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

Über die Histologie und Histogenese der sogenannten Punktsubstanz Leydigs in dem Bauchstrange der Hirudineen.

Von

Emanuel Mencl

(Prag).

(Aus dem zoologischen Institut der böhmischen Universität Prag.)

Mit Tafel XXIV—XXV.

Es gibt kaum ein anderes Gebiet in der Histologie, das so gründlich und mittels so zahlreichen und bis ins einzelnste specifischen Methoden bearbeitet wurde, als die Neurohistologie. Und es ist bekanntlich gerade das Nervensystem der Vertebraten, in dem so zahlreiche Details bekannt geworden sind, daß es heute sehr schwer ist, in dieser Beziehung eine vollkommene Übersicht zu gewinnen. Parallel damit geht der Umstand, daß, wie bereits erwähnt, auch die Technik auf diesem Gebiet so vollkommen geworden ist, daß irgend ein Vergleich mit andern Gebieten, es seien dieselben noch so wichtig, überhaupt nicht möglich ist. Obzwar also die neueste Zeit die Histologie und Histogenese — hauptsächlich aber die erstere — des Nervensystems der Wirbeltiere um so zahlreiche und nicht einmal geahnte Entdeckungen bereichert hatte, so daß es unmöglich war, daß diese an den Vertebraten gemachten Erfahrungen ohne Einfluß auf unsre Vorstellungen von dem Nervensystem der Evertebraten blieben, so ist doch das Nervensystem der letzteren fast ganz unbeachtet, mindestens in der neuesten Zeit, geblieben. Es waren gerade die neuesten Entdeckungen, die die Aufmerksamkeit auf die Vertebraten gelenkt, obzwar es in den älteren Zeiten immer umgekehrt der Fall war. Es erscheint also wünschenswert, auf den modernsten Grundlagen auch das Nervensystem der Wirbellosen zu erforschen — um so mehr, als sich aus der Fülle der verschiedenartigsten Erkenntnisse neuer Zeit der Gedanke von der Einheitlichkeit in dem Baue des ganzen Tier-

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

reiches immer mehr und mehr emporhebt und immer neue und neue Stützen und Gründe gewinnt.

Die vorliegenden Untersuchungen sind keineswegs vollkommen und abgeschlossen — ich bespreche hier zum Beispiel nicht im entfernten eine ganze Menge von strittigen Fragen, an die es in der Lehre von der Entwicklung und dem Bau des Nervensystems der Wirbellosen nicht mangelt —, nicht einmal die ganze einschlägige Literatur wird hier berücksichtigt. Dies läßt sich jedoch so erklären, daß in der ganzen riesigen, unsern Gegenstand behandelnden Literatur eine lange Reihe von verschiedenartigsten Abhandlungen paradiert, die nur das, was vor denselben gesagt, wiederholen und nichts Neues darbieten, indem sie, mit alten Sachen und Begriffen operierend, nur höchstens neue Details hinzufügen. Solche erstarrte Begriffe sind unter andern auch die Leydigsche »Punktsubstanz« einerseits und das »Hyaloplasma« anderseits. Es konnten zahlreiche Autoren noch so verschiedenartige Namen diesen Begriffen beilegen — im wesentlichen ist alles gleich geblieben. Und was endlich die Entwicklung betrifft, so hat man seine Aufmerksamkeit nur den ersten Entwicklungsstufen gewidmet, die Histogenese aber, mit Ausnahme Vejdovskýs, blieb vollkommen vernachlässigt und unbeachtet.

Aus diesen und andern Gründen muß man die ganz dunkle Frage von dem Bau und Entstehen des Nervensystems der Wirbellosen auf Grund von neuesten Methoden von neuem vollkommen durcharbeiten. Und den ersten Versuch zu dieser riesigen Arbeit soll diese Mitteilung bilden. Aus diesem Grunde also habe ich nur das in der Literatur berücksichtigt, was mit diesem winzigen Bruchstück des kolossalen Ganzen am engsten zusammenhing.

Ich bemerke gleich anfangs, daß man mit den einfachsten und geläufigsten Präparationsmethoden bei der Lösung der uns beschäftigenden Fragen vollkommen ausreichen kann, abgesehen von den von mir benutzten zwei Methoden, nämlich der silbernen nach Ramón y Cajal und der goldenen nach Apáthy zum Zwecke der Färbung von Neurofibrillen; die letzteren habe ich für die erwachsenen Exemplare von *Glossiphonia sexoculata*, mit der ich fast durchweg gearbeitet, und überdies auch bei *Nephelis* und vergleichsweise vorläufig auch bei *Lumbriculus* und *Rhynchelmis* benutzt.

Was die Fixationsmittel betrifft, so habe ich größtenteils folgende Lösung gebraucht:

1) Eine konzentrierte (kalt) Sublimatlösung;

2) Aqua destillata aa 500 g;

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

3) Acidi chromici puriss. (Merck) 0,5—1,0 g;

4) Eine Spur von Acid. acet. glac.

Dieses Fixationsmittel ist, wie zahlreiche Erfahrungen in unserm Institut gezeigt haben, sehr vorteilhaft, am vortrefflichsten jedoch ist es für die verschiedensten Enchytraeidengattungen. Für mein spezielles Material zeigte sich diese Methode, um recht scharfe und überzeugende Bilder zu erzielen, gewissermaßen unzulänglich, obgleich dieselbe auch hier keineswegs ganz unbrauchbar erscheint. Ich muß meinerseits diese Wirkung dem Umstande zurechnen, daß das Vorhandensein der Chromsäure in der Fixationsflüssigkeit ungünstig auf die Färbbarkeit der bisher nur wenig differenzierten Embryonalgewebe wirkt, hauptsächlich indem man, wie es bei meinen Untersuchungen der Fall war, faßt ausschließlich die Hämatoxyline benutzt. Ein größeres Quantum von Chromsäure in den Fixationsmitteln kann, selbst wenn man auch recht präzise und mit allen Kautelen vorschreitet, eine ganz diffuse Färbung verursachen. Das gilt hauptsächlich von dem Heidenhainschen Eisenhämatoxylin, obzwar dasselbe auch bei der Anwendung von den Hämatoxylingemischen, z. B. von Ehrlich, Delafield usw., der Fall ist.

Für die frühesten Entwicklungsstadien, wo nämlich der Eidotter recht massenhaft vorhanden ist, kann man die auf die Hälfte mit destilliertem Wasser versetzte, ursprünglich konzentrierte Sublimatlösung, eventuell mit einer Spur von Eisessig angesäuert, am wärmsten empfehlen; für die vorgeschrittenen Stadien jedoch erscheint eine reine konzentrierte Sublimatlösung am vorteilhaftesten. Hauptsache bei allen hier angeführten Fixationsmitteln ist die längere Einwirkung derselben, mindestens 24 Stunden. In einigen Fällen ist es vorteilhaft, die Lösungen länger einwirken zu lassen. Eine kürzere Zeit führt durchweg zu recht dürftigen Resultaten. Die erwähnte unangenehme Wirkung von Chromsäure wird aufgehoben, wenn man die Färbung mittels Karmingemischen anwendet, welcher Umstand auch die andern Chromverbindungen, als Fixierungsmittel benutzt, betrifft, was bereits aus einer ganzen Reihe von älteren Präparationsmethoden, und hauptsächlich der Stückfärbung (z. B. mittels Boraxkarmin), hervorgeht. Was jedoch den Pikromagnesiakarmin betrifft, so sei ausdrücklich bemerkt, daß das Auslassen von Chromaten eher zum Guten wird, als umgekehrt.

Es herrscht übrigens auch hier die bekannte Regel, daß man in einer großen Reihe von Objekten mit gewisser Methode zu den glänzendsten Resultaten gelangt, um gleich darauf zu erkennen, daß

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

dieselbe Methode bei einem einzigen Objekt derselben oder ähnlicher Gattung ganz fehlgegangen ist. Auch andre Umstände, leider schwer zu erkennen, spielen hier mit. Ich habe z. B. durchweg gleichzeitig eine beträchtliche Menge von Objekten fixiert, alle gleichzeitig und unter denselben Bedingungen — sie waren immer alle beisammen in demselben Gefäß, mit denselben Reagenzien usw. behandelt — bearbeitet, die doch am Ende unter dem Mikroskop verschieden gut erschienen. Dieser gewiß denjenigen, die sich jahrelang mit der mikroskopischen Technik befassen, ganz gut bekannte und manchmal sehr überraschend und auffallend hervortretende Umstand läßt sich gewissermaßen auch dadurch erklären, daß sich die einzelnen Objekte im Moment der Fixierung in verschiedenen physiologischen, und damit auch chemischen Zuständen befinden. Es ist zum Beispiel sogar demjenigen, der bisher erst etliche 30 oder 40 Präparate verfertigt, ganz gut bekannt, in welchem Maße der Umstand auf das Gelingen des Präparates wirkt, ob und in welchem Maße der Verdauungstractus gefüllt ist, und noch mehr, welchen geradezu unglaublichen Einfluß die Qualität der ebendaselbst vorhandenen Nahrung auf die Brauchbarkeit der Serien auszuüben pflegt. Außerdem gibt es noch andre zahlreiche, wenig bekannte oder bisher vollständig rätselhafte Wirkungen auf unsre Fixations- und Färbemittel.

Für die niedrigsten Stadien, wo die Gewebe im Verhältnis zu den riesigen Dottermassen nur äußerst unbedeutende Häutchen vorstellen, ist es unvorteilhaft von der Heidenhainschen Methode Gebrauch zu machen, um so mehr, da in solchen Stadien außerdem die gesamten Zellen von größeren oder kleineren Dotterpartikelchen durchsetzt werden. Diese Regel gilt nicht nur für mein hier zu besprechendes Objekt, sondern in demselben Maße auch für die andern ähnlichen. Die Dotterkügelchen fast aller Tierarten behalten die Farbe durchaus sehr hartnäckig, mehr sogar als die vorhandenen Nucleolen, abgesehen von andern Kernbestandteilen. Da in solchen Fällen das tiefschwarz gefärbte Dotter in den bereits differenzierten Zellen die Grenzen unter den einzelnen Zellen verschwinden macht und sogar den Kern und die jeweiligen Strukturen und Merkmale der Organ- und Gewebsanlagen zu verdecken pflegt, so ist an Stelle des Eisenhämatoxylins Pikromagnesiakarmin am wärmsten zu empfehlen. Bei dieser Tinktionsweise erscheint das Protoplasma fast rosafarben, die Kerne dagegen glühend rot; der Dotter zeigt regelmäßig eine auffallende Affinität zur in dem Farbstoffe reichlich vertretenen Pikrinsäure und wird infolgedessen rein gelb. Diese Tinktion ist für das Studium

der niedrigsten Entwicklungsstufen die vorteilhafteste; ich habe dieselbe während der vorliegenden Untersuchungen nur wenig gebraucht, da es für meine Zwecke vollkommen genügte von späteren Stadien auszugehen, und zwar schon von solchen, wo der Dotter keineswegs in solcher Menge in den Geweben vorkam, daß er die Beobachtung zu stören oder schwieriger zu machen vermochte, so daß die eben erwähnten Gründe völlig weggefallen sind.

Fast durchaus habe ich die so allgemein eingebürgerte wie exzellente Heidenhainsche Methode benutzt, mit welcher ich an den verschiedenartigsten und zahlreichsten Objekten solche Bilder erzielte, daß ich sie kaum für universal halten kann. In einem Punkte ist sie mit der Apáthyschen Vergoldungsmethode vergleichbar: wenn mit beiden die äußerst specifische Tinktion nicht gelingt, so liefern sie doch sehr brauchbare Präparate, mindestens so brauchbare wie die andern Hämatoxyline usw. Ich habe mich von der höchsten Specifizität des Heidenhainschen Eisenhämatoxylins sehr oft an den von Wirbeltieren stammenden Nervenpräparaten überzeugt. So habe ich zwar am verschiedenen Materiale, jedoch unter denselben Bedingungen (was die Fixation und die Vorbehandlung der Präparate betrifft) einmal äußerst electiv das Neurokeratin gefunden, andre Male die Neurite, oder die Ependymfasern, oder aber waren die Zellen gewisser Bezirke oder Strahlungen recht kontrastiv gefärbt worden, wie z. B. die Nervenfortsätze der Ganglienzellen der Oliva superior, oder die Opticusstrahlung usw. Man könnte eine ganze Menge ähnlicher Beispiele aus der Literatur zusammensuchen, und zwar nicht nur was die Vertebraten, sondern auch was die Evertebraten betrifft, wozu ich einen neuen Beweis weiter unten abzugeben imstande bin. Welche Umstände dabei zu entscheiden haben, kann ich vorläufig nicht sagen — es ist klar, daß wir die Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Färbung keineswegs insoweit beherrschen, als wir im voraus bestimmen könnten, welche histologischen Elemente ganz electiv gefärbt werden. Es scheint mir, daß dabei die Verlängerung der Fixation eine nur untergeordnete Rolle spielt. Joseph gibt (l. c.) an, daß man vorzügliche Bilder der Neuroglia mittels Eisenhämatoxylin dann erhalten kann, wenn man eine Fixation mit Sublimat-Kochsalz vorausschickt. Ich jedoch habe, wie bereits erwähnt, bei verschiedenem Material manchmal die Muskeln, andre Male Bindegewebe, oder Neuroglia oder Ependym usw. köstlich differenziert erhalten, und zwar nach den verschiedenartigsten Fixationen, so z. B. nach Sublimat-Pikrinsäure, nach reinem konzentrierten Sublimat oder mit Essigsäure,

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

oder verdünnt, mit oder ohne Essigsäure usw. Auch nach Alkoholformol oder, wie E. Müller angibt, nach Chromverbindungen erhält man manchmal sehr elective Bilder. —

Ich habe größtenteils von Heidenhainschen Präparaten ohne jegliche Nachfärbung Gebrauch gemacht, hauptsächlich da, wo es sich mir um die Kernlage oder feinere Strukturen handelte. Die übrigen Serien habe ich mittels Orange G, selten auch mit Eosin oder Fuchsin S, lieber mit Bordeaux R oder Lichtgrün nachgefärbt. Eine zuweilen recht brauchbare Kombination der Plasmafarbstoffe ist diejenige mit Eosin und Orange G.

Wie ich noch weiter unten erwähnen werde, habe ich recht gute Resultate und sehr instruktive Bilder mittels einer andern Kombination erhalten. Ich meine die Tinktion nach Delafield mit gleichzeitiger Nachfärbung mittels Orange G (Grübler), wo aber mit dem Hämatoxylingemisch gewissermaßen überfärbt wurde. Die auf diese Weise behandelten Schnittserien waren dadurch charakterisiert, daß sich hier die Zellkomponenten durch ihre tief violette Farbe von der orangefarbenen »Punktsubstanz« sehr leicht unterscheiden lassen, so daß man die Form- und Strukturverhältnisse der ersteren bis in die feinsten Details ziemlich leicht verfolgen konnte. Ähnliche Resultate hat mir die Überfärbung durch Delafield und nachfolgende Nachfärbung mit Pikrinsäure, mit Säurefuchsin kombiniert (nach van Gieson), geliefert. Es sei vorläufig hervorgehoben, daß die eben erwähnten Färbungen die eigentliche Punktsubstanz entweder als eine fibrilläre gekörnelte, netzartige oder sogar homogene Masse erscheinen lassen, wogegen die Heidenhainsche Methode der Färbung sogar in dem Fall, wo eine specifische Nervenfibrillentinktion mißlang, die wahren Bauverhältnisse der Punktsubstanz mit ziemlich großer Genauigkeit erkennen läßt.

Um die alten Angaben besser beurteilen zu können, habe ich eine Reihe von *Glossiphonia*- und *Nephelis*-Serien mittels karminhaltigen Farben behandelt. Solche Serien wurden aus einem mit Chromsäure fixierten Material hergestellt, wobei ich eine mit einer Spur Eisessig angesäuerte oder aber eine reine Chromsäurelösung von drei Konzentrationsgraden, und zwar eine 2 %ige, eine $^1/_2$ %ige und eine 1 %ige Lösung benutzte. Die auf diese Weise erhaltenen Resultate waren in allen sechs Modifikationen fast dieselben. Ich halte es für möglich, daß das schwierige und langsame Eindringen der Chromsäure (und der Chromsalze überhaupt) in die Gewebe allein daran schuld ist, daß vorzugsweise in wenig resistenten und hauptsächlich in wenig homo-

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

genen Organen netzartige Strukturen verursacht werden, die die wahren Strukturverhältnisse mehr oder weniger zu verdecken pflegen.

