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

Zur Histologie des centralen Nervensystems der Cephalopoden.

I. Subösophagealganglionmasse von Octopus vulgaris.

Von

Wl. Gariaeff,

Assistent am russischen zoologischen Laboratorium in Villefranche s. m.

Mit Tafel IX und X.

Im Jahre 1906 hatte ich im Compt. rend. Soc. de Biol. T. LXI. Nr. 27 eine vorläufige Mitteilung über den fibrillären Bau der Ganglienzelle des centralen Nervensystems von *Octopus vulgaris* publiziert. Diese Untersuchung wurde in der letzten Zeit von mir erweitert, indem nicht nur der feine Bau der Ganglienzellen des visceralen Ganglions, sondern auch die übrigen Teile der Ganglienmasse, gleichwie die Teilnahme der Gliaelemente in den oben erwähnten Ganglien, in sie eingeschlossen worden sind. In der nun vorliegenden Arbeit bemühe ich mich das Verhalten des Subösophagealganglions, oder, was richtiger ist, der Subösophagealganglionmasse darzustellen.

Wenn man das Sezieren des Tieres von der Bauchseite anfängt, so trifft man, nachdem man die Muskulatur des Trichters entfernt hat, einen Knorpel, welcher die ganze Nebenösophagealmasse umgibt; man erhält sozusagen eine Knorpelschachtel, in welcher bei den Cephalopoden alle typischen Ganglien der übrigen Mollusca eingeschlossen sind.

Dieser Knorpel ist sehr zart und bietet daher beim Sezieren große Schwierigkeiten. Wenn man den Knorpel vorsichtig abgenommen hat, trifft man das sog. Subösophagealganglion oder, richtiger gesagt, die Subösophagealganglienmasse, welche aus zehn einzelnen Ganglien zusammengesetzt ist; nämlich: aus zwei Brachial-, zwei Trichter-, zwei Pleural-, zwei Parietal- und zwei Visceralganglien.

Die Sache ist die, daß bei den Cephalopoden ein starkes Zusammenwachsen der vier typischen Ganglien der Mollusken stattgefunden hat (s. Schema von Lang Fig. I und meine Fig. 1). Das typische

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

Pedalganglion der Mollusken hat sich bei den meisten Dibranchiaten in zwei geteilt: a. Brachialganglion, welches die Arme innerviert, und b. Trichterganglion, welches den Trichter innerviert. Bei *Octopus* sind die Connective zwischen diesen zwei Ganglien gar nicht bemerkbar, bei *Sepia* aber, bei *Loligo, Sepiola, Ommastrephes* sind diese Connective ziemlich stark entwickelt. Die typischen Pedal-Pleural- und Pedal-Parietal-Visceralconnective sind verschwunden, und die Pedal-, Pleural-, Parietal- und Visceralganglien sind zusammengeflossen, indem sie die Subösophagealmasse gebildet haben; die Cerebro-pedal- und die Cerebro-pleuralconnective haben sich stark verkürzt. Es ist selbstverständlich, daß bei einem so starken Zusammenrücken der oben erwähnten Ganglien bei *Octopus* die subösophageale Ganglienmasse beim Bearbeiten einige Bequemlichkeiten bietet, da man zu gleicher Zeit eine ganze Masse Ganglien bearbeiten kann, ohne die Topographie dabei zu stören.

Die Geschichte der histologischen Untersuchung der Ganglienmasse der Cephalopoden ist sehr arm, und deswegen bin ich gezwungen, ohne diese Frage zu berühren, mich zu der Besprechung der Literatur, in welcher die andern Mollusken berührt werden, teils aber auch direkt zu meinen eignen Erforschungen zu wenden. Dagegen ist für das optische Ganglion auf einige Arbeiten hinzuweisen; z. B. die Arbeiten von Kopsch (12), Lenhossék (36) und andre; diese berühren aber die von mir untersuchte Frage gar nicht, und zweitens beschränken sie sich auf das optische Ganglion. Die Zellen des optischen Ganglions sind äußerst klein, und deswegen unbequem zur Untersuchung ihres fibrillären Baues. Über das optische Ganglion sage ich später ein paar Worte, nämlich über die Myelinverteilung an den außercellularen Fibrillen. Dieses Ganglion wurde, wie alle andern, unsrer Untersuchung unterworfen, aber seine Beschreibung verschieben wir auf das nächste Kapitel. Wenn wir alle physiologischen Arbeiten beiseite lassen, so bleiben uns nur die Arbeiten von Owsjanikoff und Kowalewsky (20). Diese Arbeiten aber gehören weit zurückliegenden Zeiten an, und, abgesehen von all' ihrem Wert, verlieren sie, dank der sich stark entwickelnden Technik, ihre Bedeutung als histologische Arbeiten und bleiben nur historisch wertvoll.

Es ist selbstverständlich, daß es mir gelingen würde leichter und voller die von mir berührte Frage zu beleuchten, wenn auch nur irgendwelche Literatur existieren würde; da aber eine solche nicht vorhanden ist, so gehe ich gleich zur Auseinandersetzung der von mir erhaltenen Tatsachen über, mit voller Erkenntnis, daß ich vom histologischen

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

Standpunkte aus nur einen kleinen Teil geleistet habe und die ausführlichere Untersuchung eine Aufgabe der Zukunft ist.

Untersuchungsmethoden.

Die Methoden, die ich zur Untersuchung der Ganglienmasse von *Octopus vulgaris* angewandt habe, zerfallen in zwei Gruppen: I. Methoden für allgemeine Zwecke. II. Speziell fibrilläre Methoden.

Von den allgemeinen Methoden wurden folgende erprobt: Sublimat, Alkohol, Flemming, Hermann, die Flüssigkeit von Rabl. Die besten Resultate wurden durch die Hermannsche Flüssigkeit erhalten. Man muß ja gestehen, daß die darauf folgende Färbung viel zu wünschen übrig läßt, aber das Eisenhämatoxylin von Heidenhain ergibt auch hier dieselben ausgezeichneten Resultate.

Von den Färbungsmitteln brauchte ich Hämalaun von Paul Mayer, Eosin, als ergänzende Farbe, Fuchsin S, Orange G und Eisenhämatoxylin. Die Sublimatpräparate geben kein richtiges Bild. Erstens schrumpft das Zellplasma stark, zweitens trennt sich der Kern fast immer vom Plasma, die Hauptsache ist aber die, daß es fast ganz unmöglich ist, die normalen Grenzen der Zellen zu bestimmen. Die Flüssigkeit von Rabl scheint auch ganz unbefriedigend für die Ganglien der Cephalopoden zu sein. Beim Fixieren mit dieser Flüssigkeit tritt dasselbe Zusammenschrumpfen ein, welches beim Fixieren mit Sublimat auftritt. Formol ruft eine starke Vacuolisierung des Plasmas hervor. (Dasselbe beobachtete auch Merton [17] bei *Tethys*.) Formol, wie auch Alc. abs. gebrauchte ich nur bei speziellen Methoden, wo es die technischen Bedingungen verlangten. Beim Fixieren mit Hermann und Flemming wird immer eine bestimmte Maximalzone beobachtet. Gewöhnlich ist die äußerste Schicht zu stark fixiert. Das Osmium fällt stark aus und das histologische Bild wird unbefriedigend. Nach der zu stark fixierten äußersten Schicht tritt die zweite, maximale (beste) Zone auf, wo die Zellen ihren ganz normalen Bau und Aussehen behalten; es wird keine Schrumpfung beobachtet; der Kern trennt sich nicht ab. Der innere Teil des Ganglions endlich fixiert sich am schlechtesten. Hier kann man oft Maceration beobachten, da das Osmium sehr schlecht in die Gewebe eindringt. Um ein normales Bild der Zellen des Trichterganglions zu erhalten, mußte ich das Ganglion vor dem Fixieren zur Hälfte durchschneiden.

Was die speziellen Methoden anbetrifft, so wurden von mir folgende Methoden angewandt: Ramón y Cajal, Borschert, Bielschowsky, Maresch, Wolff, Joris, Nabias, Bethe und Apáthy.

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

Die letzten drei Methoden haben gar keine Resultate gegeben, die übrigen haben sich für das Studium meines Objektes als anwendbar erwiesen. Ferner habe ich zur Methode von Ramón y Cajal die Einwirkung von Radium hinzugefügt, und das Resultat erschien als ein sehr gutes. Mit Hilfe dieser Methode gelang es mir, ein Bild zu gewinnen, welches ich später durch eine andre Methode kontrolliert habe.

Mein Verfahren war folgendes: Das Visceralganglion eines eben chloroformierten Tieres legte ich in Formol + Ammoniak für 24 Stunden. Nachher Thermostat bis 38° C, Silbernitrat 3%ig. Die Schale wird mit einer Glasplatte bedeckt, und auf die Glasplatte wird eine Röhre mit Radium gelegt. Das Objekt wird für 3 Tage im Thermostat belassen; nach diesem folgt die gewöhnliche Behandlung mit Pyrogallsäure. Mit andern Worten, es bleibt im übrigen die Methode von Ramón y Cajal unverändert. — Die Methode von Bielschowsky aber mußte einer kleinen Modifikation unterworfen werden, die die Idee des Autors aber ganz unverändert läßt. Die Sache ist die, daß das nervöse Gewebe der Cephalopoden sehr zart ist und bei der gewöhnlichen Behandlung mit der Methode von Bielschowsky große Risse entstehen, die Zelle wird deformiert, und man ist, was selbstverständlich, oft gezwungen sich die Frage zu stellen, ob diese oder jene Erscheinung nicht bloß ein Kunstprodukt ist. Um die Deformation der Zellen zu vermeiden, mußte ich meine Aufmerksamkeit darauf richten, in welchem Moment die Gewebe am meisten schrumpfen, und es erwies sich, daß dieser Moment bei der Reduktion des Silberammoniakalbades durch Formol auftritt. Die Reduktionsflüssigkeit wurde von mir zuerst vom 10%igen bis zu 1%igen Formol hinabgesetzt und später, dem Rate meines Lehrers Dr. Böhms folgend, durch 10%igen Traubenzucker ersetzt. In letzterem Falle tritt die Reduktion so langsam ein, daß kein Zerreißen der Gewebe zu bemerken ist und die Zelle ihr normales Aussehen behält. Die Methode von Bielschowsky wurde von mir auch in der Modifikation von Maresch für die Gliaelemente angewandt und gab außerordentlich gute Resultate. Es ist zu bemerken, daß auch hier kleine teilweise Veränderungen eingeführt werden mußten, um der Geschwindigkeit der Reaktion vorzubeugen. Die Methode von Maresch erweist sich als ausgezeichnet nicht nur bei Behandlung des Nervensystems, sondern auch andrer Gewebe von Cephalopoden. So z. B. gibt die Leber der Cephalopoden, nach der Methode von Maresch bearbeitet, außerordentlich interessante Bilder des Bindegewebes. Ich werde später die so von mir bei der Untersuchung der Leber von *Octopus vulgaris* gewonnenen Resultate publizieren.

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

Die Methode von Wolff hat den Vorzug, daß sie die Bearbeitung ganzer Serien ermöglicht; die fibrillären Bilder stehen aber denen der Methode von Bielschowsky nach.

Ich muß hier noch eine Methode berücksichtigen, die von mir erprobt worden ist — das ist die Methode von Joris. Die Fibrillen, die nach Joris bearbeitet worden sind, ergeben ein wunderbar zartes Bild. Sie sind so fein, daß man sie nur mit Immersion und dem Ocular 8 betrachten kann. Das hängt davon ab, daß die Methode von Joris keine präcipitierende ist und also die fibrillären Fasern in ihrem Volumen nicht größer werden — was eigentlich der Fehler aller Silbermethoden ist. Die Methode von Joris ist nicht nur deswegen wichtig, daß sie neurofibrilläre Bilder gibt, sondern auch deswegen, daß sie gleichzeitig auch die Nissl-Körperchen färbt.

Die Nervenzellen.

Wie ich schon oben erwähnt, muß ich die historische Übersicht über die Untersuchung der Ganglienzellen der Cephalopoden beiseite lassen, aus dem einfachen Grunde, daß sie fast gar keine Geschichte haben; die Mollusken sind ja überhaupt ziemlich wenig studiert worden. Fast alle Arbeiten konzentrieren sich auf die Untersuchungen an *Helix*, *Arion*, *Limax* und in der letzten Zeit *Tethys leporina*.

Danach ist man gezwungen, sich bei der Untersuchung der Cephalopoden vor allem an diese Arbeiten zu wenden.

Die Nervenzellen von *Octopus vulgaris* tragen den typischen Charakter der Nervenzellen der Evertebraten; d. h. sie sind fast alle unipolar. Sie sind alle an der Peripherie des Ganglions in der Weise verteilt, daß der Zellkörper nach außen gelegen ist und der Neurit ins Innere verläuft, in die Punktsubstanz eindringt und sich dort verliert, um später einen Anteil beim Aufbau der Nervenfasern zu nehmen (s. Fig. 19).

Ganz dasselbe sehen wir auch bei *Tethys leporina*. H. Merton (17, S. 331) sagt nämlich: »Die Ganglienzellen des Centralnervensystems von *Tethys* sind fast ausschließlich unipolar. . . . Alle diese Zellen sind so orientiert, daß der Zellleib nach außen liegt und sich gegen die centrale Fasernmasse des Gehirns verjüngt, um in den Nervenfaserfortsatz überzugehen, welcher centralwärts zieht und sich hier meistenteils in mehrere Fasern auflöst, die sich auf Schnitten selten auf eine längere Strecke verfolgen lassen.« Mir gelang es auch oftmals, auf meinen Schnitten den Achsenfortsatz bis zu seiner Verästelung zu verfolgen. Wie die peripherische Schicht der Zelle, so hat auch der Fortsatz selbst,

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

wie bei *Octopus*, so auch bei *Tethys*, bei kleinen Vergrößerungen ein homogenes helleres Aussehen als der centrale Teil des Protoplasmas (Fig. 3). Merton (17) sagt: »der Nervenfortsatz zeigt ein hyalines Aussehen und ist für Farbstoffe wenig empfänglich.« . . . Bei starker Vergrößerung aber läßt der Achsenfortsatz nach Merton »eine feine Längsstreifung erkennen« (vgl. Fig. 3, 4, 5). Es ist nicht schwer, im voraus zu erraten, daß Merton diese Erscheinung für ein Kunstprodukt hält, d. h. für einen optischen Effekt der Wabenstruktur des Plasmas. Er sagt nämlich (S. 332): »Für die Auffassung, daß der längsfaserigen Struktur des Nervenfortsatzes ein langgezogenes Wabenwerk zugrunde liegt, sprechen folgende Tatsachen: Die Randzone der Ganglienzellen besteht aus genau demselben hyalin aussehenden und schwer färbbaren Plasma, aus welchem sich auch der Nervenfortsatz zusammensetzt. Beide gehen ja auch ununterbrochen ineinander über. . . . Da der Übergang des wabigen Plasmas in das längsfaserige sich ganz allmählich vollzieht und da im ersteren keine Fibrillen aufzufinden sind, so scheint es sicher, daß wenigstens die längsfibrilläre Struktur in dem Nervenfortsatz, die ich beobachtet habe, den sichtbaren Teil eines langgezogenen Wabenwerkes darstellt.« . . .

