichen Eigenschaft jeder Typus der optischen Centren einige specielle Eigenschaften hat, welche mit dem Organisationstypus jedes Organismus zusammenhängen.

Es wäre nun noch eine sehr schwierige Frage zu beantworten. Wir haben nachgewiesen, dass alle optischen Centren eine gemeinsame Eigenschaft haben; wir sollten also jetzt zur Aufstellung des Begriffes »optisches Centrum« kommen, denn die einer Mannigfaltigkeit gemeinsamen Eigenschaften zu einer Einheit zu bringen, heißt, den Begriff von dieser Mannigfaltigkeit aufzustellen, und dies muss als das letzte Erreichbare der vergleichenden Forschung betrachtet werden. Nun aber sieht ein Jeder die Schwierigkeit, welche in unserem Falle vorliegt; wir wissen nämlich nicht, was die Stratifikation in den optischen Centren bedeutet, mit welcher morphologischen oder physiologischen Eigenschaft der nervösen Substanz dieselbe zusammenhängt, wir sind zu derselben nur induktiv gelangt. Es ist

also möglich, dass nicht diese Stratifikation, sondern etwas uns bisher Unbekanntes, was ihr Grund ist, das eigentlich für die optischen Centra Charakteristische ist. Doch können wir aus unserem Beobachtungsmaterial so viel schließen, dass dieses uns Unbekannte sich immer dann als Stratifikation zeigt, wenn das optische Centrum einen bestimmten Grad der Differenzirung erreicht; bei den weniger differenzirten Augen (Augen der Würmer, vieler Mollusken, Frontal- augen der Insekten und Crustaceen u. ä.) ist zwar dieser uns unbekante Grund auch vorhanden, das Centrum ist aber noch zu elementar, auf dass jener Grund zum deutlichen Ausdrucke kommen würde. Wir können also die Stratifikation der optischen Centra als eine uns leicht sichtbare Manifestation der bisher unbekanntes allen optischen Centren gemeinsamen Eigenschaft nehmen und mit Hilfe derselben den Begriff des optischen Centrum folgendermaßen definieren:

Das optische Centrum (sämmtlicher Organismen) ist ein in seinen Eigenschaften als einheitliches Ganzes erkennbarer Theil des nervösen Centralorgans, welcher einerseits mit dem peripherischen Sehapparate, andererseits mit anderen Theilen der nervösen Centralorgane durch Nervenfasern zusammenhängt und aus mehreren Ganglien zusammengesetzt ist, welche nebst ihren speciellen und je nach dem Organisationstypus veränderlichen Eigenschaften immer eine ausgesprochene Stratifikation ihrer nervösen Substanz zeigen, wenn sie nur einen hinlänglich hohen Entwicklungsgrad erreichen.

Es wäre noch hinzuzufügen, was ein optisches Ganglion ist, oder vielmehr aus wie viel Ganglien das optische Centrum etwa der Wirbelthiere und dann das optische Centrum im Allgemeinen besteht, dies ist aber ein so schwieriges Problem, dass ich es lieber bei Seite lasse. Ganz gewiss wird man dabei die Eintheilung etwas anders durchführen müssen als in Retina und Lobus opticus.

### III. Von der specifischen Struktur der Geruchscentren.

Wenn ich im folgenden Theile der Abhandlung das Wort Geruchscentrum anwende, so mache ich den Fehler, dass ich das Wort Geruch, unter welches die diesbezüglichen Erscheinungen der menschlichen Physiologie subsumirt werden, auf Thiere übertrage, ohne dabei kontrolliren zu können, ob auch bei ihnen etwas vorkommt, das unseren subjektiven Empfindungen entsprechen würde. In neuerer Zeit ist

man gegen solche Wortübertragungen besonders empfindlich geworden und hat anstatt derselben neue Termini einzuführen gesucht, doch glaube ich, dass diese Empfindlichkeit etwas übertrieben wird. Ganz gewiss ist, dass man in der Physiologie und Histologie eine Unmasse von Namen eingeführt hat, welche weit besser nicht eingeführt wären, oder welche, wenn man sie erst heute bilden würde, ganz anders gebildet sein würden als sie es sind. Doch ist dieser Übelstand eine natürliche Folge des Fortschrittes der Wissenschaft, der allmählichen Umwandlung der Begriffe, welche unter ein Wort subsumirt werden. Die Worte Zelle, Ohr, Schwere, Masse etc. haben eine solche Veränderung ihrer Bedeutung annehmen müssen, und alle Versuche, die man gemacht hat, um z. B. das Wort Zelle durch eine geeignetere Bezeichnung zu ersetzen, haben nur neue Worte herbeigeführt, nicht das Alte weggeschafft, und die Folge davon ist nur eine noch größere Verwirrung. Es ist also empfehlenswerth, mit Ausnahme der seltensten Fälle die gut eingeführten Worte, auch wenn sie in irgend einer Hinsicht mangelhaft wären, zu behalten und ihre historische Berechtigung zu beachten. Wohl ist es aber sehr wichtig eine begriffliche Klarheit von den organischen Bildungen und Thätigkeiten anzustreben, auf dass man jederzeit weiß, was man unter einem Namen verstehen soll und was nicht. Es sei in dieser Hinsicht auf andere exakte Wissenschaften hingewiesen, wie man dort mit derlei Schwierigkeiten zu arbeiten weiß. In der Mathematik genügt ein ziemlich beliebig gewählter Buchstabe zur deutlichen Fixirung des Begriffes, und es ist selten etwas von Missverständnissen zu hören, obwohl derselbe Buchstabe mannigfachen Begriffen zur Bezeichnung zu dienen pflegt. Auch in der Physik bedeuten die Worte Schwere und Masse etwas ganz Anderes als im praktischen Leben und doch werden diese Worte nicht missdeutet, ausgenommen etwa von den Schülern, und ebenfalls in der Chemie, wo man auch nicht fürchtet, dass die Worte Verwandtschaft oder Atomgewicht den Forscher auf falsche Konsequenzen führen können, falls derselbe sich klar bewusst ist, für welche Begriffe diese Worte als Bezeichnungen dienen.

Ich werde im Folgenden als Geruchscentrum denjenigen Theil des nervösen Centralorgans nennen, von dem man bei dem Menschen mit solcher Gewissheit behaupten kann, dass er der Geruchsfunktion dient, wie von der Retina, dass sie auf das Licht reagirt; wir werden ferner bei den Arthropoden und Würmern ähnlich gebaute Centra, wie es die Geruchscentra der Menschen sind, finden und was die

ersteren betrifft, so werden wir auch auf Beobachtungen hinweisen können, welche es sehr wahrscheinlich machen, dass diese Centra wie die Geruchscentra des Menschen den Reaktionen auf die chemischen Eigenschaften der Umgebung dienen. Wir werden die morphologischen Ähnlichkeiten dieser Centra hervorzuheben suchen und auf Grund derselben schließen, dass sie auch wichtige physiologische Eigenschaften gemeinsam haben müssen — welche, das kann wohl a priori nicht gesagt werden. Wenn wir also diese Centra Geruchscentra nennen werden, behaupten wir dadurch nicht, dass alle ganz dieselbe Rolle spielen müssen wie die menschlichen; wir sind aber gewiss, dass bestimmte Eigenschaften der menschlichen Geruchscentra auch für die Funktion derjenigen der Arthropoden charakteristisch sind, welches uns, glaube ich, schon zur Anwendung des Wortes Geruchsorgan berechtigt.

Bei den Arthropoden, mit welchen ich wieder die Untersuchung beginnen will, wird die Geruchsfunktion, d. h. die Sinnesreaktionen auf chemische Substanzen, welche sich im Wasser und in der Luft befinden, fast allgemein in die Kopfanhänge lokalisiert. Ich werde hier nicht auf die ziemlich große Litteratur dieses Gegenstandes eingehen: es sei nur das allgemeine Resultat derselben erwähnt, dass nämlich an den Antennen der Insekten und an den ersten Antennen der Crustaceen nervöse Endorgane vorkommen, welche auf die Geruchsfunktion dieser Antennen hinweisen können, und physiologische Experimente bestätigen diese Ansicht; wohl aber wird die Geruchsfunktion nicht immer nur auf diese Antennen beschränkt, sondern ist wahrscheinlich auch in anderen Kopfanhängen lokalisiert.

Wir haben gar keine Vorstellung davon, mit welcher Gesetzmäßigkeit der Zusammenhang zwischen der chemischen Umgebung des peripheren Geruchsorgans und der Reaktion derselben stattfindet; das heißt, wir wissen weder bezüglich des Menschen, noch bezüglich der Thiere, nach welchem Gesetze die chemische Umgebung des Geruchsorgans geändert werden muss, auf dass die physiologischen Reaktionen desselben eine gesetzmäßige Reihe bilden könnten, sondern wir wissen nur im Allgemeinen, dass auf einige Änderungen der chemischen Beschaffenheit der Umgebung physiologische Änderungen im Geruchsorgan entstehen. Namentlich kennen wir in den peripheren Endigungen des Geruchsnerven nichts, was durch eine irgendwie auffällige Struktur darauf hinweisen könnte, dass in dieser peripheren Endigung die Ursache der spezifischen Reizbarkeit und der spezifischen Energie des Geruchsnerven liegt. Die Hypothese also, dass die Ursache

der spezifischen Energie des Geruchsorgans in der peripherischen Endigung liegt, ist bisher nicht auch nur annähernd thatsächlich begründet worden. Wir werden demnächst suchen, ob sich nicht etwas in dem nervösen Geruchscentrum selbst finden ließe, was als spezifische Eigenschaft des Geruchsorgans gelten könnte.

Der Nerv, welcher bei *Carcinus maenas* aus dem ersten Antennenpaar in das Gehirn führt, endigt in mehreren Theilen desselben; wir wollen von denselben nur den Theil beachten, welchen A. BETHE<sup>1</sup> Globulus nennt und welcher den wesentlichsten Theil desjenigen Gehirnabschnittes der Insekten und Crustaceen bildet (denn bei beiden ist derselbe in ähnlicher Form und Lage vorhanden), den H. VIALLANES in seinen Untersuchungen als Deutero-cerebron unterschieden hat. Neben diesen Globuli, welche uns speciell interessiren sollen, enthält dieses Deutero-cerebron noch eine Punktsubstanzmasse, welche in der Mitte des Gehirns liegt. Diese Globuli sind deshalb interessant, weil in ihnen Gebilde vorkommen, welche, wie unten gezeigt werden soll, nicht nur vielen Autoren aufgefallen sind, sondern gerade auf die Geruchsfunktion dieses Ganglion bezogen wurden. Dieses nervöse Centrum, welches im Folgenden Antennalganglion genannt werden soll, hat bei *Carcinus* eine etwas längliche Form, als ob es aus zwei sich theilweise durchdringenden Kugeln zusammengesetzt wäre; auf der Fig. 4, Taf. V ist ein Schnitt durch dasselbe bei schwacher Vergrößerung abgebildet. An der Peripherie ist es von einigen Ganglienzellengruppen bedeckt, welche aber weniger auffällig sind; sie haben verschiedene Größe und zahlreich ist namentlich der Typus derjenigen kleinen protoplasmaarmen Zellen vertreten, welche wir in den Augenganglien getroffen haben; ihre Ausläufer münden in den mittleren Theil des Ganglion, welcher wesentlich nur aus der Punktsubstanz zusammengesetzt ist, während die Zellen in demselben nur spärlich vertreten sind. In diesen mittleren Theil mündet auch der aus der Antenne kommende Geruchsnerv. In dem Fibrillengeflecht, welches nach außen wieder ziemlich gut abgegrenzt ist, obwohl nicht mehr so scharf wie bei den Augenganglien, kann man zwei halbkugelige Abschnitte, einen vorderen, d. h. der Antenne näheren und einen hinteren, mehr caudalwärts gelegenen Theil unterscheiden. Beide Theile sind mit einander durch feine Nervenfibrillen verbunden, wie es auf der Fig. 4, Taf. V. abgebildet ist. Die Punktsubstanz ist zuerst aus einer homogenen Grundmasse zusammengesetzt, welche sich mit Hämatoxylin schwach bläulich färbt und bei minder guter Kon-

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. 1898.

servirung coagulirt; ferner aus einem ganz unregelmäßigen Faser-gewirr aus einer Unmasse von Fibrillen zusammengesetzt, an welchen weder der Ursprung noch die Endigung zu entdecken ist. Auch weiß ich nicht, ob ich sie für Nervenfibrillen halten soll; sie sind nämlich ungemein fein und viel dünner als die Fäserchen, an welchen man mit Bestimmtheit ihren nervösen Charakter erkennen kann. In dieser Punktsubstanz liegen nun die oben schon erwähnten charakteristischen Gebilde<sup>1</sup>. Es sind dies pyramidenförmige Punktsubstanzknäuel, welche mit ihrer Spitze gegen die Mitte des Ganglion, mit ihrer Basis gegen seine Peripherie gerichtet sind; die Form derselben ist nicht absolut konstant, denn einige sind größer, andere kleiner, einige breiter und länger als andere; durchgängig sind diese Gebilde in dem vorderen Theile kleiner als diejenigen im hinteren. Ein solcher Punktsubstanzknäuel ist übrigens der ihn umgebenden Punktsubstanz ähnlich: er besteht aus der dunkelblau sich färbenden Grundsubstanz und aus dem Fibrillengeflecht; selten verirrt sich auch eine Zelle in ihn; er unterscheidet sich aber von der umgebenden Punktsubstanz erstens durch seinen dunkleren Farbenton und zweitens dadurch, dass das Fibrillengeflecht in ihm viel dichter ist als in der Umgebung. Der Übergang des Knäuels in die Umgebung geschieht ziemlich unvermittelt, so dass die Umrisse der Knäuel scharf sind; trotzdem bemerkt man aber, dass die Fibrillen des Knäuels mit denjenigen des gesammten Ganglion unmittelbar zusammenhängen, so dass der Knäuel nicht als ein in das Ganglion eingepflanzter Fremdkörper, sondern als eine Differenzirung dieses Ganglion selbst erscheint. Die Knäuel liegen gleich unter den oberflächlichsten Schichten der Punktsubstanz und in ziemlich regelmäßigen Abständen von einander; ihr peripherisches Ende erscheint wie abgeschnürt, so dass es scheint, als ob ein kleiner Punktsubstanzknäuel über der Basis des größeren pyramidenförmigen sitzen würde; namentlich an dem hinteren größeren Abschnitte des Ganglion ist es auffallend. Die vorderen Knäuel erscheinen wieder oft wie gespalten. An der inneren Ecke des Ganglion, nahe an dem größeren Abschnitte desselben, liegt eine dunklere Punktsubstanzgruppe, in welcher unregelmäßig vertheilt kleine kugelige dunkle Knäuel, wie undeutlich gefärbte Kerne aussehend, liegen.