In manchen Fällen, wie ich schon weiter oben angeführt habe, ähneln die mittels konzentriertem Sublimat und der nachfolgenden Behandlung mit Eisenhämatoxylin erhaltenen Bilder fast ganz denjenigen, die man mittels der goldenen Methode nach Apáthy oder der nach Ramón y Cajal erhält. Für das Studium, wie sich die Neurofibrillen in dem Innern von Ganglienzellen verhalten, taugen sogar die gelungensten Heidenhainschen Präparate selbstverständlich nicht, obzwar es mir auch in dieser Hinsicht gelungen ist, hier und da eine scharfe Differenzierung der Neurofibrillen im Zellleibe zustande zu bringen; solche Fälle sind jedoch nur spärlich und dann noch unvollkommen. Auch werden durch die Heidenhainsche Methode nicht einmal sämtliche Neurofibrillen außerhalb der Ganglienzellen, also in den Ganglien sowie in den Connectiven dargestellt, sondern immer nur ein Teil derselben, was man leicht nachweisen kann, indem man solche Präparate mit denjenigen nach Ramón y Cajal und Apáthy vergleicht. Manchmal scheint die Färbung der Neurofibrillen vollständig zu sein — und doch ist hier die höchste Vorsicht am Platze. Wir können trotz den eben angeführten zwei Eigenschaften behaupten, daß die Heidenhainsche Methode — natürlich nur dann, wenn dieselbe musterhaft ausgeführt wird — allein und für sich für die Lösung der Frage von dem Bau der Punktsubstanz als völlig ausreichend bezeichnet werden kann.

Die Apáthysche Goldchloridmethode hat mir in einigen Fällen ganz brauchbare Präparate geliefert; nur der Fibrillenverlauf und die Körbchen in den Nervenzellen konnten auf meinen Serien größtenteils nicht beobachtet werden. Auch ist die ganze Fläche der Präparate zu dunkelrot ausgefallen, so daß sich die schwärzlichen Neurofibrillen von derselben wenig scharf abheben; schuld daran ist jedoch nicht die Präparation selbst, sondern eher die Provenienz der Reagenzien, die bekanntlich in manchen Fällen eine ziemlich große Rolle spielen kann. Zur Verwendung sind in meinem Fall entweder das A. chlorat. flavum oder A. chlor. fuscum, oder aber ein Gemisch beider gekommen, wobei ich jedoch die Wirkungsunterschiede beider bisher nicht näher studiert habe.

Die Ramón y Cajalsche erste Pyrogallolmethode endlich führt zu den schönsten Resultaten, wozu hauptsächlich der scharfe Kontrast zwischen den gelben nicht nervösen und tiefschwarzen Nervenelementen beiträgt. Es scheint mir, daß gerade die Schärfe der

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

schwarzen Neurofibrillen auf dem hellen Grund auf den CAJALschen Präparaten die Fibrillen ein wenig dicker erscheinen läßt, als es auf den vergoldeten Schnitten der Fall ist.

Alle meine Versuche mit der BETHEschen Molybdän- und Toluidinmethode, sowie die früher schon, sowie jetzt angestellten Experimente mit Hämatein I A. von APÁTHY sind leider, trotz allen möglichen Kautelen, durchaus erfolglos geblieben.

Was endlich die Silberimprägnation von GOLGI anbelangt, so muß ich bemerken, daß ich von derselben bei Gelegenheit der vorliegenden Untersuchungen nie Gebrauch gemacht habe, da dieselbe meiner Überzeugung nach nicht imstande ist, für unsre Frage etwas beizutragen.

Einer besseren Übersicht wegen will ich an dieser Stelle so kurz als möglich eine Schilderung der gröberen Bauverhältnisse des Nervenstranges vorausschicken. Es erscheint als vorteilhaft, zwei Bestandteile des Bauchstranges zu unterscheiden, nämlich die Ganglien und die dieselben verbindenden Connective.

Die Connective bestehen bekanntlich aus zwei parallel laufenden, von je einer bindegewebigen Hülle umgebenen Strängen, so daß je zwei und zwei hintereinander liegende Ganglienknoten durch zwei nebeneinander laufende Connective verbunden sind.

Die Ganglienknoten zeigen auf dem Durchschnitt zwei vollkommen kongruente Hälften, was durch mehrere Umstände bewerkstelligt wird: Erstens ist es ein ziemlich tiefer medianer und dorsaler Einschnitt, der mit mehr oder minder zahlreichen zur Neurilemmscheide gehörigen Bindegewebselementen erfüllt ist, zweitens die Lage der »Medianzellen« der früheren Autoren und deren dorsalwärts gerichteter Fortsätze, und endlich eine auffällige »Quercommissur«, die auf den mittels der silbernen Pyrogallolmethode nach R. Y CAJAL behandelten Präparaten eine mächtige Nervenfibrillenkreuzung vorstellt, welche, den lateralen Ganglienzelllagen entstammend, gegen die gegenüberliegende Hälfte des Ganglions, nachdem sie sich mit den Neurofibrillen der andern Seite in der Mittellinie gekreuzt, streben, von wo sie in die Nervenwurzel übergehen, oder aber sich in dem Ganglion nach vorn oder nach hinten umbiegen, um dann in einen peripheren Nerven eines andern Nervensegmentes einzumünden.

Die Mitte eines jeden Ganglions nimmt die bekannte, auf verschiedenste Weise beschriebene und aufgefaßte Punktsubstanz ein; die Peripherie derselben jedoch wird jederseits von je zwei lateralen und zwei ventralen Ganglienzelllagen bedeckt, so daß z. B. auf einem

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

Querschnitt die Punktsubstanz von drei die Ganglienzellen enthaltenden Segmenten flankiert wird, nämlich von zwei lateralen und einem ventralen; auf einem Horizontalschnitt erblicken wir jederseits zwei Ganglienzellgruppen, zusammen also vier laterale Gruppen; auf einem Sagittalschnitte lassen sich zwei ventrale Zellconglomerate konstatieren, die also hintereinander zu liegen kommen. In diesem letzteren Fall wird die Grenze zwischen beiden ventralen Zellgruppen durch die Berührung des niedrigsten ventralen Punktes an der Konvexität der Punktsubstanz mit der Neurilemmscheide bestimmt. Die lateralen, aufeinander folgenden Ganglienzellgruppen sind in der Mitte der Ganglionanschwellung durch die Nervenstämme voneinander gehalten. Die lateralen Zellgruppen sind endlich von den ventralen mittels Bindegewebszügen der Neurilemmscheide getrennt, so daß an dieser Stelle sowie auch auf einigen andern das innere und äußere Neurilemm in Verbindung stehen. Diese Verhältnisse hat übrigens u. a. Bristol für *Nephelis* und in der neueren Zeit (1905) Schmidt für *Branchiobdella* beschrieben, abgesehen natürlich von der klassischen Darstellung des Baues des Nervensystems von *Hirudo*, die uns Hermann (1875) geliefert hatte.

Wenn wir die in beliebiger Richtung von irgend einer Hirudinee hergestellten Schnittserien durchmustern, so werden unsre Aufmerksamkeit schon bei niedrigen Vergrößerungen zwei Zellarten auf sich lenken, und zwar die bereits weiter oben erwähnten, von Hermann entdeckten Medianzellen, die im Innern der Ganglien zu zwei hintereinander in der Längsachse, und zwar an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten und zweiten und dritten Drittel gelegen sind, und zweitens in der Mitte der ganzen Länge eines jeden Connectivs liegende große Zellkerne, so daß dieselben in diesem letzteren Fall immer zu zwei nebeneinander (seitlich von der Längsachse) orientiert sind.

Die erstere Gattung von großen Zellen, die »medianen«, müssen beide gleichzeitig auf einem medianen Längsschnitt (Fig. 2), die andern, die »Connectivzellen« auf einem horizontalen oder einem Querschnitt beide auf einmal zum Vorschein kommen (Fig. 1).

Die eben geschilderten Verhältnisse machen sich für das von uns vorwiegend beobachtete Objekt, *Glossiphonia sexoculata*, geltend und mit gewissen kleineren Abweichungen oder ohne dieselben, auch für andre Hirudineen, wie *Gl. bioculata*, *heteroclita* usw., *Piscicola*, *Nephelis*, *Pontobdella*, sowie für die merkwürdige *Branchiobdella*, die in andern Beziehungen sehr bedeutend von den Hirudineen abweicht, so daß sie überhaupt unter dieselben nicht eingereiht wird.

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

So wie die Medianzellen bei der *Branchiobdella* verdoppelt sind, so kommen auch die Connectivzellen bei einigen Glossiphonien, hauptsächlich bei *G. bioculata* vermehrt vor. Auf diesen Umstand hat bekanntlich bereits Apáthy (1889/90), der für diese Zellart eine eigentümliche Auffassung aufgestellt hat, hingewiesen. Dieser Forscher spricht aber durchaus von Verdoppelung derselben, wogegen es richtiger ist, von einer Vermehrung zu sprechen, da außer den allerdings regelmäßigen verdoppelten Zellen nicht selten auch dreifache (mit drei Kernen versehene) Connectivzellen vorkommen.

Die Fig. 2 auf Tafel XXIV zeigt eine Reihe von sieben Bauchganglien einer sehr jungen *Gl. sexoculata*, die zufälligerweise so genau median durchschnitten worden sind, daß auf diesem Schnitt alle sieben Paare der Medianzellen in die Schnittfläche gefallen sind. Die Fig. 1 zeigt dagegen einen medialen (paramedianen) Schnitt durch einen ebenfalls recht jungen Bauchstrang derselben Art, wo auf dem Schnitt drei Connectivzellen nacheinander zum Vorschein gekommen sind. Diesem Schnitt entspricht selbstverständlich ein andrer kongruent auf der andern Seite der Symmetrieebene liegender, der dieselben Verhältnisse aufweist.

Es ist klar, daß es unmöglich ist, dem eben Geschilderten nach, beide auffällige und interessante Zellarten auf einem und demselben Schnitt, insofern derselbe in einer von den drei Hauptebenen geführt wird, zu erhalten. Auf den sagittalen Serien kommen diese Zellen in drei verschiedenen Ebenen vor: die eine geht durch alle Connectivzellenkerne der einen, die andre durch dieselben der andern Seite, und die dritte, in der Mitte von beiden früheren gelegene, die Medianebene, durch die sämtlichen Medianzellen. Der Horizontalebenen gibt es zwei, die die beiden Zellarten zu treffen imstande sind, denn die Connectivzellen pflegen gewöhnlich in einem höheren Niveau zu liegen als die Medianzellen, die mehr ventralwärts gelegen sind. Über die Transversalschnitte braucht man sich selbstverständlich nicht mehr zu verbreiten. Es ist klar, daß zufälligerweise doch beide Zellarten auf einem und demselben Schnitte zum Vorschein kommen können; nämlich dann, wenn die sagittale Schnittrichtung nicht ganz genau senkrecht, sondern ein wenig schief geführt wird, so daß man die höher gelegenen Connectivzellen und dann schief die mehr ventralwärts liegenden Medianzellen trifft. Ein solcher Zufall liegt der Fig. 3 der Taf. XXIV zugrunde.

Über die Entstehung der Medianzellen finden wir in der Literatur keine näheren Aufschlüsse, obzwar recht zahlreiche Autoren sich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mit der Entwicklung des Bauchstranges der Evertebraten beschäftigten. Dies geschah jedoch bei den Hirudineen, die uns hier in erster Reihe interessieren, leider durchaus nur für die allerfrühesten Stadien (Bergh, Whitman, Apáthy, Nusbaum, Bristol usw.).

Zum erstenmal wurden bekanntlich die Medianzellen von Hermann (1875) bei *Hirudo* entdeckt; von diesem Autor rührt auch ihr Name, der sich allgemein eingebürgert hat, her.

Hermann unterscheidet zwei Kategorien unter den Nervenzellen in dem Bauchstrange von *Hirudo*: uni- und multipolare. Zu den ersteren zählt er alle diejenigen Ganglienzellen, die die Ganglienknoten von außen her umgeben. Unter den andern befinden sich die von Leydig bei *Piscicola* (1849) und später von Faivre (1856) bei *Hirudo* entdeckten bipolaren, großen Ganglienzellen, die außerhalb vom Nervensystem und seinen Neurilemmscheiden in den Nervenwurzeln, und zwar nicht weit von dem Austrittspunkt derselben, eingelagert sind; zu den multipolaren Zellen sollen auch unsre Medianzellen zugezählt werden, über welche uns Hermann folgende eingehende Schilderung (S. 34/35) gibt:

»Die andre Art der multipolaren Form habe ich bis jetzt von keinem der Autoren erwähnt gefunden. Ebenfalls wie die vorige ist sie durch ihre konstante Lage und Gestalt ausgezeichnet, liegt aber nicht peripher, sondern im Innern des Ganglions. Ihre Grundform ist länglich oval und ihre Lage im Ganglion so, daß die Längsachse in der Medianlinie von vorn nach hinten gerichtet ist. Auf diese Weise befinden sich in jedem der kleinen viernervigen Ganglien (wie ich die Bauchganglien außer Gehirn und letztem Ganglion bezeichnen will) zwei solche Zellen in der Medianlinie hintereinander (Fig. 32 *r*, Fig. 34*h*) im unteren Schlund- und im letzten Ganglion je sechs bis sieben (Fig. 41 und 42 *n*, Fig. 43 *h*); der obere Schlundteil des Gehirns hat keine derartigen Ganglienzellen.

Der Zellkörper verlängert sich am vorderen und hinteren Ende zu je einem Fortsatz, von denen der eine gegen das Centrum des Ganglions gerichtete die Verbindung mit der anstoßenden gleichgestalteten Zelle vermittelt, der andre in die entsprechende Commissur übergeht (Fig. 32 *s*, *t*, Fig. 34 *i*, *l*). Seitlich gehen nach außen zwei ziemlich starke Fortsätze ab, von denen der eine etwas schief nach oben, der andre nach unten seinen Verlauf nimmt (Fig. 31, 3, 4).

Außer diesen sechs stärkeren Fortsätzen entspringen nun von dem Zellkörper an seiner oberen Seite noch feinere Fasern von stets gleichem charakteristischen Ansehen. Die Zellsubstanz erhebt sich

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

zu einem niedrigen Kegel mit breiter Basis, dessen Spitze sich in eine lange und feine Fibrille von etwa $^{6}/_{10000}$ mm Dicke verlängert, die stets durch ihren starren und geraden, gegen den oberen Querfaserzug gerichteten Verlauf ausgezeichnet ist (Fig. 43 *l*, Fig. 32, 41, 42).«

Und zum Schlusse: »Dies genügt vorerst zur allgemeinen Charakteristik dieses Ganglienkörpers, den ich wegen seiner Lage im Ganglion im folgenden als »mediane Zelle« bezeichnen werde.«

Es ist nicht wenig interessant, daß diese ganz großen auffallenden Elemente der Aufmerksamkeit der früheren, sogar der scharfsinnigsten Autoren, wie Leydig, welch letzterem ja die viel weniger auffälligen Zellen der Nervenwurzel bekannt geworden sind, entgangen sind.

Eine dritte Gattung von Multipolarzellen glaubt Hermann in dem Innern der Ganglien zu finden. Diese letzteren sollen nach ihm »Knotenpunkte« oder Verbindungsstellen der das Ganglion durchlaufenden Fibrillen bilden. Hier haben wir es offenbar mit einem Irrtum zu tun, der natürlich mit der unvollkommenen Methode der damaligen Zeit im Zusammenhange steht und von derselben verursacht ist, denn diese letztere Gattung der multipolaren Zellen vermochte Hermann bloß an den Zupf- und Isolationspräparaten zu konstatieren. Sonst muß man die Schärfe und relative Vollkommenheit der Beobachtungen von Hermann bewundern, wenn man die Zeit, in welche dieselben fallen, in Rechnung zieht.

Seit Hermann haben alle Autoren, die den Medianzellen begegnet sind, dieselben durchweg für multipolare Ganglienzellen gehalten. Äußerst klar bildet sie z. B. Friedländer (1888) beim *Lumbricus* ab (Taf. IX, Fig. 2, 2*a*, 5 usw.). Ähnlich also wie der Entdecker derselben und andre Autoren, so hält sie auch Friedländer für Gebilde nervöser Natur — jedoch nicht für gleichwertig mit den andern Ganglienzellen. Er sagt in dieser Beziehung (S. 58): »Gerade nämlich auf dem Niveau der Wurzel des einfachen Nerven . . . finden sich zwei unmittelbar hintereinander liegende Zellen, die sich sowohl durch ihre Gestalt und Lage als auch durch ihre chemische Beschaffenheit als Ganglienzellen besonderer Art erweisen.«

In der weiteren Darstellung vergleicht Friedländer diese Zellen mit den medianen von Hermann; sie sollen drei Fortsätze haben: einen dorsalwärts gerichteten und zwei laterale. Der weitere Durchlauf dieser Fortsätze ist ihm jedoch ziemlich dunkel geblieben — er meint bloß, daß der dorsale Ast vielleicht in den »Mediannerv« mündet, wogegen die beiden lateralen direkt in die peripherischen Nervenwurzeln übergehen.

