© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Über den feineren Bau der Ganglienzellen aus dem Centralnervensystem von Tethys leporina Cuv.

Von

Dr. **Hugo Merton.**

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXI und XXII.

Das Centralnervensystem von *Tethys leporina* besteht aus einer kompakten Ganglienmasse, die dem Oesophagus dorsal aufliegt. Schon äußerlich kann man an ihr eine symmetrische Anordnung einzelner Abschnitte unterscheiden und gewinnt leicht die Überzeugung, daß diese Ganglienmasse durch Zusammenrücken der Hauptganglien der Gastropoden entstanden zu denken ist. Diese Anschauung bestätigt sich vollends auf Schnitten, wo man in der Verteilung und Gruppierung der inneren Fasermassen deren Zugehörigkeit zu den einzelnen Ganglienpaaren erkennen kann. Auf diese Verhältnisse will ich jedoch hier nicht näher eingehen; das wenige, was darüber bekannt ist, findet sich in den Arbeiten von Bergh, Ihering, Dietl, Pelseneer u. a.

Öffnet man eine *Tethys* von der dorsalen Seite und legt die centrale Ganglienmasse frei, so erblickt man ein aus dichtgedrängten Kügelchen zusammengesetztes Gebilde, das bei einem ausgewachsenen Individuum eine Länge von 4 mm und eine Breite von 8 mm erreicht. Das traubige Aussehen rührt von den zum Teil sehr großen, an der Oberfläche des Gehirns[1] liegenden Ganglienzellen her, die mit unbewaffnetem Auge gut zu erkennen sind. Die größten Ganglienzellen finden sich am hinteren Rand des Gehirns, zu beiden Seiten der Symmetrieebene; andre, die ebenfalls durch ihre Größe auffallen, liegen an den seitlichen Randpartien. Unter der großen Masse von Ganglienzellen fallen noch drei große weiße Zellen besonders auf, die ich bei jedem Exemplar

[1] Des einfacheren Ausdrucks wegen bezeichne ich in dieser Arbeit das Centralnervensystem als Gehirn.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



beobachtet habe; sie liegen stets links von der Symmetrieebene, dicht am hinteren Rand des Gehirns. Außer ihnen fand ich nur noch zwei kleine Ganglienzellen, die gleichfalls weiß sind; diese liegen beiderseits symmetrisch und ungefähr in gleicher Höhe mit den Augen, aber um ein Stück der Medianebene genähert. Ich erwähne diese Zellen nur deshalb, weil sie durch ihre kreideweiße Farbe sich von den übrigen gelben Ganglienzellen scharf abheben und daher jedem Beobachter unwillkürlich auffallen müssen. Ob ihnen eine besondere Bedeutung zukommt, vermag ich nicht anzugeben. Weiß erscheinen ferner noch die Statocysten, die ebenso wie die Augen dem Gehirn dicht aufliegen. Der Abstand der Augen und Statocysten von der Medianebene ist ungefähr gleichgroß, und sie liegen ziemlich dicht hintereinander.

Um den feineren Bau der Ganglienzellen der Gastropoden genauer zu untersuchen, schienen mir die von *Tethys* ein sehr geeignetes Objekt zu sein. Besonders verlockend waren hierbei die größten dieser Zellen, die einen Durchmesser von 450 $\mu$ erreichen, welche vielleicht die beste Aussicht boten, um die feineren Bauverhältnisse zu ermitteln. Immerhin war dabei zu bedenken, daß bei größeren Zellen auch Komplikationen im Bau auftreten können. So werden z. B. die großen Ganglienzellen von *Helix* nach den Untersuchungen von Holmgren (1900) von sog. Trophospongien durchsetzt, die in den kleineren Zellen nur eine geringe Verbreitung besitzen. Diese Erwägungen bestätigten sich zum Teil auch bei meinen Untersuchungen, denn auch die Bauverhältnisse der großen Ganglienzellen von *Tethys* sind etwas komplizierter, und trotzdem treten bei ihnen die einzelnen Elemente kaum deutlicher hervor, wie bei den mittelgroßen und kleinen Zellen.

Auch die Konservierung der großen Ganglienzellen gelingt häufig nicht so gut, wie die der kleineren, indem das Plasma und noch mehr der Kerninhalt im Moment der Fixierung zuweilen Formen annehmen, die den natürlichen Verhältnissen nicht entsprechen (Fig. 12). Es beruht das jedenfalls auf der leichtflüssigen Beschaffenheit des Plasmas und auch darauf, daß bei den großen Zellen die Masse des Zellinhaltes zunimmt, ohne daß die Stützelemente sich in gleichem Maße verstärken. So fand ich zuweilen auf den Schnitten Zellen, bei welchen sich das Kerngerüst innerhalb der Kernmembran einseitig verlagert hatte, andre, an welchen der Kern mit lappenartigen breiten Fortsätzen in das Protoplasma eingedrungen war. Diese und ähnliche Veränderungen des Kernes machten immer einen nicht normalen Eindruck, und mir scheint es sicher, daß sie erst bei der Fixierung entstehen. Ich erwähne diese Verhältnisse nur deshalb, weil die in den Ganglienzellen von vielen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Forschern als natürliche Kernfortsätze, ja sogar als normale Knospenbildungen beschriebenen Gebilde (Rohde), zum Teil als derartige Kunstprodukte aufzufassen sein dürften. Solche Kernfortsätze wurden zuerst von G. Wagner an *Hirudo*, *Limax* und *Limnaeus*, später von Arnold, Owsjanikow, Solbrig, H. Schultze und Haller beschrieben. Freilich dürften sich die von einigen dieser Autoren beschriebenen Kernfortsätze, die auf eine längere Strecke hin zu verfolgen waren, nicht auf diese Weise deuten lassen; hier muß ein andres Trugbild vorgelegen haben. Rohde hat in seiner Arbeit über die »Ganglienzelle und Neuroglia« eingehend »die Fortpflanzung« der Ganglienzellen verschiedener Gastropoden beschrieben und glaubt nicht weniger als vier Arten ihrer Vermehrung gefunden zu haben. Aus seinen Figuren läßt sich unmöglich erkennen, inwieweit die Präparate, die diese Anschauung begründen sollen, zu so weitgehenden Schlußfolgerungen berechtigen. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß irgendwelche Vorgänge gleicher Art an den Ganglienzellen von *Tethys* zweifellos nicht vorkommen, und daß ich gegen das Vorkommen der von Rohde beschriebenen Zellteilungsarten der Ganglienzellen der Gastropoden schwere Bedenken habe. In den folgenden Zeilen will ich nicht näher auf den Bau des Kernes eingehen und mich darauf beschränken den Bau des Zellleibes und des zu ihm in engster Beziehung stehenden Hüllgewebes klarzulegen.

**Untersuchungsmethoden:** Bei der Fixierung der Ganglienzellen erzielte ich mit Lösungen, die Osmium enthielten, speziell für die Konservierung des Zellleibes, viel günstigere Resultate als mit Sublimatgemischen. Letztere wurden mehr für Übersichtsbilder verwandt, oder wenn Kernfärbungen angewandt werden sollten. Die feinere Zusammensetzung des Plasmaleibes ließ sich nur an mit Osmiumgemischen fixierten Zellen vorteilhaft untersuchen. Die besten Dienste leistete in dieser Beziehung die nach Hermann benannte Mischung von Platinchlorid, Osmiumsäure und Eisessig; die Unempfindlichkeit derartig fixierter Objekte gegen Farbstoffe, läßt sich teilweise durch Bleichmittel beseitigen.

Es sei an dieser Stelle noch erwähnt, daß das Aussehen der Ganglienzellen, die mit Sublimatessigsäure fixiert worden waren, recht verschieden war von den in Hermannscher Mischung fixierten, worauf ich im Laufe dieser Arbeit noch öfters hinweisen werde. In Sublimatessigsäure hatte der Kern meistenteils seine ursprüngliche Gestalt bewahrt, der Zellleib dagegen war geschrumpft, hatte sich von der Bindegewebskapsel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



zurückgezogen und umgab als ziemlich schmaler Ring den Kern. Das Umgekehrte war bei Fixierung mit Hermannscher Flüssigkeit der Fall; hier war der Kern geschrumpft, und der Zellleib hatte seine Gestalt bewahrt, oder war vielleicht sogar etwas gequollen.

Nach der Fixierung in 10%igem Formol hatte das Protoplasma ein vacuoläres Aussehen; ich verwandte diese Art der Fixierung daher nur, wenn ich die Objekte nach der von Bielschowsky angegebenen Versilberungsmethode behandeln wollte. Bei dieser Methode bin ich in der Zeit der Einwirkungsdauer der 2%igen Silberlösung von der Vorschrift abgewichen, denn es erwies sich als notwendig, sie auf 3—4 Wochen auszudehnen, wenn eine gute Imprägnation des inneren Netzwerks erzielt werden sollte. Diese ganze Prozedur wurde in toto ausgeführt, bis auf die Nachvergoldung, die an den Schnitten vorgenommen wurde. Nicht so elektive, aber dafür vollständigere Bilder des inneren Netzwerkes erzielte ich mit der Vergoldungsmethode von Nabias, der empfiehlt, Jod-Jodkali, 1%ige Goldchloridlösung und Anilinwasser je 10 Minuten lang nacheinander auf den Schnitt einwirken zu lassen und dazwischen jedesmal in destilliertem Wasser abzuspülen. Mit dieser Methode tingierten sich die Elemente des Hüllgewebes und zuweilen auch schwach das innere Netzwerk der Ganglienzellen; letzteres hob sich aber nur selten genügend scharf von dem umgebenden Plasma ab, und infolgedessen ließen sich seine feineren Details nicht gut feststellen. Darauf kam es aber gerade an, und daher modifizierte ich die Methode so lange, bis schließlich auch eine deutlichere Färbung des Netzwerkes dadurch gelang, daß ich an Stelle von Jod-Jodkali das bekannte Beizmittel Tannin-Brechweinstein anwandte, und im übrigen nach den Angaben von Nabias verfuhr. In welcher Weise sich die einzelnen Elemente hierbei färbten, soll bei der histologischen Beschreibung mitgeteilt werden. Auch durch Verwendung von Anilinfarben zusammen mit Beizen konnte das intracelluläre Netzwerk dargestellt werden; da sich aber das übrige Plasma ebenso intensiv oder noch stärker mitfärbte, eigneten sich diese Methoden weniger gut hierzu. Zur Färbung des Plasmas im allgemeinen und auch des Hüllgewebes benutzte ich Anilinfarben, und zwar mit dem besten Erfolge Toluidinblau-Erythrosin nach den Angaben von Holmgren. Zur Darstellung der chromophilen Bestandteile des Endoplasmas war die Nisslsche Schollenfärbung gut zu verwenden; für die faserigen Elemente wurde auch noch die R. Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung angewandt; zur Kernfärbung dagegen Boraxkarmin und Hämalaun.

---

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Zu den bisherigen Untersuchungen über den Bau der Gastropoden-Ganglienzellen sind fast ausnahmslos unsre gemeinsten Pulmonaten, *Helix*, *Arion* und *Limax* herangezogen worden. Namentlich in den 60er und 70er Jahren sind eine ganze Anzahl von Arbeiten über diesen Gegenstand erschienen, die sich an die Namen von Buchholz, Dietl, Ihering, Leydig, H. Schultze und Solbrig knüpfen. Unter diesen sind namentlich die Arbeiten Leydigs und Schultzes noch jetzt von großem Werte, indem ihre histologisch sehr exakten Untersuchungen Resultate ergaben, die auch heute noch zum Teil ihre Gültigkeit haben. Auf den Arbeiten Leydigs fußen die ausgezeichneten Untersuchungen von Nansen, über den feineren Bau der Ganglienzellen, worin er auch näher auf den Bau des Nervensystems der Gastropoden eingeht. Neuere Untersuchungen über diese Fragen haben Pflücke, Rohde, Mc. Clure und Holmgren veröffentlicht; von diesen hat allein Rohde auch marine Gastropoden zur Untersuchung herangezogen.

Einen Überblick über die ältere Literatur zu geben, kann ich unterlassen; ich könnte darin nur mit andern Worten, und für das speziellere Gebiet zusammengestellt, wiederholen, was schon Nansen und Pflücke, in ihrer historischen Übersicht über die allmählichen Fortschritte in der Erkenntnis des Baues der Ganglienzelle im allgemeinen, geschildert haben. Gelegentlich werde ich nur in meiner Darstellung auf die älteren Arbeiten zu sprechen kommen, dagegen hauptsächlich die neueren Untersuchungen in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen haben. Das soll im wesentlichen jedoch erst geschehen, nachdem ich die Ergebnisse meiner eignen Untersuchung, über die ich schon an andrer Stelle kurz berichtet, dargestellt habe.