Ich habe verschiedene Konservierungsflüssigkeiten und sehr mannigfache Färbungsmethoden geprüft, ob eine derselben diese

<sup>1</sup> A. BETHE bildet sie in der erwähnten Arbeit ab, im Texte finde ich aber keine Besprechung derselben.

Knäuel anders als die Umgebung färben würde, aber umsonst; immer erscheint die Grundsubstanz des Knäuels nur etwas dunkler als die übrige Grundsubstanz des Ganglion gefärbt und ihre Fibrillen haben dieselbe Farbe wie die übrigen, und sonst ist keine specielle Substanz dieser Knäuel zu finden; ihre Eigenthümlichkeit liegt nicht in den sie bildenden Substanzen, sondern in der eigenthümlichen Verdichtung der diffus im Ganglion vorkommenden Masse.

Die beschriebenen pyramidenförmigen Punktsubstanzknäuel des Antennalganglion von *Carcinus* bilden die spezifische Eigenschaft dieses Centrums, denn dieselben befinden sich in dieser Anordnung und Form immer in demselben, sind aber in keinem anderen nervösen Centrum von *Carcinus*, weder im Gehirn noch im Bauchstrang vorhanden. Diese Thatsache dürfte uns zwar zu der Vermuthung berechtigen, dass diese Gebilde eine spezifische physiologische Rolle spielen, und die Thatsache, dass das Antennalganglion von *Carcinus* als Geruchscentrum fungirt, dürfte uns auch zu der Hypothese berechtigen, dass die pyramidenförmigen Punktsubstanzknäuel bei den Geruchsreaktionen eine beachtenswerthe Rolle spielen, aber wir würden gar nicht berechtigt sein, dieselben für eine spezifische Eigenschaft der Geruchscentra überhaupt zu erklären. Um dies thun zu können, müssen wir uns zuerst nach anderen Geruchscentren umsehen, ob und wie diese Gebilde auch dort vorkommen.

Bei *Astacus fluviatilis* hat das Antennalganglion K. R. KRIEGER<sup>1</sup> eingehend studirt. Auch hier ist die Form des gesammten Ganglion annähernd dieselbe wie bei *Carcinus*, die Zellen und die Punktsubstanz sind ganz ähnlich und in der Punktsubstanz liegen sehr ähnliche Gebilde wie bei *Carcinus*; in dem vorderen Abschnitte liegen bei *Astacus* ähnliche pyramidenförmige Knäuel (Pyramiden nennt sie KRIEGER), und sind auch ähnlich wie bei *Carcinus* angeordnet; in dem proximalen Stück fehlen aber die Pyramiden, anstatt derselben liegen hier unregelmäßig in der Punktsubstanz zerstreut Knäuel, welche drei-, vier- und mehreckige Form haben und großen Zellen ähnlich sind, nur dass in denselben kein Kern enthalten ist; die kleinen Knäuel, welche mit der sie umgebenden Punktsubstanz einen Anhang an dem Ganglion von *Carcinus* bilden, sind bei *Astacus* nicht zu finden; möglich dass dieselben mit der Substanz des hinteren Abschnittes zu einem Gebilde verschmelzen; auch die abgeschnürten Enden der Pyramiden fehlen bei *Astacus*, so dass überhaupt der

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. XXXIII. 1880.

Bau des Antennalganglion bedeutend einfacher ist als bei *Carcinus*. Auch bei *Astacus* ist kein anderer Theil der nervösen Centralorgane zu finden, in welchen ähnliche Elemente zur Entwicklung gelangen wie in dem Antennalganglion.

Eine andere Modifikation dieses Centrum finden wir bei *Squilla mantis* (Fig. 11, Taf. IV). An unserer Abbildung finden wir ganz nach vorn einen Punktsubstanzballen, welcher Nervenfasern in den Augienstiel aussendet; wir werden ihn im dritten Theile dieser Abhandlung besonders erwähnen. Hinter diesem Ballen befindet sich das nervöse Centrum, in welches die aus der ersten Antenne kommenden Fasern münden. Wieder wie bei *Carcinus* und *Astacus* besteht dieses Centrum aus zwei Abschnitten, von welchen aber der vordere hier viel größer ist als der hintere. Beide bestehen aus dem Fasergewirr der Punktsubstanz und sind unter einander durch feine Nervenfasern verbunden. Nun liegen aber in dem vorderen größeren Gebilde keine Pyramiden, sondern kleine dunkle rundliche Knäuel, zwar unregelmäßig vertheilt, aber doch hauptsächlich die oberflächlicheren Schichten einnehmend. Jeder Knäuel hebt sich gegen die Umgebung sehr scharf hervor, namentlich bei schwacher Vergrößerung, so dass man sehr leicht irrthümlich diese Gebilde für Zellen halten könnte. Bei besserer Durchsicht überzeugen wir uns aber, dass diese Gebilde dieselbe Struktur haben wie die pyramidenförmigen Knäuel bei *Carcinus*. Auf der Fig. 10, Taf. IV ist ein solches Knäuel von *Squilla* bei starker Vergrößerung abgebildet. Wir finden die dunkle homogene Grundsubstanz, in welcher sich ein Netz feiner Fibrillen ausspannt, welche mit dem Fibrillengeflecht der übrigen Punktsubstanz kontinuierlich verbunden ist; keine Spur von einem Kern oder von den Verästelungen dieses Gebildes nach der Art der Zellen oder von irgend welchen Zellenstrukturen; nichts Anderes als die rundliche Form und die dunkle Farbe erinnert an die Zellen, wohl aber färben sich die eigentlichen Zellenkerne viel dunkler und auch das Protoplasma, wo es einen Kern umgiebt, ist etwas dunkler als diese Gebilde gefärbt; wir haben also in diesen Knäueln Gebilde sui generis vor uns. Der hintere Abschnitt des Riechcentrums von *Squilla* besitzt wieder in der Punktsubstanz unregelmäßige, größere dunkle Ballen eingeschlossen, welchen nur die pyramidenförmige Form und regelmäßigeren Anordnung fehlt, um sich mit den Pyramiden von *Carcinus* zu decken. Die Bauchganglien von *Squilla* habe ich nicht untersucht und weiß nicht, ob dort ähnliche

Gebilde vorkommen; jedenfalls sind sie nicht in anderen Gebieten des Gehirns zu finden.

Die spezifischen Strukturen, welche in dem Antennalganglion von *Homarus vulgaris* vorkommen, habe ich bei einer anderen Gelegenheit beschrieben<sup>1</sup>. Das Centrum besteht auch hier aus zwei Abschnitten, dem vorderen größeren und dem hinteren kleineren. In dem größeren Theile sind die Punktsubstanzknäuel folgendermaßen vertheilt. Gleich unter der Oberfläche des Ganglion liegen kleine kugelförmige Knäuel, ganz ähnlich denen von *Squilla*; sie bilden hier aber eine einfache Schicht; unter jedem dieser Knäuel liegt gegen die Mitte des Ganglion gerichtet eine kleine dunkle Pyramide; diese Pyramiden sind viel kleiner als die von *Astacus* und *Carcinus*, nur etwa so breit als die kleineren Knäuel von *Squilla* und etwa zweimal länger; sie bilden auch eine konzentrische Schicht; unter denselben, noch näher gegen die Mitte des Ganglion liegen mehrere Schichten von etwas größeren Knäueln, von welchen jeder in der Mitte hohl ist und oft daselbst ein kleines dunkel sich färbendes Körnchen besitzt, so dass diese Knäuel auf dem Durchschnitte wie kleine Kränzchen aus dunkler Punktsubstanz gebildet erscheinen. In der Mitte des Ganglion endlich, etwas dem hinteren Theile genähert, liegt eine Gruppe von kleinen aber sehr dunkel sich färbenden rundlichen Knäueln, welche an analoge Gebilde von *Carcinus*, die wir oben beschrieben haben, erinnern. Der hintere Theil des Centrums ist bei *Homarus* ganz wie bei *Squilla* gebaut; derselbe enthält große unregelmäßige Ballen dunkler Punktsubstanz. Wahrscheinlich eine ähnliche Struktur wie das Antennalganglion von *Homarus* hat dasjenige von *Nephrops*, wenigstens schließe ich aus der Abbildung, welche G. BELLONCI<sup>2</sup> von diesem Centrum giebt, dass in demselben ähnliche Knäuel vorkommen wie bei *Homarus*.

Auch bei anderen Crustaceen sind in den nervösen Centren, aus welchen das erste Antennenpaar innervirt wird, dunkle Punktsubstanzknäuel vorhanden, welche sich ohne Schwierigkeit mit analogen Gebilden der obenerwähnten Krebse vergleichen lassen. Es hat dieselben G. BELLONCI<sup>3</sup> von *Nephrops* und von mehreren Isopoden beschrieben und auf die Riechfunktion des Antennalganglion zurückgeführt, welches er Lobus olfactorius nannte. Von den niederen Crustaceen seien zuerst die Cladoceren erwähnt, bei welchen das

<sup>1</sup> Arch. d'anat. microsc. 1898.

<sup>2</sup> Atti dei Lincei 1882.

<sup>3</sup> Mem. delle Sc. di Bologna 1880.

Geruchscentrum von P. SAMASSA<sup>1</sup> beschrieben wurde. Nach diesem Autor liegen in dem Gehirn von *Sida* dichtere Anhäufungen der Punktsubstanz, welche SAMASSA Markballen nennt; dieselben zeigen große Gesetzmäßigkeit in ihrem Auftreten, und es ist leicht nach ihrer Lage die Regionen des Gehirns zu unterscheiden. Auch SAMASSA spricht von diesen Gebilden als von Centren für den Geruchssinn und analogisirt sie mit ähnlichen Gebilden bei den höheren Krebsen. Bei *Apus* sind diese Strukturen ebenfalls leicht zu finden und zwar im untersten Theile des Gehirns als rundliche dunkle Flecken in der Punktsubstanz. Besser entwickelt sind sie schon bei den Amphipoden, wo ich sie bei *Gammarus* sah, und bei den Isopoden. Schon bei *Sphaeroma* kann man nach der Lage der Knäuel, wie nach der Form des ganzen Ganglion, auf die doppelte Anlage derselben schließen.

Das Riechcentrum der Insekten ist analog dem der Crustaceen gebaut. Der aus der Antenne kommende Nerv endigt hier ebenfalls in einem Ganglion, welches aus ähnlichen Elementen, wie dasjenige der Crustaceen zusammengesetzt ist. Nur ist eine Verdoppelung weit weniger deutlich entwickelt als bei den Decapoden. Die Knäuel liegen hier in der Form von größeren ziemlich abgerundeten, gegen ein Ende zugespitzten dunklen Ballen in der Punktsubstanz; durch das zugezupitzte Ende (welches aber nicht immer gegen das Centrum des Ganglion gerichtet werden muss wie bei den höheren Krebsen) dringen in diese Knäuel die Fibrillen, welche dann in denselben ein dichtes Geflecht bilden. Auf der Fig. 5, Taf. IV sind die Umrisse aller Knäuel aus einem Schnitte durch das Antennalganglion von *Zygaena*, auf der Fig. 4, Taf. IV von einem Sphingiden abgebildet und auf der Fig. 9, Taf. IV sind zwei Knäuel stark vergrößert gezeichnet, an welchen neben dem Fibrillengeflecht dunkle Flecken sichtbar sind, welche von der dunkelgefärbten Grundsubstanz herkommen und welche darauf hinzuweisen scheinen, dass das ganze Gebilde wahrscheinlich aus mehreren partiellen Knäueln zusammengesetzt ist. Die Knäuel in dem Antennalganglion der Insekten sind von allen Naturforschern konstatirt worden, welche das Gehirn der Insekten untersucht haben; bereits F. LEYDIG<sup>2</sup> hat diese Strukturen gesehen, aber dieselben für große kernlose Ganglienzellen gehalten und dieser seiner Deutung folgte RABL-RÜCKHARDT<sup>3</sup>. DIETL<sup>4</sup> und

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

<sup>2</sup> Vom Bau des thierischen Körpers. 1864.

<sup>3</sup> REICHERT's Arch. f. Anat. 1875.

<sup>4</sup> Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.

FLÖGEL<sup>1</sup> haben dann ihr wahres Wesen als dichtes Punktsubstanzgeflecht erkannt und auch für sie die spezifische Rolle der Geruchsfunktion postulirt; auch VIALLANES erwähnt dieselben in seinen mannigfachen Untersuchungen über das Insektengehirn und F. C. KENYON<sup>2</sup> hat dieselben bei der Biene mit Silberbichromat imprägnirt und Figuren erhalten, welche nach ihm sehr an die Abbildungen erinnern, welche G. RETZIUS von den Glomeruli olfactorii der Wirbelthiere giebt.