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

Von derselben Anschauung wie Friedländer ist Lenhossék (für *Lumbricus*). Indem er sich auf Hermann beruft, hält er die Medianzellen ebenfalls für nervös und behauptet, daß der Ausläufer derselben immer lateral entspringt, die Medianlinie durchkreuzt und in die einfache Wurzel der andern Seite hineingeht (Arch. mikr. Anat. 39).

In einer andern Arbeit hat Friedländer eine auffällige mediane Zelle mittels der Mikrophotographie dargestellt (Diese Zeitschrift 1894, Bd. LVIII, Taf. XL, Fig. 17).

Übrigens verweise ich, was die ältere Literatur über das Nervensystem der Wirbellosen anbelangt, auf die ausführlichen Literaturverzeichnisse von Hermann, Nansen, Friedländer (Mitteil. a. d. zool. St. z. Neapel, Bd. IX, 1889), B. Haller usw.

Auch die »Riesenzellen« von *Hirudo*, wie sie Biedermann gefunden und abgebildet hatte (1981), gehören hierher. Dieser Autor läßt sogar die Ausläufer derselben in die Nervenwurzel derselben Seite übergehen; nach ihm können sich die Zellfortsätze auch verästeln, so daß dann der eine in die Nervenwurzel derselben Seite und der andre in den peripheren Nervenstamm der andern Seite verläuft. Es handelt sich dabei offenbar um nichts andres als um die Medianzellen Hermanns, obzwar Biedermann selbst dieselben für ein centrum in centro zu halten geneigt ist und die Identität mit den Hermannschen Medianzellen bezweifelt, indem er sagt (S. 446): »Ob die von Hermann beschriebenen multipolaren zwei ‚Medianzellen' in den Ganglien von *Hirudo* mit den von mir beobachteten identisch sind, ist mir um so zweifelhafter, als jene weder der Form, noch der Lage nach mit diesen übereinstimmen. Freilich ist es mir auch nicht gelungen, andre, den letzteren mehr ähnelnde Zellformen aufzufinden.«

Wenn wir aber seine Fig. 1 u. 2 näher betrachten, so müssen wir ohne weiteres annehmen, daß es sich wirklich um typische Medianzellen Hermanns handeln muß. Man soll dabei auch nicht vergessen, daß Biedermann ausschließlich nur herauspräparierte, vital gefärbte Ganglienknoten der Beobachtung unterzogen hat, und es ist also höchst wahrscheinlich, daß eine Verschiebung verschiedener Gebilde entweder in der Längs- oder auch der Querachse sehr leicht stattfinden kann, so daß man sehr oft zu ähnlichen Bildern, wie sie Biedermann reproduziert, gelangen kann. Wenn dazu noch eine unrichtige und weniger genaue Orientierung des Objektes auf den Objektgläschen kommt, so kann die Dislokation von einzelnen Bestandteilen des Ganglions recht auffallend werden.

Von den neueren Arbeiten muß man erstens die Arbeit von Rohde,

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

histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen, näher besprechen (1892). Rohde weist darauf hin, daß die Medianzellen auf den ersten Blick eine vollkommene Ähnlichkeit mit den multipolaren Ganglienzellen erscheinen lassen — anderseits aber ist es wieder die innere Struktur derselben, die diesen Vergleich wieder aufzuheben scheint. Bei *Aulastomum* sollen sie eine ziemlich große Ähnlichkeit mit denjenigen Zellen besitzen, die dorsal in der Ganglienzelllage eingebettet sind; diese letzteren hält Rohde für bindegewebsartig. Eine noch kleinere Ähnlichkeit zwischen den Medianzellen und den Ganglienzellen soll bei *Pontobdella* bestehen. Rohde kann sich über die Natur dieser Zellart nicht näher aussprechen, und es scheint, daß er geneigt ist, dieselben eher für nervös als für bindegewebig zu halten. Dabei stützt er sich hauptsächlich auf die Ähnlichkeit in der Kernstruktur, welche zwischen Median- und Ganglienzellen besteht.

In den Schlußfolgerungen seiner Untersuchungen sagt er von denselben (S. 62): »In der Centralsubstanz jedes Ganglions kommen ventral in der Medianlinie in kurzer Entfernung hintereinander zwei Zellen vor (Medianzellen), welche bei *Aulastomum* durch ihre gleichmäßig körnig-fibrilläre Struktur an die Stützzellen der Ganglienzellenschicht erinnern . . . . , bei *Pontobdella* aber einen der Centralsubstanz des Ganglions sehr ähnlich gebauten Zellkörper besitzen, bei beiden Gattungen gleich multipolaren Ganglienzellen eine große Anzahl Fortsätze von unbestimmter Begrenzung nach den verschiedenen Richtungen entsenden . . . . . und an der ganzen Peripherie mit ihren Fibrillen in diejenigen der Centralsubstanz übergehen.«

Indem also Biedermann die Fortsätze der in Rede stehenden Zellart einfach in die Nervenwurzeln beiderseits übergehen läßt, läßt Rohde dieselben sich einfach in die Punktsubstanz zersplittern. Es ist bewundernswert, daß Rohde, der der wahren Sachlage so nahe getreten ist, doch das Ganze nicht vollkommen genau zu erkennen vermochte und daß ihm sogar der ganze Verlauf und die Strukturverhältnisse vollkommen dunkel geblieben sind, obwohl dieselben, hauptsächlich auf den Querschnitten, ziemlich leicht zu erkennen sind. Rohde hat also meines Wissens zum erstenmal den Zweifel ausgesprochen, ob es sich wirklich bei den Medianzellen um Nervenzellen handelt; er hat es jedoch nicht versucht, seinen Gedanken weiter durchzuführen und die Wahrheit desselben zu beweisen. Auf diese Weise ist es geschehen, daß die Annahme Rohdes fast gänzlich unbemerkt geblieben und sozusagen dem Vergessen anheimgefallen ist. Die Ansicht Hermanns wurde einfach immer weiter erhalten, und die Autoren

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

haben dieselbe, der eine von dem andern, übernommen, ohne sie irgend einer Nachprüfung zu unterwerfen. Es kann ohne weiteres gesagt werden, daß dieser Umstand sehr wesentlich dazu beigetragen hat, daß man so lange keinen tieferen Einblick in die wahren und recht einfachen Strukturverhältnisse des Bauchstranges zu gewinnen imstande gewesen ist.

Die wahre Bedeutung dieser Zellen hat dagegen in der neuesten Zeit (1902) Joseph erkannt. In seiner Arbeit über die Stützsubstanzen des Nervensystems hat er in einer recht deutlichen und überzeugenden Weise (Taf. III, Fig. 27) eine riesige, central gelegene, verzweigte Zelle aus dem Nervensystem von *Enchytraeus* abgebildet, die direkt, was die Lage und die Eigenschaften betrifft, den Medianzellen der Hirudineen entspricht. Seine Abbildung wird mit folgenden Worten begleitet (S. 50): »Fast das gesamte Gliagerüst wird hingegen von nur wenigen sternförmigen, echten Gliazellen gebildet, die sich hier unter ganz bestimmten Bedingungen befinden. Es findet sich nämlich ungefähr in der Achse des annähernd cylindrischen Bauchstranges eine Längsreihe von großen sternförmigen Zellen, die wir notwendig als Gliazellen benennen müssen. Infolge dieser Anordnung sieht man auf einem Querschnitt, und zwar ungefähr in der Mitte desselben, immer nur je eine solche Neurogliazelle (Fig. 27). Sie trägt alle Kennzeichen einer solchen. Ein deutlicher mehrzipfeliger Plasmaleib, dessen Fortsätze nach allen Seiten radiär ausstrahlen. Der Kern ist groß und gleicht fast vollkommen dem der Ganglienzellen. Die Gliafasern nehmen . . . ihren Ursprung von der großen Zelle, indem sie deren Fortsätzen anliegend sich radiär im Bauchmark verteilen.«

Indem also Joseph den wahren Charakter der erwähnten Zellen erkannt hat — er nennt sie doch direkt Neurogliazellen —, hat er uns damit die erste richtige Erklärung über das Wesen derselben mindestens für die Enchytraeiden geliefert.

Für die Hirudineen, und im speziellen für *Hirudo medicinalis*, hat nicht nur die Medianzellen, sondern auch die Connectivzellen C. Schneider (Lehrb. d. vergl. Histologie d. Tiere) für bindegewebsartig betrachtet. Er sagt (S. 433): »Die Gliazellen sind kolossale Elemente, die als Connectiv- und Medialzellen bezeichnet werden . . . . Der Zellkörper zeigt ein helles, von gewundenen Fibrillen durchsetztes Sarc, das einen ovalen großen Kern umschließt und sich in eine Anzahl breiter, aber rasch sich verjüngender, zipfelförmiger

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

Fortsätze auszieht. Peripher sind die Zellkörper und Fortsätze von einem dünnen Mantel leicht schwärzbarer Fibrillen umgeben, die sich zu Gliafasern sammeln; auch die im Sarc gelegenen Fibrillen treten in die Gliafasern ein . . .« usw. Und weiter wird über die Connectivzellen folgendermaßen berichtet: »Der Zellkörper ist von derselben histologischen Struktur, wie der der Medialzellen, aber von lang-spindeliger Form. Der Gliamantel besteht aus längsverlaufenden Fibrillen, die in eine Unmenge von Fasern ausstrahlen, deren Verhalten sehr bemerkenswert ist. Sie ordnen sich regelmäßig an zu radial gestellten Längssepten, welche die Nervenfasern in scharf gesonderte keilförmige Gruppen zerlegen. Die Länge eines solchen Septums ist eine enorme. Auf Längsschnitten erscheint es punktiert, besteht also aus dicht hintereinander gestellten Fasern, die gegen die Peripherie ausstrahlen und mit den Enden an der Neurallamelle inserieren . . . .« Von den Beziehungen unter beiden gliösen Zellarten wird hier jedoch nichts angegeben. Während des Niederschreibens der vorliegenden Abhandlung ist eine ausführliche Arbeit von Livanow (Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anat. und Ontogenie, Bd. XXII, Heft 4, 1906) über *Acanthobdella peledina* erschienen, in welcher der Verfasser eine Übersicht der Organisation des Nervenstranges gibt. (S. 688—694). Auch in dieser Arbeit wird »die Centralmasse« der Ganglien in zwei verschiedene Gewebe unterschieden, und zwar in Nervenfasern und Neuroglia, welche letztere »von zwei Gliazellen ihren Ursprung nimmt. Apáthys medianen Sternzellen der übrigen Hirudineen durchaus ähnlich, liegen dieselben unmittelbar unter der Neurilemmschicht . . . .« usw. (S. 690).

Obwohl also hier und da in der Literatur die in Rede stehenden Zellen ausdrücklich für Gebilde von neurogliaartiger Beschaffenheit direkt erklärt werden, so scheint doch diese Ansicht keineswegs allgemein eingebürgert zu sein. Wir finden nämlich sogar in ziemlich neuen Arbeiten manchmal Anspielungen darauf, daß die Medianzellen für wirkliche Ganglienzellen, wie bei den älteren Autoren, gehalten werden, natürlich für Ganglienzellen, die von den andern Nervenzellen durch ihre eigentümliche Lage und die Eigenschaften der Ausläufer verschieden sind. Es sei hier noch die Arbeit von F. Schmidt (Zur Anatomie und Topographie des Centralnervensystems von *Branchiobdella parasitica*, Festschr. f. Ehlers. Bd. I. 1905) erwähnt, wo der genannte Verfasser auch die bei *Branchiobdella* paarweise in jedem Ganglion vorkommenden Medianzellen berührt und denen ähnliche natürlich auch in den infraösophagealen Ganglienknoten vorkommen. Schmidt ist geneigt, diese Zellen für Gliazellen zu halten,

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

wenn er sich auch darüber nur reserviert ausgesprochen hat: »Der dorsalwärts gerichtete Fortsatz läßt sich einigermaßen verfolgen; er gabelt sich und gibt anscheinend weiter die soeben besprochenen dendritisch verzweigten Züge her, welche sich durch die Masse der Fasern verbreiten. Danach haben diese Zellen vielleicht die Bedeutung von Gliazellen.« (S. 682.)

Über die Entstehungsweise der Medianzellen erfahren wir aus der Literatur fast gar nichts. Nur bei Bürger (1894) findet man an seiner Taf. XXVI, Fig. 8, eine Abbildung von einem Bauchstrange, der sich auf einer Mittelstufe der Entwicklung befindet; man erblickt hier eine central gelegene Masse der »Punktsubstanz«, die von jungen Zellkernen als Vorfahren der künftigen Ganglienzellen, also von Neuroblasten, umgeben wird. An der ventralen Fläche läßt sich oberhalb der unteren Neuroblastenschicht ein großer Kern von lichterem Inhalt als die übrigen Kerne erblicken. Es handelt sich offenbar um ein junges Bildungsstadium von einer Medianzelle, doch finden wir darüber im Text, da die Arbeit das Nervensystem selbst nicht zum Gegenstande hat, nichts Näheres.

Die Frage von dem Ursprunge des Nervensystems haben zahlreiche Autoren behandelt. Es seien hier unter andern nur Bergh, Whitman, Apáthy, Nusbaum, Bristol erwähnt; daß es dabei auch zu ziemlich hartnäckigen Ansichtendifferenzen, wie zwischen Bergh und Apáthy gekommen ist, das ist, wie ich glaube, bekannt genug. Unser Thema jedoch läßt es nicht wünschenswert erscheinen, von den allerfrühesten Entwicklungsstadien der *Glossiphonia*, von der Neurostichenentstehung etwa, anzufangen. Um unsre Frage ihrer Lösung näher zu bringen, genügt es meiner Überzeugung nach vollkommen, da es sich einzig und allein um das Feststellen des Ursprunges von Medianzellen und einiger andern Strukturverhältnisse handelt, erst dasjenige Stadium zum Ausgangspunkt unsrer Untersuchungen zu wählen, wo das Nervensystem, bzw. der Bauchstrang, ähnlich wie in analogen Entwicklungsstadien der Wirbeltiere, aus einer Unmasse von bisher nicht weiter differenzierten, untereinander vollkommen gleichen Kernen besteht. Wenn wir von einander gleichen Kernen sprechen, so betrifft diese Bezeichnung die Größe sowie die strukturellen Eigenschaften derselben. Ich habe soeben die Beschaffenheit solcher jungen Bauchstränge mit der Bauart eines entsprechend jungen Medullarrohres der Wirbeltiere verglichen. Dies ist jedoch nur in gewissen Beziehungen zutreffend, was nämlich das Fehlen jeglicher Kennzeichen

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

in den Kernen betrifft, nach welchen man im voraus feststellen könnte, welche von den Kernen die Ahnen der Ganglienzellen sind, und welche von denselben die Bindegewebselemente liefern werden. Sonst gibt es doch einige Unterschiede in dem allgemeinen Bild, welches ein Bauchstrang und welches ein Vertebratenmedullarrohr in dieser Zeit darbieten: bei den Vertebraten lassen sich bekanntlich außer dem manchmal schon ziemlich stark entwickelten Nervenreticulum, das peripherwärts von den Neuro- oder Spongioblasten zu liegen kommt, zahlreiche Mitosen, hauptsächlich in der unmittelbaren Nähe vom Centralkanal, beobachten, die auf eine rege Vermehrung der indifferenten Kerne hinweist. Bei *Glossiphonia* dagegen sind ebenfalls sehr zahlreiche indifferente Kerne vorhanden; außer diesen Kernen lassen sich aber in den allerfrühesten Stadien keine andern Bestandteile ermitteln, so daß der ganze junge Bauchstrang sozusagen nur aus lauter Kernen besteht. Zwischen den indifferenten Kernen sieht man bloß noch ein granuliertes Coagulum der Lymphe. Im Gegenteil zu den soeben angedeuteten Verhältnissen bei den Vertebraten lassen sich merkwürdigerweise keine Mitosen auffinden, so daß man also annehmen kann, daß die Teilungen in dem jungen Bauchstrange gänzlich aufhören, wenn sich das Ganze zu weiteren Differenzierungsprozessen vorbereitet. In den älteren Stadien, die gleich dieser Reihe folgen, finden wir bereits die ersten Spuren von Differenzierung. Die Kerne sind nämlich nicht alle gleich, wie es bisher der Fall gewesen ist, sondern wir begegnen schon auf den Quer- sowie Längsschnitten durch junge Embryonen an gewissen Stellen Kernen, die von den übrigen, die gleich wie früher geblieben sind, gewissermaßen verschieden sind. Diese Kerne wiederholen sich nach gewissen Intervallen, sie sind durch ihren vergrößerten Durchmesser und einen helleren Inhalt unter den übrigen Kernen leicht zu erkennen (Fig. 18). Die chromatische Substanz dieser veränderten Kerne befindet sich in einem Stadium, wo sie entweder dünner wird oder aber weniger färbbar ist, was das helle Aussehen des Kerninhaltes bedingen muß. Auch der Nucleolus dieser Kerne ist mächtiger, und nur ein einziger ist vorhanden, wogegen die Nucleoli der andern Kerne kleiner sind und in Mehrzahl gewöhnlich zu je zwei in jedem Kern vorhanden zu sein pflegen. Andre ausgeprägte Bestandteile kommen im ganzen jungen Bauchstrange auf dieser Entwicklungsstufe bisher nicht vor — ausgenommen das bereits erwähnte lymphatische Coagulum.