Die Ganglienzellen des Centralnervensystems von *Tethys* sind fast ausschließlich unipolar. Das gilt namentlich für alle Zellen, welche die Rindenschicht des Gehirns zusammensetzen, und diese bilden die überwiegende Mehrzahl. Alle diese Zellen sind so orientiert, daß der Zellleib nach außen liegt und sich gegen die centrale Fasermasse des Gehirns zu verjüngt, um in den Nervenfaserfortsatz überzugehen, welcher centralwärts zieht und sich hier meistenteils in mehrere Fasern auflöst, die sich auf Schnitten selten auf eine längere Strecke verfolgen lassen (Fig. 13 u. 14).

Der Nervenfortsatz (*nvf*) zeigt bei schwacher Vergrößerung ein hyalines Aussehen und ist für Farbstoffe wenig empfänglich. Bei stärkerer Vergrößerung läßt er eine feine Längsstreifung erkennen (Fig. 11), die auf der Anordnung seines Inhaltes in längsgestreckten Wabenreihen beruht, wobei vielleicht in den Längskanten noch als

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



besondere Differenzierungsprodukte Fibrillen verlaufen, die sich jedoch bei keiner der angewandten Methoden nachweisen ließen. Für die Auffassung, daß der längsfaserigen Struktur des Nervenfortsatzes ein langgezogenes Wabenwerk zugrunde liegt, sprechen folgende Tatsachen: Die Randzone der Ganglienzellen besteht aus genau demselben hyalin aussehenden und schwer färbbaren Plasma, aus welchem sich auch der Nervenfortsatz zusammensetzt. Beide gehen ja auch ununterbrochen ineinander über. An der Stelle, wo der Nervenfortsatz in die Zelle übergeht (Conus, Hilus), verbreitert er sich und spaltet sich in eine ganze Anzahl von Ästen, die kegelförmig auseinanderstrahlen und sich in die hyaline Randzone der Ganglienzelle fortsetzen (Fig. 11,14). Die längsfibrilläre Struktur der Nervenfasern erhält sich noch unverändert in dem Conus und läßt sich auch noch in den angrenzenden Randpartien der Ganglienzelle eine kurze Strecke weit nachweisen. Das Plasma dieser Randpartie hat einen ganz feinwabigen Bau, der oft nur schwer wahrzunehmen ist, und in das Wabenwerk sind häufig feine Körnchen eingelagert (Fig. 15, 16). Da der Übergang des wabigen Plasmas in das längsfaserige sich ganz allmählich vollzieht, und da in ersterem keine Fibrillen aufzufinden sind, so scheint es sicher, daß wenigstens die längsfibrilläre Struktur in dem Nervenfortsatz, die ich beobachtet habe, den sichtbaren Teil eines längsgezogenen Wabenwerkes darstellt. Da es sich um äußerst feine Wabenstrukturen handelt, schien das vorliegende Objekt ungeeignet, um auf diese Verhältnisse näher einzugehen. Es bestehen aber offenbar vollkommen dieselben Verhältnisse, die zuerst von Bütschli für die Ganglienzellen der Wirbeltiere und Wirbellosen nachgewiesen worden sind.

Das feinwabige bzw. längsfaserige Protoplasma der Ganglienzelle will ich entsprechend den Bezeichnungen für die Ganglienzellen der Wirbeltiere (übrigens auch für eine Anzahl Protozoen) mit Exoplasma (*exp*) bezeichnen. Von diesem unterscheidet sich das Endoplasma (*enp*) dadurch, daß es zahlreiche chromophile Einlagerungen enthält. Letztere wurden bei Wirbeltieren von Lenhossék als Tigroidkörper, von Nissl als Schollen beschrieben. Entsprechende Bildungen haben Pflücke und Mc. Clure in den Ganglienzellen der Pulmonaten als chromophile Körner beschrieben. Diese beiden Autoren unterscheiden kein körnerfreies Exoplasma von dem chromophilen Endoplasma, während Rohde bei Pulmonaten und marinen Opisthobranchiaten schon diese beiden Zonen beobachtet hat.

Das Endoplasma der Ganglienzellen von *Tethys* bietet bei Sublimatfixierung ein ganz andres Aussehen, als bei Fixierung mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Hermannscher Flüssigkeit. Im ersteren Fall stellt es meistens eine kompakte Masse dar, von wenig deutlicher Struktur, so daß man eigentlich nur erkennen kann, daß es von chromophilen Einlagerungen gleichmäßig durchsetzt ist (Fig. 10 *a—c*). Anders bei dem mit Hermannscher Mischung fixierten Material. In diesem Fall besteht das Endoplasma aus einer Menge chromophiler Haufen, die in ihrer Größe ziemlich wechseln. Sie liegen nahe beieinander und verleihen der Zelle ein ähnliches Aussehen, wie es in gewissen Ganglienzellen der Vertebraten durch die Nisslschen Schollen hervorgerufen wird. Die einzelnen Schollen setzen sich häufig wieder aus kleineren zusammen, deren Plasma einen netzig-wabigen Bau hat und welches von zahlreichen Einlagerungen durchsetzt ist (Fig. 17). Nur in wenigen Fällen fand ich im Centrum jeder Scholle ein kleines, etwas längliches Körnchen, das ich deutlich an Goldchloridpräparaten beobachtet habe (Fig. 11). Die Stellen, wo sich keine chromophile Substanz im Endoplasma befindet, erscheinen als helle Züge und durchsetzen als netzartiges Kanalsystem das ganze Endoplasma. Je nachdem die chromophile Substanz in kleineren oder größeren Anhäufungen (Schollen) verteilt ist, hat das Kanalsystem auch ein verschiedenartiges Aussehen. Das Bild kann noch dadurch sehr verändert werden, daß eine ganze Anzahl von Schollen durch Brücken von chromophiler Substanz miteinander in Verbindung stehen. Dann gewinnt man mehr den Eindruck, daß eigentlich die ganze chromophile Substanz eine einheitliche Masse darstellt, welche nur durch das sie durchsetzende Kanalsystem scheinbar in einzelne Anhäufungen getrennt wird. Sicherlich erscheinen häufig durch das optische oder tatsächliche Querschnittsbild einzelne chromophile Anhäufungen als isolierte Schollen, obgleich sie in Wirklichkeit mit andern zusammenhängen. Eine Partie einer Zelle, wo der Zusammenhang des chromophilen Plasmas besonders deutlich zu sehen war, wurde auf Fig. 4 wiedergegeben. (Von dem in dem Kanalsystem verlaufenden Netzwerk war zunächst gar nichts zu sehen. Siehe S. 336.)

Das Endoplasma erreicht im Durchschnitt etwa zwei Drittel des Durchmessers des Zellleibes; auf der Seite des Nervenfortsatzes verschmälert es sich dagegen oft bedeutend. Das Mengenverhältnis zwischen Exo- und Endoplasma ist aber durchaus kein konstantes; nicht selten überwiegt auch das Exoplasma und drängt das Endoplasma auf eine verhältnismäßig schmale Zone zusammen (Fig. 9 rechts). Da man zuweilen in derselben Zelle auf der einen Seite ein Überwiegen des Endoplasmas, auf der andern Seite dagegen des Exoplasmas beobachtet, so liegt es nahe, anzunehmen, daß diese Verteilung auf der leicht flüssigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Konsistenz der Ganglienzelle beruht und überhaupt in ein und derselben Zelle verschieden sein kann.

Das Endoplasma geht ganz allmählich in das Exoplasma über, indem die chromophilen Anhäufungen nach außen zu immer kleiner und die Abstände derselben voneinander größer werden. Gleichzeitig sieht man dann zwischen den einzelnen chromophilen Anhäufungen das feinwabige Exoplasma auftreten, welches distal immer mehr überwiegt und schließlich gar keine Einlagerungen mehr enthält, wenigstens nicht solche von der Natur der chromophilen Substanz des Endoplasmas. Aus dieser Darstellung ersieht man, was ja eigentlich selbstverständlich ist, daß zwischen Exo- und Endoplasma keine scharfe Grenze zu ziehen ist, daß der Unterschied beider in der Hauptsache darauf beruht, daß sich im Endoplasma zahlreiche chromophile Einlagerungen in dem feinwabigen Plasma befinden, die dessen Struktur sehr undeutlich machen. Das Endoplasma reicht nach innen bis zur Kernmembran; in der innersten Zone aber ist es bei manchen Zellen wieder weniger dicht und besteht aus kleineren chromophilen Anhäufungen (Fig. 1, 5), zwischen welchen das feinwabige Plasma zu erkennen ist. Der Plasmaleib der Zelle wird nach innen von der Kernmembran begrenzt, nach außen von dem Hüllgewebe, während eine eigentliche Zellmembran hier nicht zu beobachten ist. Auf diese Verhältnisse werde ich später noch genauer zu sprechen kommen.

In der innersten Zone des Endoplasmas, in der, wie bemerkt, die chromophilen Anhäufungen seltener sind oder ganz fehlen können, beobachtete ich in einigen Fällen Züge feiner Fibrillen. Die einzelnen Fibrillen verlaufen geschlängelt, dicht nebeneinander, ungefähr parallel der Kernoberfläche, und zwar scheinen sie nicht miteinander zu anastomosieren (Fig. 6). Einige von ihnen treten in das grobschollige Endoplasma ein, sie verlaufen hier in den Schollen selbst und ließen sich in ihnen ein Stück weit verfolgen. Diese Fibrillen konnte ich mit Goldchlorid, Eisenhämatoxylin und Toluidinblau auffinden; wie gesagt, sah ich sie jedoch nur in ganz wenigen Fällen und stets nur in der innersten Zone des Plasmaleibes. Daher kann ich nur vermuten, daß diese Fibrillen den sog. Neurofibrillen der Ganglienzelle entsprechen, wie sie H. Schultze, Pflücke und Mc. Clure bei *Helix*, *Limax* und *Arion* beschrieben haben. Schultze unterscheidet an der Ganglienzelle, hauptsächlich nach Untersuchungen an lebenden Zellen, fibrilläre Elemente, die in eine »glasig zähflüssige Substanz« eingebettet sind. Die fibrillären Elemente sollen leicht in eine granulierte Substanz zerfallen. Nach den beiden letzteren Autoren setzt sich das Plasma der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Ganglienzellen nur aus Fibrillen und Körnern zusammen. Pflücke gibt an, daß die Fibrillen mit den Körnern in direktem Zusammenhang stehen, so daß das einzelne Korn durch eine Anschwellung der Fibrille entsteht. Auch nach Mc. Clure wird die ganze Ganglienzelle von Fibrillen durchzogen; dagegen sollen die Körner zwischen den Fibrillen liegen und den Nisslschen Schollen entsprechen, wie er durch verschiedene Färbungen nachzuweisen sucht. Die Fibrillen ziehen als isolierte Elemente durch die ganze Zelle, ohne miteinander zu anastomosieren. Die oben erwähnten Fibrillen, die ich bei *Tethys* beobachtet habe, scheinen, nach ihrem Aussehen und ihrem Verlauf zu schließen, den von Mc. Clure beschriebenen zu entsprechen; wenn ich sie auch nur in einer schmalen Zone der Ganglienzelle beobachten und elektiv färben konnte, so ist es nicht ausgeschlossen, daß sie in einem größeren Teil der Ganglienzelle vorkommen und vielleicht auch in den Nervenfortsatz übertreten. Wie schon H. Schultze erwähnte, zerfallen die Fibrillen sehr leicht; auch von Wirbeltierganglienzellen wird neuerdings, namentlich von Bethe, angegeben, daß die Neurofibrillen sehr leicht ihre Färbbarkeit einbüßen oder gänzlich zerfallen können. So dürfte es sich erklären, daß ich nur selten diese Fibrillen nachweisen konnte. Ob die in den drei obengenannten Arbeiten beschriebenen Fibrillen sämtlich als selbständige Gebilde anzusehen sind, oder ob es sich dabei nicht zum Teil um Plasmastrukturen handelt, die einen fibrillären Bau vortäuschten, will ich dahingestellt sein lassen. Da die Fibrillen bei Gastropoden sehr fein sind und starke Vergrößerungen und geeignete Färbungen zu ihrem Nachweis nötig sind, so scheinen mir diese Zweifel nicht unberechtigt. Neuerdings hat Bochenek in den Ganglienzellen von *Helix* ein ziemlich dichtes Fibrillennetzwerk mit der Nachvergoldungsmethode von Apáthy dargestellt, dessen Aussehen sehr von den bisher beschriebenen Neurofibrillen der Gastropoden abweicht, dagegen dem von mir für *Tethys* später zu schildernden intracellulären Netzwerk zu gleichen scheint. Besonders vermochte Bochenek an den großen Ganglienzellen von *Helix* nachzuweisen, daß von diesem Netzwerk Fibrillen in die Nervenfasern übergehen. Auch in diesem Falle halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß gewisse Elemente des nicht fibrillär differenzierten wabigen Plasmas sich mit Gold imprägniert haben können. Nansen hat ganz entsprechende Netzwerke in Ganglienzellen abgebildet, von denen wir jetzt bestimmt wissen, daß sie durch die Struktur des Plasmas hervorgerufen werden. Doch darauf komme ich weiter unten zu sprechen.