Auch bei anderen Arthropodengruppen sind analog gebaute Riechcentra beschrieben worden. H. VIALLANES<sup>3</sup>, welcher das Gehirn von *Limulus* untersucht hat, beschreibt in demselben eine abgerundete Punktsubstanzmasse, welche ganz an der Stelle der Antennalganglien anderer Arthropoden liegt und zeichnet in derselben dunkle Flecke, an welchen gleich zu erkennen ist, dass sie den oben beschriebenen Knäueln entsprechen. Auffallenderweise erwähnt VIALLANES diese Gebilde im Texte nicht, und erklärt überhaupt die Bedeutung dieses Ganglion für unbekannt, obwohl er bei anderen Arthropoden das Antennalganglion als Riechcentrum beschrieben hat.

Ebenfalls bei den Arachniden befinden sich diese Strukturen, wie wir aus der Fig. 5, Taf. V gleich erkennen, und zwar als rundlich in einem Punktsubstanzballen lokalisirte Knäuel. Dass sie bei den Myriopoden vorkommen, wissen wir aus den Untersuchungen von ST. RÉMY. Derselbe nennt sie geradezu »glomerules olfactives« und beschreibt sie bei *Julus* und *Glomeris*, ja sogar bei *Peripatus*. Es kann also behauptet werden, dass bei sämtlichen Arthropodengruppen innerhalb des Gehirns sich ein scharf begrenzter Theil der Punktsubstanz befindet, welcher dunkelgefärbte dichte Punktsubstanzknäuel enthält, und wo er gut differenzirt ist (wie bei den höheren Crustaceen) eine Verdoppelung mehr oder weniger durchgeführt zeigt, und welcher nach allen bisherigen Erfahrungen sich als nervöses Centrum des Geruchssinnes erweist.

Nun scheint aber auch ein Theil des Gehirns bei den Würmern ähnlich differenzirt zu sein, wie die oben erwähnten Gebilde; leider sind meine Kenntnisse über die Histologie des Würmergehirns sehr spärlich. Ich finde in dem sogenannten Oberschlundganglion von *Nephelis*, welches ebenfalls aus peripheren Ganglienzellen und centraler Punktsubstanz besteht, in dieser einen scharf begrenzten Abschnitt, welcher gleichfalls aus etwas dunkler sich färbenden Punkt-

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. XXX. Suppl. 1878.

<sup>2</sup> Amer. Natural. Vol. XXXI.

<sup>3</sup> Le cerveau de la limule. Ann. de sc. nat. Zool. 1894.

substanzknäueln besteht und ich finde bei G. RETZIUS<sup>1</sup> eine Mittheilung, welche wahrscheinlich auch hierher gehört. Er bemerkte nach der Methylenblaufärbung im vorderen Theile des Gehirns der Polychäten einen rundlichen oder rundlich ovalen Hügel, welcher offenbar aus Nervensubstanz besteht; mit Methylenblau färbt sich in demselben eine Menge Körner oder Körperchen verschiedener Größe. Die Substanz soll gewissermaßen der Punktsubstanz der Arthropoden ähnlich sein. Vielleicht hat RETZIUS in diesen Körperchen Analoga der Knäuel vor sich gehabt.

Ich habe vergebens bei den Mollusken nach einem Gehirntheil nachgeforscht, welcher durch seine Struktur an die Riechcentra der Arthropoden erinnern würde. In dem Gehirn von *Helix* finden sich zwar hier und da dichtere Stellen innerhalb der Punktsubstanz, aber dieselben treten erstens wenig deutlich gegen die Umgebung hervor und sind zweitens nicht an bestimmte Stellen lokalisiert. Ebenfalls fand ich keine größeren Knäuel in der Punktsubstanzmasse, welche in den Fühlern von *Helix* liegt und mit der Riechfunktion in einem Zusammenhang stehen könnte. Ich habe auch das Gehirn von *Loligo* untersucht und auch in diesem keine Stelle gefunden, welche als Riechcentrum in unserem Sinne gedeutet werden könnte. Ich finde nur bei B. RAWITZ<sup>2</sup> eine Bemerkung, welche auf analoge Bildungen, wie es die Knäuel im Riechcentrum sind, hinweisen könnte. Er beschreibt nämlich in dem Visceralganglion von *Pecten* ein Gebilde, welches er »spongiöse Substanz« nennt, und welches nach der Abbildung zu schließen den Punktsubstanzknäueln ähnlich ist; »in dieser Substanz finden sich (nach RAWITZ) keine Nervenzellen, auch keine Schaltzellen; sie unterscheidet sich von der Marksubstanz durch ihr Aussehen. Denn während letztere das bekannte centrale Nervenetz bildet, hat erstere keinerlei Andeutung davon, vielmehr erscheint sie bei starken Vergrößerungen wie durchsetzt von feinen, kaum punktförmigen Löchern und gewinnt dadurch das Aussehen eines sehr feinporigen Badeschwammes«. Im Ganzen kennen wir also bisher in dem centralen Nervensystem der Mollusken keine spezifischen Strukturen, welche auf ihre Riechfunktion bezogen werden könnten; entweder ist bei denselben der Geruchsinn wenig lokalisiert (was sehr wahrscheinlich ist), oder sind die demselben dienenden Strukturen nicht auf dieselbe Art, wie bei anderen Organismen entwickelt. Jedenfalls bleibt in Bezug auf die Mollusken eine empfindliche Lücke

<sup>1</sup> Biol. Untersuchungen. N. F. VII. 1895.

<sup>2</sup> Jenaische Zeitschr. XX. N. F. XIII.

in unserer Beweisführung, dass überall, wo ein deutlicher Geruchsinn und ein ziemlich hoch entwickelter Organismus vorkommt, auch bestimmte centrale Strukturen, welche diesem Sinn dienen, vorhanden sein müssen.

Ein gut entwickeltes Riechcentrum finden wir aber bekanntlich wieder bei den Wirbelthieren. Die marklosen Nervenfasern, welche aus der Riechschleimhaut entspringen, gruppieren sich in kleine Bündelchen und endigen proximal in einem nervösen Gebilde, welches in seiner Gesamtheit *Bulbus olfactorius* genannt wird, und dessen spezifischer und allgemein bekannter Theil die *Glomeruli olfactorii* sind, nämlich rundliche, dunkler als die Umgebung sich färbende Gebilde, welche in die oberflächliche faserige Substanz des *Bulbus* eingepflanzt sind, und eine besondere Schicht, das *Stratum glomerulosum*, in demselben bilden. Auffallend ist, dass bei einigen Säugethiergruppen (z. B. den Nagern) der *Bulbus* in zwei Theile gesondert ist, von welchen der kleinere (accessorische) mit seinen unregelmäßig gruppirten *Glomeruli* so zu sagen einen Anhang an dem größeren bildet. Die *Glomeruli* bestehen aus dem Geflecht feiner Nervenfibrillen, welche einerseits aus dem Geruchsnerve, andererseits aus den centralwärts gelegenen Theilen (*Mitralzellen* etc.) herkommen, und aus feinen Blutkapillaren.

Die Ähnlichkeit dieser *Glomeruli*, von deren Beziehung zu der Riechfunktion Niemand zweifelt, mit den Punktsubstanzknäueln in dem Gehirn der Evertebraten, speciell der Arthropoden, ist so frappant, dass diese beiden Gebilde mehrere Mal schon morphologisch wie physiologisch analogisirt worden sind; G. BELLONCI<sup>1</sup>, ST. RÉMY<sup>2</sup> u. A. haben auf diese Analogien hingewiesen, wie schon oben bemerkt wurde. Die Ähnlichkeit besteht zuerst darin, dass die *Glomeruli* der Wirbelthiere wie die Knäuel der Wirbellosen eine ähnliche äußere Form, innere Struktur und eine ähnliche Lagerung im nervösen Centrum haben (indem sie eine Schicht an der Peripherie desselben bilden), aber sie sind auch physiologisch einander ähnlich, da beide für nervöse Centra charakteristisch sind, welche der Geruchsfunktion obliegen.

Ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen beiden liegt aber darin, dass bei den Wirbelthieren das Riechcentrum den vordersten Kopfabschnitt, bei den Arthropoden aber erst den zweiten, den hinter den Augen folgenden, bildet.

<sup>1</sup> l. c.<sup>2</sup> l. c.

Wenn wir jetzt die specifischen Strukturen der Riechcentra mit denjenigen der optischen Centren vergleichen, so finden wir in den ersteren eine weit größere Mannigfaltigkeit als in den letzteren. Die sichtbaren Unterschiede zwischen dem Antennalganglion von *Homarus* und *Astacus* sind viel bedeutender als die Unterschiede zwischen den optischen Centren etwa bei *Astacus* und *Musca*. Trotzdem lässt sich ein Begriff des Geruchscentrum überhaupt bilden, ähnlich wie oben derjenige des optischen. Wir müssen dabei von den speciellen Unterschieden in der Ausbildung derselben abstrahiren und nur das Gemeinsame aller Geruchscentra hervorheben; auf diese Art gelangen wir zu folgender Definition des nervösen Geruchscentrum:

Das Geruchscentrum ist ein räumlich wie strukturell selbständiger Theil der nervösen Centralorgane, welcher einerseits mit dem peripheren Sinnesorgane, andererseits mit anderen Theilen des Centralnervensystems durch Nervenfasern in Verbindung steht und in seinem nervösen Geflecht dichtere Knäuel desselben in einer oder mehreren mehr oder weniger concentrischen Schichten enthält.

Es ist sehr schwierig, diese morphologische Vorstellung von dem Geruchscentrum mit irgend welchen physiologischen Erscheinungen zu verknüpfen, da wir fast gar nichts davon wissen, was physiologisch so ein Glomerulus bedeutet, oder etwa, mit welchen physiologischen Unterschieden die Unterschiede in der Ausbildung der Geruchscentra bei verschiedenen Arthropoden verbunden sind. An diesem konkreten Falle sehen wir wieder, wie ganz spärlich, ja minimal unsere Kenntnisse von der Funktion der feinsten Elemente der nervösen Substanz sind, da wir uns gar keine auch nur entfernte Vorstellung oder nur Ahnung darüber machen können, wie ein Punktsubstanzknäuel mit der Reaktion des Organismus auf die chemischen Veränderungen seiner Umgebung zusammenhängt. Warum ist für die Sehcentra die Schichtung, für die Geruchscentra die knäueiförmige Anordnung der nervösen Substanz das Wesentliche? Warum erscheinen in den optischen Centren trotz der Schichtung Strukturen, welche an die Knäuel der Geruchsorgane sehr erinnern, wie die palissadenartig angeordneten Punktsubstanzgebilde im ersten Ganglion der Arthropoden oder die körbchenartigen Endigungen der Opticusfasern im Lobus opticus der Wirbelthiere? Diese und ähnliche Fragen sind Probleme, welche heute Niemand zu beantworten weiß, und welche doch beantwortet werden müssen, wenn man aus den vagen Speku-

lationen über die Funktionen der nervösen Centra auf das Gebiet einer exakten Begriffsbildung übergehen soll. —

Im Vorhergehenden ist nachgewiesen worden, dass innerhalb der nervösen Centralorgane, welche den Licht- und Geschmacksreaktionen der Organismen dienen, bestimmte Strukturen vorkommen, welche als specifisch für dieselben erkannt wurden. Es ist auffallend, dass es eben diese zwei Arten von Sinnesreaktionen sind, welche sich durch specielle nervöse Centren gegenüber den anderen hervorheben, denn in der That ist es mir nicht gelungen, etwa specifische Strukturen für den Tastsinn zu entdecken, obwohl nicht zu zweifeln ist, dass auch diese in irgend einer Form aufgefunden werden können; auch die Gehörcentra machen sich nicht durch besondere Strukturen auffällig. Ich werde im nächsten Kapitel nachweisen, dass in verschiedenen Theilen der nervösen Centralorgane specifische Strukturen von unbekannter physiologischer Bedeutung vorkommen, und ich bin dessen gewiss, dass bei den künftigen, von den jetzigen Theorien unabhängigen Untersuchungen der nervösen Centralorgane, noch viele solche Strukturen entdeckt sein werden, und dass es gelingen wird, für dieselben auch die bestimmten physiologischen Funktionen zu finden; trotz alledem wird aber an der Thatsache nichts verändert werden können, dass die optischen und Geruchscentra gegenüber den anderen durch ihre Struktur besonders auffällig sind. Womit diese Thatsache zusammenhängt, ob damit, dass das Sehen und Riechen überhaupt mehr complicirter Strukturen bedarf als andere Sinnesfunktionen, oder ob das Sehorgan und das Geruchsorgan aus unbekanntem Ursachen allgemein eine größere Rolle in dem Leben der Organismen spielen als andere Sinnesorgane, das Alles bleibt heute einer wissenschaftlichen Diskussion unzugänglich.

#### IV. Über andere specifische Strukturen des centralen Nervensystems.

In diesem Kapitel könnte ich zuerst auf die ermittelten Thatsachen hinweisen, welche die Struktur verschiedener Theile des menschlichen Gehirns und überhaupt jedes nervösen Centralorgans betreffen. Diese Thatsachen sind allgemein bekannt, und darum genügt es, nur der Vollständigkeit halber auf dieselben hinzuweisen. Jeder Theil des Wirbelthiergehirns hat etwas Specifisches an sich: seine Lage gegenüber anderen Gehirnthteilen, die Art seiner nervösen Verbindungen, die specifischen Nervenfaserverzweigungen, die Form und innere Struktur der Zellkörper etc. Nach diesen Eigenschaften kann man verschiedene mehr oder weniger gut charakterisirte Centra

im Gehirn unterscheiden. Die histologischen Eigenschaften jedes Centrums bilden dann zusammen seine spezifische Struktur. Je weniger differenziert ein Theil des Nervensystems ist, desto weniger deutlich sind seine spezifischen Strukturen: weniger deutlich im Rückenmark als im Gehirn, weniger deutlich bei den Evertebraten als den Wirbelthieren. Aber auch bei den Wirbellosen sind (neben den oben beschriebenen) sehr deutliche spezifische Strukturen, wie im Bauchmark, so im Gehirn vorhanden; ich weise nur auf die histologischen Untersuchungen von H. VIALLANES<sup>1</sup>, St. RÉMY<sup>1</sup> und Anderer hin, welche verschiedene Bezirke des Arthropodengehirns nach der Struktur der Punktsubstanz unterscheiden. Derlei spezifische Strukturen sind nichts weniger als unbekannt; es ist aber noch nöthig (und dies ist das Wesentlichste), diese Strukturen mit einander zu vergleichen, das Gemeinsame und das Unterscheidende derselben hervorzuheben, und auf diese Weise eine feste Grundlage dafür zu bauen, was eigentlich ein nervöses Centralorgan, ein Gehirn oder ein Nervensystem überhaupt ist.