Im Laufe der weiteren Ausbildung findet die erste Differenzierung der zahlreichen bisher indifferenten Kerne statt; wir finden sie von

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

einem feinen Protoplasmareifen umgeben, welcher allmählich an Breite zunimmt, fein granuliertes Aussehen besitzt und später zum Zellkörper der Ganglienzelle wird, deren Vorfahren eben diese Kerne sind. Bisher sind alle diese Neuroblasten untereinander gleich, so daß man in diesem Stadium die Neuroblaste, aus denen die späteren kleinen Ganglienzellen werden, von den Neuroblasten, welche zu den definitiven großen Ganglienzellen heranwachsen, nicht unterscheiden kann. Diese Kongruenz betrifft die Struktur der Kerne sowie die des Plasma. Um so mehr aber müssen die früher besprochenen vergrößerten, blassen Kerne auffallen, denn diese Kerne werden außer der abweichenden Bauweise auch durch den Umstand charakterisiert, daß sie kein merkliches Protoplasma besitzen, so daß sie nackt ausschauen (Fig. 4). Den plasmatischen Leib erhalten sie ziemlich spät, erst dann, wenn die Neuroblaste zu regelrechten normalen Ganglienzellen geworden sind, ja sogar, wenn bereits die Leitelemente in dem Bauchstrang zum Vorschein gekommen sind. Denn das Erscheinen der Nervenfasern in dem in der histologischen Entwicklung begriffenen Bauchstrange bildet das nächste Stadium derselben. Wenn wir bisher, wie bereits oben geschildert wurde, drei verschiedene Bestandteile des Nervenstranges, die Neuroblaste, die nackten, hellen Kerne, und die Lymphgerinnsel vor uns gehabt haben, so tauchen jetzt auch die einzelnen, anfangs recht spärlichen Nervenfibrillen auf, was immer an der dorsalen Seite des Stranges zustande kommt. Diese Fibrillen treten am schärfsten und deutlichsten nach der Vorbehandlung des Materials mittels reinen Sublimats (konzentriert) hervor. Am Längsschnitt verlaufen sie als glatte Fasern, mit Eisenhämatoxylin ganz schwarz gefärbt, parallel nebeneinander, oft durch das eine in das benachbarte Ganglion hinein, und zwischen ihnen findet man zweierlei Körnelungen zerstreut, die einerseits die erwähnten Lymphgerinnsel, anderseits aber Durchschnitte von Querfibrillen vorstellen (Fig. 5). Am Querschnitt findet man nämlich anfangs weniger zahlreiche Fasern, die, zwischen den Neuroblasten, beziehungsweise zwischen den jungen Ganglienzellen emportauchend, in mäßigem Bogen an der Rückenseite auf die andre Seite hinübertreten. Unmittelbar unter diesem Nervenfaserdache sieht man die in Rede stehenden, großen, leuchtenden Kerne, zu je zwei in jedem Ganglion (Fig. 6). Welche von beiden Faserarten früher entstehen, ob die Längsfasern oder die Querfibrillen — diese Frage zu entscheiden ist mir nicht gelungen. Ich wäre geneigt, anzunehmen, daß die Querfasern älter als die andern sind, obwohl natürlich ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Arten nicht besteht,

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

und für den vollends ausgebildeten Bauchstrang sogar unhaltbar ist; die Fasern nämlich, die am betreffenden Querschnitt in die Schnittfläche fallen, biegen, indem sie in die andre Hälfte gelangen, plötzlich ab, um dann den Längsverlauf einzuschlagen, wie dies sehr klar auf den nach Ramón y Cajal behandelten versilberten Präparaten beobachtet werden kann. Während der Entwicklung aber, da die Nervenfasern aus der Ganglienzelle hervorwachsen, kommen offenbar die Querfibrillen früher zum Vorschein als die Längsfibrillen, da diese letzteren nur eine Verlängerung, also eine höhere Entwicklungsstufe vorstellen. Für diese Ansicht spricht auch der Umstand, daß wir in der allerfrühesten Entwicklung der leitenden Elemente am Durchschnitt (Fig. 6) bloß Querfibrillen begegnen, während man später beide Arten gleichzeitig und in eigentümlicher Anordnung vorfindet. Die in Rede stehenden Fibrillen treten nach prolongierter Fixierung mit reinem konzentrierten Sublimat recht scharf hervor, wenn dann das Eisenhämatoxylin nach Heidenhain zur Verwendung kommt.

Aus dem soeben Gesagten geht hervor, daß die sogenannte Quercommissur das erste Fibrillensystem vorstellt. Durch diese Quercommissur wird dann die von den Ganglienzellen umgebene Masse in zwei Hälften, die obere und die untere, geteilt. Wenn dann die Fasern weiter wachsen, so erhalten wir zwei Systeme von Längsfasern, das in der rechten Hälfte durchlaufende, welches, den Ganglienzellen der linken Seite entsprossend, in der Commissur auf die rechte Seite übergeschritten ist, und das andre, linke, von den Ganglienzellen der rechten Seite herstammend. Jedes dieser Systeme bildet jedoch keineswegs ein Ganzes, denn es hat den hervorwachsenden Fasern eben die Quercommissur im Wege gestanden. Die Längsfasern wachsen also in zwei durch die Quercommissur getrennten Strängen, oberhalb und unterhalb der letzteren nach vorn und hinten weiter. Auf diese Weise erhält man am Querschnitt das an der Fig. 7 veranschaulichte Bild, wo die quer durchschnittenen Längsbündel vier punktierte Inseln vorstellen. Die Reaktion nach Heidenhain, sowie die zur Kontrolle dienenden Längsschnitte aus demselben Stadium lassen uns unerschütterlich erkennen, daß wir es hier mit keiner eigentümlichen punktierten Masse zu tun haben, sondern mit Fibrillenquerschnitten.

Wenn wir die einschlägige Literatur durchsuchen, so finden wir in derselben keine Angaben über diese Verhältnisse. Schuld daran ist offenbar nur die falsche Vorstellung, nach welcher die »Punktsubstanz« ein einheitliches Gebilde ist — und die Entwicklungsweise

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

dieses vermeintlichen Gewebes zu ermitteln, war natürlich eine schwere, wenn nicht unausführbare Aufgabe. Es war VEJDOVSKÝ der einzige, der es versuchte eine Erklärung für die Entstehung der »Punktsubstanz« zu liefern, die dem damaligen Stand der Wissenschaft ganz entsprechend war. VEJDOVSKÝ schildert den Entwicklungsgang der LEYDIGschen Substanz in seinen grundlegenden »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen« (1888—1892) folgendermaßen (S. 365 ff.):

»Die erste Differenzierung, welche man in einem Ganglion regelmäßig sicherstellen kann, ist die Anlage des Neuralreticulums oder der LEYDIGschen Punktsubstanz«. Und weiter:

»Die Entwicklung des Neuralreticulums belehrt uns daher sehr überzeugend,

1) daß es zuerst in dem Centralnervensystem der Oligochäten erscheint;

2) daß es daher keinesfalls nur aus den protoplasmatischen Fortsätzen der Ganglienzellen entstehen kann;

3) daß sich an seiner Bildung jederseits vier Kernreihen beteiligen, die an bestimmten Stellen der Bauchstrangsganglien in den Connectiven verschmelzen, anderseits aber voneinander getrennt bleiben;

4) daß die verschmolzenen Kernreihen je vier Zellreihen entsprechen, deren Cytoplasma verschmilzt und die Kernreihen umgibt.«

Nach VEJDOVSKÝ entsteht also die »Punktsubstanz« durch Auflösung der Kerne jener vier Zellreihen, wobei das Chromatingerüst seine Eigenschaften einbüßt, indem es weniger färbbar ist und direkt zum Neuralreticulum wird; das letztere entsteht nach VEJDOVSKÝ ganz unabhängig von den Ganglienzellen, beziehungsweise von ihren Fortsätzen. Diese interessante Schilderung begleitet VEJDOVSKÝ mit einer Reihe von Abbildungen, die sämtlich erkennen lassen, daß VEJDOVSKÝ gut beobachtet hatte, daß es ihm jedoch bei der damaligen wenig entwickelten Technik an Differentialfärbungen mangelte, so daß er die junge centrale Masse aus dem Kern ableitete, da die Kerne in gewissen Stadien, mit Pikrokarmin gefärbt, eine ähnliche Struktur aufweisen wie die centrale Masse. Am meisten schuld daran ist, wie wir auch weiter unten nachweisen werden, die damals beliebte, wenn allein benutzt, ungeeignete Chromsäure. VEJDOVSKÝ hat uns also eine Erklärung geliefert, die, obzwar heute nicht haltbar, doch nicht wenig interessant ist. Seine Figuren lassen erkennen, daß es sich um ähnliche Stadien handelt, die denjenigen, an unsrer Fig. 7 veranschaulichten, entsprechen, wo die Fasern, deren wirkliche Natur VEJDOVSKÝ

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

mit damaligen Fixations- und Färbemethoden selbstverständlich nicht erkennen konnte, am Querschnitt in vier isolierten Feldern gruppiert erscheinen.

Aus dem soeben Gesagten geht deutlich hervor, daß die Leitelemente bereits ziemlich hoch entwickelt sind und der vergrößerte, lichte Kern trotzdem keine weitere Differenzierung zeigt. Nicht einmal mit einem noch so unbedeutenden Protoplasmastreifen, den man direkt beobachten könnte, hat er sich umgeben. Dies läßt sich leicht an den mit Pikromagnesiakarmin gefärbten Präparaten ermitteln. Die Mitte des Bauchstranges nimmt eine rosafarbene gleichmäßig strukturierte Masse ein, wie aus lauter feinen Punkten bestehend — was also nichts andres ist als die Faserdurchschnitte; diese Masse hat überall gleiches Aussehen —, in der nächsten Umgebung der erwähnten Kerne sowie in einiger Entfernung von denselben.

Die erste Differenzierung des in Rede stehenden Kernes besteht in einer Anhäufung von feinem Protoplasma in seiner nächsten Umgebung; es ist nichts andres als der Zellkörper der künftigen medianen Zelle. Dieses Stadium läßt sich sehr gut auf den mit Pikromagnesiakarmin behandelten Präparaten beurteilen, wo die centrale Masse einen ganz andern Farbton annimmt als der junge Zellkörper der Medianzelle. Wie aus unsrer Fig. 8 erhellt, ist die centrale Masse (die »Punktsubstanz«) etwas gelblich, wogegen das dem Kern der Medianzelle angehörige Protoplasma rosa gefärbt ist. Die Figur veranschaulicht natürlich nur einen Teil des ganzen Durchschnittes vom Nervenstrang. Das Protoplasma der Medianzelle ist konisch, mit der Spitze nach unten gewendet. An dieser Stelle findet die Vermehrung des Plasma statt, so lange, bis es die Grenze zwischen der ventralen Ganglienzellenlage und der centralen Masse erreicht. Das Plasma kommt in intimste Berührung mit der diese Grenze bildenden Bindegewebsmembran, die von den an der Peripherie der centralen Masse (»Punktsubstanz«) zerstreuten Bindegewebszellen gebildet wird; es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß sich die Medianzelle an der Bildung dieses inneren Neurilemms teilweise auch beteiligt. Sicher ist, daß gerade so, wie die später sich entwickelnden dorsalen Ausläufer der Medianzelle, sich an die innere Neurilemmscheide innig anheften und mit derselben zusammenfließen — daß gerade so auch der Zellkörper der Medianzelle an der ventralen Fläche mit der erwähnten Hülle eine Masse bildet, was natürlich die Festigkeit des Ganzen nicht unerheblich erhöht. Das soeben beschriebene Stadium (Fig. 8) ist

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

also die erste, dem auf der Fig. 9 veranschaulichten indifferenten nächstfolgende Differenzierungsstufe.

Der weitere Gang der Entwicklung von Medianzellen spielt sich am oberen Rande derselben ab. Indem sich die centrale Masse vermehrt und die Mesenchymelemente die äußere Neurilemmscheide gebildet haben, wachsen am oberen Rande der jungen Medianzelle zwei Zipfel empor, die sich langsam in zwei parallel verlaufende Arme umbilden. Diese zwei senkrechten Ausläufer berühren das dorsale Neurilemm, um mit demselben vollkommen zusammenzufließen. Die Mündungsstelle dieser Ausläufer in die Neurilemmscheide geschieht durch konische Verdickungen.

Aber nicht einmal durch diese Veränderungen wird die definitive Beschaffenheit einer solchen Medianzelle erreicht. Es spielen sich in dem Protoplasma derselben noch weitere wichtige Prozesse ab, die sich in erster Reihe auf die zwei soeben beschriebenen Ausläufer beziehen (wenn wir zwei sagen, so berücksichtigen wir dabei die Querschnitte — in der Wirklichkeit handelt es sich um zwei Reihen von Ausläufern, wie wir weiter unten erkennen werden). Das Protoplasma dieser Ausläufer färbt sich allmählich immer dunkler und dunkler, was natürlich auf eine Verdichtung hinweist. Wir erblicken in solchen Stadien, daß der eigentliche Zellkörper, um den Kern herum, aus rosafarbenem feingranuliertem Protoplasma besteht, wogegen das Protoplasma der Ausläufer etwas tiefer rot gefärbt ist, und, hauptsächlich vorerst an den Rändern, ein homogenes Aussehen hat (Fig. 10). Diese Umwandlung der Beschaffenheit der Ausläufer schreitet immer weiter fort; auf den mittels Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten sehen wir dann zwei schwarzgefärbte Ausläufer, die mit der Neurilemmscheide dorsal ein vollkommenes Ganzes bilden. Auf diesen vorgerückten Stadien läßt sich bereits die definitive Struktur der Medianzelle gewissermaßen erkennen. Man erkennt nämlich leicht, daß die Ausläufer keineswegs homogen sind, sondern daß sich ihr Protoplasma in einzelne recht steife Fibrillen sondert, welche einerseits, dorsalwärts, in die Neurilemmscheide einmünden, auf der andern Seite hängen sie in das Zellplasma frei hinab (Fig. 11). Öfters geschieht, daß die dorsalen Ausläufer der Medianzellen nach Eisenhämatoxylin nur als einfache, schwarze, glatte, überall gleich dicke Fibrillen erscheinen, welche sich erst in der Nähe vom Neurilemm verjüngen, blaß werden und in der Gestalt von feingestreiften Kegelchen in das Neurilemm einmünden. Ein solcher Fall ist auf unsrer Fig. 12 veranschaulicht worden. Wenn man aber aus den Dimensionen der

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

ebenda abgebildeten Medianzelle schließen kann, sowie aus den andern Merkmalen, so handelt es sich hier um eine noch nicht ganz ausgebildete Zelle. Außer den zwei scharfen, schwarzen Fibrillen, welche von der Zelle an bis auf die Peripherie verlaufen, sehen wir noch zwei kurze Abschnitte von andern zwei Fibrillen, die jedoch nicht in ihrem ganzen Verlaufe in die Schnittebene fielen. Dieser Umstand läßt also die Vermutung entstehen, daß jede Medianzelle keineswegs bloß zwei Fortsätze auszusenden pflegt, sondern, wie auch die Benennung der älteren Autoren, die die Zelle als »multipolare Ganglienzellen« bezeichneten, darauf hinweist, eine ganze Menge von solchen. Und tatsächlich finden wir an Längsschnitten von Präparaten, die eine vorzügliche Fixierung und eine geeignete Färbung durchgemacht haben, eine reichliche Menge von zahlreichen mehr oder weniger geschlängelten fibrillenartigen Fortsätzen, die jede von den Medianzellen hinauf gegen die Peripherie entsendet. Diese Fortsätze sind an solchen Präparaten am deutlichsten zu erkennen, auf welchen die in Rede stehenden Fibrillen durch das Eisenhämatoxylin geschwärzt sind (Fig. 37). Aus dieser Figur ist ohne weiteres klar ersichtlich, daß es sich hierbei entschieden um bindegewebige Elemente handelt; es ist, wie weiter oben erwähnt, seit Hermann bekannt, daß sich in jedem Ganglion zwei solche Medianzellen befinden, so daß wir es in dem durch diese Figur abgebildeten Fall mit vier median nacheinander durch den Schnitt getroffenen Ganglien zu tun haben, worauf auch die tiefen Einschnitte, die die Ganglienzelllage in vier Abschnitte sondern, deutlich hinweisen. Die starke Kontraktion des Tieres während des Absterbens in der Fixationsflüssigkeit hat verursacht, daß die einzelnen zu je einem Ganglion gehörigen Zellgruppen so dicht aneinander gepreßt wurden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Kontraktion auch wesentlich dazu beigetragen hat, daß die Fibrillen so scharf dargestellt worden sind und die Struktur der Zelle im allgemeinen so schön hervorgetreten ist. Bis auf eine der Zellen sind alle durch den Schnitt central getroffen, so daß man fast in allen den Kern mit dem Kernkörperchen vorfindet. Alle die Zellen zeigen dieselben Strukturverhältnisse: sie lassen zwei randständige Hauptkegel an ihrer Dorsalseite erkennen, welche Kegel als die Hauptstämme der Bindegewebsfibrillen aufzufassen sind. Auf den ersten Blick scheint es, als ob es sich dabei um einfache Verästelung oder Zersplittern der Kegel in einzelne Fibrillen handelte; bei näherer Betrachtung jedoch erscheint jede Fibrille als ein selbständiges Gebilde, ohne jegliche Verästelung, die nicht erst in dem Kegelchen ihren Ursprung hat, sondern sich tief in das Zellplasma verfolgen läßt.