Jeder, der sich mit dem Studium des Nervensystems beschäftigt hat und Nervenfibrillen, wie auch Gliabildungen, welche der Zelle, wie auch allen ihren Derivaten folgen, gesehen hat, kann die Fibrillen der Wabenstruktur und des Protoplasmas und die eigentlichen morphologischen Elemente der Zelle, d. h. die Nervenfibrillen oder sogar die Gliaelemente, nicht verwechseln. Es ist wahr, daß Merton doch die Existenz irgendwelcher Elemente zuläßt, die er als »als Neurofibrillen gedeutete Elemente« nennt.

Ich kehre zu dieser Frage später nochmals zurück, jetzt aber will ich die Aufmerksamkeit des Lesers dahin lenken, daß man ein mehr oder weniger analoges Bild auch bei den Ganglien der Cephalopoden erhält, sowohl bei Behandlung mit speziellen Methoden, wie mit Methoden für allgemeine Zwecke. Wenn der Leser die Fig. 3, 4 mit Fig. 5 vergleicht, welch letztere ich mit Hilfe spezieller Methode gewonnen habe, so erhält er eine klare Vorstellung, daß die einen wie die andern Elemente eines Charakters sind. Der Neurit hat hier wie dort das Aussehen einer helleren, hyalinen Substanz, als das Plasma der Zelle. Bei starker Vergrößerung scheint es, als ob er nur aus der perifibrillären Substanz, die ganz durchsichtig ist und keiner Färbung unterliegt, und sehr zarten Fibrillen besteht.

Dieselbe Substanz, welche wir im Neurit beobachten, treffen wir

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

auch auf der Peripherie der Ganglienzellen. Daraus folgt, daß die Ganglienzelle aus zwei Schichten zusammengesetzt ist, aus einer äußeren und einer inneren, welche ihrer Struktur nach scharf voneinander abweichen. Die äußere Schicht werden wir Exoplasma oder Hyaloplasma, die innere Endoplasma nennen.

Das Endoplasma wird durch ein mehr oder weniger grobkörniges Aussehen charakterisiert und enthält eine sehr große Quantität Chromophilsubstanz; färbt sich deswegen sehr scharf mit allen basischen Färbungsmitteln.

Das Exoplasma im Gegenteil hat das Aussehen einer strukturlosen, durchsichtigen Masse — Flüssigkeit —, welche das Endoplasma umgibt, in die Saftkanälchen der Zelle eintritt und alle Hohlräume der Gliaelemente erfüllt, welche die Zellen umgeben; es ist eigentlich richtiger, zu sagen, daß die Gliaelemente in das Exoplasma eintreten.

Daß das Plasma der Nervenzellen hoch differenziert ist bei vielen Tieren, wurde schon längst von vielen Autoren bewiesen, und unter andern sagt Rhode (24, S. 698): »Der Ganglienzelleib besteht aus einer schwer färbbaren Grundsubstanz, die sich aus einem, auf Schnitten feinkörnig-fibrillär erscheinenden Spongioplasma und einer homogenen Masse, dem Hyaloplasma, aufbaut. . . . Außer dieser feinkörnig fibrillären hyaloplasmahaltigen Grundsubstanz existiert noch eine zweite Substanz, welche sich auf Schnitten in der Form von groben, intensiv sich färbenden, stark lichtbrechenden Fäden und Körnchen präsentiert.« Auf S. 700 derselben Arbeit fährt Rhode fort: »Bei vielen Ganglienzellen sowohl der Wirbellosen, als auch der Wirbeltiere, bleibt die Grundsubstanz in einer oft ziemlich breiten Randzone frei von dem groben, gefärbten Spongioplasma bzw. den Schollen, welche nur die Innenpartie der Zellen erfüllen, so daß die Ganglienzellen dann ähnlich wie die Amöben gebaut sind, insofern sie ein Exoplasma von hellem Aussehen und ein dunkler erscheinendes, durch das Vorkommen von groben, stark färbbaren Körnchen oder Fibrillen charakterisiertes Endoplasma unterscheiden lassen.«

Dieselbe Differenzierung beobachtet Merton bei *Tethys*. »Das feinwabige bzw. längsfaserige Protoplasma der Ganglienzellen will ich . . . . mit Exoplasma bezeichnen. Von diesem unterscheidet sich das Endoplasma dadurch, daß es zahlreiche chromophile Einlagerungen enthält.«

Was die andern Forscher der Mollusken anbetrifft, so weisen diese nicht auf eine ähnliche Differenzierung des Plasmas hin. Pflücke (21) sagt einfach, daß das ganze Plasma der Zellen bei Gastropoden ein ganz

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

homogenes Aussehen hat; die Körnchen des Plasmas liegen so nahe aneinander, daß sie den feineren Bau fast unmöglich erkennen lassen. Nichtsdestoweniger bemerkt Pflücke aber, daß der Achsenfortsatz immer viel heller gefärbt erscheint. Es ist selbstverständlich, daß wie Pflücke ebenso auch Clure (3), welcher auch über das Ganglion der Gastropoden geschrieben hat und ebenso wie der erstgenannte Autor von der Differenzierung des Plasmas nur nach dem Austritt des Neurits spricht, diese Differenzierung auf der Zelle, dank der damaligen mangelhaften technischen Methoden, nicht erzielen konnte. Es ist unzweifelhaft, daß diese Differenzierung bei den Gastropoden existiert; wir treffen sie auch bei den Cephalopoden. Sie tritt also als charakteristisches Merkmal der Nervenzellen der Mollusken auf. Meiner Ansicht nach hat diese Plasmadifferenzierung eine sehr große physiologische Bedeutung. Bei den Cephalopoden erreicht diese Plasmadifferenzierung oft ganz auffallend große Dimensionen. Die Chromophilsubstanz des Endoplasmas nimmt oft $^2/_3$ der ganzen Zelle, oder sogar noch mehr ein.

Es ist interessant, zu bemerken, daß das Verhältnis des Endo- und Exoplasmas in den kleinen und großen Zellen von *Octopus vulgaris* sehr verschieden sein kann. Manchmal kommt es vor (s. Fig. 4), daß die kleinen Zellen fast nur aus Endoplasma bestehen, wobei die nebenan liegenden großen Zellen im Gegenteil zu $^1/_3$, wenn nicht zur Hälfte, aus Exoplasma bestehen. Es sieht oft aus, als ob das Exoplasma in das Endoplasma eintritt (Fig. 3); in diesem Fall erscheint die Zelle an Chromophilsubstanz ärmer, und im Endoplasma treten helle Exoplasmafelder auf. Mir scheint es, daß solche Erscheinungen am richtigsten durch physiologische Prozesse in der Zelle erklärt werden können.

Es ist möglich, daß das Exoplasma als perifibrilläre Substanz zu deuten ist, als jene Substanz, welche bis jetzt um die Hauptrolle als leitende Substanz mit den Neurofibrillen kämpft. Nansen (18) glaubt: »daß die weiche homogene Materie (das sog. Hyaloplasma) in den Ganglienzellen, den Nervenfasern und der Punktsubstanz den eigentlich nervösen, leitenden Bestandteil derselben ausmachen, wogegen das ‚Balkenwerk' in den Zellen und die stofflich festeren Streifenzüge in den Nerven mehr zum Gerüstwerk dienen« . . .

Wir werden hier diese Frage nicht berühren, da uns die Entscheidung derselben einstweilen als unmöglich erscheint; in jedem Falle nehme ich an, daß dieser Bestandteil des nervösen Zellorganismus bei den Cephalopoden und Gastropoden sehr scharf abgesondert ist. Er

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

begleitet die fibrillären Elemente bei ihrem Austritt aus dem Zellleib bis zur Punktsubstanz, von dort zieht er wahrscheinlich auch weiter an den Nervenfasern, mit andern Worten, es spielt eben das Exoplasma die Rolle der perifibrillären Substanz. In bestimmten Momenten der Zelltätigkeit kann sie sich an der Peripherie ansammeln; in andern Momenten hingegen kann sie in das Endoplasma eintreten; sie vermischt sich sozusagen mit dem Endoplasma, verdünnt dieses. Das ist auch der Grund, weshalb wir in den helleren Feldern einiger Zellen Chromophileinschlüsse treffen. Holmgren (9) nennt wahrscheinlich eben dieses Exoplasma Lymphflüssigkeit (s. S. 123). Er schreibt nämlich, daß an verschiedenen Stellen der Ganglienzellenperipherie in die Zelle »hellere Fortsätze« eintreten, welche wahrscheinlich nichts andres als Lymphe sind. Die »Fortsätze« setzen sich in der Zelle in den Kanälchen fort. Je nachdem wie die Kanäle mit der Lymphe angefüllt werden, erscheinen sie mehr oder minder durchsichtig und erweitert. Besonders breit und groß erscheinen die Kanälchen im Exoplasma. Nach meinen Untersuchungen gelang es mir nicht, das Exo- und Endoplasma bei *Octopus vulgaris* im Sinne von Holmgren zu unterscheiden, und ich nenne Exoplasma das, was er augenscheinlich als Lymphe bezeichnet. Die Chromophilkörnchen sind bei *Octopus vulgaris* fast immer gleich groß. Auf einigen Präparaten kann man wohl eine dichtere Lage der Chromophilkörnchen ab und zu bemerken, weshalb sie selbst auch größer erscheinen. Bei starker Vergrößerung aber sieht man die Anordnung dieser Körnchen sehr deutlich, und man merkt sogleich, daß dieselben in kleinere Körnchen zerfallen, welche denjenigen gleichen, welche überall im Endoplasma verteilt sind.

Es ist klar, daß die Ansammlung der Chromophilkörnchen entweder durch einen physiologischen Prozeß, der im Moment der Fixierung vor sich ging, oder durch das Reaktiv hervorgerufen wurde.

Wenn man die Fig. 3, 4, 8 und 9 betrachtet, so kann man Chromophilkörnchen fast gleicher Größe bemerken. Fig. 5, 10 zeigen uns ziemlich starke, dunkle Schollen, zu welchen feine Fasern herantreten. Meiner Ansicht nach sind diese Schollen nichts andres, als Chromophilansammlungen des Endoplasmas, welche möglicherweise durch die speziellen Methoden hervorgerufen worden sind. Diese Protoplasmaschollen sind wahrscheinlich nichts andres als Nissl-Körperchen. Fig. 5 und 10 sind mit der Methode von Joris erhalten worden, und zwar mit der Modifikation, welche Salpetersäure enthält. Die Fixierung mit Sublimat gibt viel schlechtere Bilder. Das Sublimat wirkt überhaupt schlecht auf die Nervenzellen der Cephalopoden, was

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

auch von andern Autoren in bezug auf andre Mollusken bemerkt wurde. Noch schärfere Chromophilschollen erhält man mit der Methode von Wolff.

Manchmal haben diese Schollen das Aussehen jener Verdickungen, welche Held als Endknötchen oder Endfüßchen bezeichnet; sie sind aber bei *Octopus* immer in der ganzen Zelle verteilt, die Endfüßchen hingegen sind pericellulärer Bildung. Bei Behandlung mit speziellen Methoden zeichnet sich das Exoplasma, wie schon oben erwähnt wurde, gar nicht aus, und man kann seine Existenz nur durch die Untersuchung des Austritts des Neurits aus der Zelle erraten. Das Endoplasma wird oft von einer Masse Kanälchen durchzogen, die mit Exoplasma erfüllt sind (Saftkanälchen).

Wie das Exoplasma, so enthält auch das Endoplasma oder (wie man das Endoplasma noch nennen kann) Chromoplasma oft sehr viel und sehr große Pigmenteinschlüsse (Fig. 3, 8).

Der Übergang des einen Plasmas in das andre ist ganz unmerkbar. An einigen Stellen (Fig. 9) tritt das Endoplasma in den Neurit in Form kleiner Fortsätze, welche ausschließlich aus Chromophilenkörnchen bestehen. Diese Körnchen werden immer unscheinbarer, bis sie endlich ganz verschwinden.

Im Achsenfortsatz habe ich nie Chromophilkörnchen beobachtet. Manchmal gibt das Endoplasma einen ziemlich großen Fortsatz in den Neurit, aber er wird in seinem Verlauf bald unterbrochen, und auf der übrigen Strecke verläuft der Achsenfortsatz ohne seine Anwesenheit (Fig. 3).

Wie im Exoplasma, so beobachtet man auch im Achsenfortsatz immer, wie schon oben erwähnt, eine Menge fibrillärer Elemente. Manchmal erfüllen diese fibrillären Elemente den ganzen Fortsatz (s. Fig. 3, 5) und alle Zellen (Fig. 11, 12, 6, 7, Nervenfibrillen), manchmal aber ziehen sie an seiner Peripherie hin oder werden nur in den Zellen gefunden (Fig. 4, 9, 13, 14, 15, 16). Manchmal aber umgeben diese fibrillären Elemente die Zelle nur peripherisch, indem sie nur mit dem Plasma der Zelle in Berührung kommen.

Alle diese fibrillären Zellelemente zerfallen in zwei morphologisch verschiedene Gruppen und können selbstverständlich nicht als Kunstprodukte gedeutet werden. Auf ihre Natur kommen wir später zu sprechen. Alles oben erwähnte gilt von den großen Zellen.

Wie gesagt, besitzen die Ganglienzellen von *Octopus* verschiedene Größe. Es genügt, die Fig. 4 zu betrachten. (Diese Zeichnung wurde

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

mit Hilfe eines Zeichenapparates gemacht. Imm. Z. 3,0. Oc. 4. Die Höhe des Zeichentisches war dem Tische des Mikroskops gleich.)