Ich selbst will in diesem Kapitel auf einige weniger bekannte Strukturen hinweisen, deren physiologische Bedeutung ich nicht kenne, welche ich aber für sehr wesentlich für die Auffassung des Baues des centralen Nervensystems halte; obwohl ich dieselben selbst nur bei den Arthropoden studirt habe, so wird es mir wieder möglich sein, deren Analoga bei allen höheren Thierklassen nachzuweisen.

Ich habe schon einmal<sup>2</sup> darauf hingewiesen, dass im vierten optischen Ganglion der Decapoden und in deren Thorakalganglien bestimmte Strukturen innerhalb der Punktsubstanz angetroffen sind, welche ich damals »noeuds« (Knoten) genannt habe. Die Resultate einer weiteren Untersuchung dieser Gebilde sollen hier mitgetheilt werden. Das vierte Ganglion opticum der Decapoden ist, wie im ersten Theile dieser Abhandlung bemerkt wurde, ganz anders gebaut als die drei distal von demselben liegenden Ganglien und die Unterschiede betreffen hauptsächlich die Struktur der Punktsubstanz. Es sind wohl auch die Ganglienzellen dieses Ganglion von denen der distal liegenden in so fern verschieden, als sie im Allgemeinen größer sind und eine deutlichere Protoplasmaschicht besitzen als die kleinen Zellen der drei ersten Ganglien, aber dieser Unterschied ist nicht sehr auffallend. Dagegen findet man hier an der Punktsubstanz keine regelmäßige Vertheilung der Fibrillen und im Allgemeinen ist

---

<sup>1</sup> l. c.    <sup>2</sup> Arch. d'anat. micr. 1898.

ihr Geflecht auch etwas lockerer; größere, mehr oder weniger abgerundete Ballen derselben, ihrer Orientirung und Form nach bei allen Decapoden ziemlich konstant, sind durch mannigfach verlaufende Nervenfasern unter einander verbunden. Bei den niederen Crustaceen und den Insekten fehlt dieses Ganglion als ein selbständiges Gebilde, wahrscheinlich ist es bei den Insekten theilweise im dritten optischen Ganglion, theilweise im Gehirn enthalten. Die erwähnten Punktsubstanzballen dieses Ganglion haben aber doch eine Struktur innerhalb deren Punktsubstanz, nach welcher sie von einander unterschieden werden können, und welche in einigen derselben sehr deutlich hervortritt. Der Punktsubstanzballen, welcher gleich hinter dem dritten Ganglion liegt, besteht aus einer scharf genug begrenzten Punktsubstanzmasse, welche durch ihre etwas dunklere Färbung sich gegenüber der Umgebung ziemlich deutlich hervorhebt. Es dringen in dieselbe Fasern aus dem dritten Ganglion hinein und verlassen sie am proximalen Ende, um in andere Ballen des vierten Ganglion einzudringen. Schon bei schwacher Vergrößerung beobachtet man in diesem Ballen kleine dunkle Knäuel, welche, obwohl der Größe nach kleiner, den Knäueln in dem vorderen Theile des Antennalganglion von *Squilla* auffallend ähnlich sind. Sie sehen wie helle Kerne aus, denen aber die chromophilen Theile fehlen, und welche durch keinen scharfen Kontour gegen die Umgebung abgegrenzt sind; sie liegen lose bei einander, ohne eine Gesetzmäßigkeit in der Vertheilung zu zeigen: sie liegen wie an der Oberfläche so auch in der Mitte des Ballens. Es ist nicht möglich, dieselben etwa für Kunstprodukte zu halten, denn sie befinden sich in jedem Präparat aus dem vierten Ganglion eines beliebigen Decapoden und zwar (in dieser Form) nur an dieser Stelle, also scharf lokalisirt. Bei stärkeren Vergrößerungen (Fig. 8 und 2, Taf. IV) findet man an intensiv mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten, dass diese Knäuel aus Punktsubstanz bestehen, welche innerhalb der Ganglien ein ziemlich dichtes Geflecht bildet, in bestimmten Punkten aber zu besonders dichten Knäueln sich kondensirt; nebstdem ist auch die homogene Grundsubstanz an diesen Stellen dunkler gefärbt. Ich kann nichts Bestimmteres über dieselben sagen: keine andere auffallende Eigenschaft vermochte ich an denselben zu beobachten. Das vierte Ganglion ist wegen seiner verschiedenartigen Punktsubstanzballen sehr complicirt gebaut und es ist namentlich bei verschiedenartig orientirten Schnitten oft sehr schwierig, seine verschiedenen Theile wiederzuerkennen; die erwähnten Knäuel treten aber immer so deutlich hervor,

dass man nach deren Lage andere Stellen in diesem Ganglion leicht orientirt. Welche physiologische Rolle können diese kleinen Knäuel haben? Wir erinnern uns gleich, dass die Punktsubstanzknäuel im ersten optischen Ganglion der Arthropoden und die Knäuel in den Riechcentren derselben diesen Gebilden analog sind; wir können es für wahrscheinlich halten, dass auch ihre Funktion in irgend Etwas derjenigen jener Gebilde ähnlich sein wird; jedoch, worin diese Ähnlichkeit besteht, darüber können wir uns heute keine Vorstellung machen.

Nun finden sich ganz ähnliche Knäuel wie die des vierten optischen Ganglion der Decapoden in sehr verschiedenen anderen Theilen des Centralnervensystems der Arthropoden, doch immer ganz bestimmt lokalisirt. Ich finde sie namentlich an folgenden Stellen:

1) In einem großen Anhang des vierten optischen Ganglion, welcher durch feine Nervenfibrillen mit dem Antennalganglion verbunden ist; es sind die Knäuel desselben jedoch sehr wenig deutlich.

2) In einem kleinen Ganglion, welches am vorderen Theile des Crustaceengehirns liegt und welches mit den optischen Ganglien in Verbindung steht; die Knäuel sind hier sehr klein aber deutlich; diese Knäuel sind auf der Fig. 11, Taf. IV bei schwacher Vergrößerung aus dem Gehirn von *Squilla* abgebildet.

3) In einem kleinen Anhang bei dem Antennalganglion einiger Crustaceen, wie bei der Beschreibung derselben von *Carcinus* und *Homarus* bereits erwähnt worden ist. — In keinem anderen Gehirntheil der Crustaceen finde ich deutliche Knäuel dieser Art entwickelt.

4) In den kelchförmigen Gebilden am vorderen Gehirnabschnitt der Insekten, wo die Knäuel dicht an einander gruppiert sind. F. C. KENYON<sup>1</sup> hat diese Stelle (welche bekanntlich mit den sogenannten psychischen Funktionen der Insekten in Beziehung gebracht wird) mit Silber imprägnirt und daselbst körbchenartige Nervenendigungen gefunden, etwa denjenigen ähnlich, wie sie aus dem Kleinhirn des Menschen beschrieben werden, wo sie aber bestimmte Ganglienzellen umfassen, welche bei den Insekten fehlen; man könnte diese Knäuel auch mit sehr elementaren Glomerulis des Riechcentrums vergleichen. — Die Kelche sind ebenfalls die einzige Stelle im Gehirn der Insekten, wo ich deutliche Punktsubstanzknäuel gesehen habe; in den Thorakalganglien der Insekten habe ich keine deutliche Knäuel gesehen; auch nicht in den Abdominalganglien.

<sup>1</sup> Amer. Natural. Vol. XXXI.

5) Nach den Untersuchungen von ST. RÉMY<sup>1</sup> im Gehirn der Myriopoden an nicht näher präcisirtem Orte. ST. RÉMY sagt nämlich, dass neben den Glomeruli olfactorii (wie er die großen Knäuel des Antennalganglions nennt), im Gehirn von *Julus* noch Stellen vorkommen, wo die Punktsubstanz ähnlich, wohl aber auf noch kleinere Punkte verdichtet ist. Er hält es für möglich, dass diese kleinen punktförmigen Verdichtungen der Punktsubstanz mit einigen anderen Sinneserscheinungen (als die Glomeruli olfactorii) in Beziehung stehen.

6) Ähnliche Gebilde beschreibt ST. RÉMY auch im Gehirn von *Peripatus*.

7) Sehr auffallend sind ferner diese Knäuel im Gehirn der Arachniden, wo auf das Vorhandensein derselben ebenfalls ST. RÉMY hingewiesen hat, und wo ich selbst Gelegenheit fand, dieselben zu untersuchen. Proximal von dem optischen Ganglion von *Epeira*, dessen Struktur im ersten Kapitel erwähnt wurde, liegt ein Ganglion, welches ST. RÉMY »lame glomerulée« nennt; dasselbe enthält in seiner Punktsubstanz dichtgedrängte sehr dunkle Knäuel, den Zellen resp. Kernen überaus ähnlich, da ihre äußern Kontouren deutlicher als sonst sind. Ihre innere Struktur ist aber dieselbe wie diejenige anderer Knäuel, nur dass sie dichter sind und desshalb sich dunkler färben. In anderen Theilen des Arachnidengehirns habe ich ähnliche Strukturen nicht gefunden, es ist aber möglich, dass sie auch dort vorkommen; es ist nämlich sehr schwierig ein brauchbares Präparat aus dem sich schlecht konservirenden Arachnidengehirn zu bekommen. In den Thorakalganglien der Arachniden fehlen die Knäuel ebenfalls.

8) In den Abdominalganglien der Crustaceen finde ich keine Punktsubstanzknäuel; wohl treten sie aber sehr deutlich hervor in den Thorakalganglien der Decapoden. Sie lassen sich schon durch Boraxkarmin als dunklere Flecken mit verschwommenen Umrissen innerhalb der Punktsubstanz dieser Ganglien sichtbar machen, obwohl man mit dieser Färbungsmethode nichts mehr als eben ihr Vorhandensein konstatiren kann. Auf der Fig. 8, Taf. III ist ein Sagittalschnitt durch die Thorakalganglien von *Virbius* bei einer schwächeren Vergrößerung abgebildet. Schwarz sind die Zellen (resp. Kerne) gezeichnet, grau die Punktsubstanz und dunkelgrau die Knäuel in derselben. Man findet, dass diese Elemente auch hier eine bestimmte gegenseitige Orientirung einhalten. Die Zellen nehmen die Peripherie

<sup>1</sup> Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Paris 1890.

der ganzen Masse ein, und es sind, wie zu sehen, verschiedene Typen derselben vertreten, welche sich ihrer Größe nach unterscheiden; nur hier und da liegt eine Zellengruppe innerhalb der Punktsubstanz eingeschlossen. Die Punktsubstanz selbst besteht aus feinem Fibrillengeflecht, welches an verschiedenen Stellen verschieden dicht ist und schon dadurch eine Differenzirung der ganzen Masse in (morphologisch wie physiologisch) von einander verschiedene Gebilde anzeigt. In den unteren Theilen der Punktsubstanz liegen nun dichtgedrängt die Verdichtungen derselben, die Knäuel, und zwar an ganz scharf lokalisirten Stellen; sie unterscheiden sich schon bei dieser schwachen Vergrößerung von einander bedeutend durch ihre Größe; wer würde daran zweifeln, dass diese Knäuel eine wesentliche physiologische Funktion ausüben, dass sie also morphologisch wie physiologisch spezifische Gebilde darstellen?

Auf der Fig. 1, Taf. IV bringe ich ebenfalls in schwacher Vergrößerung einen Theil aus der Punktsubstanz der Thorakalganglien von *Carcinus maenas*. Dieses Präparat kommt aus einem Stück, welches in FLEMMING's Flüssigkeit (starke Mischung) konservirt worden ist (während der oben erwähnte *Virbius* in Alkoholsublimatessigsäure konservirt wurde), welche Konservirungsflüssigkeit (durch ihren Gehalt an Osmium) ohne jede nachträgliche Färbung die Knäuel in sehr bestimmten Umrissen hervortreten lässt; sie erscheinen auf der hellbraunen Unterlage der Punktsubstanz als sehr intensiv dunkelbraune Punkte; von den ähnlich gefärbten Kernen unterscheiden sie sich wieder durch das Fehlen jeder sie einschließenden Membran: auch ist bei stärkeren Vergrößerungen zu sehen, wie das Fibrillengeflecht der Punktsubstanz unmittelbar in diese Knäuel übergeht, um in derselben ein dichtes Netz zu bilden. Man sieht auf der Figur, dass die Punktsubstanz, in welcher diese Knäuel liegen, viel dunkler, d. h. dichter ist, als diejenige, in der jede Spur derselben fehlt und die Grenzen zwischen beiden sind sehr deutlich an dem unmittelbaren Übergange des Farbentons zu sehen, obwohl beiderlei Geflecht in einander übergeht. Mit einer starken Vergrößerung finden sich mehrere dieser Knäuel in der Fig. 7, Taf. IV abgebildet. Wir finden da sechs Knäuel, welche aus einer centralen dunklen homogenen Substanz bestehen, und diese ist von einem dichten Netz feiner Fibrillen umflochten; neben diesem sieht man noch längere Fibrillen, welche sich durch ihre scharfen Kontouren und ihren hellen Saum als Nervenfasern erkennen lassen.