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

Die Fibrillen sind also keineswegs nur erstarrte und homogen gewordene Zellausläufer, wie z. B. Erik Müller für die Neuroglia- und Ependymzellen annahm, sondern innere Produkte der Medianzelle, also im Innern des Zellplasmas ausgeschiedene Differenzierungen. E. Müller sagt nämlich (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV, S. 30), daß beiderlei Zellen, die gliösen sowie die ependymatischen »entweder in einen kleinen, ungefärbten, kegelförmigen Fortsatz auslaufen, der direkt in den Zellkörper übergeht, oder sich in feine Fibrillen auflösen, die in der Peripherie der Zellen, sich oft bogenförmig in einen der nächstliegenden Ausläufer fortsetzend, verlaufen.« Gegen diese Auffassungsweise wendet sich Joseph, und wir können seine Beobachtungen im vollen Maße bestätigen. Unsre Erfahrungen gehen dahin, daß, wie bereits erwähnt, die in Frage stehenden Fibrillen besondere Differenzierungen im Plasma selbst vorstellen, wodurch man sich ihre freie Lage im Zellplasma sowie das hier und da vorkommende Passieren der Fibrillen durch die Zellleiber im Zusammenhang aus dem einen Ausläufer in den andern, leicht erklären kann.

Die bisher beschriebenen Zellausläufer erscheinen also wegen der Starrheit und Dichtigkeit der Fibrillen als ganz schwarze Stämme. Anders jedoch verhalten sich die fibrillenartigen, in der Basis der Medianzellen vorkommenden Strukturen. Wie schon Hermann (l. c. Taf. XV, Fig. 34) abbildet, so hängen die beiden in einem Ganglion nacheinander liegenden Medianzellen mittels einer schmalen, langen Plasmabrücke untereinander zusammen. Diese Anastomose zeigt eine ausgesprochen fibrilläre Struktur, wobei hier die Fibrillen bedeutend dünner und feiner sind (Fig. 37). Wenn die Fibrillen durch das Eisenhämatoxylin nicht geschwärzt werden, so erscheint dann die Verbindung der beiden Medianzellen fein graugestreift. In solchen Fällen (es kommt hier natürlich auch auf den Differenzierungsgrad des Hämatoxylins während des Herstellens des Präparates an) erscheinen auch die Neurofibrillen in der centralen Masse des Ganglions schwarz im Gegensatz zu den blassen bindegewebigen Elementen. Die soeben besprochenen Verhältnisse sind durch die Fig. 13 klar veranschaulicht.

Im allgemeinen sind die Medianzellen nach vorn und hinten auffallend ausgezogen, so daß sie als spindelförmig bezeichnet werden könnten, mit in derselben Richtung verlängertem Kern; um den letzteren herum, auf beiden Polen, macht sich eine erhebliche Protoplasmaverdichtung sichtbar, welche sich, durch ihre tiefere Färbung auffallend, beiderseits ziemlich weit in der Richtung der Längsachse hinzieht. Dies läßt sich sehr gut, hauptsächlich auf dem Horizontalschnitte,

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

beobachten (Fig. 14). Auch in der Nähe der Basis, mit welcher die Medianzellen dem inneren Neurilemm ansitzen, erscheint das Protoplasma verdichtet, was sich hauptsächlich auf den vermittels Delafields Hämatoxylin und Orange G (Grübler) gefärbten Präparaten leicht beobachten läßt, wo diese Stelle einen tieferen violetten (blauen) Farbton anzunehmen pflegt. Außerdem ist auch der obere Rand gewöhnlich dunkler. Die letzterwähnte Methode läßt, wie wir noch einmal weiter unten zu erkennen die Gelegenheit finden werden, den ganzen Zellkörper der Gliazellen samt allen, sogar den feinsten Ausläufern, mit sehr großer Genauigkeit hervortreten, die sich durch die zarte violette Färbung an dem orangegelben Hintergrund leicht verraten, so daß man die Gestalt der betreffenden Zellen auf solchen Präparaten recht vollkommen studieren kann. Wir kommen damit zu dem Resultat, daß die Medianzellen außer den bereits weiter oben besprochenen Ausläufern noch andre besitzen, die nämlich schräg nach oben und andre wieder nach unten, aus dem oberen Rande der Zelle stammend, in die Centralmasse des Ganglions hineinstrahlen, so daß wir auf einer ausgebildeten Medianzelle folgende Ausläufer unterscheiden müssen:

1) Die Hauptausläufer, welche, paarweise auf beiden Seiten dem oberen Rand der Medianzelle entstammend, starke Bindegewebsfibrillen mitführen und gegen die dorsale Seite des Bauchstranges streben. Die Hauptbündel dieser Fibrillen beschränken sich auf die beiden Ecken der Medianzelle, die nacheinander in der Längsachse folgen und einerseits in die rechte, anderseits in die linke Hälfte fallen, im ganzen also vier Bündel. Außerdem kommen überall auch die Nebenbündel vor (Fig. 37).

2) Beiderseits der Medianzelle, also links und rechts, je zwei Fibrillenstrahlen; das obere Paar (links und rechts) strebt schief nach oben in die Centralmasse hin, das untere in dieselbe schief nach unten (Fig. 38).

3) Je einen plasmatischen fibrillären Ausläufer nach vorn und hinten, welche Ausläufer eine Verbindung zwischen den beiden in einem Ganglion liegenden Medianzellen vermitteln, sowie auch eine Anastomose unter diesen Zellen und den ähnlichen, in den benachbarten Ganglien liegenden herstellen (Fig. 13, 37).

4) Außer den soeben aufgezählten Ausläufern gibt es noch zwei andre für jede Medianzelle, mittels welchen sie mit den benachbarten zwei Connectivzellen zusammenhängt (Fig. 34).

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

Aus dem soeben Gesagten geht es klar hervor, daß die Medianzellen in eine recht enge Verbindung treten mit dem Neurilemm, untereinander selbst, indem sie eigentlich eine ununterbrochene Kette bilden, die sämtliche Medianzellen im ganzen Bauchstrange zu ihren Gliedern zählt, und endlich auch mit den Connectivzellen. Dieser Umstand, sowie die bereits beschriebenen strukturellen und tinktoriellen Kennzeichen müssen die Überzeugung erwecken, daß es sich dabei um echte bindegewebige Elemente und nicht etwa um multipolare Nervenzellen handelt. Und da es sich um ein Nervenbindegewebe handelt, das im großen und ganzen dieselben nicht nur physiologischen, sondern auch morphologischen Merkmale wie die Neuroglia der Wirbeltiere aufweist, so braucht man hier keinen weiteren Unterschied zu machen, und wir können die Medianzellen ohne weiteres mit dem Virchowschen (1846) Terminus »Neurogliazellen« belegen.

Es ist schon die Tinktionsweise mit Delafield und Orange allein, was uns darauf aufmerksam macht, daß zwischen den Ganglien- und Medianzellen ein gewisser Unterschied bestehen muß: Während nun die Medianzellen ohne Ausnahme einen rein violetten oder blauen Farbton anzunehmen pflegen, da ihr Protoplasma überhaupt keine Affinität zur Orange zeigt, so erscheinen die Ganglienzellen immer bräunlich, da sie sich mit beiden Farbstoffen auf einmal imbibieren. Mit der Tinktionsweise der Medianzellen stimmt diejenige der Connectivzellen vollkommen überein. Der Unterschied zwischen beiden Zellarten, den Medianzellen und den Ganglienzellen, tritt natürlich noch deutlicher hervor, wenn wir die ersteren einer genauen Analyse, was die Strukturverhältnisse anbelangt, unterwerfen.

Auf die soeben beschriebene Weise verhalten sich die medianen Neurogliazellen im ganzen Bauchstrange bei den gesamten von mir untersuchten Arten. Wo sich etwaige Unterschiede konstatieren lassen, trifft es nur kleine Details.

In dem zusammengesetzten Ganglion des hinteren Saugnapfes findet man verdoppelte Medianzellen, welche, in der Mittellinie liegend, jede zu einer Hälfte des hier mehr oder weniger deutlich längsgespaltenen Bauchstranges gehört. Das Protoplasma dieser Zellen begleitet in der Form eines engen Streifens die median gelegene Seite der Hälfte, in deren innerer unterer Ecke der Zellkörper liegt, und knüpft sich anderseits dorsalwärts an das Neurilemm an (Fig. 35). Gewöhnlich anastomosieren die gegenüberliegenden Zellen mittels einer ziemlich breiten Brücke untereinander und senden in die Hälfte der centralen Masse, in welcher sie liegen, zwei Bündel von bindegewebigen

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

Fibrillen, das eine in der Höhe des Zellkernes, das andre etwa in der Hälfte der ganzen Höhe von dem ventralen inneren Neurilemm, dem der Zellkörper ansitzt, an bis zu dem Verknüpfungspunkt des Zellausläufers mit dem dorsalen Neurilemm. Die beiden in Rede stehenden Bündel zersplittern sich strahlenförmig und dringen in die centrale Masse ein (Fig. 36, *Nephelis*). Auch diese Zellen färben sich in den Details recht schön mit Delafields Hämatoxylin, und ihre Tinktion unterscheidet sich, was den Farbton anbelangt, nicht unerheblich von derjenigen der Ganglienzellen.

Eine ähnliche Verdoppelung der Medianzellen kommt regelmäßigerweise in den Bauchstrangsganglien von *Branchiobdella* vor. Die Zellen sind hier nur von mehr spindelförmiger Gestalt — sonst sind sie, was die Struktur- und Lageverhältnisse anbelangt, den soeben besprochenen fast ganz ähnlich. — Wenn man sich nach der Ursache dieser Verdoppelung fragt, so kommt man zu dem Schluß, daß diese Erscheinung mit der in beiden genannten Fällen in erhöhtem Maße ausgeprägten Verdoppelung, oder richtiger mit dem hier stattfindenden unvollkommenen Zusammenfließen der ursprünglichen paarigen embryonalen Bauchstranganlagen (Vejdovský), in direktem Zusammenhange steht.

Was nun die Entwicklung der andern in dem Bauchstrange der Hirudineen vorkommenden Art von bindegewebsartigen Zellen, der Connectivzellen, anbelangt, so werden wir zuerst, geradeso wie wir es während der Betrachtung des Entwicklungsganges von Medianzellen getan haben, unsre Aufmerksamkeit auf diejenigen Stadien lenken, die wir schon oben als indifferent bezeichnet haben, nämlich solche Frühstadien, in welchen der Bauchstrang eine Säule, aus lauter indifferenten, gleichen Kernen bestehend, vorstellt. Es ist abermals zu bemerken, daß diejenigen Kerne, welche die Vorgänger der künftigen Medianzellen sind, viel früher auffallen, da sie ein von den übrigen ziemlich verschiedenes Äußere besitzen. Die Hauptrolle dabei spielt die Größe, welche diejenige der Neuroblasten weit überragt. Dagegen aber sind die Ursprungskerne der Connectivzellen weder durch ihre Größe noch durch ihre Lage (in den Frühstadien der Entwicklung) besonders gekennzeichnet. Nicht einmal die Strukturverhältnisse lassen sie von den übrigen Kernen unterscheiden. Man kann also lange Zeit nicht sagen, welche von den anwesenden Kernen es sind, die sich in die Connectivzelle mit allen ihren Eigenschaften differenzieren sollen. Erst dann, wenn sich die ganze Masse der künftigen Nervenkette

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

insofern auf der ventralen Seite durch Einkerbungen in einzelne Ganglien gesondert hatte, daß man die Lage der Connective dadurch erkennen läßt und die erwähnten Einkerbungen durch die Neuroblastenschicht bis fast zur jungen, aus Nervenfasern bestehenden, centralen Masse reichen, dann also erst läßt sich sicher bestimmen, welche die zu den Connectivzellen werdenden Spongioblasten sind. Denn, obwohl durch die Durchschnürung alle Kerne seitwärts verschoben werden, so daß sie dann in den Ganglienknoten liegen, bleiben doch die Stellen der künftigen Connective nicht ganz frei von allen Kernen. Im Gegenteil, wir begegnen in solchen Stadien am Querschnitte zwei nebeneinander liegenden Kernen, am Längsschnitte bloß einem — das andre finden wir auf irgend einem nachfolgenden Schnitt —, also in einer Lage, die derjenigen der Connectivzellen im fertigen Bauchstrang vollkommen entspricht (Fig. 15*a*, Fig. 23).

Jetzt erst, da sich die künftigen Connectivzellen beinahe auf ihre prädestinierte Stelle verschoben haben, fangen sie an auch ihr Äußeres zu verändern. Sie werden nämlich chromatinreicher, und daraus resultiert auch ihre tiefere Färbung. Von irgend einem Plasmaleibe findet man in diesen jungen Stadien nicht die kleinste Spur (Fig. 15*b*, 16 usw.). Nachdem die Kerne chromatinreicher geworden sind, fangen sie an sich langsam zu vergrößern, so daß sie endlich die Neuroblaste an Größe überholen (Fig. 19), welcher Größenunterschied später noch bedeutender wird (Fig. 17). In den vorgerückten Stadien, wo sich die Entfernungen zwischen je zwei Ganglienknoten insofern vergrößert haben, daß wir schon fast regelrechte Connective vor uns haben, finden wir am Querschnitte, dessen Fläche sich im Verhältnis zu früheren durch die Connectivkerne geführten Querschnitten, dank der stattgefundenen Verlängerung, auffallend verminderte, recht interessante Verhältnisse. Die Mitte des Durchschnittes der jungen Connective nimmt ein ziemlich großer, chromatische Granula enthaltender Kern, tiefrot (am Karminpräparate) gefärbt, ein. Um diesen Kern herum verlaufen nun in radiärer Anordnung zahlreiche punktförmige Durchschnitte der Nervenzellausläufer, beziehungsweise der Neurofibrillen. Gleichzeitig gruppieren sich immer mehrere solche radiäre Reihen zu größeren Komplexen zusammen, zwischen welchen sich lichte Streifen befinden, die immer zwei benachbarte solche Komplexe voneinander trennen (Fig. 24). In diesen lichten Streifen differenziert sich das Protoplasma der Connectivzellen. Man findet in solchen Stadien zwei solche Querschnitte nebeneinander (zwei Connectiven entsprechend); jedes Connectiv ist mit einer dicken bindegewebigen Scheide,

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

Neurilemmscheide, umhüllt. Dorsal sind beide Connective durch eine bindegewebige Brücke miteinander verbunden (Fig. 21). Unter dieser Verbindungsbrücke kommt ein Durchschnitt eines feinen Faserbündels zum Vorschein, was selbstverständlich nichts andres sein kann als der sogenannte mediane Faivresche Nerv (Fig. 24).