So scharfe Verhältnisse zwischen Endo- und Exoplasma, wie wir sie bei den Zellen *A.* gesehen, sehen wir bei den kleinen Zellen nicht (z. B. Zellen *E.* und *D.*).

Manchmal erfüllt die Chromophilsubstanz die kleinen Zellen ganz und gar, was besonders oft bei den Pleuralganglien beobachtet werden kann. In den mittleren Zellen beobachtete ich manchmal etwas wie einen Übergang der Plasmaschichten, d. h. das Exoplasma trat an die Stelle des Endoplasma im Bezirke des Kernes (Fig. 4 Zelle *B.*, *C.*).

In diesem Falle nähern sich auch die quantitativen Verhältnisse einander. Es ist zu bemerken, daß ich nie einen vollkommenen Übergang der Plasmaschichten beobachtet habe. Die Pigmenteinschlüsse kommen eben so oft und viel wie in den Zellen des großen Typus vor (Fig. 4, Zelle *B.*, *C.*, *K.*). Die fibrilläre Struktur aber wurde in den kleinen und mittleren Zellen nur teilweise beobachtet. Ich beobachtete nämlich nur Fibrillen eines reinen Gliacharakters; es gelang mir aber nie, in den kleinen Zellen rein nervöse Fibrillen aufzufinden.

Ich will daraus in keinem Falle den Schluß ziehen, daß keine nervösen Fibrillen existieren, ich meine nur, daß wohl die Natur dieser Zellen eine andre sein kann, und daß es mir deswegen nicht gelang sie mettre en évidence, wie die Franzosen sagen. Gliaelemente, gleichwie die Saftkanälchen, existieren auch in den kleinen Zellen.

Die Kerne der großen Ganglienzellen sind ziemlich groß, blasig und in der Mehrzahl — rund. Die Kerne der kleinen und mittleren Zellen aber sind etwas länglich. Alle Kerne sind chromatinarm und enthalten einen Nucleolus. Man trifft oft zwei Nucleoli. Es gelang mir sogar einmal drei derselben zu beobachten.

Ich hielt zuerst diesen dritten Nucleolus für einen Pigmenteinschluß, aber die Untersuchung mit starker Vergrößerung hat mir gezeigt, daß auch dieser derselben Natur wie die zwei übrigen Nucleoli ist. Der Nucleolus färbt sich sehr intensiv mit den Kernfarbstoffen, sogar viel stärker als der Nucleus. Er tritt besonders stark hervor beim Färben mit Eisenhämatoxylin und ebenso auch bei den Silbermethoden. Der Kern besitzt ganz entschieden eine Membran, sie ist aber sehr fein und bietet beim Beobachten große Schwierigkeiten. Am leichtesten ist sie zu merken, wenn das Präparat nicht vollkommen gelungen ist, so daß der Kern von dem Protoplasma absteht. — Die Größe des Kernes variiert in den kleinen wie in den großen Zellen oft ziemlich stark. Dabei wird die Zelle und ihr Wachstum, wie es Hertwig an den Eizellen

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

gezeigt hat, von verschiedenen physischen Faktoren, wie: Wärme, Kälte, beeinflußt sein.

Es gelang mir bis jetzt noch nicht, für die Lage der ganz großen Zellen im Ganglion irgendwelche Gesetzmäßigkeit zu erkennen. In der Mehrzahl der Fälle scheinen sie ganz zufällig verteilt zu sein. So sind sie z. B. an der Peripherie der Zellschicht, in der mittleren und auch fast auf der Grenze der fibrillären Schicht selbst anzutreffen.

Sie sind im Cerebralganglion und in dem visceralen, parietalen und pleuralen Bezirke der subösophagealen Masse zu finden. Viel seltener sind sie im Trichterbezirk anzutreffen. Die kleinen Zellen sind zahlreich in der ganzen Zellschicht des Ganglions verteilt und bilden eine besonders kompakte Schicht an der Peripherie des Ganglions.

Im Cerebralganglion (von ihm wird im nächsten Teile der Arbeit die Rede sein) ist diese Sorte von Zellen manchmal auffallend klein und nimmt immer eine bestimmte topographische Lage ein.

Sehr klein sind die Zellen auch im optischen Ganglion. Man trifft dort nicht nur niemals Zellen vom Typus *A* (Fig. 4), sondern die Zellen *E* erscheinen für diesen als Riesen.

Es ist interessant zu bemerken, daß im Bezirk des Pleuralganglions die mittleren Zellen besonders in Form von Pfröstchen gelagert sind, wobei der Austritt des Achsencylinders immer nach einer Seite gerichtet ist.

Gliagewebe.

Alle Ganglienzellen von *Octopus vulgaris* sind unabhängig von ihrer Größe von einem Geflecht des Gliagewebes umgeben. Diese Erscheinung ist für alle Gastropoden sehr charakteristisch, und viele Autoren haben dieses Hüllgewebe studiert.

Besonders groß sind auf diesem Gebiete die Leistungen von Holmgren, Held, Rohde u. a.

Daß das Gliagewebe nicht nur die einzelnen Zellen umgibt, sondern auch in dieselben hineintritt, wurde zuerst von Leydig (15) gezeigt. Er nahm an, daß zwischen dem Plasma der Ganglienzellen und demjenigen der Gliazelle ein unmittelbarer Zusammenhang existiert.

»In den Hohlraum nämlich, der zwischen dem Ganglionkörper und der Wand entsteht, spannen sich Fäden hin, durch welche sich das Protoplasma der Matrixzellen, genauer deren Spongioplasma, mit dem Schwammwerke der Ganglienzellen verbindet.«

Als Nachfolger von Leydig tritt Rohde auf. In einer ganzen Reihe von Arbeiten bemüht er sich das Verhältnis der Neuroglia zur

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

Ganglienzelle der Wirbellosen aufzuklären. Er schreibt nämlich (25) S. 425: »Durch die Untersuchung des Nervensystems der Hirudineen überzeugte ich mich ... von der Richtigkeit der von LEYDIG ausgesprochenen Ansicht. Ich äußerte mich hierüber: ‚Aber nicht nur die Umhüllung gibt das Stützgewebe (Neuroglia) für die Ganglienzelle ab, sondern seine Fäserchen dringen auch in das Innere derselben ein, indem sie schief oder quer den Rand durchsetzen und unterschiedslos in ihre Fibrillen übergehen. Dieser Übergang des Stützgewebes in die Fibrillen der Ganglienzelle ist nur dann zu verstehen, wenn man annimmt, daß, wie in den Nerven, Commissuren und Ganglien die Centralfäserchen, so auch in den Ganglienzellen das Spongioplasma nicht das eigentliche Nervöse ist, sondern nur ein Stützgerüst darstellt. Ganz ähnliche Verhältnisse fand ich bei den Nematoden‘ ... und weiter ... ‚Einen ungleich ausgebildeteren und noch deutlicheren Zusammenhang als ich bei Chätopoden und Hirudineen beschrieben habe, lernte ich zwischen Ganglienzellspongioplasma und Neuroglia bei höheren Tieren, besonders bei Gastropoden‘...«

Bei den letzteren besteht die Neuroglia aus sich in verschiedener Richtung verflechtenden ziemlich groben Fibrillen und aus ausgedehnten Kernen. Der Leib der Gliazelle ist ganz und gar unbemerkbar. ROHDE teilte diese Beoachtungen im Jahre 1893 mit; in den letzten 15 Jahren haben sich aber unsre Kenntnisse auf dem Gebiete der Erforschung der Verhältnisse zwischen dem Gliagewebe und dem Protoplasma der Ganglienzelle sehr erweitert, besonders durch die Arbeiten von HOLMGREN.

Ich werde mich bei diesen Arbeiten nicht weiter aufhalten, da keine von ihnen die Frage für die Cephalopoden berührt; werde nur jene Stellen anführen, welche in irgendwelcher Weise im Verhältnis zum Molluskentypus stehen. Ich halte das deswegen für nötig, weil, wie wir später sehen werden, das Verhältnis des Gliagewebes zu den Ganglien von *Octopus vulgaris* sehr viel Gemeinschaftliches, für alle Mollusken überhaupt Typisches enthält.

Die höhere Organisation der Cephalopoden läßt sich nur an dem fibrillären Bau der Ganglienzelle erkennen, was ich schon vor 2 Jahren erwähnt habe und wovon die Rede später sein wird. Was aber die Gliaelemente anbetrifft, so finden wir hier eine auffallende Analogie mit deren Verhalten bei den Gastropoden. HOLMGREN, der das Verhältnis der Gliaelemente zu den nervösen sehr ausführlich bei *Helix pomatia* studiert hat, sagt (8, S. 293) am Ende des Kapitels folgendes: »Meine Ergebnisse von *Helix* können folgendermaßen zusammengestellt werden:

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

1) Die Nervenzellen von *Helix* werden mehr oder weniger reichlich von Fortsätzen des zunächst befindlichen Gliagewebes durchbohrt. 2) Diese Fortsätze können entweder als direkte Ausläufer multipolar gestalteter Gliazellen, oder als fädige oder blättrige Differenzierungen solcher Zellen auftreten.« . . .

Vor ganz kurzer Zeit wurden diese Ergebnisse Holmgrens für einen andern Gastropoden, nämlich für *Tethys leporina*, durch Merton bestätigt. Auf S. 350 sagt er folgendes: »Auch bei *Tethys* findet man in den kleinen Zellen höchstens nur in der Region des Conus Bestandteile des Hüllgewebes; bei mittelgroßen Zellen sind sie an dieser Stelle fast immer vorhanden, und in dem Hüllgewebe sind zahlreiche Hohlräume, die, wie oben beschrieben, mit dem pericellularen Raum kommunizieren; an der Peripherie des Zelleibes sieht man Hüllfasern und membranöse Differenzierungsprodukte der Hüllzellen in die Ganglienzellen eindringen. Wir sehen also auf diese Weise, daß wie die alten ebenso auch die neuen Arbeiten, welche das Nervensystem der Mollusken behandeln und den Anteil der Glia im Aufbau des Nervensystems beweisen, es anerkennen, daß die Ganglienzellen der Mollusken von allen Seiten vom Hüllgewebe umgeben sind. Die Fasern dieses Gewebes bilden eine dichte Gewebsverflechtung; die feinen Verästelungen der Gliafasern treten (wie wir es später sehen werden) in das Endoplasma ein, und oftmals sind sogar ganze Gliazellen von einer Endoplasmaschicht umgeben.

Meine persönlichen Erfahrungen über die Ganglien von *Octopus vulgaris* stimmen zum größten Teil mit den oben genannten Tatsachen überein. Alle Ganglienzellen von *Octopus vulgaris* werden von einer ziemlich dicken Schicht des Gliagewebes umgeben (s. Fig. 3, 4, 8, 9), richtiger gesagt, der Gliafasern, zwischen welchen man oft Gliakerne trifft. Es ist mir nicht gelungen Protoplasma um diese Kerne zu finden. Diese Fasern können sehr fein sein; manchmal vereinigen sie sich zu ziemlich dicken Balken und umgrenzen die ganze Zelle. Ihre feineren Ästchen verästeln sich stark im Exoplasma, welches alle durch die Gliafasern gebildeten Hohlräume (Fig. 3, 4) ausfüllt. Da das Exoplasma fast gar keine Farbstoffe aufnimmt, so erhält man bei den Zellen, bei denen das Exoplasma gut differenziert und das Hüllgewebe gut entwickelt ist, den Eindruck, als ob die Zelle nur aus dem Endoplasma, welches von Chromophilkörnchen erfüllt und von einem dicken Geflecht von Hüllgewebsfasern umgeben ist, besteht.

Es ist aber eigentlich nicht ganz so, weil die Mehrzahl dieser feineren Fasern im Exoplasma selbst liegt, welches auf diese Weise auch alle

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

Hohlräume zwischen ihnen ausfüllt. Ich glaube, man könnte diesen Bau mit dem Bau einiger Radiolarien vergleichen, wo die Centralkapsel dem Endoplasma und das Exoplasma der Extracapsulärsubstanz entsprechen würden; die Fasern des Hüllgewebes endlich würden dann dem Skelet der Radiolarien entsprechen. Die Fasern der Glia ziehen nur bis zum Endoplasma hin, hier werden sie sehr fein und treten manchmal in die Saftkanälchen, von welchen später die Rede sein wird, ein. Ich muß dieses »manchmal« hinzufügen, da mir in den meisten Fällen die Beobachtung gleicher Erscheinungen nicht gelingen wollte (Fig. 4, Zelle *B.*, Fig. 8, *A.*, *B.*). Die Fasern, welche an der Peripherie der Zelle gelegen sind, sind viel gröber als diejenigen, die mehr centralwärts im Exoplasma liegen; aber wie die einen, so stark verästeln sich auch die andern, und gehen von einer Zelle auf die andre über, ein vollkommenes Geflecht, in welchem ziemlich dicht liegende Ganglienzellen verteilt sind, bildend. Derartige Fasern werden an der Peripherie der Zelle durch das Fixieren der Gewebe mit Hermannscher oder Flemmingscher Flüssigkeit und beim Färben mit Eisenhämatoxylin ganz scharf ausgeprägt.