Auch bei anderen Thierklassen lassen sich analoge Gebilde, wie

die beschriebenen Knäuel finden. Ob ich annehmen darf, dass sie sich bei den Mollusken befinden, bin ich nicht sicher. Ich finde in der Punktsubstanzmasse, welche im Fühler von *Helix* liegt, sehr kleine Knötchen und analoge Gebilde sind auch im Gehirn desselben Thieres zu finden; aber diese Gebilde sind zu klein, um deutliche Struktureigenschaften zu zeigen; es ist ferner möglich, dass dies nur querschnittene Gruppen von Punktsubstanzfibrillen sind; und sie sind schließlich auch wenig lokalisiert, finden sich vielmehr innerhalb der ganzen Punktsubstanzmasse der Fühler; ich muss also deren Natur unentschieden lassen.

Etwas Bestimmteres lässt sich über die Würmer sagen. Ich weise in dieser Hinsicht auf die Abhandlung von F. VEJDOVSKÝ<sup>1</sup> über *Sternaspis* hin. Dieser eigenthümliche Wurm hat nämlich an der unteren Seite seines Hinterkörpers einen paarigen chitinösen Schild, welcher von besonders gruppirten Borsten umrandet ist. Unter dem Schild liegt der nervöse Bauchstrang und dehnt sich an diesen Stellen zu einer Anschwellung, welche aus einer größeren Anzahl eingeschnürter Knoten besteht, zu welchen sich noch eigenthümliche Blutgefäßschlingen gesellen. Aus der Beschreibung und den Abbildungen von F. VEJDOVSKÝ (namentlich Taf. IV, Fig. 6 u. 7) ist nun zu sehen, dass die Punktsubstanz dieses Gebildes gegen die Peripherie hin viel dichter ist und dunklere Knäuel bildet. Offenbar steht diese Struktur der Punktsubstanz in irgend welchen gesetzmäßigen Beziehungen zu der physiologischen Bedeutung des Schildes und der gesammten mit ihm verbundenen Organe. — Es beschreibt ferner G. RETZIUS aus dem Bauchstrange der Polychäten nach der Methyleneblaufärbung sichtbare körbchenartige Endigungen der Nervenfasern, ähnlich wie diejenigen Endigungen sind, welche F. C. KENYON mit der GOLGI-Methode aus den kelchförmigen Anhängen der Insekten erlangt hat. Wahrscheinlich entsprechen auch dieselben den Knäueln anderer Thiere. Ich selbst habe zwar auch den Bauchstrang mehrerer Würmer untersucht, darin aber nur ähnliche Pünktchen gefunden, wie die oben bei den Mollusken erwähnten sind, und ich wage nicht ohne Weiteres dieselben für den Knäueln analog zu erklären.

Auch bei den Wirbelthieren kommen den Knäueln analoge Gebilde vor, nur dass sie hier eine wesentliche Modifikation zeigen. Wie überhaupt in dieser Thierklasse die Ganglienzellenkörper eine größere Rolle zu spielen scheinen, als bei den Wirbellosen, so sind

<sup>1</sup> Sitzungsber. Wien. Akad. XLIII. 1881. — Prof. F. VEJDOVSKÝ hat die Güte gehabt, mich auf diese Thatsache aufmerksam zu machen.

sie auch den Knäueln angeschlossen, indem an bestimmten Stellen des Centralnervensystems die Ganglienzellen von einem dichten Nervenfasergeflecht umspinnen sind. Die pericellulären Netze sind von sehr verschiedenen Autoren beschrieben und histologisch erklärt worden; neuerdings hat sehr zierliche Abbildungen derselben E. VERATTI<sup>1</sup> aus der centralen Acusticusbahn publicirt. Ich muss unentschieden lassen, in wie fern die von A. BETHE<sup>2</sup> beschriebenen und von ihm als GOLGI-Netze benannten Gebilde, welche in dem Centralnervensystem theils diffus ausgebreitet, theils lokal verdichtet (Knäuel?) vorkommen, mit unseren Strukturen analog sind. —

Aus dem über die Punktsubstanzknäuel hier Gesagten lässt sich sehr schwierig eine Vorstellung von ihrer physiologischen Bedeutung machen. Offenbar haben sie eine solche, sonst könnten sie nicht (wenn wir nur die Arthropoden berücksichtigen) so allgemein und so lokalisiert vorkommen, wie es thatsächlich der Fall ist. Gewiss ist, dass dieselben nicht als spezifische Struktur für das Centrum eines bestimmten Sinnesorgans gelten können; denn ihr Vorhandensein im vierten Ganglion opticum des zusammengesetzten Auges, also an einer Stelle, wohin nur optische Reize, in den distalen optischen Ganglien spezifisch umgewandelt, gelangen, schließt ihre etwaige Deutung als Centra für den Tastsinn oder Geschmackssinn u. A. a priori aus. Die Thatsache wieder, dass sie in den abdominalen Ganglien der Crustaceen fehlen, in den thorakalen sich aber befinden, weist wieder darauf, dass sie eine specialisirte physiologische Rolle haben, da die Abdominalganglien den thorakalen gegenüber viel einfacher gebaut sind. Es lässt sich schließen, dass die Funktion, der die Knäuel dienen, von außen auf verschiedene Art (optisch, chemisch) hervorgerufen werden kann, da sie in verschiedenen Centren sich befinden. —

Es seien nun noch einige Worte über die Punktsubstanz im Allgemeinen hinzugefügt. Ich habe im Vorhergehenden dieses Wort sehr oft angewendet, ohne jede Auseinandersetzung, was eigentlich die Punktsubstanz ist. Thatsächlich halte ich eine solche Auseinandersetzung in dem Sinne anzugeben, aus welchen Elementen dieselbe besteht, für sehr prekär; denn es ist sehr möglich sich in der Bedeutung ihrer feinsten Bestandtheile zu falschen Konsequenzen verführen zu lassen. Es ist aber möglich, die Punktsubstanz ohne

<sup>1</sup> Su alcune particolarità di struttura dei centri acustici dei Mammiferi. Pavia 1900.

<sup>2</sup> Archiv für mikr. Anat. 1901.

dieses Eingehen auf ihre elementare Struktur zu charakterisiren; sie ist nämlich ein wesentlicher Bestandtheil des centralen Nervensystems der Wirbellosen, welcher immer den centralen Theil eines Ganglion einnimmt und vorwiegend aus homogener Grundsubstanz und Fasern verschiedener Dicke und Anordnung besteht. Wir haben oben gesehen, dass die specifischen Strukturen, welche im Centralnervensystem der Wirbellosen vorkommen, vorwiegend in dieser Punktsubstanz sich sichtbar machen und wir können daraus schließen, dass diese Punktsubstanz es ist, von deren Beschaffenheit der physiologische Charakter eines nervösen Centrums abhängig ist. Auch dort, wo keine specifischen Strukturen in der Form, wie wir dieselben oben beschrieben haben, in der Punktsubstanz vorkommen, pflegt deren specifischer Bau doch sichtbar zu sein. Die Punktsubstanz einer Stelle unterscheidet sich von der einer anderen durch ihre Dichte und durch den daraus folgenden Farbenton, durch die Dicke ihrer Fäserchen, durch die mehr oder weniger scharfe Abgrenzung gegen die Umgebung u. dgl., wie wir in der Abhandlung mehrere Mal Gelegenheit gehabt haben zu bemerken. Auffallend ist, dass zwei Punktsubstanzgebiete, welche sehr deutlich durch ihre Struktur sich von einander unterscheiden, wie dies z. B. in den Thorakalganglien von *Carcinus* (Fig. 1, Taf. IV) der Fall ist, doch unmittelbar unter einander durch ihr Fibrillengeflecht communiciren können, trotzdem man eher das Gegentheil davon erwarten sollte; es ist dies aber dem Falle ähnlich, dass auch die Fibrillen, welche die Knäuel bilden, mit dem diffusen Punktsubstanzgeflecht unmittelbar zusammenhängen. Eigenthümlich ist ferner das Verhältnis der dickeren Nervenfasern zu der Punktsubstanz. Bereits im ersten Kapitel, wo wir von der Struktur der optischen Ganglien der Arthropoden handelten, haben wir bemerkt, dass die Nervenfasern, welche in die Punktsubstanz des Ganglion treten, von einem hellen Hof umgeben sind, in welchem sich kein Punktsubstanzgeflecht befindet; wenn mehrere Fasern neben einander liegen, so fließen deren Höfe zu einem einzigen zusammen, welcher dann als eine Höhle in der Punktsubstanz erscheint, innerhalb welcher die Nervenfasern laufen. Auch in der Punktsubstanz des Gehirns und der Bauchganglien kommt dieses Verhältnis vor. Auf der Fig. 1, Taf. IV aus den Thorakalganglien von *Carcinus* sieht man in den oberen Partien der Punktsubstanz Querschnitte durch Nervenfasern, um welche sich ein helles Lumen befindet und an anderen Stellen sind die Nervenfasern längsgeschnitten und auch hier kommt leerer Raum um die Fibrille im Längsschnitt vor. Auf der Fig. 9, Taf. III ist ein Theil dieser Punktsubstanz stark

vergrößert dargestellt; man findet da die homogene Grundsubstanz, in welcher die feinsten Fibrillen liegen, und eine etwas schräg durchschnitene Nervenfasern mit ihrem hellen Hofe. Auf der Fig. 3, Taf. IV ist eine Partie aus dem Thorakalganglion von *Carcinus* stärker vergrößert dargestellt und wieder sind die dunklen Nervenfasern von der Punktsbstanz durch leere Räume geschieden. Welche Bedeutung diese leeren Räume haben könnten, davon habe ich keine Vorstellung.

Welche Rolle die homogene Grundsubstanz spielt, welche sich überall im centralen Nervensystem befindet, das ist sehr schwierig zu entscheiden; wahrscheinlich wird aber ihre Bedeutung größer sein, als die Theorien von der Thätigkeit des Nervensystems heute zugeben. Denn einerseits spricht dafür ihre große Verbreitung im Nervensystem, andererseits die Thatsache, dass überall dort, wo spezifische Strukturen vorkommen, dieselbe sich an ihren Differenzirungen beteiligt: sie bildet die dunkle Grundlage der Punktsbstanzknäuel, in welcher Form dieselben immer auftreten. Nach einigen Präparaten könnte ich schließen, dass dieselbe nicht homogen ist, sondern dass sie Körnchen bildet, deren Aggregate die dunkle Grundfarbe der Knäuel bilden, aber an anderen Präparaten ist von dieser Körnelung nichts zu finden und deshalb will ich annehmen, dass dieselbe nur ein Kunstprodukt ist.

Sei dem wie es will, die Struktur der Punktsbstanz bleibt immer unaufgeklärt, und man wird wahrscheinlich noch lange nur auf den unbestimmten und zum großen Theil hypothetischen Erklärungen derselben stehen bleiben müssen, und diese Thatsache, dass wir nicht wissen, was die Punktsbstanz morphologisch wie physiologisch ist, sollte einen Jeden zur größten Vorsicht zur Aufstellung allgemeinerer Theorien über das Nervensystem ermahnen, denn diese Punktsbstanz bildet den hauptsächlichsten Theil der nervösen Centralorgane der Wirbellosen und wie wahrscheinlich kann eine Theorie über das Nervensystem sein, welche diesen wichtigsten Theil derselben unberücksichtigt lässt?

## V. Übersicht.

Wir haben in dieser Abhandlung den Versuch gemacht, die Theorien von den spezifischen Sinnesenergien auf eine etwas konkretere Basis zu stellen, als dies heute der Fall ist. Um zu positiven Resultaten zu gelangen, haben wir nicht die geltende Methode über die Auffassung der nervösen Centralorgane angewendet, die Methode

nämlich, welche es für ausgemacht hält, dass die elementaren psychologischen Begriffe diejenigen der Empfindung, Vorstellung etc. sind und welche physiologisch in dem Nervensystem nur eine Summe von Neuronen sehen, von denen jedes Neuron eine physiologische Einheit repräsentirt, in welcher die spezifischen Sinnesenergien lokalisiert sind und welche endlich auch histologisch nicht anders das Centralnervensystem analysirt haben wollen, als in Neurone, als die natürlichsten Elementartheile derselben: anstatt dieser Methode sind wir dem Princip gefolgt, das Wesentliche an dem Nervensystem möglichst unabhängig von jeder Theorie und deshalb auch von der Zellentheorie hervorzuheben, und wir haben diesem Princip folgend gefunden, dass in verschiedenen Theilen des Centralnervensystems, von welchen es bekannt ist, dass sie eine bestimmte physiologische Rolle spielen, charakteristische Strukturen vorkommen, welche wir als das spezifische Merkmal dieser Theile des Nervensystems betrachtet haben. Nun haben wir uns gehütet, in diesen Strukturen einen der bekannten physiologischen oder psychologischen Begriffe als realisiert zu sehen (zu glauben etwa, dass in den Knäueln Empfindungen lokalisiert sind, oder dass in denselben der Reflex von der centripetalen auf die centrifugale Bahn überspringt), denn wir sind uns dessen bewusst, dass uns gar keine Thatsachen vorliegen, welche eben diese physiologische resp. psychologische Erscheinung auf diese Gebilde zu beziehen uns erlauben würden, sondern, wir haben uns nur mit dem Schlusse begnügt, dass die Knäuel eine wichtige — sonst unbekannte — physiologische Bedeutung haben, und ganz Ähnliches haben wir auch von anderen von uns beschriebenen Strukturen innerhalb des Centralnervensystems behauptet.