In dem Endoplasma vermochte ich also bis jetzt nur die sog.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Schollen oder chromophilen Anhäufungen, sowie die als Neurofibrillen gedeuteten Elemente nachzuweisen. Die letzteren verlaufen nicht, wie man erwarten möchte, in dem die Schollen trennenden hellen Balkenwerk, sondern in dem chromophilen Plasma der Schollen selbst. Die einzelnen Schollen stehen nun, wie schon oben erwähnt, durch chromophile Brücken miteinander in Verbindung, durch welche daher auch die Fibrillen verlaufen.

Über die Natur des Kanalsystems zwischen den Schollen ist bisher noch nichts gesagt worden. Mit den meisten Methoden, die angewandt wurden, ließ sich in demselben nichts nachweisen; es schien sich also zunächst nur um ein feines intracelluläres Kanalsystem zu handeln. Die genauere Untersuchung ergab nun aber, daß in dem Kanalsystem ein körperliches Netzwerk verläuft, welches den Zellleib in der ganzen Ausdehnung des scholligen Endoplasmas durchsetzt und das wie eine Hohlkugel, die aus einem dichten, fädigen Gerüstwerk besteht, den großen Kern allseitig umgibt. Mit der Bielschowskyschen Versilberungsmethode gelang es zuerst dieses »intracelluläre Netzwerk«, wie ich es nennen will, deutlich sichtbar zu machen, ja sogar elektiv zu färben. Es nimmt dabei eine schwarzbraune Farbe an und hebt sich gut von dem ganz schwach gefärbten Grunde ab (*icn* Fig. 3, 8). Der Charakter dieser Bildung ist der eines ausgesprochenen Netz- oder Gerüstwerkes, das bald aus größeren, bald aus kleineren Maschen besteht und dessen Fäden zum Teil ganz fein, zum Teil dicker und gröber sind. Auch die Knotenpunkte des Netzes sind verschieden dick, je nachdem drei oder mehr Fäden in ihnen zusammentreffen und miteinander verschmelzen. Nur selten ist es nämlich möglich, einen Faden als solchen über verschiedene Knotenpunkte hinaus zu verfolgen, und zwar nur in solchen Zellen, deren Netzwerk feinfädig ist. Diese Verhältnisse sind auf den Fig. 3 und 8 dargestellt, die Teile des intracellulären Netzwerkes möglichst genau nach der Bielschowskyschen Färbung wiedergeben. Wie man sieht, tritt das Netzwerk nicht dicht bis an die Kernmembran heran, und sein Abstand von der Oberfläche der Zelle ist noch bedeutend größer.

Im übrigen ließ sich an den Bielschowsky-Präparaten nicht viel erkennen, denn alle andern Bestandteile der Ganglienzelle waren nur schwach gefärbt und unmöglich zu identifizieren, da das ganze Plasma bei dieser Präparation ein stark vacuoläres Aussehen erhält. Was an diesen Präparaten noch vor allem sich feststellen läßt, ist, daß das intracelluläre Netzwerk, abgesehen davon, daß es auf der einen Seite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



der Ganglienzelle zuweilen breiter ist wie auf der entgegengesetzten, sich am Ursprung des Nervenfortsatzes nicht in Fibrillen auflöst, welche etwa in den Nerven eintreten. Das intracelluläre Netzwerk zeigt auf der dem Nervenfortsatz zugekehrten Seite keinerlei Abweichungen von seiner sonstigen Beschaffenheit; nur ist es auf dieser Seite häufig etwas schmäler, was damit zusammenhängt, daß auch das Endoplasma im allgemeinen in dieser Gegend weniger breit ist.

Der Vergleich verschiedener Bilder ergab nämlich, daß das intracelluläre Netzwerk in seiner Ausdehnung der Verbreitung des Endoplasmas vollkommen entspricht. Da nun die Hermannsche Flüssigkeit den Zellleib am besten fixierte und sich dabei das Endo- und Exoplasma, sowie das Hüllgewebe mit verschiedenen Färbungen zur Darstellung bringen ließen, so handelte es sich jetzt darum, eine Methode ausfindig zu machen, mit welcher sich auf solchen Präparaten auch das intracelluläre Netzwerk, das bisher nur als Negativ wahrzunehmen war, sichtbar machen ließ. Das gelang zunächst mit der von Nabias angegebenen Vergoldungsmethode, die eigentlich zur Färbung von Neurofibrillen empfohlen wurde. Aber auch damit ließen sich noch keine prägnanten Bilder des Netzwerkes herstellen, und vor allen Dingen gelang es nicht, gleichzeitig die Fasern des Hüllgewebes deutlich zu imprägnieren. Durch verschiedene Abänderungen der Nabiasschen Methode gelang es schließlich, bei Verwendung von Tannin-Brechweinstein an Stelle von Jod-Jodkali (s. S. 330) günstige Präparate zu erzielen. An solchen war das intracelluläre Netzwerk, sowie die Lamellen und Fasern des Hüllgewebes braungelb gefärbt, das Exoplasma und die Schollen dagegen dunkel- oder hellrot. Auf solchen Präparaten, wie sie auf Fig. 1, 2, 5 und 7 abgebildet sind, war es möglich, die Beziehungen des intracellulären Netzwerkes zu den übrigen Bestandteilen der Zellen genauer festzustellen.

Zunächst ergibt sich aus einem Vergleich der Abbildungen, daß das Netzwerk entweder ein recht feines Fadenwerk sein kann, dessen Maschen parallel zum Kern und der Zelloberfläche in die Länge gezogen sind, so daß bis zu einem gewissen Grad ein parallelfaseriger Bau herauskommt (Fig. 2 und 3). Ein solcher müßte z. B. auch auf Fig. 9 vorhanden sein, wie sich aus der Anordnung der Schollen ohne weiteres ergibt. Anderseits kann das Netzwerk mehr den Charakter eines Balkenwerkes annehmen (Fig. 1), für welches es namentlich bezeichnend ist, daß die Verschmelzungsstellen der Balken dreieckige und viereckige Plättchen bilden können. Dieser Charakter kann sich dann noch weiter verstärken, indem die Balken noch dicker werden,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



wodurch das Netzwerk ein schwammiges Aussehen erlangt (Fig. 7). Die Folge davon ist, daß die chromophile Substanz sich auf kleinere Ansammlungen (Schollen) verteilen muß. Ob diese verschiedenen Zustände des Netzwerkes auch in der lebenden Zelle in dieser Form existieren, ob es sich also hier vielleicht um verschiedene funktionelle Zustände handelt, ist natürlich nach diesen Befunden nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Holmgren, der in verschiedenen Gewebszellen, und zuerst in den Ganglienzellen, ganze Saftlückensysteme beschrieben hat, vertritt neuerdings die Ansicht, daß sich dieselben durch Verflüssigung des Trophospongiums bilden könnten. Man könnte daher daran denken, daß es sich hier bei *Tethys* auch um verschiedene Zustände des intracellulären Netzwerkes handle. Erst weiter unten soll erörtert werden, inwieweit das intracelluläre Netzwerk von *Tethys* mit den bisher bekannten intracellulären Netzen usw. zu vergleichen ist. Hervorzuheben ist noch, daß die erwähnten verschiedenen Zustände des Netzwerkes auch zuweilen in ein und derselben Zelle an verschiedenen Stellen zu beobachten waren. Dieser Befund scheint dagegen zu sprechen, daß diese Verschiedenheiten von der Einwirkung des eindringenden Fixierungsmittels herrühren könnten. Vielmehr halte ich es für das Wahrscheinlichste, daß das Netzwerk, nicht wie ich ursprünglich vermutete, von fester Beschaffenheit, sondern mehr zähflüssig ist, und daß die Verschiedenheiten seines Aussehens sich auf diese Weise verstehen lassen.

Bei Betrachtung der Fig. 1, 4, 5 und 17 sieht man deutlich, daß das Netzwerk nur an wenigen Stellen mit der chromophilen Substanz durch feine Plasmabrücken in Zusammenhang steht, und daß meistenteils zwischen beiden noch Lücken vorhanden sind, wonach es also schiene, daß das Netzwerk allgemein in einem Kanalsystem liegt. Dazu ist nun zunächst zu bemerken, daß diese Lücken nur dann deutlich zu sehen sind, wenn das Netzwerk einen grobnetzigen Charakter hat, wogegen die feineren Netzfäden nur selten von Hohlräumen umgeben zu sein scheinen, und daß vor allen Dingen diejenigen Fäden, welche sich bis in das Exoplasma verfolgen lassen, in letzterem nicht von Kanälen umgeben sind. Jedenfalls steht also das sog. Lückenwerk in keiner Kommunikation mit irgendwelchen pericellulären Räumen.

Es handelt sich bei dem chromophilen Endoplasma und dem intracellulären Netzwerk um zwei verschiedene Modifikationen des Cytoplasmas, die im Endoplasma deutlich voneinander zu unterscheiden sind. Nach innen, nach dem Kern zu, reicht das Netzwerk ziemlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



nahe an den Kern heran, ohne in irgendwelche Beziehungen zu ihm zu treten. Es ist in sich geschlossen und wird von einer schmalen Zone meist helleren Endoplasmas, in der keine Ausläufer des Netzes zu sehen sind, von der Kernmembran getrennt. Viel schwieriger ist es dagegen, die äußere Grenze des Netzwerkes festzustellen. Wie aus Fig. 1 und 4 zu ersehen ist, verfeinert sich das Netzwerk zusehends, je mehr es sich dem Exoplasma nähert, und zwar in doppelter Weise: die einzelnen Maschen werden kleiner, und die Fäden werden auch dünner und schwerer färbbar, von der Region ab, wo sie mit dem Exoplasma in Berührung treten; in letzterem sind die Fäden des Netzwerkes meistens nur noch auf eine ganz kurze Strecke zu verfolgen.

In dem Exoplasma ist nun aber ebenfalls ein Faserwerk vorhanden, das von außen in das Plasma eindringt. Es sind dies die Fortsätze des Hüllgewebes, Fasern, Lamellen und Kanälchen, die von außen in die Zelle eindringen und die mit ihren letzten Ausläufern bis in die Grenzregion von Exo- und Endoplasma vordringen (Fig. 9, 16). Auch diese erreichen im allgemeinen ihr Ende in der Grenzzone von Exo- und Endoplasma, ohne daß sich in der Regel ein Zusammenhang mit dem intracellulären Netzwerk nachweisen ließe. Diese Beobachtungen scheinen dagegen zu sprechen, daß hier ein Zusammenhang zwischen Hüllgewebe und intracellulärem Netzwerk besteht, und doch muß ich ihn für eine Anzahl von Stellen entschieden behaupten. Denn an manchen Zellen sind Hüllfasern (*hf*), die von an der Oberfläche gelegenen Hüllzellen entspringen, ununterbrochen bis zu dem intracellulären Netzwerk zu verfolgen, und man kann dann nachweisen, daß diese Hüllfasern in einen Faden des Netzwerkes übergehen, der mit andern Netzfasern zu einem Knoten verschmilzt. Verschiedene solche Zusammenhänge zwischen Hüllgewebe und intracellulärem Netzwerk konnte ich an großen Ganglienzellen mit Sicherheit beobachten. An kleineren Ganglienzellen von einem Durchmesser von etwa 80 $\mu$ glaubt man häufiger derartige Verbindungen beobachten zu können, aber mit Sicherheit ist der Zusammenhang da kaum festzustellen. In vielen kleineren Ganglienzellen ist nämlich die Exoplasmazone sehr dünn; das Endoplasma und das Netzwerk reichen infolgedessen fast bis an die Oberfläche der Zelle, die von zahlreichen Hüllfasern, die nur wenig tief in sie eindringen, durchsetzt wird. Hier ist die Gefahr einer Täuschung zu groß; auch gestattet die Feinheit der Elemente nicht, mit genügender Sicherheit die einzelnen Fasern zu verfolgen. Nur in wenigen Fällen konnte also ein Zusammenhang zwischen den Elementen des Hüllgewebes und dem intracellu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



lären Netzwerk beobachtet werden. Die Seltenheit dieses Vorkommens erklärt sich vielleicht damit, daß die Schnittrichtung für diesen Nachweis von großer Bedeutung ist. Auch müssen die Schnitte sehr dünn sein, um eine Faser als solche sicher verfolgen zu können; nur selten aber wird es der Fall sein, daß eine Faser auf der ganzen Strecke von der Oberfläche der Zelle bis zum intracellulären Netzwerk in der Ebene des Schnittes verläuft. Diese Punkte sind zu berücksichtigen, wenn man die relative Seltenheit der beobachteten sicheren Zusammenhänge der beiderlei Faserelemente kritisch zu beurteilen sucht.