Ein etwas andres Bild erhält man durch die Behandlung der Präparate nach der Methode von Bielschowsky oder Wolff. Erstens wird durch diese Methoden das Exoplasma nie ausgeprägt; dank dieser Erscheinung erhält man um das tiefgefärbte Endoplasma Glianetze mit sehr großen, dem Aussehen nach leeren, im Grunde aber mit dem ungefärbten Exoplasma erfüllten Hohlräume, zweitens, was viel seltener ist, erhält man auch manchmal im Endoplasma bald gröbere, bald zartere, sehr scharf gefärbte Netze. Es ist selbstverständlich, daß all' diese Fasern denselben Gliacharakter haben (Fig. 13). (Auf Fig. 13 kann man auf der Zelle *B.* unter anderm sehr deutlich die Grenzen des Saftkanälchens unterscheiden.) Ich nehme an, daß die endoplasmatischen Glianetze nichts andres als die gefärbten feinen Fortsätze des Hüllgewebes, die in die sog. Saftkanälchen eintreten, sind. Infolge irgendwelcher physiologischer Vorgänge, wie ich vermute, fallen diese Kanälchen manchmal zusammen, und ihre Lichtung scheint ganz verschwunden zu sein. Hierin glaube ich auch den Grund zu finden, weshalb bei der Behandlung nach der Methode von Bielschowsky die Glianetze in den Zellen nur dann auftreten, wenn die Kanälchen augenscheinlich nicht vorhanden sind, und umgekehrt — wenn Kanälchen vorhanden waren, gelang es mir nie, Glianetze in der Zelle aufzufinden. Es wird ganz klar, wenn man sich ein zusammengefallenes Kanälchen vorstellt, dessen Wände ziemlich dicht aneinander schließen. Dank dem

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

ausgefallenen Silber auf den Gliafäden, die den Wänden des Kanals entlang verlaufen (wenn Holmgren recht hat), müssen diese Wände zweifellos dicker werden und jede Möglichkeit einer Lichtung vernichten, und wir erhalten dann anstatt eines Kanalsystems ein Netzsystem. Abhängig davon, wie stark diese Kanälchen in der Zelle ausgebildet waren, wird auch das Netz gröber oder zarter erscheinen. So z. B. wurde die Fig. 13, 14, 15, 16 von ein und demselben Präparat gemacht und, wie man sieht, ist die Dichte dieser Netze ziemlich verschieden. Bei der Behandlung nach der Methode von Bielschowsky können die genannten Kanäle viel rascher zusammenfallen, als bei den andern Methoden, was dem Gefrieren zu verdanken ist. Die Saftkanälchen sind ja vom Hyaloplasma erfüllt, welches eine flüssige, an Wasser reiche Substanz darstellt. Den Kanälchen entlang ziehen (wie Holmgren behauptet) feine Gliafasern. Beim Gefrieren fangen die Kanälchen an zusammenzufallen und stoßen das Exoplasma über die Grenzen des Endoplasmas heraus. Wenn es aus den Kanälen einen ganz freien Austritt hat, so fallen dieselben ganz und gar zusammen, und um das Endoplasma erhalten wir dann starke Risse; wenn aber dieser Austritt nicht ganz frei ist und durch etwas erschwert wird — fallen die Kanälchen nicht nur zusammen, sondern werden noch durchsichtiger, da das Exoplasma, da es wasserreich war, beim Zufrieren wahrscheinlich sich stark erweitert und die Wände, indem es im Kanälchen bleibt, stark auseinander schiebt. Dabei ist es nicht unnütz, zu bemerken, daß die Gliabildungen nach der Methode von Bielschowsky besonders gut gelingen, und hauptsächlich dann, wenn das Auswaschen zwischen dem Ammoniakalbade und dem Formol sehr kurz ist, oder überhaupt ganz ausfällt.

Es wäre eigentlich richtiger, diese Modifikation als die Methode von Maresch (16) zu bezeichnen. Er war der erste, der ihre Anwendung zum Untersuchen des Bindegewebes versuchte und sehr gute Resultate erhielt. Keine einzige von all den andern, von mir angewandten Methoden, gab mir so scharfe Bilder. Bilder, die ich mit der Heidenhainschen Färbungsmethode gewonnen, sind sehr klar, aber die Gliafasern unterscheiden sich von den Nervenfibrillen nicht, und deshalb können solche Figuren, wie Fig. 4, in Verirrung bringen.

Wo enden die neurofibrillären Fasern und wo fangen die Gliafasern an?

Die Antwort darauf geben uns die Methoden von Ramón y Cajal und teilweise wiederum die Methode von Bielschowsky. Wie es sich erklärte, folgen die Gliafasern (Fig. 4) dem Achsenfortsatz, durchziehen mit ihm die Punktsubstanz und geben dort überall bald

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

ziemlich feine, bald aber auch sehr grobe Gliafasern ab. Manchmal vereinigen sich diese Fasern zu ziemlich kompakten Platten (Fig. 18); ihren fibrillären Bau kann man aber immer erkennen.

Aber nie durchziehen die Gliafasern den Fortsatz selbst. Sie umhüllen ihn nur von allen Seiten und begleiten ihn bis zur Punktsubstanz. Was aber die Ganglienzelle anbetrifft, so wird sie nicht nur begleitet von den Gliafasern (wie schon oben erwähnt), sondern diese dringen auch in ihr Inneres ein. Dasselbe Verhältnis zwischen den Glia- und den nervösen Elementen war schon von Apáthy bei den Hirudineen bemerkt worden, und später wurde es teilweise von Held bestätigt. (Vgl. Held [5], Fig. 50 und meine Fig. 21.) Manchmal sind die Hohlräume der Gliakapsel, welche die Nervenzelle umgibt, sehr klein. Derartige Gliahüllen trifft man nur bei großen Zellen und außerdem habe ich sie nur im Bezirk des Visceralganglions beobachtet (Fig. 21). Nach der Ansicht von Apáthy und Held ist dieses Hüllgewebe der nervösen Ganglienelemente ein Produkt der Gliazellen, welche die Ganglienzellen umgeben, und steht mit diesen in unmittelbarer Kommunikation.

Meine Präparate weisen diese Kommunikation nicht auf, obwohl ich derselben Meinung wie Apáthy bin.

Fast jede Nervenzelle weist im Hüllgewebe zwei, drei, manchmal auch mehr längliche, mittelgroße Kerne auf, welche auf den ersten Blick fast plasmalos erscheinen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Erscheinung eine bloß scheinbare ist.

Das Plasma dieser Gliazellen ist bis auf ein Minimum reduziert worden. Es existiert natürlich eine dünne Plasmaschicht um den Kern; der größte Teil des Plasmas aber ist zum Aufbau der Gliafasern verbraucht worden.

Das Plasma einer solchen Gliazelle gibt keinem Farbstoffmittel der gewöhnlichen Methoden nach. Von Zeit zu Zeit scheidet das Plasma feine Gliafasern ab. Manchmal (z. B. Fig. 17) scheint es, daß die Gliafaser direkt aus dem Gliakern austritt. Gewöhnlich aber sind die Gliafasern vollständig von der Zelle abgesondert. Man kann ja selbstverständlich nicht sagen, daß der Kern der Produzent der Gliafaser ist. Mir scheint es nur, daß das (vielleicht dank der schon gebildeten Masse von Fasern) reduzierte Plasma im Moment der Ausscheidung einer neuen Faser überrascht worden ist.

Diese Faser hat sich von ihm noch nicht getrennt und keine Individualität erhalten.

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

Meine Ansicht ist die, daß alle diese Fasern als morphologische, ganz aparte Einheiten erscheinen, welche mit den Ganglienzellen nur im Moment ihrer Individualisierung im Kontakt stehen. Ich will damit selbstverständlich ihre Fähigkeit, nach der Trennung mit der Zelle, sich zu verästeln, nicht ausschließen, ebenso wie die Fähigkeit in die Saftkanälchen einzutreten und ganz feine Glianetze zu bilden, oder, im Gegenteil, sich in einzelne, ziemlich kompakte Gliaplatten zu vereinigen. Es ist natürlich nur damit die Entwicklung z. B. der Interstitialfasern zu erklären, welche wir bei *Octopus vulgaris* in der Gegend des Visceralganglions beobachten. Diese Fasern entwickeln sich selbständig, auch nach ihrem Austritt aus der Mutterzelle, und bilden eine zuverlässige Stütze für die zarteren Elemente. Den Gliaelementen schreibe ich ausschließlich die Rolle der Skeletbildung zu.

Es ist zweifellos, daß die Gliaelemente, abgesehen davon, daß sie in die Ganglienzellen eintreten (obwohl Schmidt dieses kategorisch verneint), mit den Nervenelementen in keine physiologische Verbindung treten.

Sie können natürlich nicht als leitende Elemente dienen, wie es Leydig annahm, aus dem einfachen Grunde, daß zwischen ihnen weder unmittelbarer Kontakt, noch eine Kontinuität besteht.

Ein solcher existiert zwischen ihnen nur im Bezirk der Zellschicht. Außer diesem kann natürlich auch keine Rede von einem Kontakt oder einer Kontinuität im physiologischen Sinne zwischen der Glia- und der reinen Nervenfibrille sein.

Abhängig von der Größe der Nervenzellen und also auch von ihren Forderungen an das Stützgewebe werden sie stärker oder schwächer von den Gliafasern umgeben und ihr Exoplasma von demselben durchzogen. Dieselbe existiert auch zwischen den Gliazellen (oder Hüllzellen wie sie Rohde nennt) und den Ganglienzellen; je größer die Ganglienzelle ist, desto größer ist die Zahl der sie umgebenden Gliazellen. Manchmal treten diese Zellen (abgesehen davon, daß auf den Präparaten nur die Kerne, nicht die Zellen zu sehen sind, werde ich sie, aus den oben angegebenen Gründen, als Zellen bezeichnen) in das Exoplasma ein, und nur einmal gelang es mir, dieselben auf der Grenze zwischen Exo- und Endoplasma aufzufinden (Fig. 8 $glz_{(x)}$).

In seltenen Fällen werden um die jungen Ganglienzellen keine Gliazellen bemerkt. Auf dem Achsenfortsatz sind sie sehr selten und stehen sehr weit voneinander ab. So z. B. wird auf der Zelle (Fig. 3) auf dem ganzen Verlauf ihres Achsenfortsatzes nur eine Zelle beobachtet.

Besonders zahlreich sind diese Gliazellen an der Peripherie des

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

Ganglions, wo sie auch gröbere Fasern bilden. Die Form der Gliazelle zu bestimmen ist ganz unmöglich, da wir die Grenzen des Plasmas gar nicht sehen. Der Kern hat eine längliche, ovale Form und enthält etwas Chromatin. Man trifft oft unter diesen Kernen auch noch Kerne von sternförmigem Aussehen (Fig. 17). Die Fasern, die von diesen und jenen Zellen gebildet werden, scheinen denselben Charakter zu tragen.

Außer den genannten Gliagebilden, außer dem, sozusagen, Hüllgewebe der Ganglienzellen, müssen wir noch gröbere Gliafasern unterscheiden, welche zwischen den Zellen durchlaufen und von auffallender Länge sind. Es gelang mir, mit Hilfe der (Fig. 20) MARESCHschen Methoden diese Fasern zu entdecken. Auf der oben genannten Zeichnung ist nur ein Viertel des Verlaufs dieser Fasern ausgeführt. Das ist aus rein praktischen Gründen gemacht worden, da ich nicht imstande sein würde, dieses Bild wegen seiner Größe auf einer Tafel auszuführen, wollte ich den ganzen Verlauf, auf welchem es mir gelungen war, die Fasern ununterbrochen zu verfolgen, unter dem Mikroskop (bei Imm. 2, Oc. 4) aufzeichnen.

Derartige Fasern verlaufen als ziemlich grobe, kompakte Bündel und treten nirgends zwischen einzelne Zellen ein. Man kann ihre Verästelungen nur zwischen einzelnen Gruppen von Zellen verfolgen. Sie werden ebenso wie die Hüllfasern von Gliazellkernen begleitet. Die Verteilung der Gliakerne zwischen den Interstitialfasern und die scheinbare vollkommene Abwesenheit des Zellplasmas um die Kerne nötigt uns die Meinung auf, daß wenigstens das intercellulare Gliagewebe nichts andres als das Gliasyncytium ist. Wir lassen aber diese Frage einstweilen offen, da ich hoffe, daß es mir gelingen wird dieses Verhältnis der reinen Gliaelemente von *Octopus* zu den nervösen Elementen etwas ausführlicher zu schildern. Um mit der Beschreibung der Gliabildungen zu Ende zu kommen, muß ich noch zu den Saftkanälchen zurückkehren.

Dieses Gebilde der Nervenzelle wurde zuerst von HOLMGREN beobachtet und existiert wie bei den Wirbellosen so auch bei den Wirbeltieren. Er schreibt in einer seiner Arbeiten (7, S. 12) folgendes: »Ich habe diese Kanälchen nicht nur an verschiedenen Nervenzellenkategorien verschiedener Vertebraten, sondern auch an Nervenzellen einiger Evertebraten wieder gefunden und ihre lymphatische Natur darzulegen versucht.« Als beste Versuchsobjekte für dieses Ziel hält HOLMGREN *Lophius* (von den Vertebraten) und *Astacus fluviatilis*. »So weit ich nun sehen kann, kenne ich keine Tierspecies, die in so deutlicher Weise die eigentliche Natur der Kanälchen hervortreten läßt, wie *Lophius* und *Astacus fluviatilis*.« Es gelang nämlich am besten eben bei *Astacus*

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

fluviatilis die bindegewebige Natur der Saftkanälchen zu beweisen. Holmgren sagt darüber folgendes (S. 38): »Das Wesentliche im Betreff der ‚Kanälchen' scheint mir also nicht die Kanälchen selbst, denn sie stellen, soweit ich verstehen kann, nur Spalten in den bindegewebigen Kapselfortsätzen dar, sondern diese letzteren.«

»Ich bin zu dem wichtigen Schlusse gelangt, daß die Kanälchen ... eigentlich Spalten in den Kapselfortsätzen darstellen, welche die Nervenzellen in einer erstaunlich reichlichen Weise durchsetzen. Die Kanälchen sind meines Erachtens mit den interstitiellen Saftlücken und Saftkanälchen des zunächst umgebenden Bindegewebes identisch«... Dieselben Versuche und Beobachtungen wurden zuerst von Holmgren an *Hirudo medicinalis* und später an *Helix pomatia* gemacht. Bei *Hirudo* waren die Saftkanälchen manchmal so groß und so erweitert, daß dem Forscher die Frage kam, ob es nicht Kunstprodukte seien; aber aus der Gleichheit der Bilder, welche Holmgren bei den verschiedensten Fixierungsmitteln gewann, mußte er den Schluß ziehen, daß diese Kanälchen auch bei *Hirudo* in Wirklichkeit existieren. Später, wie gesagt, beobachtete er dasselbe auch bei *Helix*. Diese Kanälchen stellen unzweideutig direkte Fortsetzungen der Saftlücken im zunächst befindlichen Gliagewebe dar, oder mit andern Worten: »Der Nervenzellkörper wird vielfach von Saftkanälchen durchsetzt, die in die pericellularen Saftlücken direkt übergehen. Was als prinzipiell äußerst wichtig betrachtet werden muß, ist, daß diese Kanälchen nicht von dem Nervenzellprotoplasma, sondern von dem in den Nervenzellkörper hineingedrungenen ‚Gliagewebe' abgegrenzt werden. Die Kanälchen stellen deswegen Spalten innerhalb der in einer oder andrer Form in den Nervenzellkörper eindringenden Gliafortsätze dar.«

Nach Holmgrens Meinung aber dringen nicht nur die Gliafortsätze, sondern auch die Gliakerne selbst in den Leib der Ganglienzelle ein. — »Die Kanälchen gehören morphologisch dem Gliagewebe an obwohl sie topographisch innerhalb der Nervenzelle liegen.«

Wir sehen danach, daß für Holmgren gar kein Zweifel, weder an der Existenz der Kanälchen selbst, noch in ihrer Natur, bei *Helix*, existiert. Von vielen Autoren wurden diese Beobachtungen Holmgrens bestätigt, es gab aber auch Forscher, die die Glianatur der Kanälchen leugneten. Unter diesen müssen wir vor allem Legendre (14) und Bochenek (2) nennen. Legendre arbeitete nämlich über dasselbe Tier wie Holmgren, d. h. über *Helix*.