Aus diesem Grunde haben wir es auch geflissentlich gemieden, eine Hypothese darüber aufzustellen, was eigentlich physiologisch ist, was wir morphologisch ein nervöses Centrum, ein Ganglion u. ä. nennen. Denn, aufrichtig gesagt, ist darüber gar nichts bekannt, was zur Aufstellung einer nur etwas bestimmten Theorie genügen könnte. Wir sehen dies auch aus den ganz entgegengesetzten Theorien, welche über die Bedeutung der nervösen Centra aufgestellt worden sind. Die Meisten projiciren in diese Centra alle psychischen Erscheinungen und bemühen sich die Seele in räumlich abgegrenzte Stücke zu zerlegen; die Anderen wollen wieder gar nichts von irgend welchen Centren wissen. Anstatt uns in derlei fruchtlose Streitigkeiten einzulassen, stellen wir die Thatsache fest, dass es im centralen Nervensystem räumlich und strukturell abgegrenzte und zusammengehörige Partien

giebt, welche wir Centra nennen; dieselben haben eine physiologische und psychologische Bedeutung; dies ist offenbar, nur wissen wir nicht welche. Wir stellen also keine Hypothesen auf, wenn wir von morphologischen Nervencentren sprechen, denn wir können auf dieselben jederzeit hinweisen; dass diese einheitlichen morphologischen Gebilde auch physiologisch einheitlich sind, dass sie auch physiologisch Centra sind, das ist ebenfalls keine Hypothese, sondern eine Folgerung des gesunden Menschenverstandes; es handelt sich nur darum, dieselben auch speciell zu charakterisiren, die Funktion jedes derselben anzugeben, welches aber nicht auf dem Wege der morphologischen Untersuchung möglich ist.

Dadurch sind auch die Richtungen charakterisirt, in welchen die Erforschung des centralen Nervensystems fortschreiten soll: in morphologischer Hinsicht muss nach der möglichst klaren begrifflichen Auffassung des gesammten Nervensystems, eines Nervencentrums, eines Ganglion gesucht werden; physiologisch und psychologisch müssen zu den psychologischen und physiologischen Begriffen morphologische Eigenschaften des Nervensystems und zu den morphologischen Strukturen ihre psychologischen und physiologischen Korrelate gesucht werden.

Pardubitz, Januar 1902.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel III.

Fig. 1. Ein Stück aus dem Längsschnitt durch das zweite Ganglion opticum von *Musca*; bei *a* das distale, bei *b* das proximale Ende. In dem Ganglion sind dunkle und helle Punktschichten zu unterscheiden, von denen die erste noch in Knäuel differenzirt ist. Durch das Ganglion laufen die Nervenfasern. REICHERT, Obj. 19 a, Oc. 3. Camera.

Fig. 2. Eine Partie aus der längsgeschnittenen Punktschicht des ersten optischen Ganglion von *Musca*; *om* deutet die Richtung gegen die Ommatidien. Es sind hier die Punktschichtröhren (*t*) im Längsschnitt mit ihren eigenthümlichen Kernen zu sehen, und zwischen den Röhren laufen die Nervenfasern hindurch. REICHERT, Obj. 7, Oc. 3. Camera.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Punktschicht des Ganglion opticum von *Loligo*; zu beiden Seiten der geschichteten Punktschicht liegen die Kerne, welche theilweise auch in die Punktschicht hineindringen; rechts dringt in die Punktschicht ein Blutgefäß, und unten sind einige Nervenfasern gefärbt. Das Auge liegt in der Richtung gegen *om*. REICHERT, Obj. 7, Oc. 3. Camera.

Fig. 4. Querschnitt durch die Punktsubstanz des zweiten Ganglion von *Musca*. Die Punktsubstanz bildet ein feines Fibrillengeflecht mit leeren regelmäßig angeordneten Lücken, in welchen Nervenfibrillenbündel quergeschnitten sind. REICHERT, Obj. 19 a, Kompens.-Oc. 12. Camera.

Fig. 5. Die drei ersten optischen Ganglien von *Maja* im horizontalen Durchschnitt; die Zellen sind fortgelassen; man beachte die eigenthümliche Lage der Ganglien; in das erste Ganglion sind schematisch die Punktsubstanzknäuel, in dem zweiten und dritten die Punktsubstanzschichten eingezeichnet. REICHERT, Obj. 2. Oc. 1. Camera.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Punktsubstanz des zweiten Ganglion opticum von einer erwachsenen Larve von *Aeschna*. Die Schichten sind hier sehr zahlreich; durch dieselben laufen quer die Nervenfasern, welche auf der Zeichnung als dunkle Punkte erscheinen. Gegen *om* liegt das Auge. REICHERT, Obj. 7, Oc. 1. Camera.

Fig. 7. Querschnitt durch die Punktsubstanz des ersten Ganglion von *Musca*. Die Punktsubstanzröhrchen erscheinen hier als dunkle Kränzchen; zwischen denselben liegen helle Räume mit je zwei quergeschnittenen Nervenfibrillen. REICHERT, Obj. 19 a, Kompens.-Oc. 12. Camera.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die thorakalen Ganglien von *Virbius*. Das Ende, wo die Faserbündel austreten, ist das caudale Ende. In der Punktsubstanz liegen dunkle scharf lokalisirte Punkte — Punktsubstanzknäuel. REICHERT, Obj. 3, Oc. 3. Camera.

Fig. 9. Punktsubstanz aus dem thorakalen Ganglion von *Carcinus*; zu deren Seite liegt die Membran, welche die ganze Nervenmasse einschließt. In der Punktsubstanz ist die homogene Grundmasse zu sehen, dann feine Fibrillen im Längs- und Querschnitt und dicke Nervenfibrillen, mit einem hellen Hof umgeben. REICHERT, Obj. 19 a, Kompens.-Oc. 8. Camera.

#### Tafel IV.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch zwei thorakale Ganglien von *Carcinus maenas*; nur die Punktsubstanz derselben ist dargestellt. In den oberen Theilen ist die Punktsubstanz locker und mit längs- und quergeschnittenen Nervenfibrillen, welche von hellen Höfen umgeben sind; in den unteren Theilen ist das Geflecht dichter und enthält die dunklen Knäuel; dieselben fehlen gänzlich in dem lockeren Theile der Punktsubstanz. REICHERT, Obj. 5, Oc. 1. Camera.

Fig. 2. Die Punktsubstanz aus dem vierten Ganglion opticum von *Virbius*. An der äußeren Peripherie liegen die Kerne nach innen von denselben, das Punktsubstanzgeflecht und noch mehr nach innen die kleinen Punktsubstanzknäuel; dieselben enthalten in deren Mitte die dunkle homogene Grundsubstanz und um dieselbe das Fibrillengeflecht, welches in das umgebende Fibrillengeflecht übergeht. REICHERT, Obj. 19 a, Oc. 12. Camera.

Fig. 3. Eine Partie aus der Punktsubstanz des thorakalen Ganglion von *Carcinus maenas*; die schwarz gezeichneten Nervenfibrillen sind quer- und längsgeschnitten und von deutlichen Höfen umgeben. REICHERT, Obj. 7, Oc. 3. Camera.

Fig. 4. Die Punktsubstanz des Antennalganglion mit ihren Punktsubstanzknäueln in ihren Umrissen von einem Sphingiden. Die Punktsubstanzknäuel liegen hier an der Oberfläche des Ganglion und bilden unregelmäßige Pyramiden. An dem hinteren Rande der Punktsubstanz ist ein Einschnitt in dieselbe (bei *a*),

welcher vielleicht die Verdoppelung des Ganglion anzeigt. REICHERT, Obj. 5. Oc. 1. Camera.

Fig. 5. Dasselbe von *Zygaena*. Die Punktsubstanzknoten sind hier viel deutlicher in zwei Gruppen gesondert. REICHERT, Obj. 5, Oc. 1. Camera.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Punktsubstanzknoten des ersten Ganglion opticum von *Libellula*. Es sind drei kleine Kerne zu sehen, von welchen zwei mit verzweigten Ansläufern, und zwischen ihnen liegt der Knoten; er besteht aus der fibrillenartigen Punktsubstanz, welche vier leere Räume umflicht, zwei größere und zwei kleinere, und in diesen Räumen liegen die quergeschnittenen Nervenfasern, ebenfalls zwei dünnere und zwei dickere. REICHERT, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 7. Die Punktsubstanzknäuel aus dem Thorakalganglion von *Carcinus*, stark vergrößert. In jedem Knäuel liegt die dunkle Grundsubstanz, um dieselbe das Fibrillengeflecht und nebstdem sind hier die dickeren Nervenfasern zu sehen. REICHERT, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 8. Der Punktsubstanzballen aus dem vierten Ganglion opticum von *Palaemon*, welcher die Knäuel enthält. Um denselben liegen Kerne, in demselben sind die Punktsubstanzknäuel, das Punktsubstanzgeflecht und die Nervenfasern zu sehen. REICHERT, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 9. Zwei Punktsubstanzknäuel aus dem Antennalganglion von *Zygaena*, stark vergrößert. Die homogene Grundsubstanz liegt hier in der Form kleiner, dunkler Körperchen in den Ecken zwischen den Verästelungen der Fibrillen. REICHERT, Obj. 19a, Oc. 3.

Fig. 10. Ein Punktsubstanzknäuel aus dem Antennalganglion von *Squilla mantis*. Die Punktsubstanzfibrillen gehen in das diffuse Geflecht über, welches diesen Knäuel umgiebt. REICHERT, Obj. 19, Oc. 3. Camera.

Fig. 11. Das Antennalganglion von *Squilla mantis*. Vorn ein kleines Ganglion, welches mit den optischen Ganglien in Verbindung steht; in demselben liegen kleine Knäuel. Hinter ihm, von einer dicken Membran umgeben, liegt das Antennalganglion, welches aus zwei Punktsubstanzballen besteht, deren erster größer ist und keine rindliche Knäuel enthält, der hintere ist kleiner und seine Punktsubstanzknäuel sind größer und unregelmäßig kontourirt. Bei *a* der vordere Theil, bei *b* der hintere (caudale) bei *c* der äußere (laterale).

#### Tafel V.

Fig. 1. Die zwei ersten (distalen) Augenganglien von *Dolomedes*. *a* das erste Ganglion mit den palissadenartig angeordneten Punktsubstanzknäueln, *b* das zweite Ganglion mit den rundlichen Knäueln. Die gegenseitige Lage der beiden Ganglien hat zur Folge, dass die dieselben verbindenden Nervenbahnen in ihren Längen stark differiren müssen. REICHERT, Obj. 7, Oc. 2. Camera.