Daß es sich in diesem Stadium keineswegs ausschließlich um die Neurofibrillen handelt, dafür scheint ein ähnlicher Durchschnitt zu sprechen, der in der Fig. 20 veranschaulicht ist. Es handelt sich hierbei um ein gleich altes Stadium wie dasjenige war, welchem die soeben besprochene Fig. 24 entlehnt ist. Die Verhältnisse sind hier fast gleich; nur sehen wir, daß die quer durchschnittenen Fibrillen von zweierlei Art sind. Die einen — das Präparat wurde nach Heidenhain behandelt — haben sich entfärbt und erscheinen also grau, die andern zeigen eine höhere Affinität zu dem Eisenhämatoxylin und sind schwarz. Diese Verschiedenheiten in der Weise, wie sich die einzelnen Komponenten der centralen Masse gegen die genannte Farbe verhalten, wiederholen sich nach Sublimat mit überraschender Regelmässigkeit, und man kann auf Grund von vielen analogen Fällen ohne weiteres annehmen, daß die schwarzen Fibrillen die Neurofibrillen, die grauen jedoch die Bindegewebsfasern sind. Es ist jedoch trotzdem nicht ausgeschlossen, daß sich z. B. die Bindegewebsfasern gegen die Entfärbung verschiedenartig verhalten können, so daß die einen schwarz und die andern gleichzeitig entfärbt erscheinen könnten — solche Fälle kommen aber doch recht selten, und dann immer nur nach prolongierter Fixation mit konzentrierter Sublimatlösung, vor. (Die in Rede stehende Figur zeigt bloß die eigentlichen Connectivdurchschnitte.)

Die Differenzierung der Connectivzellen besteht in den ersten Stadien darin, daß sich die Kerne mit einer Portion Plasma versehen, oder besser, daß sich das Protoplasma um die Kerne herum vermehrt, und daß der Körper der künftigen Connectivzelle einige Ausläufer entsendet, die sich nach allen Seiten hin erstrecken (Fig. 39). Ein Teil dieser Ausläufer setzt sich senkrecht oder unter einem mehr oder weniger stumpfen Winkel an das Neurilemm an. Jetzt kommt es zu den definitiven Differenzierungen im Innern der Connectivzelle.

Das Protoplasma des Körpers, sowie der Ausläufer, der dickeren Stämme, sowie der dünnsten Ästchen scheidet starre elastische Fasern aus, welche den definitiven Stützapparat bilden. Es besteht also auch hier keine Erstarrung oder Dichtwerden der eigentlichen Zellausläufer, sondern eine intraplasmatische Differenzierung der Gliafasern, die, in den Ausläufern liegend, einerseits mit der Neurilemmscheide in

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

direkte Beziehung treten, anderseits ziemlich tief in das Protoplasma der Mutterzellen, manchmal nahe bis zum Kerne reichen. In der Entstehungsweise der eigentlichen Stützfasern stimmen die Connectivzellen mit den Medianzellen vollkommen überein.

Die vollständig ausgebildete Connectivzelle zeigt überhaupt interessante Verhältnisse. Auf den mit Delafields Hämatoxylin gefärbten Präparaten erscheint der blaue verästelte Körper der Medianzelle in recht auffallender Weise. Das Protoplasma zeigt eine ziemlich starke Affinität zu dem genannten Kernfarbstoff, in welcher Hinsicht es sich gleich wie dasjenige der Medianzellen und anderseits auch gewissermaßen der Ganglienzellen verhält. Auf einem Querschnitte sieht man um den Kern herum ein recht dünnes Reifchen von Protoplasma, und aus diesem spärlichen Plasmaleibe erstrecken sich lange, dünne, verästelte Ausläufer nach allen Seiten hin, bis zu der peripheren bindegewebigen Neurilemmscheide (Fig. 25). Die zwischen den Ausläufern gelagerte Masse scheint aus lauter Körnchen zusammengesetzt — es sind quergeschnittene Fasern — und imbibiert sich ziemlich intensiv mit Orange G. Das perinucleare Protoplasma setzt sich manchmal in zungenartigen Ausläufern oder in verschiedenartigen Ausbuchtungen fort, aus welchen sich erst, geradeso wie aus dem eigentlichen (dem perinuclearen) Zellleibe, kleine konische Höcker emporheben, die sich in die die Fasern führenden Äste fortsetzen. Die soeben erwähnten größeren Ausbuchtungen können noch sekundäre, schmälere Fortsätze tragen, die sich erst in die eigentlichen radiären Ausläufer zersplittern (Fig. 29). Die hier besprochenen Formverhältnisse der Connectivzelle sind hauptsächlich an den etwas hinter dem Zellkerne geführten Schnitten deutlich, also dort, wo die Zelle nicht ganz central getroffen ist. Auf solchen Schnitten läßt sich die spinnenartige Form der Zelle vollkommen erkennen (Fig. 30). Die Ausläufer sind an der Peripherie etwas trichterartig erweitert, so daß sie sich an dem Neurilemm vermittels niedriger Kegelchen befestigen. Auf einem exzentrischen Schnitte sieht man, daß das Protoplasma der Connectivzellen nahe dem Kern etwas lichter gefärbt ist und in der Nähe von den Abgangskegeln der Radien sowie in diesen letzteren einen tiefen Farbton, der einer dichteren Beschaffenheit des Plasmas entspricht, annimmt. Die radiären Ausläufer der Zellen liegen nicht nur in der queren Ebene, welche durch den Kern oder in der unmittelbaren Nähe von demselben geht, sondern die Ausläufer streben nach allen Seiten hin, so daß sie einmal senkrecht auf den Neurofibrillen des Connectivs stehen, ein andermal sich mit den letzteren kreuzen oder endlich parallel

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

mit dem Fibrillenstrome verlaufen (Fig. 39). An den mittels Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbten Schnitten sind die Ausläufer der Connectivzellen faserartig, schwarz gefärbt, und lassen sich ebenfalls bis zur Neurilemmscheide verfolgen (Fig. 28). Sie scheinen an solchen Präparaten direkt an die Kernmembran befestigt zu sein.

Obwohl also, wie gesagt, die Form der Connectivzellen, dank ihrer zahlreichen radiären Ausläufer durchweg, auf dem Quer- sowie auf dem Längsschnitt, eine spinnenartige ist, so schauen sie während der gewöhnlichen Färbemethode doch ganz anders aus. Wo z. B. bei der HEIDENHAINschen Methode die Schwärzung der Ausläufer nicht gelingt, oder wenn man z. B. das DELAFIELDsche Hämatoxylin benutzt, so erscheinen am Längsschnitt die Connectivzellen als fast ganz nackte Kerne, die in der Längsachse etwas in die Länge gezogen sind und eine längliche spärliche Plasmaportion aufweisen (Fig. 26, 27). Auch in dieser Hinsicht stimmt das Äußere der in Rede stehenden Zellen mit den unter ähnlichen Bedingungen vorkommenden Verhältnissen überein (vgl. Fig. 14). In ähnlicher Weise wurden die Connectivzellen von den älteren Autoren und auch von HERMANN beschrieben.

Die Ausläufer der Connectivzellen anastomosieren nie untereinander; dagegen finden wir viele Verbindungen mit andern Zellen, und zwar mit den Connectivzellen der benachbarten Connective und mit den benachbarten Medianzellen.

Die Verbindung, oder das direkte Übergehen der Längsfibrillen einer Connectivzelle in die des nächsten Connectivs, habe ich in recht überzeugender Weise an einem weniger gelungenen, nach APÁTHY vergoldeten Präparate beobachten können. Auf solchen Präparaten lassen sich überhaupt die Strukturen des Nervenstranges vorzüglich studieren. Das hier in Betracht kommende Präparat war nur insofern nicht ganz gelungen, als auf ihm die Nervenfibrillen nicht genug geschwärzt wurden. Sonst sind aber auch solche Präparate für anderweitige Studien recht brauchbar, ja sie übertreffen, was ihre Schärfe anbelangt, manchmal sogar die gelungensten Eisenhämatoxylinpräparate.

Auf solchen Präparaten habe ich eine Stelle gefunden, wo der Bauchstrang, hauptsächlich jedoch im Connectiv, auf dem Schnitte recht seltsam ausschaute. Es fand hier eine Verdrehung statt, so daß auf der einen Seite die Connectivzelle durch ihre Hälfte bis zum Kerne quer durchschnitten war, wobei also der radiäre Verlauf der Ausläufer sichtbar geworden ist, die andre Hälfte aber war ihrer Länge nach durchschnitten, der Verlauf der Fibrillen war parallel bis zur einer andern entfernteren Stelle, in welcher wieder die radiären Fibrillen

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

vorhanden waren. Es ist klar, daß man es hier mit einem direkten Übergange der Längsfibrillen einer Connectivzelle durch das Ganglion in die benachbarte zu tun hat.

Die radiären Fibrillen pflegen nie untereinander zu anastomosieren, was in noch höherem Maße für die Längsfibrillen gültig ist. Den selbständigen Verlauf der Bindegewebsfasern der Connectivzelle zeigt die nach einem HEIDENHAINschen Präparate gezeichnete Fig. 33. Die gliösen Fibrillen sind hier vollkommen geschwärzt, laufen frei, ohne irgend eine Anastomose zu bilden, nebeneinander durch das Connectiv; sie sind nicht ganz geradlinig, sondern etwas wellenförmig und entbehren jeder Varicosität. Sie sind nicht alle gleich dick.

Recht schöne Bilder liefern uns diejenigen Präparate, die nach vorhergegangener trefflicher Fixation mit Hämatoxylin nach DELAFIELD mit Orange G kombiniert behandelt wurden. Auf solchen Präparaten befindet sich am Längsschnitt eine Anzahl von starken welligen Linien, die parallel nebeneinander verlaufen, und überdies auch mehr oder minder zahlreiche feinere, die senkrecht auf die ersteren orientiert und bedeutend kürzer sind. Diese zweite Art von Fasern ist am zahlreichsten in der nächsten Umgebung des Kernes. Sie sind nichts andres als Bruchstücke von radiären Fasern, die so gekrümmt sind, daß irgend ein Teil derselben in die Schnittebene fallen kann; dadurch wird auch die Kürze dieser Fäserchen erklärt. Beiderlei Fasern aber sind nicht mehr so scharf und glatt wie am Eisenhämatoxylinpräparate, sondern diese blauen Fasern weisen feine Varicositäten auf. Dieser Umstand ist dadurch erklärlich, daß das Eisenhämatoxylin die Fibrillen allein färbt, welche immer, wie schon erwähnt, der Varicositäten entbehren und vollkommen glatt sind, wogegen das DELAFIELDsche Hämatoxylin die gesamten Ausläufer der Connectivzelle, also die eigentlichen gliösen Fibrillen mitsamt dem die letzteren begleitenden Plasma zum Ausdruck bringt (Fig. 31, 32).

Ich habe soeben bemerkt, daß die bindegewebigen Fasern der Connectivzellen untereinander nie Verbindungen eingehen. Es sei jedoch gleich erwähnt, daß dies nur in gewisser Hinsicht der Fall ist, denn die nach APÁTHY vergoldeten Präparate lassen eine andre interessante Struktureigentümlichkeit der Connectivzelle klar hervortreten, wie man es vermittels keiner andern Behandlungsmethode erreichen kann. Ich habe schon früher den Umstand berührt, daß an den vergoldeten Präparaten, es mag die Neurofibrille geschwärzt sein oder nicht, die faserigen Bestandteile recht scharf hervortreten. Und was die Struktur der Connectivzellen im speziellen betrifft, so lassen uns

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

solche Präparate erkennen, daß die feinsten Ästchen der Connectivzellausläufer keineswegs die letzten Stützmittel sind, sondern daß zwischen den Ausläufern, den starken wie den feinsten, ein äußerst feines bindegewebiges Netz ausgespannt ist. Dieses Netz ist so fein, daß es sich sozusagen an der Grenze des mikroskopischen Sehens befindet, doch aber, dank seiner Schärfe, mit den besten Beobachtungsmitteln, sichtbar ist. Dieses Netz entbehrt aller Varicositäten und Knotengranula; es ist überall vollkommen gleichmäßig und gleich fein (Fig. 40, 45). Hier und da läßt sich beobachten, daß sich die feinsten Ausläufer, beziehungsweise Fibrillen der Connectivzelle manchmal früher, bevor sie das Neurilemm erreichen, in dieses Netz auflösen (Fig. 45). In der Mitte dieses Apparates liegt der große Kern, mit einer Portion Ausbuchtungen bildenden Protoplasmas. In dem Plasmaleibe lassen sich sehr feine Fibrillen beobachten, die in die Ausläufer übergehen — wieder ein Zeugnis dafür, daß die Fibrillen als eine intraplasmatische Differenzierung aufzufassen sind.

Das ganze von den Connectivzellen gebildete Gerüst knüpft sich also einerseits an das Neurilemm an, aber auch untereinander sind die Connectivzellen intim verbunden. Sie bilden also alle untereinander eine ununterbrochene Kette und dienen mit ihren Ausläufern zur Befestigung der nervösen Bestandteile und zur Isolation der einzelnen Neurofibrillen voneinander.

Was den Zusammenhang der Connectivzellen untereinander anbelangt, so ähneln sie in diesem Punkte den Medianzellen ganz, und auch der schon weiter oben erwähnte direkt nachweisbare unmittelbare Zusammenhang (Fig. 34) zwischen Median- und Connectivzellen spricht für die Annahme, daß die Connectivzellen auch physiologisch den Medianzellen vollkommen gleich sind, daß sie also die zweite Kategorie der Neuroglia vorstellen. Äußerst gewichtig ist hier aber die Struktur der Connectivzelle überhaupt.

Die Medianzellen und die Connectivzellen bilden also ein einziges festes Gliagerüst für den ganzen Bauchstrang, und es haben mit der Nerventätigkeit weder die Medianzellen, wie es die älteren Autoren gewollt, noch die Connectivzellen, die Apáthy als »Nervenspindel« betrachtet, gar nichts Gemeinsames. Dafür spricht außer den soeben beschriebenen Eigenschaften beider Zellarten nicht in letzter Linie der Umstand, daß auf den mit specifischen Methoden auf Nervenelemente behandelten Präparaten, namentlich auf solchen nach Cajal, die Silberimprägnation ohne Ausnahme immer ein Negativbild dieser Zellen abgibt. Wenn wir z. B. einen Schnitt durch das Ganglion an

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

der Stelle der Medianzelle beobachten, so sehen wir, wie auf dem CAJALschen Präparate die ganze Fläche der »Punktsubstanz« von quer- oder längsgeschnittenen schwarzen Neurofibrillen, die sich scharf von dem gelben Hintergrund abheben, erfüllt ist, bis auf zwei senkrechte, paramediane Strecken, die nach unten in ein viereckiges, jeder Imprägnation entbehrendes Gebilde einmünden: die Medianzelle mit den zwei Hauptausläufern. Dasselbe beobachten wir auf einem Schnitt durch die Connective. Hier kommt eine sternförmige Lücke in der Imprägnation vor, die einer Connectivzelle der Form nach vollkommen gleich ist. In der Mitte dieses Negativbildes wird der dunkelgelbe Kern sichtbar. Die Gruppierung der Neurofibrillen in zahlreiche »Pakete« ist auf solchen Präparaten recht deutlich sichtbar (Fig. 44).

Die bisher beschriebenen Organisationsverhältnisse der Connectivzellen gelten im vollen Umfang für die Art *Glossiphonia* (*Clepsine*) *sexoculata*. Sonst herrscht aber in der Bauart der Connectivzelle bei allen Hirudineen in den hauptsächlichsten und wesentlichen Punkten voller Einklang — wir begegnen hier derselben Tatsache wie bei den Medianzellen. Gerade wie bei diesen gab es einzelne Abweichungen, die für die allgemeine Auffassung des wahren Wesens und der Bedeutung der Medianzelle keineswegs ausschlaggebend sind, so ist es auch bei den Connectivzellen der Fall. Ich erlaube mir an dieser Stelle auf einige solche Details in Kürze einzugehen. Schon APÁTHY (1870) hat darauf hingewiesen, daß bei *Glossiphonia bioculata* und *heteroclita* die Connective zwei Kerne zu enthalten pflegen. Diese Angabe gilt für die allerjüngsten Stadien gerade so wie für die reifen Tiere[1]. Es ist jedoch besser zu sagen, daß nicht die Verdoppelung der Kerne in den Connectivzellen der Gattung *bioculata* typisch ist, sondern eine Vermehrung, da man manchmal anstatt zwei Kernen auch drei Kernen begegnet (Fig. 22, links). Die Kerne können dann einander berühren, oder voneinander entfernt sein — in diesem letzteren Falle sind sie aber mit einem Plasmastreifen verbunden (Fig. 22, rechts). In dieser

---

[1] Es sei hier erwähnt, daß ich die *Glossiphonia bioculata* in einigen Exemplaren in den Institutsaquarien gegen Ende August gesammelt, und daß ich außer sehr jungen Exemplaren von 3 mm an auch alte Individuen gefunden habe, die eine ganze Menge von Eiern auf den niedrigsten Stufen der Embryonalentwicklung an ihrer Bauchseite mitschleppten, was einem natürlich in der erwähnten Jahreszeit recht auffallen muß. Ob die Eierablage zwei- oder mehrmal in einem Jahre stattfindet, oder ob hier die veränderten Lebensbedingungen mit im Spiel waren, muß dahingestellt bleiben.