Legendre sagt, daß es ihm nie gelungen sei, auch irgendwelchen Zusammenhang zwischen den Saftkanälchen, welche sich im Exoplasma

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

befinden, und den Lacunen einerseits und der Glia anderseits zu finden.

Bochenek, welcher ebenfalls den Bau der Nervenzelle der Gastropoden studiert hat, sagt folgendes: »Les plus grandes cellules du système nerveux de *Helix* sont fournies d'un système de canaux pénétrant de la surface dans le corps cellulaire. Dans ces canaux se trouvent des prolongements et même des cellules de neuroglie. Contrairement aux opinions de Holmgren, nous trouvons, que l'appareil canaliculaire est un organe stabile de la cellule, n'étant pas soumis à des changements pendant des différents états fonctionnels.«

Was *Octopus vulgaris* anbetrifft, so gelang es mir, wie schon oben erwähnt, ganz zweifellos das Eindringen der Gliaelemente in das Endoplasma zu beobachten. Das Zerspalten derselben aber dort und den Prozeß der Kanalbildung habe ich nicht gesehen. (Unter dem Prozeß verstehe ich eine solche Stelle auf dem Präparat, auf Grund welcher man mit Sicherheit sagen könnte, daß die Gliafasern allein in den Leib der Zelle eindringt und sich dort zerspaltet, um einen Kanal zu bilden.)

Wenn man die Fig. 13 im Punkte *glxsk* ordentlich betrachtet, so bemerkt man ein Kanälchen, dessen Wände von Gliaelementen gebildet sind; aber wie ist die Faser eingedrungen? war es nur eine einzige? oder waren es zwei zu je einer an jeder Wand des Kanälchens. War an dieser Stelle schon ein Kanal oder nicht — das ist unmöglich zu entscheiden.

Ich beobachtete die Saftkanälchen zuerst bei der Anwendung der Methode von Bielschowsky (s. oben), aber ihr zweifelloses Vorhandensein erkannte ich nur nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin von Heidenhain, nach der Fixierung mit Hermannscher Flüssigkeit (Fig. 8 *sfkn*). Die betreffende Figur zeigt uns, daß die Kanälchen ihren Anfang im Exoplasma nehmen. Ihre Hohlräume tragen denselben Charakter wie das sie umgebende Exoplasma. Wie schon oben bemerkt worden ist, bin ich der Meinung, daß sie von Hyaloplasma erfüllt sind, von einer Lymphe oder (wenn man will) einfach von Exoplasma. Wenn man an diese Frage von diesem Standpunkt aus herantritt, so kann man zur Übereinstimmung darin mit Holmgren kommen, daß diese Kanälchen sich in die die Zellen umgebenden Hohlräume öffnen, da das Exoplasma, welches diese Kanälchen erfüllt, eben aus diesen Hohlräumen heraustritt — es erfüllt selbst diese Hohlräume. Die Lage der Kanälchen, ihre Zahl, Größe und Windungen folgen keiner bestimmten Regel. Man kann sie in den großen, in den mittleren, ebenso auch in den kleinen Ganglienzellen beobachten.

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

Was die Bildung der Saftkanälchen anbetrifft, so hat Holmgren offenbar in vielem recht.

Ich glaube nämlich, daß die Gliafasern an einigen Stellen in die Kanälchen eintreten und, indem sie sich dort zerspalten, ihnen eine Stütze geben, sie kleiden aber die Wände der Kanälchen nie vollständig aus und erleichtern damit den freien Wechsel zwischen Endo- und Exoplasma; außerdem enden sie nie blind, d. h. der Conus des Wachstums bleibt immer frei und ohne Bindegewebe; es ist noch hinzuzufügen, daß, wie ich glaube, auch solche Kanälchen existieren, die von Bindegewebsgebilden gar nicht begleitet werden, welche in der Zelle zu beliebiger Zeit entstehen können, wenn es der physiologische Zustand der Zelle erfordert. Ich bin geneigt, anzunehmen, daß die Kanälchen, welche sich morphologisch in der Zelle befinden, wie Holmgren sagt, auch als ihr morphologisches Element erscheinen, die Gliafasern aber, welche hierher eindringen, sekundärer Natur sind; das ist es, glaube ich, womit man die Erscheinung erklären kann, daß oftmals Kanälchen zu beobachten sind, welche gar keine Spuren von Bindegewebsfasern aufweisen.

Merton, welcher solche Kanälchen bei *Tethys leporina* beobachtet hat, beschreibt ihren Verlauf nur bis zu den Grenzen von Endo- und Exoplasma.

Wahrscheinlich ist *Tethys* hierin eine Ausnahme, da bei *Helix* und *Octopus vulgaris* der Bezirk ihres Verlaufes sehr groß ist. Manchmal, wie wir es auf den Zellen der Fig. 8 beobachten, reichen die Kanälchen bis zur Kernmembran. Der Kern steht aber in keiner Beziehung zu den Kanälchen. Diese Kanälchen anastomosieren oftmals dermaßen untereinander, daß große Bezirke des Endoplasma aus der gemeinsamen Masse ganz ausgeschlossen erscheinen. Manchmal aber dringen sie in die Zelle ein, verästeln sich in derselben sehr stark, anastomosieren aber nicht miteinander. Keine einzige von den speziellen Glia- und Bindegewebsmethoden gab mir befriedigende Resultate. Ich halte es für möglich, dieses durch den besonderen chemischen Charakter des Bindegewebes von *Octopus vulgaris* zu erklären.

Bei der Färbung mit S Fuchsin z. B., eine Methode, welche Holmgren mit so großem Erfolg angewandt hatte, färbte sich bei *Octopus* das collagene Bindegewebe, welches das Ganglion umgibt, oder als Zwischenschicht zwischen einzelne zusammengewachsene Ganglien eintritt.

Was für eine Bestimmung haben diese Kanälchen?

Einerseits ist es ganz unzweifelhaft die trophische Funktion. Die

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

Nervenzelle ist in ihrer Funktion so kompliziert, daß ihre Organisation selbstverständlich ebenso kompliziert sein muß.

Anderseits, wenn man Fig. 3 betrachtet, muß man zulassen, daß das Exoplasma, welches die Zelle umgibt, sich auch in den Achsenfortsatz erstreckt, und außerdem zieht es durch diese Kanälchen durch die Ganglienzelle bis zum Kern.

Es ist klar, daß, wenn das Exoplasma, irgend einen Anteil an der Leitung der Empfindungen nimmt (und meiner Ansicht nach ist es so), so ist auch ihre Bestimmung, nicht nur trophische Funktionen zu verrichten, sondern, indem sie in die Ganglienzellen eindringen, auch das Feld, auf dem sich Exo- und Endoplasma berühren, zu vergrößern.

Neurofibrillen und Nervennetz.

In den ersten zwei Kapiteln haben wir die Haupt- und Nebenorgane der Nervenzelle betrachtet (wie sie SCHIEFFERDECKER nennt); jetzt müssen wir noch unbedingt ein Organ, welches, obwohl es von einigen Autoren zu den nebensächlichen gestellt wird, eine doch sehr wichtige Rolle in der Funktion der Nervenzellen spielt, schildern. Als ich an die Untersuchungen des Nervensystems der Cephalopoden herantrat, stellte ich folgende Frage auf: Kann man wirklich das Schema des fibrillären Baues der Nervenzellen und die Leitung der Empfindungen, welche APÁTHY für die niederen Tiere vorgeschlagen hat, auch für die Cephalopoden anwenden?

Mir scheint es, daß es mir gelungen ist die Frage verneinend zu beantworten.

Das Schema des fibrillären Baues der Nervenzelle von APÁTHY für die Wirbellosen ist einstweilen nur für die Würmer unbestreitbar und kann in keinem Falle für die Cephalopoden angewandt werden. Bei den Cephalopoden wurde diese Frage bis jetzt noch gar nicht berührt. Ich kenne keine einzige Arbeit, welche die Nervenfibrillen dieser Klasse der Mollusken behandelt. Alles was in der Literatur existiert, handelt von Untersuchungen an Gastropoden. Ich könnte auch auf diesem Gebiet nur sehr wenige und keine großen Arbeiten nennen. Das sind die Arbeiten von SCHULTZE (39), PFLÜCKE (21), CLURÉ (3), SCHMIDT (30), HAVET (4), BOCHENEK (2), LEGENDRE (14) und in der allerletzten Zeit die Arbeit von MERTON (17). Die ersten drei Arbeiten waren zu der Zeit geschrieben worden, als noch außer APÁTHYS und GOLGIS speziellen Nervenmethoden keine andern angewandt wurden. Nichtsdestoweniger haben alle diese Arbeiten ihren historischen Wert. Jeder von diesen Autoren bestätigte, daß die nervösen Ganglienzellen bei

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

verschiedenen Gastropoden einen fibrillären Bau besitzen. Die letzten vier Arbeiten aber, obwohl sie viel später erschienen sind, sind doch alle, außer der Arbeit von Merton, mit Hilfe der früheren nicht ganz zuverlässigen Methoden ausgeführt worden.

Die Arbeit von Merton, abgesehen davon, daß sie der Neuzeit angehört, ist etwas tendenziös, und deshalb ist es dem Autor nicht gelungen, die Neurofibrillenfrage bei *Tethys leporina* aufzuklären. Merton ist geneigt, überall die Wabenstruktur des Plasmas zu sehen, und zieht deshalb die Existenz der Fibrillen bei den Mollusken in Zweifel. Auf S. 335 sagt er folgendes: »Ob die in den drei obengenannten Arbeiten beschriebenen Fibrillen sämtlich als selbständige Gebilde anzusehen sind, oder ob es sich dabei nicht zum Teil um Plasmastrukturen handelt, die einen fibrillären Bau vortäuschten, will ich dahingestellt sein lassen.« . . .

Als die ausführlichste Arbeit können wir die Arbeit von Bochenek über *Helix* nennen. Alle seine Untersuchungen führen zu folgenden Ergebnissen: »Erstens: in allen Ganglienzellen von *Helix* kann man das Vorhandensein des fibrillären Netzes beweisen. Dieses Netz ist in der peripherischen Schicht der ‚kleinen' Ganglienzellen gelagert, und verbreitet sich in den großen auch in die Tiefe. In allen diesen Zellen befinden sich diese Netze in Kontinuität mit den Fibrillen des Achsenfortsatzes. Es existiert kein Unterschied zwischen den sensorischen und motorischen Fibrillen. Das Vorhandensein der Fibrillennetze gibt Bochenek den Grund, sie mit den von Apáthy bei den Würmern gefundenen Netzen zu vergleichen und sie auf diese Weise dem Schema von Apáthy zu nähern.

Fast gleichzeitig mit der Arbeit von Bochenek erschien die Arbeit von Schmidt, welche ebenfalls die Frage über den fibrillären Bau der Ganglienzelle der Gastropoden berührt.

»Das silbergeschwärzte Fibrillennetz beschränkt sich anscheinend wesentlich auf die Oberfläche der Zellen. Wenige Fasern dringen etwas tiefer, doch scheint der Kern durchweg frei zu bleiben. Eine deutliche Trennung in zwei Netze, wie sie Apáthy an centralen Ganglienzellen fand, kann ich bei den peripheren Ganglienzellen ebensowenig wie Nusbaum feststellen.« . . . Damit sind auch alle Ergebnisse von Schmidt über den fibrillären Bau erschöpft. Legendre hat die Ergebnisse von Bochenek bloß bestätigt.

Meine Untersuchungen an den Cephalopoden brachten mich zu der Überzeugung, daß bei diesen der Typus des Baues viel komplizierter als bei den übrigen Mollusken ist, und daß das Vorhandensein solcher

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

homologer Gebilde, wie das Golginetz von Bethe dazu zwingt, sie auf eine besondere Stufe zu stellen. Von mir wurden verschiedene fibrilläre Methoden angewandt, wie ich es schon erwähnt, und alle gaben positive Resultate (s. Fig. 11, 12 [nach Bielschowsky], 6, 7 [nach Cajal], 5, 10 [nach Joris]).

Alle diese Präparate zeigen ein und dasselbe, nämlich, daß in den Ganglienzellen von *Octopus vulgaris* anastomosierende Nervenfibrillen im Innern der Ganglienzelle existieren, sowie einzelne, welche im Achsenfortsatz parallel verlaufen (Fig. 6, 5) und ein Geflecht im Zellleib bilden. An der Oberfläche der Zelle scheint es, wie Fig. 6 zeigt, als ob diese Fibrillen mehr oder weniger parallel verlaufen, dasselbe kann man auch teilweise von Fig. 7 *D* sagen; auf den Fig. 7 *A*., *B*., *C*. aber sind überall Netze sichtbar. Meiner Ansicht nach kann man das dadurch erklären, daß die Fig. 6 und 7 *D*. von der Oberfläche der Zelle gezeichnet worden sind, wo die fibrilläre Schicht sehr fein und das Fibrillärgeflecht deswegen nicht so zu bemerken ist, wie z. B. auf derselben Fig. 7 *A*, *B*, *C*.