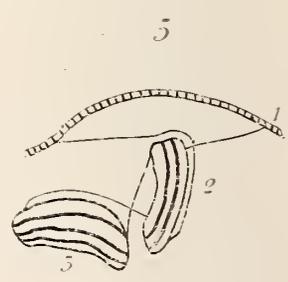
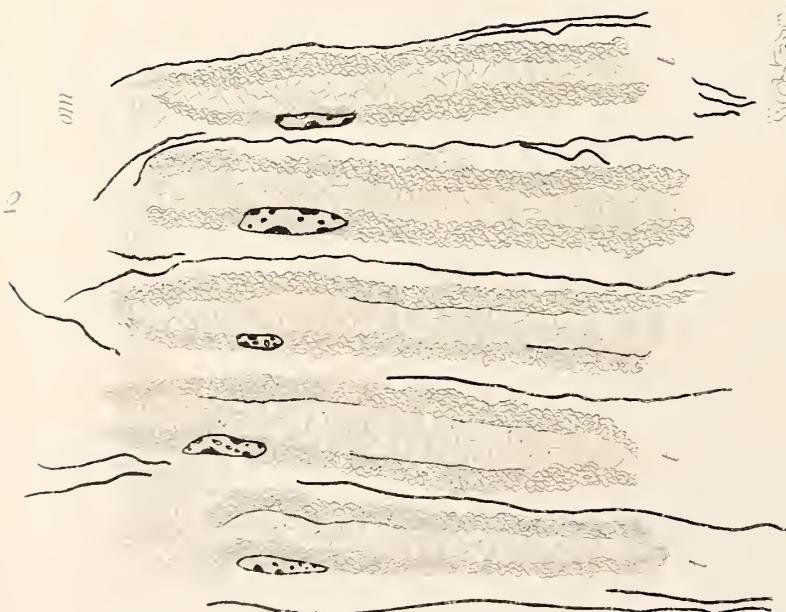
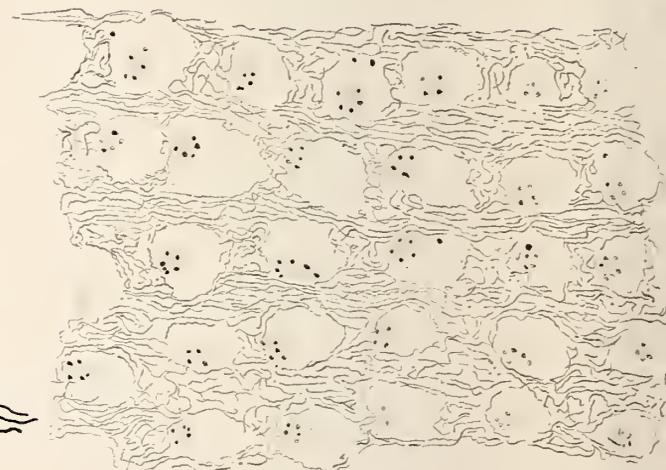
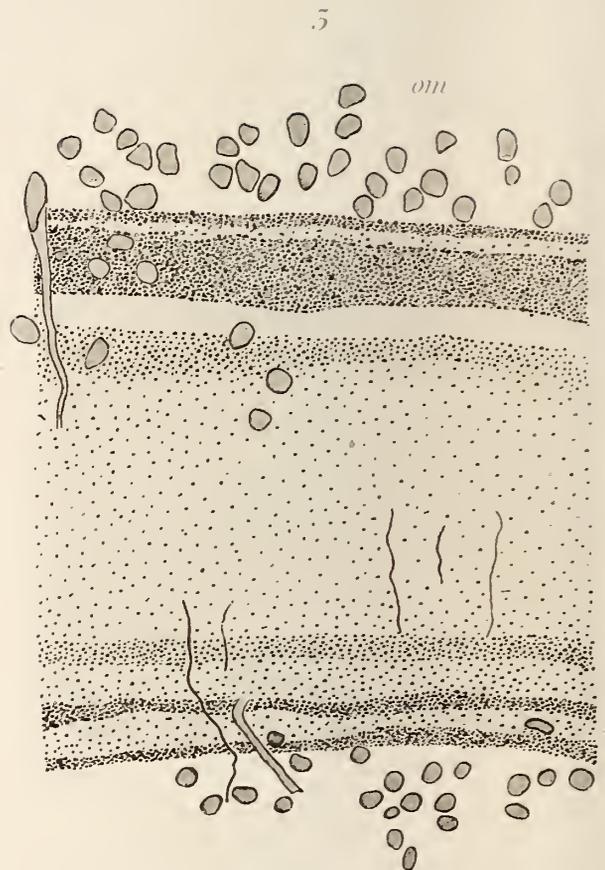
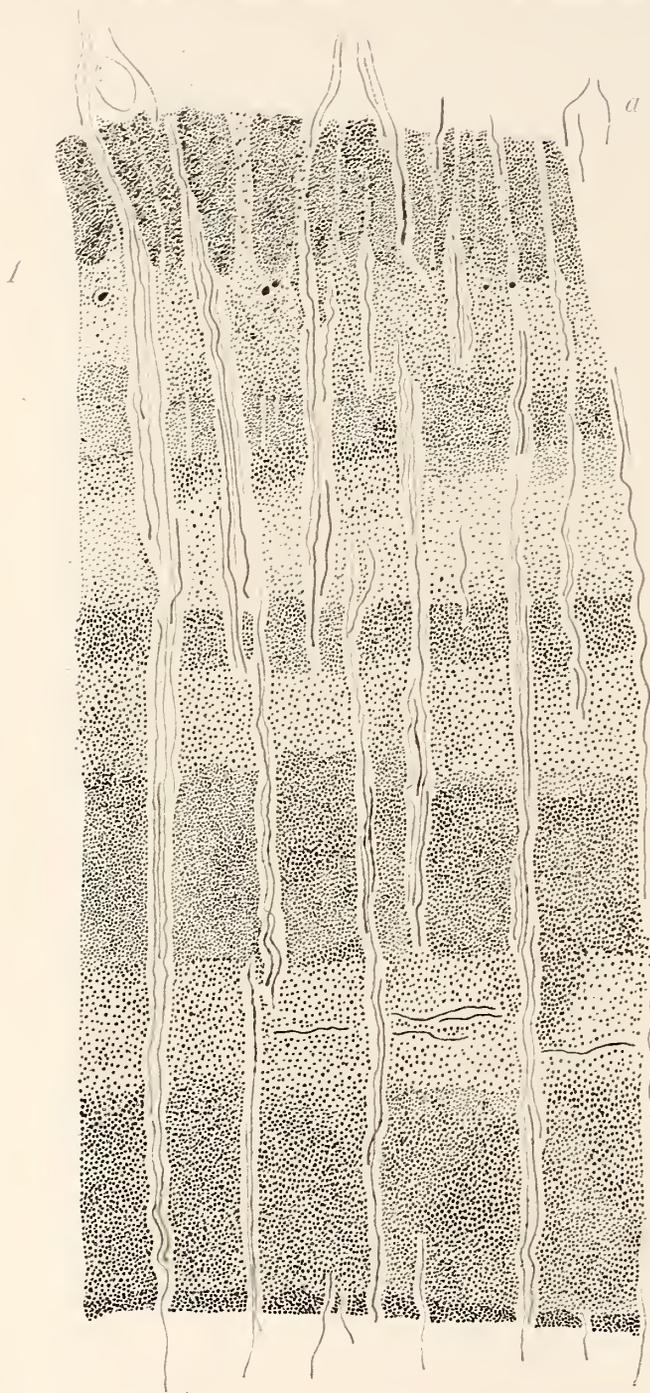
Fig. 2. Querschnitt durch die Punktsubstanz des ersten Ganglion opticum von *Dolomedes*. Die Punktsubstanz ist hier ähnlich wie bei den Insekten angeordnet, indem sie reihenweise gruppirte Lücken bildet, in welchen quergeschnittene Nervenfasern liegen. Nach außen liegt die Membran, welche das Nervensystem umhüllt. REICHERT, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 3. Die Umriss der Punktsubstanz in den drei optischen Ganglien von *Homarus vulgaris*, schematisch. In dem ersten Ganglion (*a*) sind die Punktsubstanzknoten durch schwarze Strichelung angedeutet, im zweiten und dritten (*b*, *c*) die dunklen Punktsubstanzschichten durch quere schwarze Streifen. Die

Richtung der die Ganglien verbindenden Nervenbahnen ist angedeutet. Man beachte die schiefe Stellung der Augenganglien und die Längenunterschiede der Nervenbahnen.

Fig. 4. Querschnitt durch das Antennalganglion von *Carcinus maenas*. In dem diffusen Punktsubstanzgeflecht liegen die pyramidenförmigen Knäuel, welche zwei Gruppen bilden; die der hinteren Gruppe sind größer und ihre basalen Theile sind abgeschnürt. Zwischen beiden Gruppen liegt ein dunkler Punktsubstanzballen mit rundlichen Knäueln. *a* ist der vordere, *b* der hintere Theil des Ganglion, gegen *c* liegt das Gehirn. REICHERT, Obj. 3, Oc. 1. Camera.

Fig. 5. Querschnitt durch das Gehirn von *Epeira*. Am hinteren Theile desselben, bei *a*, liegen die Punktsubstanzknäuel, welche analogen Gebilden im Antennalganglion der Insekten ähnlich sind. REICHERT, Obj. 3, Oc. 3. Camera.