Schließlich sind dann noch die Beziehungen des Hüllgewebes zur Ganglienzelle zu erörtern. Wie schon gesagt, läßt sich an den Ganglienzellen von *Tethys* keine die Zelle nach außen abgrenzende Membran sicher unterscheiden. Diese Beobachtung stimmt mit den Angaben von Schultze, Leydig, Nansen und Rohde über die Ganglienzellen der Pulmonaten überein und erklärt sich dadurch, daß die Ganglienzellen vollkommen von einem dichten Geflecht von Fasern und Lamellen des Hüllgewebes umgeben sind, die sich an die Zelle eng anlegen und die zum Teil auch in sie eindringen, weshalb auch für die Ganglienzelle selbst eine Membran überflüssig wird.

Auf einem Schnitt durch eine Ganglienzelle sieht man auf der Oberfläche derselben eine große Anzahl kleiner Kerne (*hzk*), die zum Teil auch noch in den von außen eindringenden Hohlräumen zu sehen sind und die damit in das Exoplasma zu liegen kommen (Fig. 9, 15); das sie umhüllende Plasma ist sehr geringfügig, häufig kaum wahrzunehmen. Das ganze Geflecht- und Netzwerk, welches die Ganglienzelle und den Nervenfortsatz umgibt, gehört zu diesen Zellen, die Schneider in seiner vergleichenden Histologie als Hüllzellen bezeichnet. Bei Wirbellosen wird vielfach für das die Ganglienzellen umgebende Bindegewebe die aus der Wirbeltierhistologie stammende Bezeichnung Neuroglia angewendet. Dabei wird ganz außer acht gelassen, daß es sich bei der Neurogliazelle um eine feststehende morphologische Bezeichnung handelt, um sternförmige Zellen, die eine ganze Anzahl von glatten, faserigen Fortsätzen besitzen, die nur selten sich verästeln. Diese Charakteristik trifft für die die Ganglienzellen von *Tethys* umhüllenden Zellen nicht zu. Ich will sie daher nach Schneider als Hüllzellen bezeichnen, im Gegensatz zu vielen Autoren, die das die Ganglienzellen umgebende Bindegewebe Neuroglia nennen. Ich bin mir dabei bewußt, daß diese Frage endgültig nur auf ontogenetischem Wege zu lösen ist, wenn man feststellt, daß die Hüllzellen mesodermalen Ursprunges sind, und daß sie nicht aus dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Ectoderm stammen, was für ihre Glianatur sprechen würde. (In der vorläufigen Mitteilung habe ich die Bezeichnung »Neuroglia« bei *Tethys* auch noch fälschlich angewandt.)

Die faserigen Fortsätze der Hüllzellen zeigen große Neigung zur Verästelung und entspringen vielfach nicht direkt am Zellleib derselben, sondern nehmen von Lamellen, die die Ganglienzelle oberflächlich bekleiden, ihren Ursprung. Häufig entspringt eine ganze Anzahl dieser Fasern nahe beieinander, und diese dringen strahlenartig nach verschiedenen Seiten in das Exoplasma ein, verästeln sich hier unregelmäßig, und ihre Ausläufer lassen sich bis an die äußere Grenze des Endoplasmas verfolgen (Fig. 2). Solche Fasern waren es auch, die ich, wie oben beschrieben, in Verbindung mit dem intracellulären Netzwerk treten sah.

An der Oberfläche der Ganglienzelle sind außer faserigen Elementen auch die lamellösen stark entwickelt, sie sind hier zu einem dichten Netzwerk ineinander verflochten und häufig nur bei den großen und größten Ganglienzellen ausgebildet (Fig. 5). Namentlich bei letzteren ist auch das Auftreten von Lymphspalten (Lacunen, Saftlücken, endolymphatischen Räumen) zu beobachten, die an manchen Stellen eine sehr starke Ausbildung erfahren haben. Die einfachste Form derselben ist die, daß man schmale Spalten ziemlich dicht unter der Oberfläche der Ganglienzellen auf eine große Strecke hin verlaufen sieht, die mit den an der Peripherie der Ganglienzelle liegenden Lücken, die zwischen dem Hüllgewebe freibleiben, im Zusammenhang stehen (Fig. 1 *lsp*). An andern Stellen dringen Saftlücken von ziemlicher Breite tiefer in das Exoplasma der Ganglienzellen ein, um sich erst in geringer Entfernung vom Endoplasma in eine Anzahl Kanäle zu verzweigen; diese teilen sich weiter und gehen in immer feinere Kanäle über, die sich schließlich in Fasern fortsetzen, und zwar verlaufen dieselben ebenso wie die Kanäle im Exoplasma (Fig. 15). Für alle Lymphspalten, die ich beobachtet habe, ist es charakteristisch, daß ihre Wand von einem dünnen, lamellenartigen Belag ausgekleidet ist (Fig. 4, 5), der eine direkte Fortsetzung der Hüllzellen vorstellt. Infolgedessen ist es auch nicht erstaunlich, daß überall in solchen Saftlücken Kerne der Hüllzellen zu beobachten sind, welche auf diese Weise zuweilen sehr tief in dem Exoplasma der Ganglienzelle gefunden werden (Fig. 4, 15 *hzk*). Sind solche Saftlücken sehr stark entwickelt, so können sie stellenweise das Exoplasma ganz zurückdrängen und dem Zellleib damit ein lappiges Aussehen verleihen (Fig. 16). Eine solche Stelle ist auf Fig. 9 abgebildet. Hier sieht man, wie die Zelloberfläche förmlich eingebuchtet ist. In der großen eindringenden Lacune finden sich eine ganze Anzahl

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Hüllzellen; die große Lacune zerteilt sich weiter in mehrere kleinere Hohlräume, und der lamellöse Wandbelag setzt sich schließlich in unregelmäßig verlaufende Fasern fort, welche zum Teil auch wieder an kleine Saftkanälchen herantreten, die auf dem Schnitt quer getroffen sind. Eine so starke Entwicklung der Saftlücken war, wie erwähnt, hauptsächlich an manchen Stellen der größten Ganglienzellen ausgebildet.

Besonders reichlich tritt das Hüllgewebe auf der Seite des Nervenfortsatzes auf, hier dringt es zwischen den einzelnen Balken, in welche sich die Nervenfasern beim Eintritt in die Ganglienzelle zerspalten, ein, und ist in allen Lücken, die zwischen den fibrillären Zweigen der Nervenfasern vorhanden sind, anzutreffen (Fig. 11, 14). Daß auf diese Weise zahlreiche Kommunikationen zwischen dem pericellulären Raum und den intracellulären Lücken vorhanden sind, versteht sich von selbst. Oft ist das ganze Innere des Conus und auch eine mittlere Partie der Nervenfasern so stark von Zwischengewebe durchsetzt, daß es den Anschein hat, als ob zur Zelle zwei getrennte Nervenfasern hinzutreten (Fig. 13).

Die die Ganglienzellen umgebenden pericellulären Lückenräume sind nach außen von einer homogenen Membran, der Kapselmembran (*hm*), abgegrenzt, die entweder nur eine große oder gleichzeitig mehrere kleinere Ganglienzellen umhüllt. Die Größe der pericellulären Räume richtet sich im allgemeinen nach dem zwischen Membran und Ganglienzelle vorhandenen Hüllgewebe; genauere Angaben vermag ich indessen darüber nicht zu machen, da die Membran bei allen Methoden Schrumpfungen zeigte, wie aus ihrem geschlängelten Verlauf auf den Figuren hervorgeht. Irgendwelche Unterbrechungen ließen sich an der Membran nicht nachweisen; sie scheint kontinuierlich von einer Zelle auf die benachbarte überzugehen und umhüllt meistenteils auch noch die Nervenfortsätze (Fig. 11, 13, 14). Diese Membran ist daher als eine das ganze Gehirn umhüllende aufzufassen, durch welche die ernährenden Flüssigkeiten hindurch diffundieren. Nach außen von der Kapselmembran ist nämlich das Gehirn noch von einer dicken bindegewebigen Hülle (*bgh*) umgeben; in dem Raum zwischen diesen beiden Hüllen befinden sich neben spärlichem Bindegewebe zahlreiche Lacunen, in welchen die Blutflüssigkeit circuliert, die das ganze Gehirn umspült. Die Zellen, die zur Kapselmembran gehören, sehen genau so aus, wie die oben beschriebenen Hüllzellen und lassen ihre Zugehörigkeit zur Membran nur dadurch erkennen, daß sie ihr teils von außen, teils von innen dicht anliegen. Diese Kapselmembran hat schon Rohde bei *Tethys* und *Pleurobranchus* beobachtet und sie mit der Schwannschen Scheide der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Wirbeltiere verglichen. Auch NANSEN und ältere Autoren haben diese Membran als Hülle der Ganglienzellen bei Gastropoden beschrieben.

Bevor ich die Beschreibung meiner Untersuchungen beende, will ich noch auf gewisse Inhaltskörper eingehen, die in vielen Ganglienzellen beschrieben worden sind und die offenbar in irgend einem Zusammenhang mit ihrem Stoffwechsel stehen. Ich meine die gelben kleinen Körner oder Tröpfchen, die von vielen Autoren als Pigment der Ganglienzellen beschrieben worden sind. Sie sind entweder im Plasma gleichmäßig verteilt oder besonders stark an der Stelle des Nervenursprunges angehäuft. In den verschiedenen Ganglienzellen eines Tieres treten sie in sehr variierenden Mengen auf, ja sie können auch ganz fehlen. In chemischer Hinsicht gehören sie zu den sog. Lipochromen und sind infolgedessen größtenteils daran zu erkennen, daß sie sich mit Osmiumsäure stark schwärzen. In den präparierten Ganglienzellen von *Tethys* habe ich körnige Inhaltskörper nur selten und in geringer Menge gefunden, und zwar lagen die meisten in der Mitte des Conus (Fig. 11, 14 *pgk*), einige wenige an der Peripherie der Ganglienzelle. Bei genauerer Untersuchung erkennt man, daß sie sich aus kleinen Körnchen zusammensetzen, die in ein gemeinsames Stroma eingebettet sind.

Dagegen waren die oben erwähnten gelben Fetttröpfchen an den lebenden Ganglienzellen häufig in großer Menge vorhanden und dann in dem gesamten Plasma zerstreut. An den mit HERMANNscher Flüssigkeit fixierten Ganglienzellen erscheinen diese Fettkugeln pechschwarz. Sie variieren sehr in ihrer Größe, von ganz kleinen Pünktchen bis zu großen Kugeln, liegen hauptsächlich im Exoplasma (*fk* Fig. 1), und zwar zuweilen in so großer Menge, daß es an solchen Stellen unmöglich ist, die feineren Verhältnisse zu studieren. Diejenigen Fettkugeln, die im Endoplasma zu sehen sind, liegen stets im Innern der Schollen (Fig. 5, 7). An den mit Sublimatessigsäure fixierten Zellen ist bei Karmin- oder Hämatoxylinfärbung kaum etwas von diesen Fetttropfen zu sehen. Bräunt man nachträglich die Schnitte mit Osmiumholzessig, so sieht man deutlich in der Peripherie des Zellleibes eine braungrünlich gefärbte Substanz, die auch in Form feiner Kugeln das Plasma durchsetzt. Diese Fettkugeln (*fk*) liegen in Vacuolen, die sie meist nicht ganz ausfüllen, weshalb sie von einem feinen hellen Saum umgeben sind (Fig. 10*a*). Ferner konnte ich beobachten, daß die Vacuolen häufig miteinander durch breite geschlängelte Kanäle in Verbindung stehen, und daß deren Lumen mit derselben graugrünen Substanz angefüllt ist (Fig. 10*c*). An andern Stellen waren große Ansammlungen der gleichen Substanz zu sehen, die häufig den halben Durchmesser des Zellleibes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



erreichten; auch sie lagen in Vacuolen, die mit Kanälen in Zusammenhang standen. Die großen Substanzansammlungen waren am häufigsten an der Stelle des Austritts der Nervenfasern. Außerdem waren in andern Zellen noch Vacuolen vorhanden, die bis auf Spuren leer waren; aus diesen mußte also das Fett ausgetreten sein oder es war vielleicht durch die angewendeten Reagenzien aufgelöst worden (Fig. 10*b*). Da es sich zweifellos bei den nach Hermann und mit Sublimatessigsäure fixierten Zellen um die gleiche fettige Substanz handelt, wie aus ihrer Anordnung und aus ihrem Verhalten gegenüber Osmiumsäure deutlich hervorgeht, so möchte ich darauf hinweisen, daß die Verteilung dieser Substanz bei den mit Sublimatessigsäure fixierten Zellen sicher nicht ganz den natürlichen Verhältnissen entspricht; das scheint aus einem Vergleich mit den Verhältnissen, wie ich sie bei lebenden Ganglienzellen beobachtet habe, sicher hervorzugehen.