Im ersten Fall entbehrt die Zelle vollständig der Kerne, im zweiten aber hat der Schnitt die Mitte der Zelle passiert, und deswegen nimmt auch die fibrilläre Schicht die ganze Dicke des Schnittes ein. Viele Fibrillen geben ohne Zweifel sehr feine Verästelungen, und deshalb kann man das intracellulare Netz nicht leugnen. Daß es existiert, kann man besonders an den Präparaten, die nach Joris bearbeitet worden sind, beobachten (Fig. 5, 10). Alle Neurofibrillen und alle neurofibrillären Gebilde werden mit dieser Methode sehr fein gefärbt, und das Plasma bleibt fast ganz ungefärbt; dem ist die Sichtbarkeit der feinsten Verästelungen zu verdanken. Sobald aber die Neurofibrillen in den Achsenfortsatz eintreten, verschwinden alle Anastomosen, und die Neurofibrillen erscheinen in ihrem ganzen Verlauf vollständig parallel. Die Methode von Joris, die in ihrer Handhabung ziemlich einfach ist, gibt ganz gute Resultate, und die Präparate verlieren in keinem Fall mit der Zeit ihr ursprüngliches Aussehen. Leider können wir von Ramón y Cajals Methode nicht dasselbe sagen. Viele von meinen im Jahre 1905 angefertigten Präparaten haben ihr früheres Aussehen vollständig verloren. Aber, wenn ich auch alle möglichen Vorsichtsmaßregeln anwendete, bin ich doch geneigt das mißlungene Aufbewahren der Präparate meiner eignen Nachlässigkeit beim Auswaschen zuzuschreiben, da, wie Ramón y Cajal selbst sagt, »seine Präparate sehr haltbar sind«.

Was andres müssen wir von Bielschowsky sagen. Präparate, die ich zu gleicher Zeit mit den nach Ramón y Cajal bearbeiteten erhielt,

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

behalten bis jetzt eine auffallende Klarheit. Auf Grund dieser Methode (Fig. 11, 12) muß ich auch zum Schluß kommen, daß die meisten Neurofibrillen sich in der Ganglienzelle zu einem feinen Netz verästeln, obwohl auch einzelne solche Fibrillen existieren, die mit den übrigen nur in Kontakt treten und in feinere Fortsätze übergehen. Netze, die mit den Netzen von Apáthy homologisiert werden könnten, existieren ganz sicher nicht. Diese Tatsachen bestätigen die Meinung von Ramón y Cajal, daß im ganzen Tierreich der fibrilläre Bau derselbe ist. Er erklärt es folgendermaßen: »La charpente neurofibrillaire des nerveuses n'est pas formée par des filaments indépendants comme le soutient Bethe, mais par des réseaux filamenteux disposés ordinairement en deux couches l'une superficielle et l'autre périnucleaire. . . . Chez les invertébrés le corps cellulaire contient également un réseau de neurofibrilles d'une évidence remarquable chez le Hirudinées où Apáthy l'a decouvert. La disposition du reticulum neurofibrillaire dans les cellules des mammifères telle que nous l'avons exposée (siehe den Anfang des angeführten Zitats) dans ce travail nous autorise à dire que tous les neurones, tant des Vertébrés que des Invertébrés, peuvent au point de vue neurofibrillaire, être considérés comme batis sur le même plan. Wir nehmen diese Meinung von Ramón y Cajal mit besonderem Vergnügen an, das Unglück ist das, daß ich bei den Cephalopoden außer den Fibrillen, welche aus der Punktsubstanz in die Ganglienzelle und umgekehrt ziehen, auch noch neurofibrilläre Gebilde, welche die Ganglienzelle vollständig umgeben, gefunden habe (Fig. 2). Diese neurofibrillären Gebilde, welche von Bethe nur dank seiner Methode gefunden waren, und von allen Anhängern der Neurontheorie, wie auch von Ramón y Cajal, als Kunstprodukte angesehen werden, kann man wohl kaum bei den Cephalopoden als solche betrachten, schon aus dem einfachen Grunde, daß sie bei *Octopus vulgaris* mit auffallender Klarheit dank der Methode von Ramón y Cajal auftraten. Van Gehuchten (34, S. 1821) sagt folgendes: »Ramón y Cajal a contesté cette opinion de Bethe; pour lui le reseau de Golgi est une production artificielle le résultat de la coagulation, de quelque substance albuminoide dans les espaces péricellulaires et péridendritiques«; und weiter auf S. 1822: »La nouvelle méthode de Ramón y Cajal au nitrate d'argent reduit, qui est en quelque sorte une méthode d'imprégnation élective des neurofibrilles, est venue jeter une vive lumière sur tous ces observations divergentes. Avec cette méthode on n'est pas parvenu jusqu'ici à colorer un réseau péricellulaire, preuve éclatante, que, si un pareil réseau existe, il ne peut pas être constitué par des neurofibrilles et ne peut en aucune façon inter-

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

venir dans le fonctionnement des éléments nerveux.« . . . Wenn dem so ist, so kann man hier auch eine umgekehrte Schlußfolgerung machen, nämlich die, daß wenn die fibrillären Gebilde auf den Nervenzellen nach der Methode von Ramón y Cajal klar und scharf gefärbt werden, so sind diese Gebilde zweifellos nervöser Natur. Diese fibrillären Gebilde nämlich und eben dank der berühmten Methode von Ramón y Cajal »au nitrat d'argent reduit« sind von mir bei *Octopus vulgaris* beobachtet worden. Ich glaube, daß dieses Netz nervöser Natur ist. Es besteht aus sehr feinen fibrillären Fasern, welche die ganze Nervenzelle umgeben. Seine Fasern anastomosieren miteinander. Ob sie mit den endocellulären Netzen in irgendwelchem Zusammenhang stehen, konnte ich nicht beobachten, da gewöhnlich, wenn dieses pericelluläre Netz gefärbt wird, die Fibrillen gar nicht gefärbt werden und umgekehrt. Daraus könnte man natürlich den Schluß ziehen, daß dieses Netz nicht nervösen Ursprunges ist, aber wir halten diese Schlußfolgerung für eine zu eilige, ebenso wie auch dieselbe oben erwähnte von Van Gehuchten. Am wahrscheinlichsten ist es, daß dieses Netz einen etwas andern chemischen Charakter annimmt. Das ist auch sehr leicht möglich, da seine Bestimmung das Leiten dieses oder jenen Reizes, sei es sensorisch oder motorisch, zu den andern Neuronen ist.

Wie Fig. 2, so ist auch Fig. 19 nach einem und demselben Präparate gemacht worden. Auf Fig. 2 sind die Zellen quer geschnitten; deshalb sind die Achsenfortsätze gar nicht zu sehen. Außerdem ist das Netz dort, wo der Kern gut zu sehen ist, nicht voll, da die Schnitte augenscheinlich die Mitte der Zelle passiert haben und der obere Teil des Netzes mit der Zelle zusammen heruntergeschnitten worden ist. Dort aber, wo der Schnitt einmal zwischen benachbarten Zellen (Fig. 2), das andre Mal nur die Oberfläche der Zelle berührt hat, ist der Kern gar nicht vorhanden, das Netz aber bedeckt den ganzen Bezirk der Zelle. Fig. 19 zeigt eine ganz andre Zelllage. (Ich wiederhole, daß beide Figuren nicht nur vom selben Präparat, sondern auch vom selben Schnitt gemacht worden sind. Der Unterschied ist nur der, daß Fig. 2 aus dem Gebiete des Trichterganglions, und Fig. 19 aus dem Gebiet des Visceralganglions genommen sind. Die Richtungen der Achsenfortsätze aber sind einander fast parallel.) Wie Fig. 19 zeigt, begleitet das Pericellularnetz den Achsenfortsatz bis zur Punktsubstanz und tritt sogar in dieselbe ein. Manchmal, wie z. B. auf Fig. 19, kann man es mit dem Achsenfortsatz auf eine ziemlich große Strecke verfolgen, endlich aber verliert es sich zwischen den Neurofibrillen der Punktsubstanz. Was ihr späteres Schicksal ist, gelang mir nicht zu verfolgen. Von wo

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

kommt es? ist es ein ganz selbständiges Nervengebilde oder sind es nur modifizierte Nervenfibrillen? Im betreffenden Falle glaube ich es zulassen zu können, daß es modifizierte Neurofibrillen sind, welche aus der Nervenzelle in die Punktsubstanz eingetreten sind, um wieder, nachdem sie ihre Natur etwas verändert, in Kontakt mit den andern Zellen zu treten, indem sie auf ihren Fortsätzen emporsteigen. (Ich muß mich hier dagegen verwahren, daß ich eine neue Theorie aufstelle, da ich hierzu noch viel zuwenig Tatsachen habe, sondern nur eine hypothetische Vermutung ausspreche, welche mir, wenn die Tatsachen nicht das Entgegengesetzte zeigen werden, als Thema für eine andre Arbeit dienen wird.) Mit andern Worten, wird durch die Existenz der Glia- und pericellulären Nervennetze bei *Octopus vulgaris*, wie wir es oben gesehen, teilweise der Gedanke von Held bestätigt, welcher meint, daß: »l'existence de deux réseaux péricellulaires: l'un coloré par Bethe, serait de nature neuroglique; l'autre formé par des ramifications cylindraxiles anastomosées, serait le véritable réseau nerveux partout en ses points nodaux les boutons ou pieds terminaux allant se continuer avec le protoplasme de la cellule nerveuse.« . . . Oben bemerkte ich, daß die Nervenzellen der Cephalopoden unipolar sind, wenn man solche Zellen, wie Fig. 11 zeigt, nicht in Betracht zieht. Wenn wir aber diese Zellen ordentlich betrachten, so sehen wir, daß auch sie einen unipolaren Charakter haben, und daß man diese Verästelungen eher zu den Verästelungen des Achsenfortsatzes, als der Dentriten stellen kann. Jede Ganglienzelle ist von einer dicken Gliaschicht umgeben, also könnte der Kontakt nur ausschließlich in dem Gebiete der Punktsubstanz vor sich gehen. Die Neurofibrillen aber, welche aus der Punktsubstanz in den Bezirk der Zellenschicht eintreten, und einzelne Zellen, vielleicht auch Zellgruppen umgeben, vergrößern dadurch die Fläche des Kontaktes der einzelnen Neuronen. Leider kann ich die Theorie von Held nicht bestätigen, da es mir nicht gelungen ist Anastomosen zwischen diesem pericellulären Netze und den intracellulären Fibrillen zu beobachten. Daß die pericellulären Netze nicht allein existieren, wie Held glaubt, folgt auch aus meinen Beobachtungen. Das eine Netz ist zweifellos ein Glianetz (Fig. 3, 4, 8, 9), das andre aber ist ein nervöses (Fig. 2). Außerdem sind bei den Cephalopoden keine Endfüßchen konstatiert worden, obwohl nach der Methode von Bielschowsky ganz ähnliche Gebilde sichtbar gemacht wurden; nichtsdestoweniger aber bin ich gezwungen, dieses anders zu erklären (Fig. 22). Erstens liegen diese Füßchen meistens in der Zelle selbst, und nur wenige sind an der Oberfläche zu finden. Meiner Ansicht nach

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

ist das dasselbe, was Ramón y Cajal glaubt, nämlich: Erweiterungen einiger einzelnen feinen fibrillären Ästchen, aber nicht der äußeren, sondern auch der inneren. Trotz der großen Ähnlichkeit dieses Bildes und desjenigen von Held, glaube ich, daß diese Erscheinungen noch längst keinen gleichen Charakter tragen. »La méthode de Ramón y Cajal a mis en évidence«, schreibt Van Gehuchten, »avec une netteté surprenante, les pieds terminaux de Held et Auerbach, elle a montré que ces boutons terminaux ne sont que les renflements de fines fibrilles nerveuses, provenant du fouillis de fibrilles nerveuses dans lequel se trouve englobé le corps de toute cellule nerveuse.« . . .

Die Lage der Ganglienzelle selbst an der Peripherie des Ganglions, die Abwesenheit der Protoplasmafortsätze und daß geradezu alle Achsenfortsätze unabhängig davon, zu welcher Zelle (groß oder klein) sie gehören, in die Punktsubstanz eintreten, folglich das fibrilläre Geflecht hier anfängt, machen die oben angeführte Erklärung Ramón y Cajals für die Cephalopoden nicht ganz annehmbar. Mir scheint, daß, wenn die Endknäuel bei *Octopus* auch wirklich existieren, was sehr wahrscheinlich ist, man sie eben in dem obengenannten Netz suchen müßte.

Die von mir gewonnenen Resultate geben nun aber kein Verständnis dafür, auf welche Weise dieses leitende Netz, wie man es nennen könnte, auf der Ganglienzelle endigt. Ich sagte oben, daß die ganze Ganglienzelle von *Octopus* von Nervenfibrillen durchwebt wird, welche an einigen Stellen nur ein Geflecht bilden und an andern miteinander anastomosieren. Beim Austreten aus der Ganglienzelle ziehen die Nervenfibrillen, ohne Anastomosen zu bilden, ganz parallel auf im Achsenfortsatz, indem sie von einer beträchtlichen Schicht von dem Zellexoplasma, oder wie es Bethe nennt, »perifibrillärer Substanz«, begleitet werden. Diese perifibrilläre Substanz wurde von Kupfer im Jahre 1883 entdeckt samt den in sie eingeschlossenen Fibrillen. Kupfer schrieb, »daß die Fibrillen als scharfe Linien in einem homogenen Plasma« eingelagert sind. Bethe schreibt in seiner Arbeit (1): »Am schärfsten und deutlichsten treten die Neurofibrillen in den Fasern bei der Apáthyschen Goldmethode auf. . . . Hier sieht man auf Längs- und Querschnitten, wie die nach außen von der Gliaschicht umhüllten Fasern aus einer gleichmäßig homogenen Masse bestehen, der Perifibrillärsubstanz, in die die Fibrillen als scharf konturierte Individuen eingebettet sind.«

Von wo kommt diese Perifibrillärsubstanz? — Augenscheinlich von dort, von wo auch die Fibrillen kommen, d. h. aus der Zelle, oder, richtiger gesagt, aus den Zellen. Das Exoplasma tritt mit den Zellfibrillen (als Achsenfortsatz) in die Punktsubstanz ein. Hier begleitet

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

es die Nervenfibrillen und bei ihrem Austritt aus der Punktsubstanz in Form von Fasern, folgt es diesen letzteren wie die perifibrilläre Substanz Bethes oder das homogene Kupffersche Plasma. In der Punktsubstanz bildet das Exoplasma wahrscheinlich ein ununterbrochenes Syncytium. Was die Punktsubstanz anbetrifft, so war über sie, wie von seiten der Neuronisten, so auch der Antineuronisten sehr viel geschrieben worden, im allgemeinen können alle Meinungen auf folgende zwei Punkte zurückgeführt werden: 1) Entweder ist die Punktsubstanz ein Netz, welches alle drei Dimensionen besitzt; oder 2) ist sie nichts andres als ein Geflecht. Es ist selbstverständlich, daß die Neuronisten das zweite anerkennen und ihre Gegner das erstere. Ramón y Cajal und Schiefferdecker, wie auch die andern, lassen es zu, daß einige Fibrillen sich in der Punktsubstanz verästeln, die andern aber gerade durchziehen. (Dasselbe kann man nach meiner Meinung auch von der Punktsubstanz von *Octopus vulgaris* sagen.) Sie bilden aber nie Anastomosen, sondern treten immer in Form von Geflecht auf. Nach der Meinung von Schiefferdecker könnte man die Punktsubstanz mit einem Teil der grauen Substanz der Wirbeltiere vergleichen, nämlich mit der Stelle, wo die Endigungen der Achsenfortsätze von protoplasmatischen Fortsätzen der Zellen umgeben werden.