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

Hinsicht herrscht keine Regel; wir begegnen bei verschiedenen Individuen mehrfach dreifachen Kernen, und zwar in verschieden gelegenen Connectiven. Manchmal kommen auch einfache Kerne bei der genannten Species vor; auch die gegenseitige Lage der vermehrten Kerne ist variabel, da sie einmal in der senkrechten Ebene (Fig. 22), ein andres Mal in der Längsachse des Connectivs liegen (Fig. 26).

Die Vermehrung der Kerne übt im allgemeinen keinen Einfluß auf die Zusammensetzung des Connectivs aus, obzwar man nicht leugnen kann, daß bei der Verdoppelung der Kerne gewisse interessante Strukturen zum Ausdruck kommen. So z. B. sieht man auf den Heidenhainschen Präparaten, daß in einigen Fällen die die Connective zusammensetzenden Fibrillen zwischen den voneinander gerückten Kernen eine auffällige Verdichtung aufweisen, so daß das ganze den Eindruck einer schwarzen dichten Spindel macht (Fig. 41). Die Pole der Spindel nehmen eben die beiden Kerne ein.

Ein andres Mal begegnen wir dagegen einer dicken auffallenden Fibrille, die, stark wellenförmig gebogen, die beiden Kerne verbindet, indem sie sich mit ihren beiden Enden an die Kernmembranen anzuheften scheint (Fig. 42). Diese Fibrille unterscheidet sich auf den ersten Blick von den übrigen, welche die Connective bilden. Wie man diese Sachen erklären soll, darüber kann ich leider keine näheren Aufschlüsse geben.

Endlich sei mir erlaubt noch eine Eigentümlichkeit zu erwähnen. Es handelt sich um die marine Art *Pontobdella*. Die Connectivzellen der *Pontobdella* zeichnen sich durch die kolossalen Dimensionen ihrer Kerne und durch die große Zahl der Ausläufer aus. In dem wirklich ungeheuren Zellkern ist die chromatische Substanz in der Form von Bröckelchen unregelmäßig zerstreut. Die einzelnen Partikelchen des Chromatins bilden hier und da dichtere Gruppen. Die Ausläufer sind sehr zahlreich und reich verästelt; dagegen ist ihre Länge nicht so groß wie bei den andern Arten, was natürlich mit der Dimension des Kernes in engem Zusammenhange steht. Sonst sind die Bauverhältnisse des Bauchstranges von *Pontobdella* dieselben wie bei den andern Arten (Fig. 43).

Die Connectivzellen, die wir unbedingt, wie aus dem Vorhergesagten hervorgeht, für Gliazellen halten müssen, hat zum ersten Male Faivre gesehen; er selbst hält sie nicht für Gebilde nervöser Natur — dies haben erst die späteren Autoren getan. Rohde hat sich, gerade so wie über die Medianzellen, auch über diese Zellgattung nur reserviert

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

und nicht ganz klar ausgesprochen und nennt diese Gebilde unrichtig »commissurale« Zellen. Dieser Forscher hat (l. c. S. 44) ihre fibrilläre Struktur, wie auch andre Eigenschaften, die Bauart der in Rede stehenden Zellen betreffend, richtig erkannt. Trotzdem aber betrachtet er die Bedeutung der Connectivzellen nicht näher, und erst in dem Resümee drückt er sich folgendermaßen aus: »In jedem der beiden Commissurenstränge findet sich etwa in der Mitte zwischen den Ganglien je eine sehr große Nervenzelle (Commissurenzelle)« usw. Daraus erhellt, daß Rohde geneigt ist, diese Zellart für nervös zu halten.

Es sei mir noch erlaubt, in voller Kürze auch die eigentümliche Anschauungsweise Apáthys zu erwähnen. In seinen »Studien über die Histologie der Najaden« sagt er auf S. 628: »Ich unterscheide die zelligen Elemente des Nervensystems der Muscheln in Ganglienzellen und Nervenzellen. Erstere dienen für die Nervenfasern als Ausgangspunkte, unterbrechen sie hie und da und vermitteln ihre Endigung. Die Nervenzellen liegen in den Nervenfasern selbst . . Die Nervensubstanz, d. h. die leitende Substanz, ist auch hier Produkt der Nervenzellen und nicht als bloßer Fortsatz der Ganglienzellen aufzufassen. Die Primitivfibrillen sind hier, ähnlich wie bei den Muskeln, durch eine interfibrilläre Substanz zusammengehalten« usw. Diesen Unterschied hält der genannte verdienstvolle Forscher noch 2 Jahre später aufrecht (1890) und diskutiert ausführlicher den Unterschied zwischen den Ganglien und Nervenzellen. Er hält auf Grund dieser seiner Erwägungen die Connective für eine Nervenspindel und die Connectivzellen für regelrechte Nervenzellen. Aus der Connectivzelle soll nach Apáthy die leitende Substanz entstehen, welche an der Peripherie gelegen ist, wogegen der plasmatische Teil im Innern gelegen ist und die Achse der ganzen Nervenspindel bildet. Es ist klar, daß diese Auffassung nicht ganz treffend ist, da die Connectivzellen mit der Leitung nichts Gemeinsames, mindestens in erster Instanz, haben, und nur Stützelemente sind. Die erwähnte Auseinandersetzung Apáthys ist, obzwar recht interessant, doch etwas dunkel und schwer verständlich, abgesehen davon, daß man keine natürlichere Erklärung der Connectivzellen zur Disposition hat als die oben angeführte.

Außer den bisher besprochenen Bestandteilen der »Punktsubstanz«, den Median- und Connectivzellen, den Neurofibrillen und Gliafasern als Ausläufer beider genannter Zellarten, befinden sich in der centralen Masse noch andre Elemente. Es sind hier und da zerstreute,

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

ziemlich seltene, winzige Kernchen, deren Herkunft zu eruieren mir leider nicht gelungen ist. Auch ihre Bedeutung kann ich nicht sicher feststellen, es ist aber höchst wahrscheinlich, daß es zu den Umhüllungen der stärkeren Nervenfasern zugehörige Kerne sind. Nur das konnte ich sicherstellen, daß diese äußerst kleinen Elemente in keiner Beziehung zu den bisher von uns berücksichtigten Gliageweben gehören.

Bilder von gleichem Interesse und gleich instruktiv wie bei den Gliazellen liefert die Heidenhainsche Methode auch bei den Nervenelementen und der Neurilemmscheide. Es sei mir also gestattet, etwas über diese Verhältnisse zu bemerken.

Ich habe einige Schnittserien erhalten, die fast dieselben Bilder lieferten wie die silberne Methode von Ramón y Cajal. Hauptsächlich die Horizontalschnitte durch den Bauchstrang der erwachsenen *Glossiphonia*-Gattungen und *Nephelis* zeigten manchmal schwarze, stark wellenförmige und gebogene Nervenfibrillen, die, einander parallel verlaufend, von einer blaßgrau gefärbten Masse isoliert sind. Der Verlauf der Neurofibrillen läßt sich hauptsächlich in den Connectiven vorzüglich verfolgen. Jedoch nicht nur die in der centralen Masse und in den Connectiven verlaufenden Fibrillen haben die schwarze Färbung angenommen, sondern oft auch die in den Zellausläufern eingebetteten Neurofibrillen. Fig. 47 und 48 zeigen davon Beispiele. In dem Körper und dem Ausläufer der in der Fig. 47 abgebildeten Zelle sind zwei scharfe gebogene glatte Fibrillen gelegen, die fast bis zur Kernoberfläche hinreichen. Dagegen in den auf Fig. 48 abgebildeten Zellen findet sich je eine Nervenfibrille. Alle drei in Rede stehende Zellen rühren aus den lateralen Ganglienzelllagen eines und desselben Ganglions her. Die eine Fibrille zeigt außerdem, nachdem sie in den Zellleib vorgedrungen ist, eine Bifurcation — was natürlich nichts andres ist als der Anfangspunkt der Fibrillengitter, wie man sie sehr schön nach Ramón y Cajalscher Silbermethode zu Gesicht bekommt (Fig. 46). Man muß gestehen, daß solche Verhältnisse ziemlich selten vorzukommen pflegen auf Präparaten, die auf die allgemein übliche Weise der Sublimatfixation und Eisenhämatoxylinfärbung angefertigt worden sind. Dagegen kann man solche Bilder viel öfter an solchen Präparaten beobachten, welche in einer konzentrierten Sublimatlösung, der eine Spur von Kochsalz beigemengt wurde, eine längere (bis 72 Stunden) Zeit gelegen sind und bei welchen während der Färbung die Zeitdauer sowohl der Beizung wie auch der Färbung auf das Zwei- und Dreifache prolongiert wurde.

Auf denselben Präparaten habe ich Gelegenheit gehabt, die Zusammensetzung der Neurilemmscheide zu beobachten, deren Flächenschnitte ein recht eigentümliches Äußere bieten, hauptsächlich dann, wenn es uns gelingt, auf die bereits erwähnte Weise eine vollkommene Schwärzung der Zellausläufer zu erzielen.

Schon auf den Quer- und Längsschnitten der Neurilemmscheide ist ihre fibrilläre Beschaffenheit auffallend. Auf dem Flächenschnitte sehen wir, daß die gesamte Neurilemmscheide aus dicht nebeneinander gereihten Zellen besteht, welche zahlreiche Ausläufer in zwei entgegengesetzten Richtungen aussenden. Die Zellen sind birnförmig, spindelartig oder viereckig, je nachdem, wieviel Ausläufer sie besitzen. Die Bindegewebsfasern, die sich in ein dichtes Faserwerk zusammenflechten, entspringen regelmäßig ziemlich langen Zipfeln, in welche sich die Ecken der Zellen verlängern (Fig. 51). Die Bindegewebsfasern verlaufen wellenförmig, sind anfangs dicker und zersplittern sich allmählich in feinere Fasern, welche in ihrer Gesamtheit die membranöse Neurilemmscheide bilden.

Auf Grund der vorangehenden Beobachtungen und Erfahrungen muß man zu der Ansicht kommen, daß die bisherigen Anschauungen über den Charakter der sogenannten »Punktsubstanz« umgestaltet werden müssen. Es ist wahr, daß manche neuere Autoren zu der Überzeugung gelangten, daß die Leydigsche »Punktsubstanz« kein Gebilde sui generis, kein selbständiges, einheitliches Gewebe ist — trotzdem aber ist diese Anschauungsweise, obzwar sie durchaus dem wirklichen Sachverhalt vollkommen entspricht, nicht so weit vorgedrungen, um eine allgemein anerkannte Wahrheit zu werden, was meines Erachtens nur deswegen nicht geschehen ist, da diese Auffassungsweise nie genug hervorgehoben und apodiktisch betont wurde. Diese Umstände sind allein daran schuld, daß, obzwar, wie erwähnt, einige Autoren, indem sie von der »Punktsubstanz« sprachen, in dieser Masse immer zweierlei Elemente unterschieden, doch in einer überwiegenden Zahl der Arbeiten der Leydigsche Terminus »Punktsubstanz« weiter benutzt wurde, und daß man sich unter dieser Bezeichnung traditionell eine einheitliche Masse, mindestens genetisch einheitlich, vorstellte. Daß dies nicht nur wenig zutreffend, sondern sogar irrtümlich ist, das soll von neuem auch die vorliegende Abhandlung beweisen. Das war wenigstens der Zweck der vorliegenden Zeilen.

Leydig selbst definiert weder in seinem »Lehrbuch der Histologie« (1857), noch in den späteren Schriften die »Punktsubstanz« in einer

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

genügend klaren Weise. Dadurch vielleicht ist es geschehen, daß sogar diejenigen Autoren, die diesen Begriff acceptiert hatten, doch denselben fortwährend in gewissen Punkten korrigierten oder nachträglich zu vervollkommen trachteten. LEYDIG selbst unterscheidet zwei Arten von Punktsubstanz: die extracelluläre und eine intracelluläre, wobei die erste ganz verschwinden kann (l. c. S. 61); es besteht jedoch zwischen beiden kein prinzipieller Unterschied. Er beruft sich auf die Angaben von LEUCKART, welcher beobachtete, daß z. B. die Acalephen und Nemertinen keine Ganglienzellen besitzen, »sondern daß eben die gleichmäßige Punktsubstanz das verzweigte nervöse Röhrensystem anfülle« (S. 61). Man sieht daraus, daß LEYDIG ursprünglich außer der Punktsubstanz noch eine andre Komponente im Nervensystem angenommen hat. An einer andern Stelle (S. 58) sagt er: »Die Nervensubstanz erscheint morphologisch auch hier als Zellinhalt und als streifige, den Fibrillen der Vertebraten entsprechende Materie« und endlich (S. 182): »Die Nervencentren (Gehirn und Ganglien) sind Aggregate von Nervenzellen und fibrillärer Nervensubstanz, welch letztere . . . . auch einen mehr ausgesprochenen Charakter wirklicher Fasern angenommen haben kann.« Man sieht gleich, daß der Begriff der Punktsubstanz nicht einmal LEYDIG vollkommen klar war und scharf abgegrenzt — nicht im entfernten so klar, wie seinen Epigonen.

So z. B. gibt LEYDIG in seinen »Untersuchungen« (1883) an, daß das ganze Nervensystem aus Spongioplasma besteht, welch letzteres ein »Balkennetz« bildet und sich als zähe faserige Streifen oder Linien bis in die Nervenwurzeln ausbreitet — und dann aus halbflüssigem Hyaloplasma, die das eigentlich Nervöse vorstellt. Die zähen Faserlinien erscheinen, näherer Untersuchung unterworfen, als Längsstreifen eines Stütznetzes (Zelle und Gewebe, S. 166): dasjenige aber, was als Körnchen zum Vorschein kommt, sind Berührungspunkte der einzelnen Wandungen dieses spongioplasmatischen Netzes.

Nach LEYDIG haben sich in dieser Angelegenheit zwei Ansichten geltend gemacht: die einen Forscher haben angenommen, daß die Punktsubstanz ein einheitliches Netz oder fibrilläres Flechtwerk ist, in welches sich die Ganglienzellausläufer zerrsplittern. Manche haben dieses Netz höchst deutlich gezeichnet — am deutlichsten HALLER (1898). Die zahlreichen, diese Anschauungsweise vertretenden Beobachter stimmten in den Hauptpunkten vollkommen überein.

Die andre Partei verteidigte dagegen die spätere Modifikation LEYDIGS, wonach das eigentlich Nervöse das »Hyaloplasma« ist. Die

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

hierher gehörigen Forscher sind nicht so zahlreich wie die vorigen und besitzen auch keine so überzeugenden Gründe für ihre Lehre, wie die ersteren. Hierher gehört außer LEYDIG hauptsächlich NANSEN und ROHDE. HATSCHEK hat sogar die Lehre vom Hyaloplasma in sein Lehrbuch genommen. Es läßt sich nicht leugnen, daß diese, hauptsächlich von seiten ROHDES hart verteidigte Lehre keinen Fortschritt in unserm Wissen verursachte — eher das Gegenteil.

Es fragt sich nun, wie man dazu gelangte ein distinktes Netz zu sehen, wo doch in der Wirklichkeit kein solches besteht. Die Antwort darauf ist leicht: es sind die ungenügenden Methoden der älteren Autoren daran schuld, und zwar sowohl die Färbe- wie die Fixationsmethoden. Die Hauptrolle jedoch spielt dabei die Fixation. So z. B. wenn man entweder junge oder erwachsene Exemplare von *Glossiphonia* mit Chromsäure oder Chromessigsäure fixiert, wie es bei den älteren Autoren üblich war, so erhalten wir eigentümliche Gebilde, welche durch meine Fig. 49 und 50 veranschaulicht sind.

Fig. 49 ist ein Längsschnitt (horizontal) durch die Connective. In dem oberen Connectivteile liegt der Kern der Gliazelle, mit einem langen schmalen Plasmafortsatze versehen. Um die Zelle herum sehen wir ein ausgesprochenes Fibrillennetz, dessen Binnenräume länglich sind. Auf dem Querschnitte (Fig. 50) sieht man ein Netz von andrer Form; hier sind die Binnenräume polygonal begrenzt, sehr gleichmäßig, nur hier und da sieht man größere Vacuolen, Es muß hervorgehoben werden, daß man dieses Netz nur mittels Chromsäure so distinkt und klar hervorbringen kann. Diese Gebilde müssen selbstverständlich als Artefakte aufgefaßt werden. Dadurch ist leicht erklärlich, warum manche Autoren in der »Punktsubstanz« ein netzartiges Gewebe erblicken konnten.