5

om

4

b

5

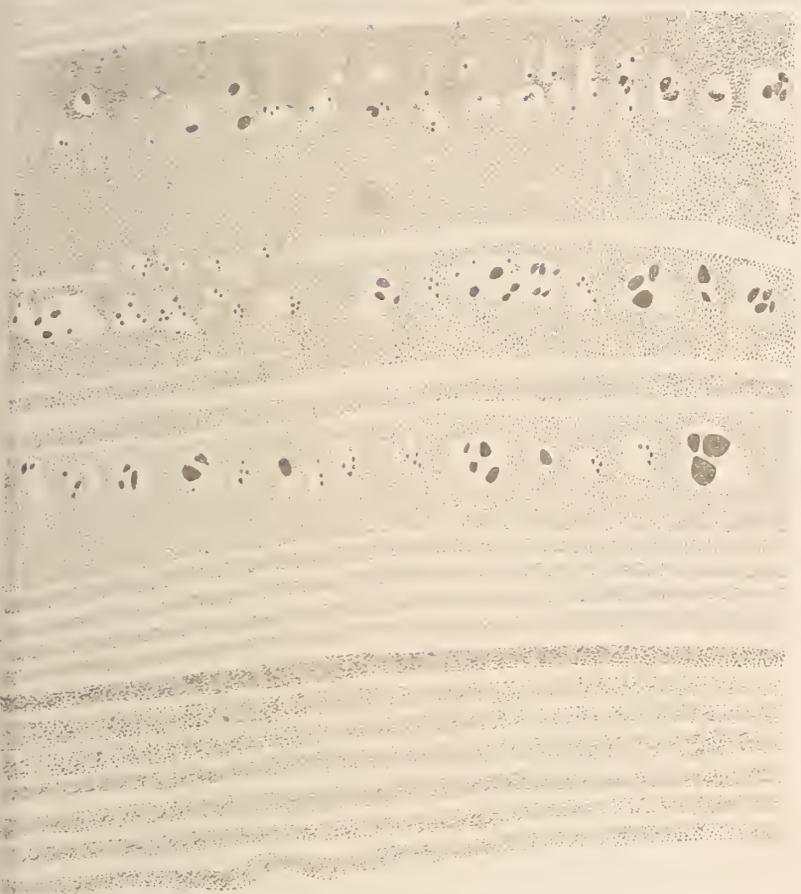
1

2

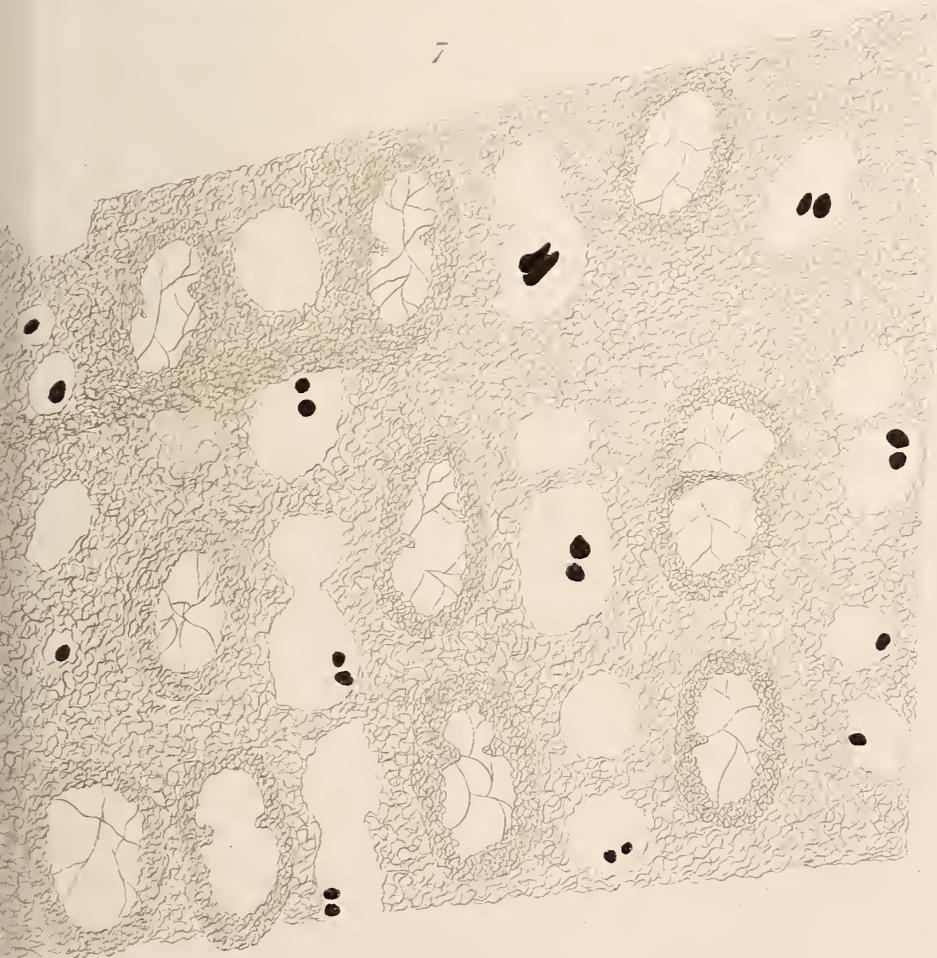
5

om

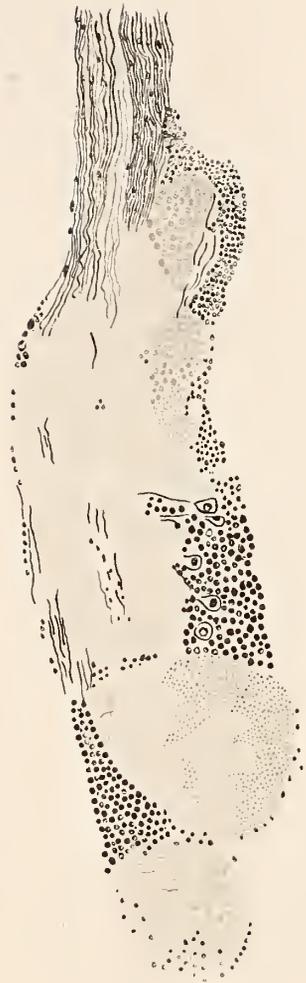
6



7

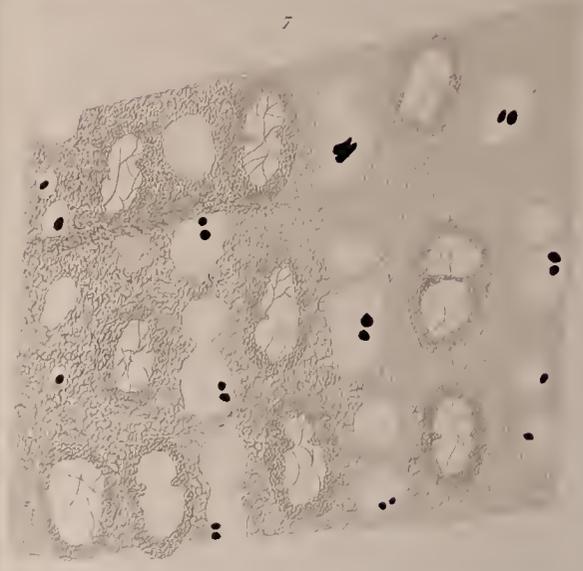
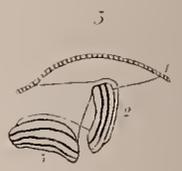
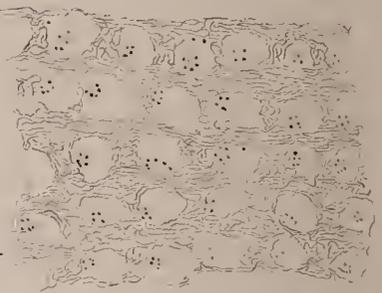
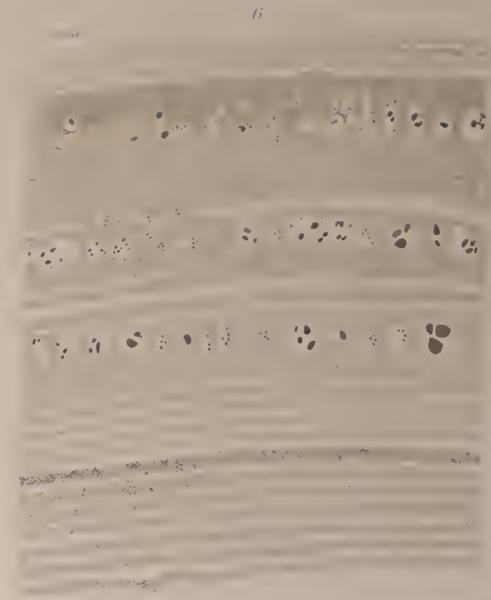
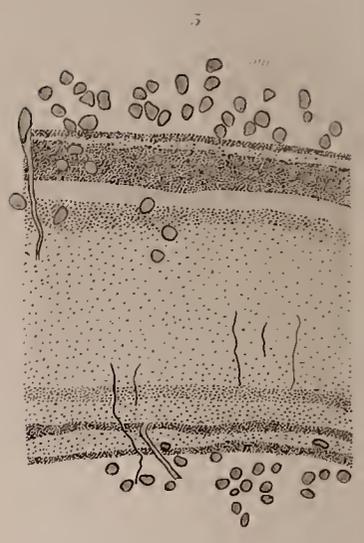
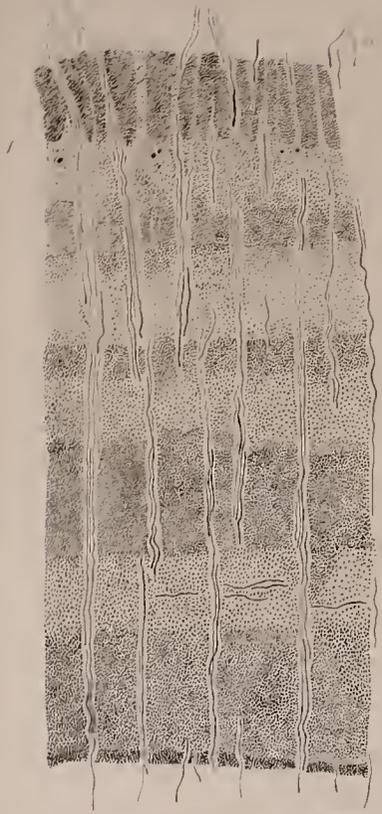


8

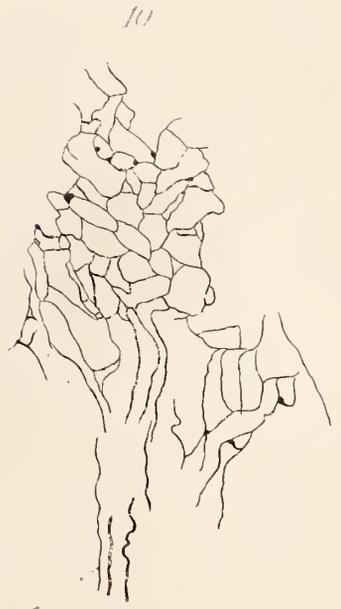
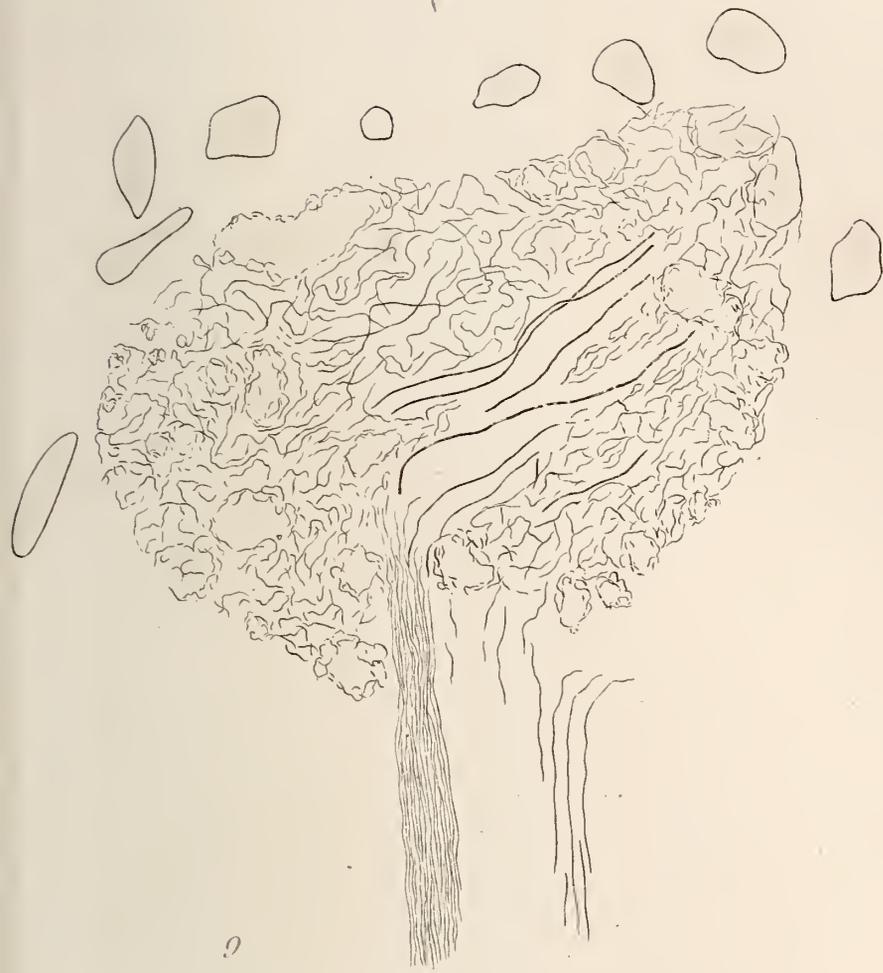


9

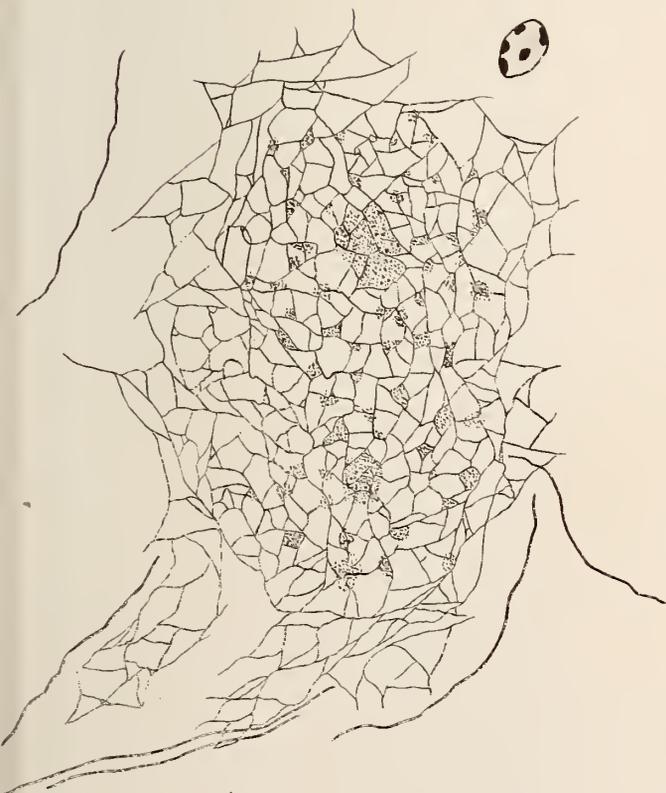


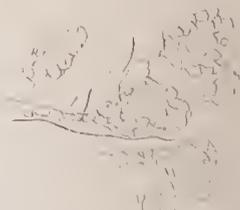
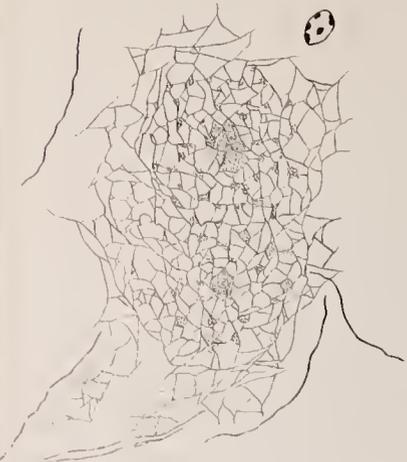
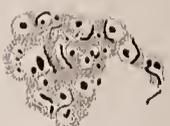
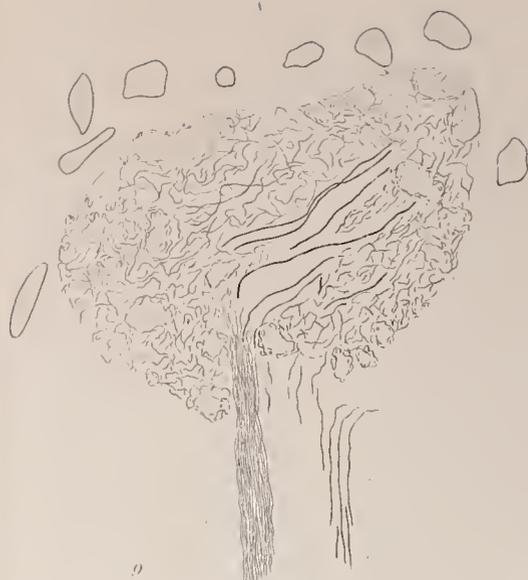
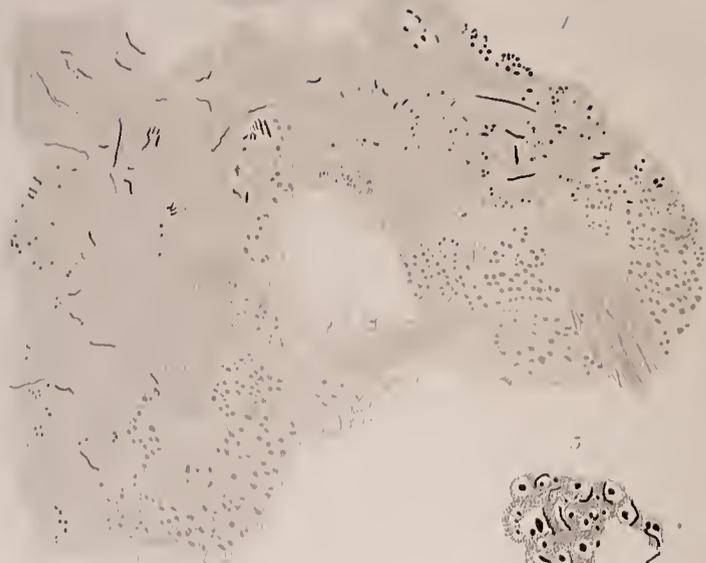


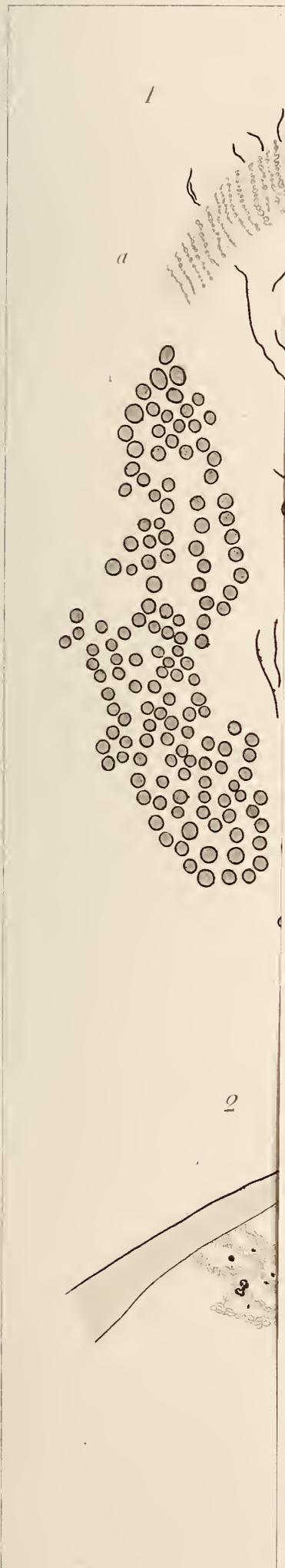


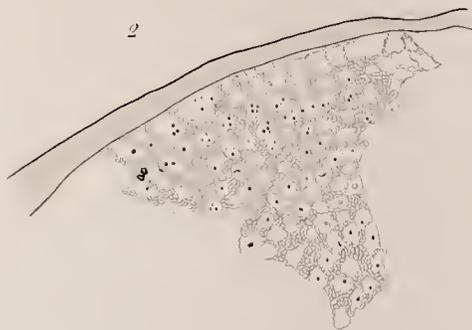
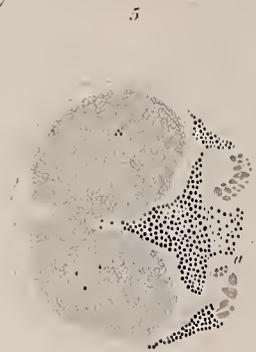


11









# 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: [72](#)

Autor(en)/Author(s): Radl Em.

Artikel/Article: [Über spezifische Strukturen der nervösen Centralorgane 31-99](#)