»Den Wirbellosen fehlen, sagt Schiefferdecker (28), ja die Endigungen des Achsencylinders mit Endkeulen, die sich bei den Wirbeltieren an die Zellkörper und Dendriten anlegen. Die Punktsubstanz stellt einen an einer bestimmten günstigen Stelle gelegenen Versammlungsplatz dar, an welchem eine Anzahl verschiedener Neuronen sich treffen.« . . .

Obwohl mir solch' ein Vergleich als sehr gelungen erscheint, glaube ich nichtsdestoweniger, daß bei *Octopus vulgaris* der Kontakt der Neuronen nicht nur in der Punktsubstanz besteht, sondern auch auf der Zellperipherie vermittels des Leitungsnetzes (Homologon des Golginetzes). Bei *Octopus vulgaris* besteht die Punktsubstanz: 1) wahrscheinlich aus dem Syncytium des Exoplasmas, welches in dieselbe dank den Achsenfortsätzen der Ganglienfortsätze eindringt, 2) aus den Neurofibrillen, welche eine Masse Verästelungen abgeben (vielleicht aber auch Anastomosen bilden, ich will dieses nicht kategorisch leugnen) und miteinander in Kontakt treten; 3) aus Gliafibrillen (Fig. 18, 19). Einige Nervenfibrillen ziehen wahrscheinlich durch die Punktsubstanz, an der Bildung der Nervenfaser Anteil nehmend. Das sind die sensorischen und motorischen Fibrillen. Die zweite Art der Nervenfibrillen tritt in einfachen Kontakt oder anastomosiert mit den ihnen verwandten

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

Nervenfibrillen andrer Neuronen. Die dritte Art der Fibrillen endlich wird entschieden (Fig. I) zur Bildung von Commissuren mit den nebenan liegenden Ganglien verbraucht, und die vierte Art der Nervenfibrillen geht, indem sie ihre Natur ändert, wahrscheinlich peripherisch auf andre Achsenfortsätze über, steigt an ihnen bis zur Zelle herauf, wo sie auch (Fig. 2, 19) das Leitungsnetz, oder, vielleicht besser gesagt, das Kontaktnetz gibt. Ob die Punktsubstanz ein Netz mit drei Dimensionen darstellt, d. h. ob Fibrillen einzelner Neuronen miteinander unmittelbare Anastomosen bilden, ist absolut unmöglich zu sagen. Eher kann man die Meinung von Ramón y Cajal zulassen, daß sie auch hier nur in Kontakt stehen.

Havet (4), der den Bau des Nervensystems bei *Limax* untersuchte, schreibt unter anderm folgendes: »Les ganglions formant le système nerveux central sont composés de cellules nerveuses situées périphériquement et d'une substance ponctuée centrale ... arrivé dans la substance ponctuée (Punktsubstanz) le prolongement (Achsencylinder) se divise en deux branches, l'une se ramifie et reste dans la substance ponctuée, l'autre au contraire est lisse et contribue soit à former un nerf périphérique, soit un nerf commissural.... On peut conclure de ce qui précède que la substance ponctuée est formée par l'entrecroisement des prolongements ramifiés ou non des cellules nerveuses ganglionnaires, par les fibres nerveuses et peut-être par des cellules de neuroglie.« ...

Was die Gliazellen anbetrifft, so kann man mit voller Sicherheit sagen, daß sie in die Punktsubstanz der Cephalopoden nicht eindringen. Es ist mir wenigstens nicht gelungen, sie mit irgend einer hier zur Verfügung stehenden Methode zu färben. Was die Gliafasern und die sehr dicken Platten anbetrifft, so erfüllen sie die Punktsubstanz von *Octopus vulgaris* in reichlichem Überfluß. Manchmal, wie schon oben erwähnt, sammeln sich diese Gliafasern zu dicken Platten (Fig. 18). Zweifellos werden diese Gliabindegewebsgebilde in die Punktsubstanz eingeführt, teilweise vom Achsenfortsatz begleitet, teilweise hineindringend an den Austrittsstellen der Nervenfasern.

In der Punktsubstanz einiger Ganglien, so z. B. des Ganglion opticum, sind alle freien Fibrillen nach dem Austritt aus der Zelle von einer Masse von Myelinkörnchen besät. (Das Vorhandensein des Myelins bei den Cephalopoden war von mir gemeinsam mit Victor Henri bewiesen worden, gelangte aber ganz zufällig [nicht durch meine Schuld] nicht in den Druck.) Die Myelinkörnchen begleiten die Neurofibrillbündel auch in den Nervenfasern.

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

Wenn ich von vorstehendem ein kurzes Résumé gebe, so kann man meine Ergebnisse auf dem Gebiet der Erforschung der subösophagealen Ganglienmasse von *Octopus vulgaris* folgendermaßen formulieren:

I. Die subösophageale Ganglienmasse von *Octopus vulgaris* ist aus zehn Ganglien zusammengewachsen, nämlich: zwei Pedal-, zwei Trichter-, zwei Pleural-, zwei Parietal- und zwei Visceralganglien.

II. Die Ganglienzellen der pedalen, pleuralen, parietalen und visceralen Ganglien liegen auf der Peripherie der Masse; die Ganglienzellen des Trichterganglions aber nehmen eine centrale Lage in der gemeinsamen Masse der Ganglien um die Arteria cephalica ein.

III. Alle Ganglienzellen sind so gelagert, daß ihr Körper nach außen zu liegen kommt und der Achsenfortsatz nach innen in die Punktsubstanz gerichtet ist.

IV. Alle Ganglienzellen sind unipolar. Eine multipolare Zelle vom Typus Fig. 11 muß man für eine unipolare halten und ihre Fortsätze für die Verästelungen des Achsenfortsatzes, aber nicht für Dendriten.

V. Alle Achsenfortsätze der Ganglienzellen erreichen die Punktsubstanz, wo sie sich verlieren.

VI. Die Ganglienzellen bestehen nach der Nomenclatur von Schiefferdecker aus Haupt- und Nebenorganen. Die Hauptorgane sind: der Kern und das Plasma, die Nebenorgane: Nissl-Körperchen, Nervenfibrillen, Saftkanälchen u. a.

VII. Das Plasma der Nervenzellen von *Octopus vulgaris* zerfällt in zwei Schichten: a. Chromophilsubstanz oder das Endoplasma, welches einen Körnchenbau besitzt, und b. Exoplasma, eine ganz durchsichtige, homogene Flüssigkeit, welche sehr schwer färbbar ist.

VIII. Das Endoplasma besitzt Nissl-Körperchen, welche wahrscheinlich nichts andres, als eine Ansammlung von Chromophilkörnchen des Endoplasmas sind.

IX. Im Endoplasma sind immer Pigmenteinschlüsse zu treffen. Im Exoplasma kommen sie nicht vor.

X. Das Exoplasma umgibt das Endoplasma mit einer sehr dicken Schicht; manchmal tritt es sogar in das letztere ein und nimmt sogar scheinbar seine Stelle ein, indem es die Chromophilsubstanz zur Peripherie treibt.

XI. Jede Ganglienzelle von *Octopus vulgaris* wird von einer sehr dicken Schicht von Hüllgewebe umgeben. Alle Hohlräume dieses Hüllgewebes sind von Exoplasma erfüllt.

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

XII. Im Endoplasma befinden sich die Saftkanälchen. Das Exoplasma tritt in sie ein und tritt in Kommunikation mit dem Exoplasma, welches sich auf der Peripherie und in den Gliagewebshohlräumen befindet.

XIII. Eine derartige Anordnung der Plasmaschichten in der Ganglienzelle und im Bindegewebe an ihrer Peripherie gibt uns die Möglichkeit, ein Schema vom Bau der Nervenganglienzellen mit dem Bau einiger Radiolarien zu vergleichen.

XIV. Die Saftkanälchen existieren zweifellos in den Ganglienzellen, erscheinen aber niemals als stabiles Organ.

XV. Das Gliagewebe tritt in die Saftkanälchen der Nervenzelle und zerspaltet sich wahrscheinlich manchmal in denselben, eine Stütze den Elementen bietend. Bei der Zerspaltung kleidet es jedoch nie die Wände des Kanälchens aus. In dem Kanälchen bleibt ihr inneres Ende immer unbedeckt von Bindegewebsgebilden. Dieses Ende bezeichnen wir als den Conus des Wachstums des Kanälchens. Die Kanälchen können miteinander kommunizieren.

XVI. Die Gliaelemente zerfallen in zwei Gruppen: a. das Hüllgewebe und b. das Interstitialgewebe. Beide Gewebe sind von einer und derselben bindegewebigen Natur.

XVII. Die Gliaelemente werden aus Zelle und Faser gebildet.

XVIII. Das interstitielle Gewebe stellt entschieden das Syncytium der Glia vor. Die Gliagewebszellen sind sehr klein. Plasma ist in denselben gar nicht zu sehen. Es ist bis zum Minimum reduziert, da es wahrscheinlich zur Bildung von Gliafasern verbraucht worden ist.

XIX. Die Gliaelemente spielen nur eine Stützrolle. An den Achsenfortsätzen treten sie auch in die Punktsubstanz ein, wo sie oft auch sehr dicke, kompakte Platten bilden.

XX. Die Gliazellen treten nie in die Punktsubstanz ein.

XXI. Die ganze Nervenganglienzelle wird von einer Masse Fibrillen durchbohrt (Fig. 11, 12, 5, 10, 6, 7). Einige Fibrillen verästeln sich und bilden Netze, und einige bleiben wohl nur im Kontakt mit den andern. Alle Nervenfibrillen treten in die Punktsubstanz ein, wo sie ein Geflecht bilden.

XXII. Außer den Nervenfibrillen existiert in den Zellen auch das Nervennetz — homolog dem Golginetz von Bethe — an der Peripherie der Ganglienzelle. Dieses Netz schlage ich vor »Kontaktnetz« zu nennen. Es ist wahrscheinlich, nach Helds Therorie, von Nervenfibrillen, die aus der Punktsubstanz austreten und die ganze Ganglienzelle umwickeln, gebildet.

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

XXIII. Auf solche Weise existieren bei *Octopus vulgaris* zwei pericelluläre Netze: a. das Glianetz, welches vom Hüllgewebe gebildet worden ist (nach Held aber ist das Glianetz das Golginetz Bethes); b. das Kontaktnetz, welches (nach Held) von den Fibrillen der Achsenfortsätze, welche aus der Punktsubstanz an die Peripherie der gleichartigen Neuronen zurückkehren, gebildet.

XXIV. Es gelang mir nicht Endknäuel oder Endfüßchen zu finden.

XXV. Die Punktsubstanz besteht aus dem Syncytium des Exoplasmas, den Nervenfibrillen und den Gliafasern. Sie bilden ein Geflecht, aber wahrscheinlich kein Netz mit drei Dimensionen. Viele Nervenfibrillen verästeln sich zweifellos in der Punktsubstanz. Alle Nervenfibrillen der Punktsubstanz zerfallen in vier Kategorien: a. sich nicht verästelnde Nervenfibrillen, welche Nervenfasern bilden; b. sich verästelnde und mit benachbarten Neuronen in Kontakt, vielleicht auch in Kontinuität tretende; c. zur Bildung von Commissuren und Connectiven dienende, zur Verbindung mit den benachbarten Ganglien und den Nervenfibrillen, die zur Bildung der oben genannten Kontaktnetze dienen.

XXVI. Das Exoplasma nimmt Anteil an der Leitung der Empfindungen, gleichwie die Nervenfibrillen, mit denen es im physiologischen Zusammenhang steht.

Die vorliegende Arbeit wurde von mir vor 3 Jahren begonnen. Viele von meinen Präparaten erhielt ich während meines Aufenthaltes in München, als ich im histologischen Laboratorium bei Prof. Mollier arbeitete. Ich fühle mich verpflichtet, Herrn Prof. Mollier meinen tiefen Dank nicht nur für seinen herzlichen und freundlichen Empfang, sondern auch für seine beständige Liebenswürdigkeit und Bereitwilligkeit, mir bei der Entscheidung dieser oder jener Frage zu helfen, auszusprechen. Besonders verpflichtet aber fühle ich mich meinem teuren Lehrer Dr. A. A. Böhm gegenüber. Ein Teil der Zeichnungen wurde von Herrn Krapf in München, der andre von mir selbst ausgeführt.

Villefranche s. m., 5. August 1908.

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

Literaturverzeichnis.

1. A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
2. A. Bochenek, Système nerveux des Gastropodes. Nevraxes. Vol. III. 1901.
3. M. Clure, The finer Structure of the Nerve Cells of Invertebrates. Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. XI.
4. Havet, Note préliminaire sur le système nerveux des Limax. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
5. H. Held, Über den Bau der Neuroglia. Abhandl. der mathem.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XXVIII. 1903.
6. — Zur Kenntnis über eine neurofibrilläre Kontinuität im Centralnervensystem der Wirbeltiere. Arch. f. Anatom. u. Entw.-Gesch. 1905.
7. E. Holmgren, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XV.
8. — Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII.
9. — Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. Anat. Anz. Bd. XVII.
10. — Beiträge zur Morphologie der Zellen. Anat. Hefte. Bd. XVIII.
11. — Über die Trophospongien centraler Nervenzellen. Arch. f. Anat. und Entwickl.-Gesch. 1904.
12. F. Kopsch, Mitteilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. Aus der internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI. H. 3/4. 1899.
13. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1900.
14. Legendre, Sur la nature du trophospongium des cellules nerveuses de Helix. C. R. soc. Biol. T. LVIII.
15. Leydig, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
16. Maresch, Zeitschr. f. Allg. Pathol. und pathol. Anat. Bd. XVI. Nr. 16/17. 1905.
17. H. Merton, Über den feineren Bau der Ganglienzellen von Tethys leporina. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII. 1907.
18. F. Nansen, Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
19. Nissl, Die Neuronenlehre. Jena 1903.
20. Owsjanikoff u. Kowalewsky, Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mémoires de l'académie impér. de S. Pétersb. 1867.
21. Pflücke, Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Diese Zeitschr. Bd. L. 1895.
22. Ramón y Cajal, Une Méthode simple pour la coloration élective du reticulum protoplasmatique et ses résultats dans les divers centres nerveux. Biblgr. anat. Revue des travaux en langue française. T. XIV. 1905.