Man sieht daraus, wie einseitig und vielleicht unrichtig eine histologische Beschreibung sein kann, die sich nur auf eine Fixierungsmethode stützt. Wenn es sich dann noch um Beobachtungen handelt, die einzig in ihrer Art dastehen, so ist doppelte Vorsicht geboten, und die Selbstkritik kann nicht streng genug sein. Ungefähr 20 Centralnervensysteme von *Tethys* habe ich mit fünf verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten behandelt und danach eine Anzahl von Färbungsmethoden angewandt. Auf keinem meiner Präparate habe ich ein Gebilde wahrnehmen können, das irgendwie an die Sphären erinnert hätte, die von Rohde in den Ganglienzellen von *Tethys* beschrieben worden sind. Rohde vertritt die Ansicht, daß diese angeblichen »Sphären« aus gewissen Microsomen des Zellleibes entstanden zu denken sind und faßt sie als eine »krebsartige Erscheinung« auf, die nur ausnahmsweise in den Ganglienzellen auftreten soll. Die Exemplare von *Tethys*, die mir vorlagen, waren offenbar vollkommen gesund, denn wie schon bemerkt, konnte ich in keinem einzigen Fall eine Sphäre oder einen Entwicklungszustand derselben beobachten. Trotzdem kann ich es nicht unterlassen, auf Grund der Abbildungen und Beschreibungen, die Rohde von den Sphären gibt, darauf hinzuweisen, daß es sich dabei um Gebilde von sehr fragwürdiger Natur zu handeln scheint. Schon das Vorkommen der Sphären ist sehr auffallend, »so treten sie genau wie die Sphären der Froschganglien, sowohl intra- als extracellulär auf, im ersteren Fall selten in der Einzahl«; ferner finden sie sich nicht nur in den Ganglienzellen, sondern »auch allenthalben in der Centralsubstanz, und zwar sowohl in den sehr breiten Ganglienzellenfortsätzen, als in der die Zwischenräume der letzteren erfüllenden eigentlichen Grundsubstanz«.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Die Sphären entstehen nicht wie in den Spinalganglienzellen des Frosches, für welche Rohde die gleichen Sphären beschrieben hat, in dem Kern, sondern außerhalb der Zelle; hier finden sich ganze Entwicklungsherde, in welchen verschiedene Entwicklungsstadien von Rohde beobachtet worden sind. Die Sphären dringen in die Zellen ein, wachsen heran, und schließlich zerfallen die ausgewachsenen Sphären: »das Centralkorn wird undeutlich, die Radiärzone zerbricht (!) in größere oder kleinere Stücke, die auf den Schnitten als Ansammlungen kurzer Stäbchen erscheinen«. Die meisten Sphären sollen sich in Kügelchen und fädige Bildungen auflösen, die Rohde für identisch hält mit den Mitochondrien und Chondromiten der Autoren; er sucht das durch lange Zitate der betreffenden Arbeiten zu beweisen, ohne den Leser dadurch überzeugen zu können. Da ihm aber selbst das vereinzelte Vorkommen bei *Tethys* (unter vielen Wirbellosen) und die Verteilung der Sphären mit einer solchen Deutung nicht im Einklang zu stehen scheinen, sucht er dieselben, wie oben erwähnt, als Parasiten mit vollkommenem Entwicklungscyclus aufzufassen[1]. Der unbefangene Leser kommt zu einer andern Deutung. Der Bau und das Vorkommen der Sphären, ihr starkes Lichtbrechungsvermögen, das Vorhandensein von Körnchenhaufen mit scharf begrenzten Hohlräumen u. a. m. lassen es ausgeschlossen erscheinen, daß es sich hier um wirkliche Elemente der lebenden Ganglienzellen oder um parasitisch lebende Organismen handeln kann. Wenn man dazu noch die Abbildungen betrachtet (03, 04), und erfährt, daß sich die Sphären deutlich nur an Objekten, die in Sublimat konserviert waren, darstellen ließen, so trägt man kein Bedenken, die Rohdeschen Sphären zum großen Teil als Sublimatniederschläge anzusehen. Ich schließe mich in dieser Beziehung vollkommen der Ansicht von Goldschmidt an, wie er sie in seinem Referat über die Natur der Rohdeschen Sphären vertreten hat (Zool. Centralbl. 1904, S. 542). Nicht für ausgeschlossen halte ich es, daß zum Teil auch die Fetteinlagerungen, die, wie bemerkt, bei Sublimatfixierung die verschiedensten Formen annehmen können, Bilder vorgetäuscht haben, die zu der Annahme der Sphären Anlaß geben konnten.

---

Ich will nun noch untersuchen, inwieweit sich meine Befunde an den Ganglienzellen von *Tethys* mit unsern bisherigen Kenntnissen in

[1] Auf die dritte Deutungsmöglichkeit, die Rohde für die Sphären in Erwägung zieht, nämlich als höhere Einheiten von Mitochondrien, will ich nicht weiter eingehen, da sie nicht einmal in seinen eignen Resultaten bei *Tethys* eine Stütze findet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Einklang bringen lassen und ob sie dieselben zu ergänzen vermögen. Im besonderen sollen die Beobachtungen, welche über die Beziehungen des Hüllgewebes (Neuroglia) zu den Ganglienzellen vorliegen, erörtert werden.

In seiner ausgezeichneten Untersuchung über den feineren Bau der Elemente des Nervensystems, kam schon Nansen zu dem Ergebnis, daß bei den meisten Ganglienzellen zwischen der »Neurogliamembran« und einem intracellulären Gerüstwerk, dem Spongioplasma, ein Zusammenhang besteht. Speziell an den Ganglienzellen von *Homarus* ist ihm dieser Nachweis gelungen und hat ihn in der Ansicht bestärkt, daß der hyaloplasmatische Inhalt der »primitive tubes«, den Elementarbestandteilen von Zellleib und Nervenfaser, das wesentliche und leitende Element des Nervensystems darstellt, eine Ansicht, zu der ihn speziell das Studium des feineren Baues der Nervenfasern geführt hatte. Er schloß sich damit, wenn auch nicht ganz in der histologischen Erklärung der nervösen Elemente, so doch im Prinzip, der Auffassung Leydigs an, nämlich, daß »die festweiche homogene Materie« (das sog. Hyaloplasma) in den Ganglienzellen, den Nervenfasern und der Punktsubstanz den eigentlich nervösen, leitenden Bestandteil derselben ausmachen, wogegen das »Balkenwerk« in den Zellen und die »stofflich festeren Streifenzüge in den Nerven mehr zum Gerüstwerk dienen« (83, S. 56). Diese Anschauung vertritt auch noch Rohde, der dieselben Beziehungen zwischen Neuroglia und Spongioplasma u. a. auch für die Ganglienzellen der Gastropoden eingehend beschrieben hat, wie aus folgender Zusammenfassung seiner Ergebnisse über den Bau der Ganglienzelle hervorgeht. »Gemeinsam für die Ganglienzellen der Wirbellosen und Wirbeltiere sind also folgende drei Bestandteile: Erstens ein homogenes Hyaloplasma, zweitens ein spongioplasmatisches Netzgerüst, das teils fein, teils grobfibrillär ist, und drittens eine färbbare Substanz, welche bei den Wirbellosen und einem Teile der Ganglienzellen der Wirbeltiere dem grobfibrillären Spongioplasma aufgelagert ist, bei einem andern Teil der letzteren sich zu den Nisslschen Schollen zusammenballt, und zwar meist unabhängig von dem Spongioplasma, welches dann als beinahe farblose Fibrillen zwischen ihnen erscheint. An das feinfibrilläre Spongioplasma ist das Hyaloplasma gebunden; beide zusammen bilden die schwer färbbare Grundsubstanz der Ganglienzellen, welche von dem grobfibrillären, stark tingierten Spongioplasma, bzw. den Nisslschen Schollen, mehr oder weniger regelmäßig durchsetzt wird« (98, S. 699). Rohde betont weiterhin, daß man bei vielen Ganglienzellen ein hell erscheinendes Exoplasma von einem stark färbbaren Endoplasma

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



unterscheiden könne, und daß der Nervenfortsatz stets aus derselben »feinkörnig fibrillären, hyaloplasmahaltigen Grundsubstanz«, aus welcher auch das Exoplasma besteht, sich zusammensetzt. »Niemals beteiligt sich an dessen Aufbau die stark gefärbte Substanz, mithin kann die stark färbbare Substanz nicht das leitende Element darstellen.«

Die drei genannten Autoren stehen also auf dem Standpunkt, daß das sog. Hyaloplasma das leitende Element im Nervensystem vorstellt, eine Anschauung, die auch noch von Held, Wolff und wenigen andern vertreten wird. Dieser Annahme gegenüber steht bekanntlich die Hypothese, welche die Neurofibrillen für das leitende Element erklärt, und zwar wird diese von der überwiegenden Mehrzahl der Forscher vertreten. Für beide Anschauungen sind zahlreiche Argumente vorgebracht worden; doch ist bisher noch keine Entscheidung erzielt worden. Ob es sich überhaupt jemals wird einwandfrei experimentell beweisen lassen, daß die Neurofibrillen das alleinige leitende Element bilden, scheint mir schon deswegen sehr zweifelhaft, weil man sich kaum vorstellen kann, daß es überhaupt Neurofibrillen geben kann, die vollkommen nackt sind und nicht von etwas »Hyaloplasma« umgeben sein sollten. Anderseits gibt es Zellen und Nervenfasern, in welchen sich bisher keine Neurofibrillen auffinden ließen, jedenfalls ist das »Hyaloplasma«, also der Hauptbestandteil der nervösen Elemente, das Primäre, und in ihm können sekundär Fibrillen als Differenzierungsprodukte auftreten, die dann als Neurofibrillen bezeichnet werden. In dieser Hinsicht teile ich in gewisser Beziehung die Anschauung, die neuerdings von Schiefferdecker vertreten wird, der die Fibrillenbildung überhaupt als einen Reifungszustand bzw. Differenzierungszustand der Zellen betrachtet. Um aber in dieser Frage meinen Standpunkt noch etwas näher zu präzisieren, muß ich zuvor auf die Begriffe »Hyaloplasma« und »Spongioplasma« näher eingehen.

Das feinere »Spongioplasma« Rohdes findet sich stets mit dem sog. »Hyaloplasma« zusammen, es soll nach der Auffassung von Leydig und Nansen dem letzteren als Gerüstwerk dienen. Nach Leydig soll das leichtflüssige homogene Hyaloplasma in ein poröses Schwammwerk von festerer Beschaffenheit, das Spongioplasma, eingeschlossen sein, während Nansen annimmt, daß das Hyaloplasma aus zahlreichen feinsten Nervenröhrchen besteht, welche in der Nervenfaser ungefähr parallel zueinander verlaufen, während sie in der Punktsubstanz sowie der Ganglienzelle dicht durcheinander geflochten sind, und die von einem reticulären sog. Spongioplasma, welches mit der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



faserigen Neuroglia in Zusammenhang steht, umhüllt werden. Dieses Spongioplasma Nansens entspricht dem feineren »Spongioplasma« von Rohde. Bütschli ist es gelungen, an den Ganglienzellen und Nervenfasern der Wirbeltiere und Wirbellosen nachzuweisen, daß »sowohl die Annahme von Nervenröhrchen als auch die ihrer spongioplasmatischen Hülle unhaltbar ist«, und daß die Retikulation der Leibessubstanz »nicht von besonderen, nur Nervenzellen eigentümlichen Verhältnissen herrührt, sondern die gewöhnliche netzmaschige Struktur des Plasmas ist, welche nur Modifikationen aufweist, die sich großenteils aus den besonderen Gestaltsverhältnissen dieser Zellen und ihrer Ausspinnung in Fortsätze erklären« (92, S. 96). Diesen netzigwabigen Bau, der also nach Bütschli als Elementarstruktur der lebenden Substanz zugrunde liegt, vermochte ich, wie schon oben erwähnt, auch für die Ganglienzellen von *Tethys*, speziell im Exoplasma nachzuweisen; ich konnte dadurch Bütschlis Angaben im speziellen Gebiet bestätigen. Mit dieser Erkenntnis ergibt sich aber auch von selbst, daß wir das feine Gerüstwerk in der Ganglienzelle nicht als mit der »Neuroglia« in Verbindung stehendes Spongioplasma, sondern als die dem Ganglienzellenplasma zugrunde liegende Wabenstruktur anzusehen haben, die von dem sog. Hyaloplasma, das also den Wabeninhalt, das Enchylema (nach Bütschlis Benennung) vorstellt, nicht getrennt werden kann. Dieses Neuroplasma (Held, also die beiden zusammengehörigen Bestandteile des Grundplasmas, das Spongioplasma und Enchylema) bildet den Hauptinhalt des Ganglienzellenleibes, des Nervenfortsatzes und der Punktsubstanz; daher nehme auch ich an, daß das Neuroplasma im wesentlichen das leitende Element im Nervensystem vorstellt, daß aber auch den im Neuroplasma verlaufenden Neurofibrillen — und darin weiche ich von den Anhängern der »Hyaloplasmatheorie« ab — eine Rolle in diesem Prozeß zukommt, und daß diese nicht als Stützelemente aufzufassen sind. Selbstverständlich können diese Neurofibrillen nur in den Wabenwänden selbst entstehen, denn nur diese stellen denjenigen Bestandteil des Wabenwerkes dar, der ununterbrochen das ganze Neuroplasma durchsetzt.