Eine Minorität von Autoren hat die »Punktsubstanz« für ein filzförmiges Gewebe gehalten, also für einen Komplex von Geflechte bildenden Fibrillen. So hat z. B. HUBRECHT (1880) den »Faserkern« im Gehirn von Nemertinen und die »centrale Fasersubstanz« beschrieben, wo er die Ganglienzellausläufer, welche manchmal in ganzen Bündeln durchlaufen, verschwinden läßt und den ganzen Bau dieser Massen »spongiös« nennt. Ähnlich flechten sich die Zellausläufer einfach durch nach LENHOSSÉK oder nach RETZIUS, wodurch die »centrale Punktsubstanz«, oder das HALLERsche »centrale Nervennetz«, »Dendritenzone« usw. gebildet wird.

In der Wirklichkeit also ist die »Punktsubstanz« der Hirudineen

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

keine entwicklungsgeschichtliche Einheit, sie ist aber ebensowenig eine morphologische und physiologische Einheit.

Die »Punktsubstanz« besteht aus zwei Gewebsgattungen, den Nervenelementen, oder Neurofibrillen, und aus der Neuroglia. Beide Bestandteile treten nie untereinander in irgendwelche Beziehungen. Nur die Bindegewebselemente gehen untereinander Verbindungen ein, um ein festes Skelet zu bilden, das sich kontinuierlich durch den gesamten Bauchstrang erstreckt und zur Befestigung und vielleicht auch zur Isolation der Neurofibrillen dient.

Das Nervöse in dem Bauchstrange gehört zu den Ganglienzellen, das Gliöse zu den Gliazellen. Die ersteren entstehen aus den Neuroblasten, die andern aus den Spongioblasten. Wir müssen also gestehen, daß prinzipiell kein wesentlicher Unterschied besteht zwischen der sogenannten »Punktsubstanz« der Evertebraten, mindestens der Hirudineen und der grauen Substanz der Wirbeltiere, welch letztere vom Grund aus kein einfaches Gebilde ist, sondern aus zwei Hauptbestandteilen zusammengesetzt ist, die streng auseinandergehalten werden müssen. Hiermit ist also die morphologische und physiologische Differenz angegeben. Und da die Entstehung der beiden Grundbestandteile von zwei verschiedenen Zellarten, wie wir nachgewiesen, abhängt, so ist auch der genetische Unterschied gegeben.

Es kann also nicht von einem einheitlichen Netze die Rede sein, sondern von einem Flechtwerke, aus zwei Grundflechtwerken, dem nervösen und dem bindegewebigen, zusammengesetzt.

Es fragt sich nun, ob es in der centralen Masse der Ganglien auch nervöse Netze gibt, oder nicht. Es gibt manche Autoren, die sich die Sache so vorstellen daß die Ganglienzellausläufer sich in das postulierte Netz der »Punktsubstanz« zersplittern und die Nervenfasern erst aus diesem Netze emportauchen. Dann hätten wir also eine Interpolation eines nervösen Netzes zwischen Ganglienzellausläufer und der Nervenfaser vor uns. Andre Autoren fassen die Sache ganz anders auf, worauf ich nicht näher einzugehen brauche, da die Sache in äußerst klarer und präziser Weise von dem Altmeister der Histologie, Retzius, analysiert und einer Kritik unterworfen wurde (1905). Uns interessiert hier nur die Frage von nervösen Netzen. Sogar in der neuesten Zeit und mit den modernen Methoden hat man solche Netze vorgefunden. Am klarsten werden sie von Prentiss (1903) gezeichnet, welcher Autor sich der modifizierten Betheschen Toluidinmethode bediente. Auf diese Weise hat er Gitterwerke der Zellfortsätze beobachten können, außer zahlreichen solchen in der centralen Masse selbst. Ich

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

habe das Verhalten der Neurofibrillen und der Zellausläufer wiederholt einer eingehenden Untersuchung unterworfen, natürlich, wie erwähnt, an nach Apáthy und Cajal behandeltem Material — hauptsächlich aber auf den Cajalschen Präparaten, wo die Reaktion vollkommen gelungen war —, und trotzdem habe ich nie irgendwelche Netze, außer den intracellulären Körbchen, gesehen, weder in den Verlauf der Ausläufer eingeschaltet, noch in der centralen Masse. In dieser Hinsicht kann ich direkt mit Retzius sagen: »Auch bei den stärksten anwendbaren Vergrößerungen sah ich in der Punktsubstanz nie ein Netz, nur ein Geflecht, keine Anastomen der Äste« (S. 6). Außer diesem Nervengeflecht befindet sich natürlich in der »Punktsubstanz« noch ein großer Anteil von Glia. Die aus den Ganglien durch die Nervenwurzeln heraustretenden Neurofibrillen haben alle ihre Ursprungsstelle in den Ganglienzellen, die die centrale Masse des Ganglions bedecken, und kommen direkt aus diesen hervor. Den Ganglienzellen sind keine Gliazellen, wie es Rohde haben will, beigemengt.

Prag, den 10. Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel. Bd. XII. 1897.

— Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden? Biol. Centralblatt. Bd. IX. 1889/90, S. 527, 600, 625.

— Studien über die Histologie der Najaden. Ibid. Bd. VII. 1887/88, S. 621.

Bergh, Über die Metamorphose von Nephelis. Diese Zeitschrift. Bd. XLI. 1884. S. 284.

— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Ibid. Bd. LII. 1891.

Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Thieme. Leipzig 1903.

Biedermann, Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XXV 1891. (N. F. Bd. XVIII.) S. 429.

Bristol, The metamerism of Nephelis. A contribution to the morphology of the nervous system etc. Journal of Morphology. Vol. XV. 1898. Referat: Zool. Centralblatt. Jahrg. VI. 1899, S. 285.

Bürger, Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Hirudo medicinalis und Aulastoma gulo Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

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

Cerfontaine, Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. Bulletin roy. Acad. Belgique. 3me Série. Tome XXIII. Nr. 6.

Friedländer, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. Diese Zeitschrift. Bd. XLVII. 1888.

— Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. Diese Zeitschrift. Bd. LVIII. 1894.

B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arb. aus d. zool. Inst. Univers. Wien. Bd. VIII. Hft. 2.

Havet, Structure du système nerveux des annélides. La Cellule. Tome XVII. 1900.

Hermann, Centralnervensystem von Hirudo medicinalis. Gekrönte Preisschrif . München 1875. E. Stahl.

Hubrecht, Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Verh. d. Koninkl. Akad. van Wetenschapen. D. XX. Amsterdam 1880.

Joseph, Zur Kenntnis der Neuroglia. Anat. Anz. Bd. XVII.

— Untersuchungen über die Stützsubstanz. Arbeiten aus dem zool. Institut d. Univ. Wien. Bd. XIII. Hft. 3. 1902.

Kleinenberg, On the Origin of the Central Nervous System of the Annelids. Annal of. Nat. Hist. Vol. IX. (Abstr. Journ. Roy. Micr. Soc. Vol. II. p. 44.)

— Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschrift. Bd. XLIV. 1886.

Leydig, Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen. 1864. Lehrbuch d. Histologie des Menschen u. d. Tiere. Frankfurt a. M. 1857. Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

Müller, Studien über Neuroglia. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LV. 1900.

Nansen, Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anzeiger. Bd. III. 1888.

— The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museum Aarsberetning for 1886. Bergen1887.

Nussbaum, Zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen (Clepsine). Zool. Anzeiger VII.

Oka, Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Diese Zeitschrift. Bd. LVIII.

Rawitz, Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschr. Bd. XX.

Retzius, Punktsubstanz, »Nervöses Grau« und Neuronenlehre. Biolog. Unters. Neue Folge. Bd. XII. Nr. 1/2.

Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. — Zoologische Beiträge. Bd. III. Hft. 2.

Roric, On the Anatomy of the Nervous System in the Lumbricus terrestris. Quart. Journ. Vol. III. 1863.

Salensky, Études sur le développement des Annélides. II. Développement de Branchiobdella. Archives de Biologie. Vol. VI. 1887.

C. Schneider, Vergleichende Histologie der Tiere. Jena 1902.

Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikrosk. Anat. XVI. 1879.

Soukatchoff, Contributions à l'étude du système nerveux de la Nephelis vulgaris. Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersbourg. Vol. XXVII. Livr 4. Referat: Zool. Centralblatt. 1899.

Spengel, Development of the Central Nervous System of Annelids. Biolog. Centralblatt. Bd. II.
— Oligognathus Bonelliae. Mitteil. d. zool. St. z. Neapel. Bd. III.
Vejdovsky, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 1888—1892.
Viguier, Anatomie comparée des Hirudinées. Compt. rend. Ac. Paris. T. LXXXIX.
Voigt, Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arb. aus d. zool. Inst. Würzburg. Bd. VIII. Hft. 1.
Wawrzik, Über die Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden. Zool. Beiträge. Bd. III. Hft. 2.
Whitmann, The Embryology of Clepsine. Quart. Journ. Vol. XVII. A Contribution to the History of the Germ-Layers in Clepsine. Journal of Morphology. Vol. I. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV und XXV.

Fig. 1. Ein Längsschnitt durch drei junge Ganglien mit vier Connectivzellen.

Fig. 2. Ein Längsschnitt durch sieben Ganglien, der alle jungen Mediankerne getroffen hat.

Fig. 3. Ein etwas schräger Längsschnitt durch zwei junge Ganglien, welcher die Mediankerne und zugleich auch den Connectivkern getroffen. Alles von *Glossiphonia sexoculata*. Heidenhain. Mittlere Vergrößerung.

Fig. 4. Ein Spongioblast für die künftige Medianzelle, von den Neuroblasten, die bereits mit Plasmastreifen versehen sind, umgeben. Heidenh.

Fig. 5. Ein Längsschnitt durch einen jungen Bauchstrang. Die Gliazellen noch nicht entwickelt. Die »Punktsubstanz« besteht aus lauter Nervenfibrillen. Heidenh.

Fig. 6. Ein Querschnitt durch ein ähnliches Stadium. Ein nackter Medianzellen-Spongioblast, anstatt »Punktsubstanz« die Neurofibrillen. Heidenh.

Fig. 7. Querschnitt durch die vier Gruppen von Neurofibrillen. Heidenh.

Fig. 8. Ein Spongioblast (Medianzelle), im Querschnitte. Der Kern vergrößert, mit feingranulierter Plasmaportion umgeben. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 9. Ein medianer Spongioblast. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 10. Ein medianer Spongioblast, weiter differenziert, bereits mit den Hauptausläufern versehen. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 11. Ein noch vorgeschritteneres Stadium der Medianzelle. Heidenh.

Fig. 12. Fibrillärer Charakter der dorsalen Ausläufer einer jungen Medianzelle. Heidenh.

Fig. 13. Zwei Medianzellen im Längsschnitte, untereinander anastomosierend. Heidenh.

Fig. 14. Zwei Medianzellen horizontal durchschnitten. Heidenh.

Fig. 15*a*, *b*; Fig. 16, 17, 19. Verschiedene Entwicklungsstadien der Connectivzellen im Frühzustande. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 18. Zwei Mediankerne vergrößert, chromatinreich, bevor sie sich mit Plasmaleib umgeben. Pikromagnesiakarmin.

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

Fig. 20. Zwei junge Connectivzellen im Querschnitt. Die Neurofibrillen durch die Plasmaausläufer der Connectivzellen in einzelne radiäre keilförmige Pakete geordnet. Heidenh.

Fig. 21. Zwei junge Connectivzellen. Heidenh.

Fig. 22. Die Connectivzellen von *Glossiphonia bioculata* mit vermehrten Kernen. Delafield — Bordeaux R.

Fig. 23. Ein sehr frühes Stadium des Connectiv-Spongioblastes. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 24. Ein junges Stadium der Connectivzellen. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 25. Querschnitt durch die Connectivzellen von *Glossiphonia bioculata*. Delafield Orange G.

Fig. 26. Ein Längsschnitt durch die Connectivzelle derselben Art. Delaf. Eosin.

Fig. 27. Ein Horizontalschnitt durch die Connective. Heidenh.

Fig. 28. Die Connectivzellen mit ihren Ausläufern. Heidenh.

Fig. 29 u. 30. Zwei Querschnitte durch Connectivzellen nach Delaf. Orange G.

Fig. 31 u. 32. Die Connectivzellen im Längsschnitte. Delaf. und Orange G.

Fig. 33. Eine Connectivzelle, durch Eisenhämatoxylin geschwärzt.

Fig. 34. Die Verbindung zwischen Connectivzelle und Medianzelle. Delafield und Orange G.

Fig. 35. Verdoppelte Medianzelle aus dem Ganglion des hinteren Saugnapfes von *Nephelis*. Delafield und Orange G.

Fig. 36. Dasselbe.

Fig. 37. Ein Längsschnitt durch vier nacheinander folgende Medianzellen mit den Bindegewebsfasern. Heidenhain.

Fig. 38. Eine Medianzelle mit ihren Strahlungen. Delaf. und Orange B.

Fig. 39. Ein Horizontalschnitt durch die Connectivzellen, etwas exzentrisch geführt. Heidenhain.

Fig. 40 u. 45. Die Connectivzelle mit den Ausläufern und dem Bindegewebsnetze nach Apáthys Goldmethode.

Fig. 41 u. 42. Zwei Details von verdoppelten Connectivkernen nach Heidenhain.

Fig. 43. Connectivzelle von *Pontobdella*. Es ist nur ein Teil der Struktur in die Figur eingetragen. Heidenhain.

Fig. 44. Das Negativbild der Connectivzelle nach der Cajalschen Silbermethode. Die Querschnitte der Neurofibrillen sind geschwärzt.

Fig. 46. Einige Ganglienzellen nach der Silberbehandlung nach Cajal.

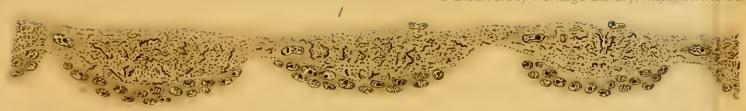
Fig. 47 u. 48. Die Neurofibrillen in den Ganglienzellen mittels Eisenhämatoxylin geschwärzt.

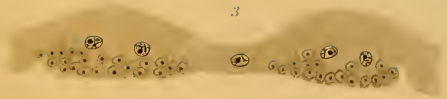
Fig. 49 u. 50. Artifizielle Netzstrukturen nach Chromsäurebehandlung.

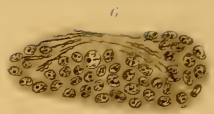
Fig. 51. Ein Flächenanschnitt von Neurilemmscheide. Heidenh.

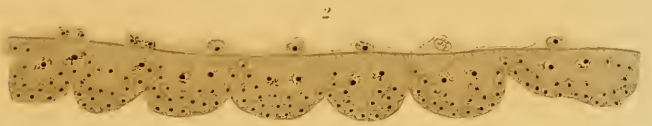
(Die histologische Details ausdrückenden Figuren, wo also eine möglichst hohe Vergrößerung angezeigt war, sind sämtlich mittels einer Apochromat-Immersion 2 : 0 Zeiss gezeichnet. Alle Figuren sind nach Präparaten von *Glossiphonia sexoculata* gezeichnet, wo nicht irgend ein andres Material angegeben ist.)

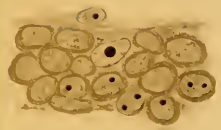
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

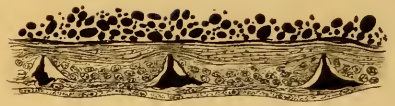


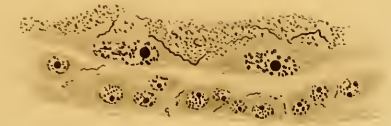


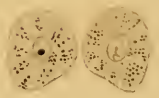


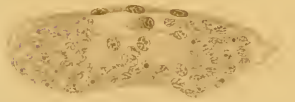


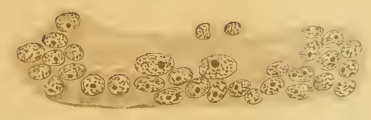


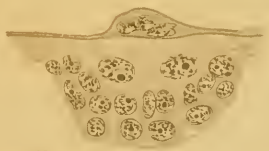


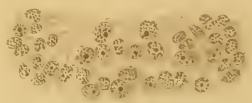












© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 89

Autor(en)/Author(s): Menel Emanuel

Artikel/Article: über die Histologie und Histogenese der sogenannten Punktsubstanz Leydigs in dem Bauchstrange der Hirudineen 371-416