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

23. Retzius, Punktsubstanz, Nervöses Grau und Neuronenlehre. Biol. Unters. Neue Folge. XII. 1905.
24. Rohde, Die Ganglienzellen. Diese Zeitschr. Bd. LXIV.
25. — Ganglienzellen und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.
26. — Zum histologischen Wert der Zelle. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII.
27. — Ganglienzellen, Achsencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
28. Schiefferdecker, Neurone und Neuronenbahnen. Leipzig 1906.
29. H. Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.
30. Smidt, Ganglienzellen in der Schlundmuskulatur von Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII. 1901.
31. — Über die Darstellung der Begleit- und Gliazellen im Nervensystem von Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV. 1900.
32. L. Stieda, Studien über den Bau der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
33. J. Uexkull, Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXVIII, XXX, XXXI.
34. A. van Gehuchten, L'état actuell de la doctrine des neurones. Nederlandsch Tijdschr. voor Geneskunde. Jaarg. 1905.
35. M. Wolff, Neue Beiträge zur Kenntnis des Neurons. Biolog. Centralb. Bd. XXV.
36. Lenhossék, Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. 1896. Bd. XLVII.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

axf, Achsenfortsatz;
cnz, Kontaktnetz;
endpl, Endoplasma;
expl, Exoplasma;
glf, Gliafasern;
glk, Gliakern;
gln, Glianetz;
glpl, Gliaplatten;
glz, Gliazelle;
gngz, Ganglienzelle;
k, Kern;
knf, Fibrillenknäuel;
nf, Neurofibrillen;
nlkr, Nisslkörperchen;
nnz, neurofibrilläres Netz;
pge, Pigmenteinschlüsse;
plf, Plasmafortsatz;
ptsz, Punktsubstanz;
sglz, sternförmige Gliazelle;
sfkn, Saftkanälchen.

Tafel IX.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Subösophagealganglienmasse von *Octopus vulgaris*. Die Lage der Zellen und Kerne ist etwas schematisiert. *A*, Brachialbezirk; *B*, Trichter; *C*, Pleural-, *D*, Parietal- und *E*, Visceralbezirke. Fix.-Sublimat. Färbung: Heidenhain Eisenhämatoxylin. Apochr. Z. A*. Oc. 8. Zeichenapparat Abbé.

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

Fig. 2. Kontaktnetz. *cnz*, Kontaktnetz; *k*, Kern; *gngz*, Ganglienzelle; *gngz a*), die Stelle, wo die Oberfläche des Kontaktnetzes heruntergeschnitten; *gngz*(*b*), der Punkt, wo das Kontaktnetz den ganzen Leib der Ganglienzelle umhüllt. Ramón y Cajal. Fix. Alc. + Amm. Reduktion Pyrogallsäure. Imm. 3,0. Oc. 4.

Fig. 3. Eine große Nervenganglienzelle. *k*, Kern; *glz*, Gliazelle, im Exoplasma der Zelle gelegene glz_1, auf dem Achsenfortsatz; *pge*, Pigmenteinschlüsse; *endpl*, Endoplasma; *expl*, Exoplasma. Im Achsenfortsatz sind wieder Nervenfibrillen zu sehen. Fix.: Hermannsche Flüssigkeit. Färbung: Heidenhain Häm. Or. Fuchsin-S. Imm. 3,0. Oc. 8.

Fig. 4. Eine Gruppe Ganglienzellen. *glf*, Gliafasern; *glz*, Gliazelle; *A*, große Ganglienzellen; *B.C.K*, mittlere Ganglienzellen; *E.D*, kleine Ganglienzellen; *endpl*, auf Zelle *B* wird vom (*expl*) Exoplasma an die Peripherie gerückt. *expl*, in Zelle *A* tritt sehr klar in den Achsenfortsatz. Hermannsche Flüss. Färbung: Hämatox. Heidenhain. Eosin. Imm. 3,0. Oc. 6.

Fig. 5. Große Ganglienzelle. Nisslkörperchen (*nlkr*) sehr scharf gefärbt. Überall zwischen ihnen ist das feine Neurofibrillennetz zu sehen (*nn.z*). Nervenfibrillen (*nf*) ohne jegliche Anastomosen *n* verlaufen am Achsenfortsatz. Nach Joris. Fix.: Salpetersäure. Imm. 2,0. Oc. 8.

Fig. 6. Ein Teil einer großen Nervenzelle. Peripherische Schicht. Die Nervenfibrillen (*nf*) scheinen parallel zu verlaufen. Ramón y Cajal. Fix.: Abs. + am. Arg. nitr. 3 %. Thermost. 38 ° C. Reduktion Pyrogallsäure. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 7. *A.B.C.D*, Gruppe von großen Nervenzellen. Das intercellulare Nervennetz gut zu sehen (*nnz*). Die Nervenfibrillen des Achsenfortsatzes sehr gut zu sehen auf *D* (*nf*). Ramón y Cajal, die Behandlung wie Fig. 6. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 8. Zwei nebeneinander liegende große Ganglienzellen (*A* und *B*). Gliafasern umgeben wie die eine so die andre (*glf*). Im Punkt *glzx* tritt die Gliazelle mit der Faser in das Endoplasma. Beide Zellen werden durch Saftkanälchen durchbohrt (*sfkn*). Fix.: Flemmingsche Flüssigkeit. Färbung: Hämatox. Heidenhain Orange-Fuchsin-S. Imm. 3,0. Oc. 8.

Fig. 9. Große Ganglienzelle. Das Exo und Endoplasma treten scharf hervor (*expl*) (*endpl*). Im Exoplasma eine Masse von Gliafasern und Gliazellen. Fix.: Hermannsche Flüssigkeit. Färbung: Hämatox. Heidenhain. Orange. Fuchsin-S. Imm. 3,0. Oc. 6.

Fig. 10. Dasselbe wie Fig. 5.

Fig. 11. Große Ganglienzelle mit Protoplasmafortsätzen auf dem Achsenfortsatz. Die Nervenfibrillen verästeln sich (*nnz*). *plf*, Plasmafortsatz; *axf*, Achsenfortsatz. Nach Bielschowsky. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 12. Dasselbe wie Fig. 11. Um den Kern ist ein Riß, entschieden während der Reduktion entstanden. *enz*, endocelluläres Nervennetz; *nf*, Neurofibrillen.

Tafel X.

Fig. 13. *A.B*, Zwei mittlere Ganglienzellen. Sehr scharf ist das Glianetz, welches beide Zellen umgibt und in dieselben eintritt, zu sehen (*gln*). Auf der Zelle *B*. im Punkt *glwsk* tritt das Zerspalten der Gliafasern hervor. Vielleicht

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

sind das die Wände des Saftkanälchens. Nach Bielschowsky. Gliamodifikation. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 14. Große Ganglienzelle. Glianetz (*gln*), welches die ganze Zelle durchzieht. Behandlung wie Nr. 13. Imm. 2,0. Oc. 8.

Fig. 15. Mittlere Ganglienzelle. Glianetz (*gln*). Behandlung wie oben. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 16. Große Ganglienzelle. Glianetz (*gln*). Behandlung wie oben. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 17. Gruppe mittlerer Ganglienzellen. Zwischen ihnen sind Gliakerne zerstreut. Im Punkt *glf*(*x*) scheint es, daß die Gliafaser aus dem Kern heraustritt. Oben Gliazelle mit sternförmigem Kern, *sglz*. Behandlung nach Maresch. Imm. 2,0. Oc. 12.

Fig. 18. Ein Bezirk der Punktsubstanz. Scharf sind die Gliafasern gefärbt, welche Gliaplatten gebildet haben (*glpl*). Das übrige Netz sind Nervenfibrillen (*nf*). Behandlung nach Bielschowsky. Imm. 2 0. Oc. 8.

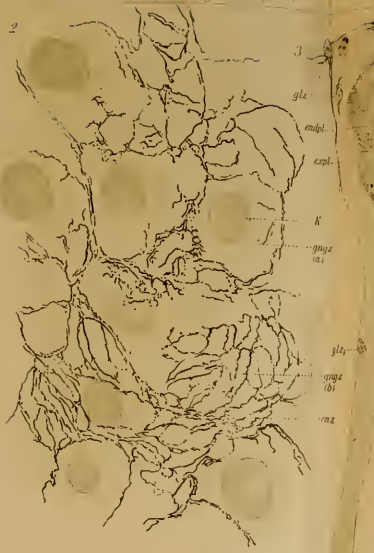
Fig. 19. Eine Gruppe kleiner und mittlerer Ganglienzellen, welche vom Kontaktnetz umgeben sind (*cnz*). Die Fasern dieses Netzes treten mit dem Achsenfortsatz (*axf*) in die Punktsubstanz (*ptsz*). Die Zeichnung vom gleichen Präparat und Schnitt wie Fig. 2. Also auch dieselbe Behandlung. Imm. 2,0. Oc. 6.

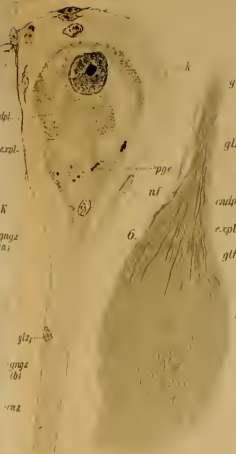
Fig 20. Die interstitiellen Gliafasern, welche zwischen den Gruppen von Ganglienzellen durchziehen (*instglf*). Zwischen den Fasern sind Gliakerne (*glk*) zu sehen. Gliamodifikation von Bielschowsky. Imm. 2,0. Oc. 4.

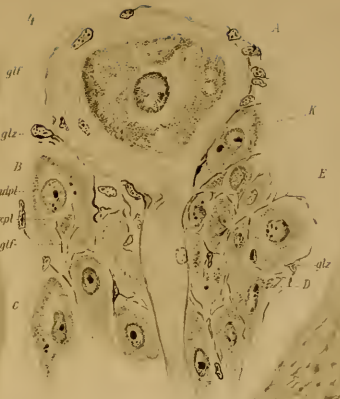
Fig. 21. Ein feines Glianetz bedeckt die ganze Ganglienzelle. Das Bild gleicht auffallend dem von Held angeführten. Gliamodifikation von Bielschowsky. Imm. 3,0. Oc. 7.

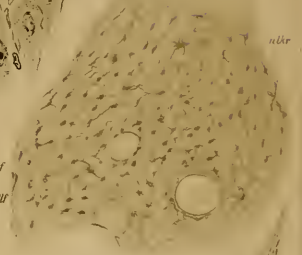
Fig. 22. Zwei Ganglienzellen mit knäuelförmigen Erweiterungen der Fibrillen (*knf*). Gleichen den Endfüßchen von Held. Behandlung nach Bielschowsky. Imm. 3,0. Oc. 4.

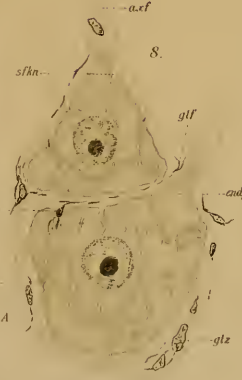
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

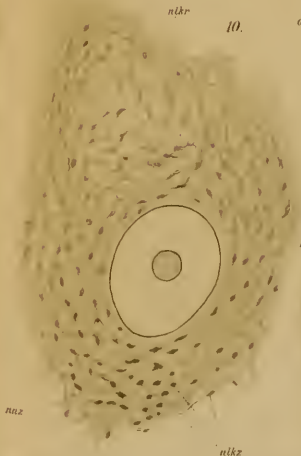


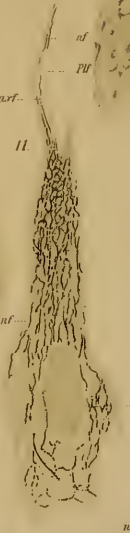




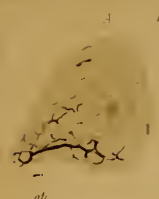


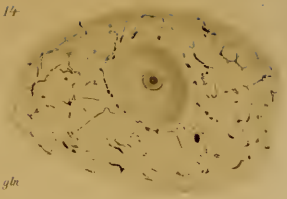


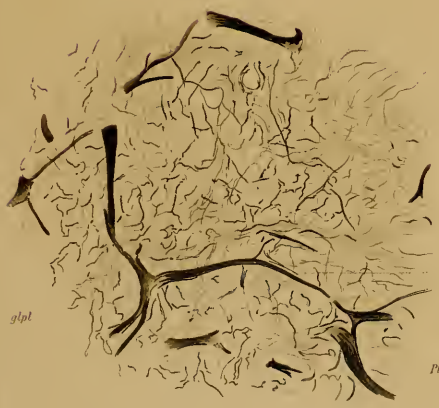


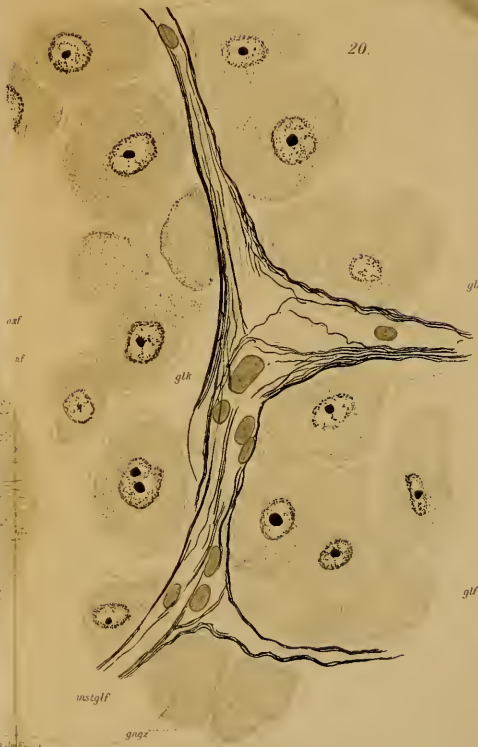


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at









Verlag von Wilhelm Engelmann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Gariaeff Wl.

Artikel/Article: Zur Histologie des centralen Nervensystems der Cephalopoden 149-186