Was nun das sog. »grobe Spongioplasma« Rohdes angeht, so liegt es nahe, anzunehmen, daß Rohde damit das von mir geschilderte »intracelluläre Netzwerk« gemeint haben könnte. Daß diese Annahme jedoch vollkommen ausgeschlossen ist, ergibt sich aus folgenden Tatsachen. Das Material, an dem Rohde seine Untersuchungen vorgenommen hat und auf welches er seine Angaben über den Bau der Ganglienzellen der Gastropoden stützt, war durchgehends in Sublimat

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



konserviert. Wie ich nun oben hervorhob, konnte ich an Sublimatpräparaten das intracelluläre Netzwerk nicht nachweisen. Auch die Angaben, welche Rohde über die Natur und die Färbbarkeit des groben Spongioplasmas macht, widersprechen den für das intracelluläre Netzwerk charakteristischen Merkmalen. Welche Bestandteile des Zellleibes sind es nun aber, die Rohde als »grobes Spongioplasma« bezeichnet? Das ist recht schwer zu entscheiden, denn aus den Zeichnungen und Photographien, von welchen die ersteren in einer zu schematischen Art der Wiedergabe ausgeführt sind, und den letzteren, welchen für Microphotographien wenig geeignete Präparate zugrunde lagen, läßt sich nicht sicher erkennen, was eigentlich das »grobe Spongioplasma« vorstellt. Auch in den Beschreibungen, welche Rohde von dem groben Spongioplasma gibt, konnte ich keine Stelle finden, aus welcher mit Sicherheit zu erkennen gewesen wäre, was Rohde unter dem »grobfibrillären Spongioplasma« versteht. Trotzdem zieht Rohde aus jeder Beobachtung, wo er die Neuroglia bis an das Endoplasma herantreten sah, ohne weiteres den Schluß, daß hier ein Zusammenhang zwischen ihr und dem groben Spongioplasma existiert, wie z. B. aus nachstehendem Zitat zu ersehen ist: »Bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* und *Tethys* gehen, wie dies die Regel für die Wirbellosen ist, die Neurogliafibrillen der Scheide stets in das grobfibrilläre Spongioplasma der Ganglienzellen über« (98, S. 702). Da nun aus meinen Untersuchungen an den Ganglienzellen von *Tethys* hervorgeht, daß der Zusammenhang zwischen dem Hüllgewebe und dem intracellulären Netzwerk nur sehr selten sicher nachweisbar ist, scheint es mir unzweifelhaft, daß Rohde unter dem »grobfibrillären Spongioplasma« nicht einen wohl unterscheidbaren Bestandteil des Endoplasmas verstanden haben kann. Von diesem Punkt abgesehen, bleibt es Rohdes Verdienst, zuerst darauf hingewiesen zu haben, wie eng die Beziehungen des Hüllgewebes zur Ganglienzelle sind, und wie häufig starke Bündel von »Gliafasern« in den Leib der Ganglienzelle eindringen.

Auch für Ganglienzellen andrer Tierklassen sind schon verschiedentlich ähnliche Beobachtungen gemacht worden. So hat Apáthy für die Ganglienzellen der Hirudineen ein Eindringen der Gliafasern beschrieben und R. Goldschmidt nachgewiesen, daß bei den sog. radiär-gestreiften Ganglienzellen von *Ascaris* von der äußeren Kapselwand zahlreiche radiäre Fortsätze in den Zellleib eindringen.

Derartig enge Beziehungen zwischen Ganglienzelle und »Neuroglia« kennen wir namentlich auch aus den zahlreichen Arbeiten Holmgrens, der in den Ganglienzellen der Wirbeltiere und Wirbellosen ein reiches

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Kanälchensystem (sog. Tropospongium) beschrieben hat, das von der Oberfläche der Ganglienzellen seinen Ursprung nimmt und von dem Hüllgewebe gebildet wird. Die Kanälchen sollen im allgemeinen durch Verflüssigung der »Kapselfortsätze« entstehen, und es ist für sie charakteristisch, daß ihre Wände stets von einer feinen Membran ausgekleidet werden, die zum »Gliagewebe« gehört. »Die Kanälchen stellen Spalten innerhalb der .... in den Nervenzellkörper eindringenden Gliafortsätze dar.« Diese »Gliafortsätze« teilen sich innerhalb des Ganglienzellleibes, treten mit andern Fortsätzen zusammen und können ein dichtes Netzwerk bilden. In den Maschen dieses Netzes »tritt nun die Tigroidsubstanz auf, und es scheinen ausnahmslos die Zonen der Zellen, welche der Kapselfortsätze entbehren, auch ohne Tigroidsubstanz zu sein. So ist dies der Fall mit der sog. ectoplasmatischen Zone, ...«. Die Holmgrenschen Befunde wurden von einer ganzen Anzahl von Forschern bestätigt, und er selbst hat die Trophospongien, wie er diese Kanälchensysteme und Netzwerke innerhalb des Zellleibes nennt, auch für eine ganze Anzahl von Drüsenepithelien usw. feststellen können. Auf letztere Verhältnisse will ich hier nicht eingehen, sondern mich auf die Befunde Holmgrens an den Ganglienzellen von *Helix* beschränken.

Holmgren bezeichnet die Ganglienzellen von *Helix* als besonders typisches Beispiel für den Nachweis intracellulärer Saftkanälchen und ihren Zusammenhang mit pericellulären Lymphspalten. Außer den Kanälchen und den soliden Fortsätzen der Gliazellen, dringen auch die Differenzierungsprodukte derselben in die Ganglienzellen ein, »die oft eher den Charakter von durch feine Fädchen verstärkten Membranen als von faserigen Gebilden« besitzen. Die Gliaeinwucherungen finden sich nach Holmgren nicht nur in den großen und mittelgroßen Nervenzellen, sondern »auch kleine Nervenzellen können in ganz ähnlicher Weise vom Gliagewebe durchsetzt und damit eventuell mit Kanälchen ausgestattet werden«. »Es scheint mir indessen mit Bezug auf die kleineren Nervenzellen die Regel zu sein, daß die eindringenden ‚Glia'-Fortsätze nur das Gebiet des Zellkörpers occupieren, das zwischen dem exzentrisch lokalisierten Kern und dem Hohlkegel sich befindet.«

Wenn ich mit diesen Beobachtungen Holmgrens an den Ganglienzellen von *Helix* meine Erfahrungen an denen von *Tethys* vergleiche, so kann ich hinsichtlich der Verbreitung der Fortsätze des Hüllgewebes im Zellleib nicht in allen Punkten eine Übereinstimmung der Ergebnisse feststellen. Auch bei *Tethys* findet man in den kleinen Zellen höchstens nur in der Region des Conus Bestandteile des Hüllgewebes; bei mittelgroßen Zellen sind sie an dieser Stelle fast immer vorhanden, und in dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Hüllgewebe sind zahlreiche Hohlräume, die, wie oben beschrieben, mit dem pericellulären Raum kommunizieren; an der Peripherie des Zellleibes sieht man nur spärlich Hüllfasern und membranöse Differenzierungsprodukte der Hüllzellen in die Ganglienzellen eindringen, während Kanäle hier noch zu den großen Seltenheiten gehören. Erst in der Peripherie der großen und größten Ganglienzellen finden sich eindringende Elemente der Hüllfasern häufig, und hier treten auch die Lymphspalten in ziemlicher Zahl an der Peripherie der Ganglienzelle auf (meine Figuren beziehen sich lediglich auf Verhältnisse der großen Ganglienzellen von *Tethys*). Für diese Lymphspalten aber ist es charakteristisch, daß sie stets nur im Exoplasma vorhanden sind und nicht weiter als bis zur äußeren Grenze des Endoplasmas vordringen; niemals konnte ich solche Saftlücken dicht am Kern verlaufen sehen, wie Holmgren es für *Helix* abbildet. Dagegen stimmen meine Beobachtungen mit den Angaben von Bochenek gut überein, der für *Helix*-Ganglienzellen bemerkt: »En examinant autour d'un canal le protoplasme de ces cellules enormes, nous trouvons que la zône, qui le délimite, est complètement dépourvue de petites granulations et est formée seulement par un protoplasme hyalin«. Auch meine Beobachtungen bei *Tethys* lassen erkennen, daß es sich um keine engeren Beziehungen zwischen Lymphspalten und basophil reagierender Substanz handelt, da, wie bemerkt, dieselben nur in dem körnchenfreien Exoplasma auftreten. Aus dieser Verbreitung der Lymphspalten in den Ganglienzellen der Gastropoden darf man schließen, daß denselben wohl eine Bedeutung für den Stoffwechselprozeß der Zellen zukommt, aber keine so umfassende, wie Holmgren ihnen zuerkennen möchte. Ich schließe mich hierin den Anschauungen von Bochenek an, der annimmt, daß das Auftreten von Kanälen von der Größe der Zellen bedingt wird. »Grace a lui (dem Kanalsystem), en effet, la surface absorbante de la cellule se trouve considérablement augmentée.« Aus der Beobachtung Bocheneks an den Ganglienzellen von Winter- und Sommertieren der *Helix*, die doch bedeutende Verschiedenheit ihrer Stoffwechselprozesse zeigen müssen, ergab sich kein Unterschied in der Verbreitung der Saftkanälchen; hieraus, wie aus der Tatsache, daß die Kanälchen häufig nur in den großen Ganglienzellen auftreten, geht hervor, daß wir die Kanälchen als konstante Bildungen betrachten dürfen, die auch in normalen Zuständen der lebenden Zellen vorhanden sind. Daher kann ich auch der Meinung von Legendre nicht beipflichten, der das Auftreten der Holmgrenschen Kanäle in den Ganglienzellen als einen pathologischen Zustand ansieht. Schließ-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



lich muß ich aber noch hervorheben, daß ich die Ansicht Holmgrens über die Entstehung der Kanälchen für *Tethys* wenig wahrscheinlich halte. Holmgren nimmt, wie oben schon angedeutet, an, daß die Kanälchen in dem sog. »Trophospongium« durch Verflüssigung entstehen, und daß sie nicht in die pericellulären Saftlücken ausmünden. Aus meinen Abbildungen (siehe speziell Fig. 9) scheint mir nun ohne weiteres die Unmöglichkeit einer solchen Deutung hervorzugehen. Indem ich die Saftlücken als »Lymphspalten« bezeichne, habe ich schon bestimmt darauf hingewiesen, daß ich ihren Zusammenhang mit den pericellulären Räumen um die Ganglienzellen als zweifellos betrachte.

Bisher wurde absichtlich die Frage außer acht gelassen, ob nicht das intracelluläre Netzwerk als eine den Holmgrenschen Trophospongien homologe Bildung anzusehen ist. In meiner vorläufigen Mitteilung über das intracelluläre Netzwerk sprach ich schon die Vermutung aus, daß wir es möglicherweise als einen eigentlichen Bestandteil der Ganglienzelle, d. h. als ein Produkt derselben anzusehen haben. Die Begründung hierfür finde ich erstens in der Seltenheit des direkten Zusammenhanges zwischen Hüllgewebe und dem intracellulären Netzwerk, und zweitens in der verschiedenen Färbbarkeit der Elemente des Hüllgewebes und der des Netzwerkes, sowohl mit der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode, als bei Färbung mit Toluidinblau-Erythrosin, als auch bei der Behandlung mit Osmiumsäure. Nur mit den Methoden der Silber- und Goldimprägnation treten diese Färbungsunterschiede wenig hervor, weshalb es auch nur mit diesen Methoden möglich war, den Zusammenhang zwischen den Fibrillen des Hüllgewebes und dem Netzwerk festzustellen. Diese Tatsachen scheinen mir gegen die Auffassung, daß das intracelluläre Netzwerk als eine direkte Fortsetzung und ein Produkt des Hüllgewebes anzusehen sei, zu sprechen; vielmehr ziehe ich es einstweilen vor, anzunehmen, daß die Verbindungen zwischen diesen beiden Elementen erst sekundär entstanden sind.

Mit den von Golgi und seinen Schülern beschriebenen intracellulären Netzapparaten, besonders denen der Ganglienzellen des Centralnervensystems der Säugetiere, hat das intracelluläre Netzwerk der *Tethys*-Zellen gemein, daß es ebenfalls das Exoplasma freiläßt und sich nur auf das Endoplasma beschränkt. Der Golgische Netzapparat erscheint dagegen insofern verschieden, als er meistens nicht so gleichmäßig und engmaschig ist und zum Teil mehr den Eindruck eines Fadenknäuels macht; außerdem stellt er ein in sich geschlossenes Gebilde dar, während das Netzwerk von *Tethys* nach außen nicht so

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



scharf abgegrenzt ist. Die Ansichten über die Natur der Golgischen Netzapparate gehen bekanntlich sehr auseinander. Zunächst ist es noch unsicher, ob dasselbe ein körperliches Netzwerk oder ein Kanalsystem vorstellt. Auch darüber differieren die Ansichten, ob der Netzapparat mit dem Hüllgewebe zusammenhängt, bzw. nach außen sich fortsetzt, wie es Holmgren und Retzius behaupten, oder ob er ohne Zusammenhang mit der Umgebung ist, wie es Golgi selbst darstellt. Die Seltenheit einer bisher nachgewiesenen Verbindung mit dem Hüllgewebe scheint dafür zu sprechen, daß die Golgischen Netzapparate als Bestandteile der Ganglienzellen anzusehen sind. In dem Punkt scheint mir also das dem Golgischen Netzapparat und dem intracellulären Netzwerk von *Tethys* Gemeinsame zu liegen, daß sie beide im Endoplasma der Ganglienzellen liegen, und daß für beide eine autogene Entstehung wahrscheinlich ist, wenn man sich nicht auf bisher unbegründete Annahmen stützen will. Auch die Homologisierung des »apparato endocellulare« mit dem Chromidialapparat, wie sie R. Goldschmidt und Popoff annehmen, halte ich zunächst noch für gewagt, solange wir nichts Näheres über die Natur der Netzapparate wissen und ihr Verhältnis zum Kernapparat kennen. Soweit mir bekannt, tingieren sich auch die Netzapparate nicht mit Kernfarbstoffen.

Wie gesagt, stimmen die intracellulären Netzwerke der Ganglienzellen darin überein, daß sie im Endoplasma liegen. Da ich nun auf Grund der so sehr wechselnden Bilder des Netzwerkes bei *Tethys* annehmen muß, daß sein Aggregatzustand kein ganz konstanter, jedenfalls aber ein wenigstens zeitweise zähflüssiger ist, und da ferner das Netzwerk, abgesehen von den nicht häufigen Verbindungen mit den Fibrillen des Hüllgewebes, frei im Endoplasma der Zelle liegt, so scheint es mir auch wenig wahrscheinlich, daß das Netzwerk ein Stützapparat der Zelle sein kann. Dagegen scheinen die engen Beziehungen zwischen der chromophilen Substanz (Schollen) und dem Netzapparat auf eine Wechselbeziehung zwischen diesen beiden Elementen hinzuweisen, die wahrscheinlich für den Stoffwechsel der Ganglienzelle bedeutungsvoll sein dürfte. Wenn ich also auch Holmgren hinsichtlich der Entstehung des intracellulären Netzapparates nicht zustimmen kann, so stimme ich doch mit ihm darin überein, daß auch ich in dem Netzwerk einen Bestandteil der Ganglienzelle erblicke, der für ihren Stoffwechselprozeß von Bedeutung ist.

---

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Die vorliegende Untersuchung habe ich während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel im Winter 1906 begonnen. Der Arbeitsplatz wurde mir von dem Königlich Preußischen Ministerium der geistlichen, Unterrichts- und Medizinalangelegenheiten zur Verfügung gestellt, wofür dem hohen Ministerium mein ergebenster Dank abgestattet sein möge. Ich möchte an dieser Stelle auch allen den Herren, die mit der Leitung und Verwaltung der zoologischen Station betraut sind, für ihr großes Entgegenkommen meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. Den größten Teil dieser Untersuchung machte ich in dem Institut von Herrn Prof. Dr. O. Bütschli, dem ich für seine liebenswürdige Teilnahme und freundliche Hilfe herzlichst danke. Auch Herrn Prof. Schuberg spreche ich für manchen wertvollen Rat meinen besten Dank aus.

Heidelberg, im April 1907.

## Literaturverzeichnis.

01. A. Bochenek, Contributions à l'étude du système nerveux, des gastéropodes. (Helix pomatia) Anatomie fine des cellules nerveuses. Le Névraxe. Vol. III. Fasc. 1. p. 85—105.

92. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

78. Dietl, Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. Sitz.-Ber. d. k. Akad. der Wiss. Wien. Bd. LXXVII. 1. Abt. S. 481—532.

04. Edinger u. Wallenberg, Bericht über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems.

04. R. Goldschmidt, Über die sog. radiärgestreiften Ganglienzellen von Ascaris. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. S. 173—182.

99. Golgi, De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des Ganglions spinaux. Arch. ital. de Biol. T. XXXI. Fasc. 2.

95. B. Haller, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. II. Textur des Centralnervensystems und seiner Hüllen. Morph. Jahrb. Bd. XI. S. 321—436.

97. H. Held, Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. 2. Abhandl. Arch. f. Anat. & Physiol. Anat. Abt. S. 204—294.

00. F. Holmgren, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte Bd. XV. S. 1—89.

00. — Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. S. 290—296.

00. — Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. Anat. Anz. Bd. XVII. S. 113—129.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



01. F. Holmgren, Beiträge zur Morphologie der Zellen. I. Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XVIII. S. 269—322.

03. — Über die »Saftkanälchen« in den Leberzellen und den Epithelzellen der Nebenniere. Anat. Anz. Bd. XXII. S. 9—14.

03. — Über die sog. »intracellulären Fäden« der Nervenzellen von Lophius piscatorius. Anat. Anz. Bd. XXIII. S. 37—49.

77. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken.

95. M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuerer Forschung. Berlin, 2. Aufl.

05. R. Legendre, Sur la nature du trophospongium des cellules nerveuses d'Helix. C. R. Soc. Biol. Paris T. LVIII. p. 841—843.

05. — De la nature pathologique des canalicules de Holmgren des cellules nerveuses. C. R. Soc. Biol. Paris, T. LVIII. p. 687—688.

83. F. Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere.

97. Mc. Clure, The finer structure of the Nerve cells of Invertebrates. I. Gastropoda. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie Bd. XI. S. 13—60.

07. H. Merton, Über ein intracelluläres Netzwerk der Ganglienzellen von Tethys leporina. Anat. Anz. Bd. XXX.

86. F. Nansen, The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Berg. Museum, Aarsberedning für 1896.

95. M. Pflücke, Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Diese Ztschr. Bd. LV. S. 500—542.

06. M. Popoff, Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria) der Geschlechtszellen. Anat. Anz. Bd. XXIX. Heft 9 und 10.

95. E. Rohde, Ganglienzelle, Achsencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLV. S. 387—412.

96. — Ganglienzellkern und Neuroglia. Ebenda Bd. XLVII. S. 121—135.

98. — Die Ganglienzelle. Diese Ztschr. Bd. LXIV. S. 698—727.

03. — Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen«, ihre Entstehung und ihr Zerfall. Diese Ztschr. Bd. LXXV. S. 148—220.

04. — III. Die Entstehung von Mitochondrien und Chondromiten aus eigenartigen intra- und extracellulären »Sphären«, (Idiozomen). Diese Ztschr. Bd. LXXVI. S. 53—93.

04. — Die »Sphären-Bildungen« der Ganglienzellen. Zool. Anz. Bd. XXVIII. S. 359—364.

04. — IV. Zum histologischen Wert der Zellen. Diese Ztschr. Bd. LXXVIII. S. 1—148.

94. P. Schiefferdecker, Über Nerven und Muskelfibrillen. Sitzber. der niederrh. Gesell. Bonn. 1904. S. 40—42.

04. — Das Neuron und der Zusammenhang der Neuronen, Ebenda S. 85—93.

02. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

79. H. Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. XVI. S. 57—111.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



03. M. Wolff, Über die Kontinuität des perifibrillären Neuroplasmas (Hyalopl. Leydig-Nansen). Anat. Anz. Bd. XXIII. S. 20—27.
05. — Neue Beiträge zur Kenntnis des Neurons. Biol. Centralbl. Bd. XXV. S. 679—687, 691—702 und 729—741.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

*bgh*, bindegewebige Hülle des Gehirns;
*enp*, Endoplasma;
*exp*, Exoplasma;
*fk*, Fettkugel;
*hg*, Hüllgewebe;
*hm*, homogene Membran;
*hzf*, Hüllzellfaser;
*hzk*, Hüllzellkern;
*hzm*, Hüllzellmembran;
*icn*, intracelluläres Netzwerk;
*K*, Ganglienzellkern;
*km*, Kernmembran;
*lsp*, Lymphspalte;
*nf*, Neurofibrille;
*nvf*, Nervenfortsatz;
*pcr*, pericellulärer Raum;
*pgk*, Pigmentkörner;
*sch*, Scholle;
*vk*, Vacuole.

### Tafel XXI.

Fig. 1. Teil des Zellleibes einer Ganglienzelle von *Tethys leporina*. (Alle Figuren sind so orientiert, daß sie mit ihrem oberen Rand an den Kern der Ganglienzelle [*K*] angrenzen.) Das grobe intracelluläre Netzwerk (*icn*) hat die gleiche Ausdehnung wie das Endoplasma (*enp*). Hermannsche Fl. Vergoldung nach Nabias. Vergr. 1000.

Fig. 2. Desgl. Einige Hüllfasern (*hf*) stehen in ununterbrochenem Zusammenhang mit dem intracellulären Netzwerk (*icn*). Hermannsche Fl. Tannin, Brechweinstein, Goldchlorid, Anilinwasser. Vergr. 1000.

Fig. 3. Desgl. Elektive Färbung des intracellulären Netzwerkes nach der Methode von Bielschowsky. 10%iges Formol. Vergr. 1000.

Fig. 4. Desgl. Die chromophilen Schollen des Endoplasmas (*enp*) gehen zum Teil ohne Unterbrechung ineinander über. Hermannsche Fl. Eisenhämatoxylin nach R. Heidenhain. Vergr. 1000.

Fig. 5. Desgl. Das Hüllgewebe (*hg*) steht in ununterbrochenem Zusammenhang mit dem intracellulären Netzwerk (*icn*). Hermannsche Fl. Tannin, Brechweinstein, Goldchlorid, Anilinwasser. Vergr. 1000.

Fig. 6. Desgl. Einige Neurofibrillen, die z. T. durch die Schollen zu verfolgen sind. Hermannsche Fl. Polychrom. Methylenblau. Vergr. 1000.

Fig. 7. Desgl. Partie eines besonders groben intracellulären Netzwerks. Hermannsche Fl. Tannin, Brechweinstein, Goldchlorid, Anilinwasser. Vergr. 1000.

Fig. 8. Desgl. Das intracelluläre Netzwerk nach der Methode von Bielschowsky. 10%iges Formol. Vergr. 1000.

Fig. 9. Desgl. Einige Lymphspalten dringen tief in das Exoplasma ein. Ihre letzten Ausläufer sind bis an die Grenze des Endoplasmas (*enp*) zu verfolgen. Hermannsche Fl. Toluidinblau, Erythrosin. Vergr. 1000.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Fig. 10. *a—c* Teile von kleineren Ganglienzellen mit zahlreichen Fetteinlagerungen; in *b* sind dieselben ausgefüllt. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin, Osmium, Holzessig. Vergr. 750.

Fig. 11. Übergangsstelle der Ganglienzelle in den Nervenfortsatz (*nvf*). Starke Entwicklung des Hüllgewebes. Hermannsche Fl. Tannin, Brechweinstein, Goldchlorid, Anilinwasser. Vergr. 500.

## Tafel XXII.

Fig. 12. Einige Ganglienzellen von *Tethys;* die größte mit lappigem Kern. Hermannsche Fl. Toluidinblau. Vergr. 90.

Fig. 13. Desgl. Der Nervenfortsatz der linken Ganglienzelle ist in der Mitte von Hüllgewebe erfüllt. Hermannsche Fl. Vergoldung nach Nabias. Vergr. 90.

Fig. 14. Desgl. Hermannsche Fl. Vergoldung nach Nabias. Vergr. 90.

Fig. 15. Stück einer Ganglienzelle von *Tethys*. Eine Lymphspalte (*lsp*) dringt in das Exoplasma ein und spaltet sich dicht an der Grenze des Endoplasmas in mehrere Kanäle. Hermannsche Fl. Eisenhämatoxylin nach R. Heidenhain. Vergr. 1000.

Fig. 16. Desgl. Durch die starke Entwicklung des Hüllgewebes erhält das Exoplasma ein lappiges Aussehen. Hermannsche Fl. Toluidinblau-Erythrosin. Vergr. 1000.

Fig. 17. Partie aus dem Endoplasma. Hermannsche Fl. Tannin, Brechweinstein, Goldchlorid, Anilinwasser. Vergr. 1500.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1.



2.



6.



5.



9.



10 a.



10 b.

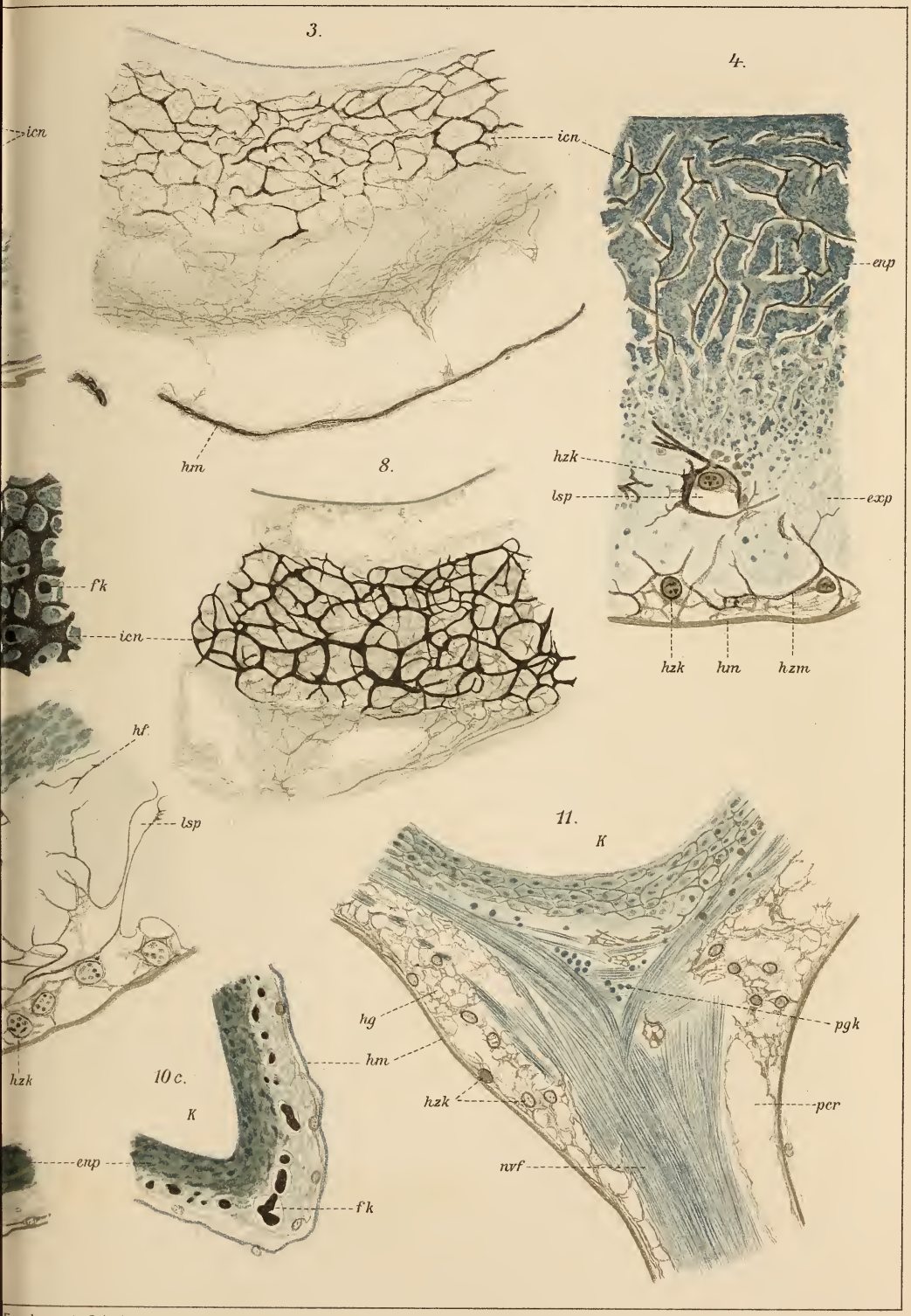


H Merton gez.

Verlag von W

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

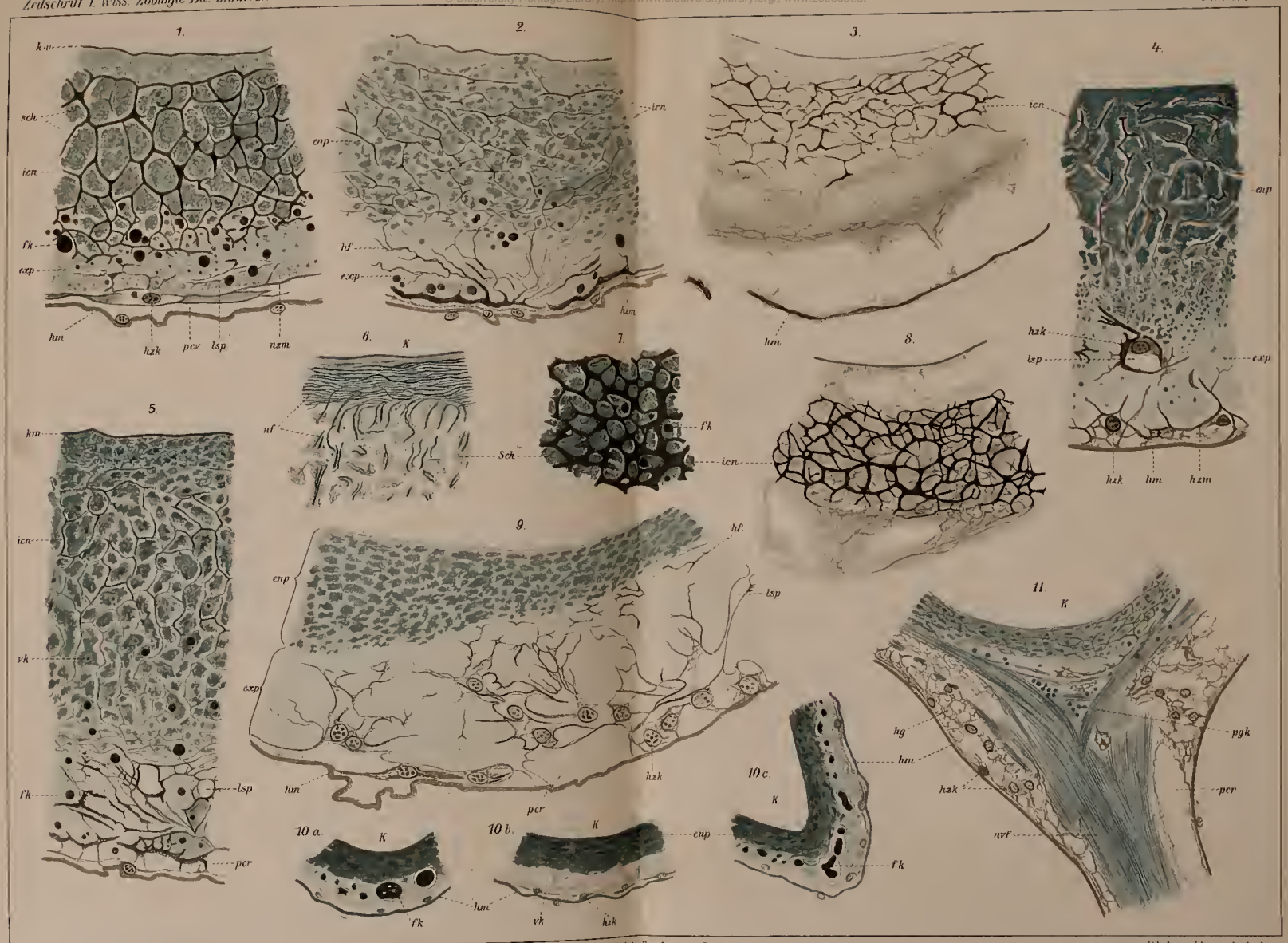





Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

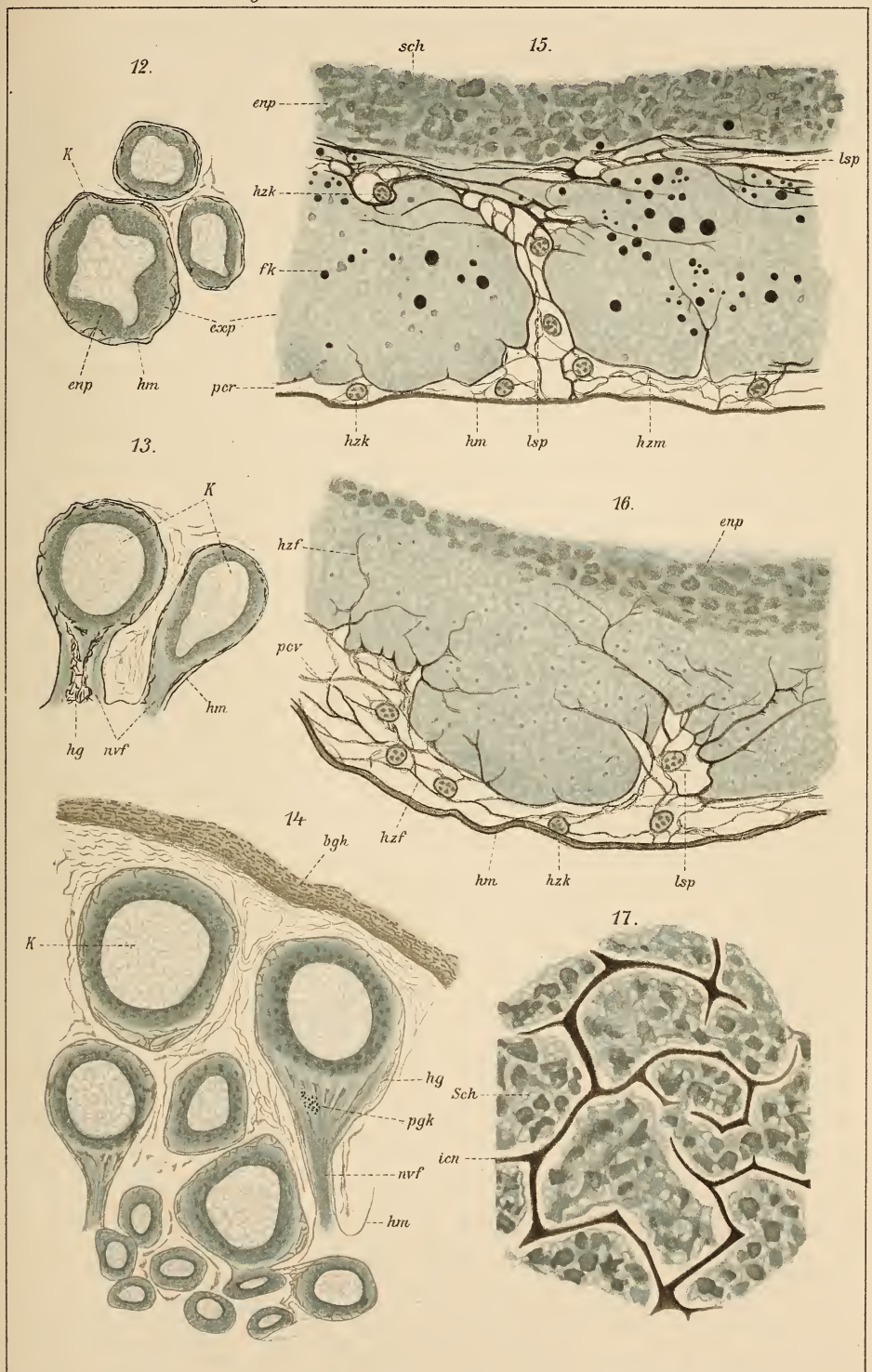
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at




H. Merton gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at






H Merton gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 88

Autor(en)/Author(s): Merton Hugo

Artikel/Article: Über den feineren Bau der Ganglienzellen aus dem Centrainervensystem von Tethys leporina Cuv. 327-357