

- 10) Luther, A., Studien über acöle Turbellarien aus dem finnischen Meerbusen. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Bd. 36. Nr. 5. Helsingfors 1912. S. 4–60. Mit 2 Taf. u. 17 Textfig.
- 11) Mark, E. L., *Polychoerus caudatus* nov. gen., nov. spec. Festschrift zum 70. Geburtstag Rudolf Leuckarts. Leipzig 1892. (Wilhelm Engelmann.) S. 298 bis 309. Mit Taf. XXXI.

9. Über den feineren Bau des Nervensystems der Cladoceren.

Von Dr. Heribert Leder, Assistent der k. k. Zoolog. Station Triest.

eingeg. 13. Oktober 1913.

Das Nervensystem der Cladoceren, vor allem das centrale, wurde sowohl in toto als auch auf Schnitten bisher mehrfach untersucht. Ich nenne nur Leydig, Chun, Cunnington, Samassa. Schließlich hat A. Fischel durch Anwendung von Alizarin als Vitalfarbstoff Erfolge erzielt. Da alle Versuche mit Methylenblau negativ ausfielen, so vermutete er, daß zwischen Alizarin und Methylenblau bezüglich ihrer Affinität zum Nervensystem ein gewisser Gegensatz bestehe. Dies ist unrichtig, da ich nicht nur mit Alizarin vital färben, sondern vor allem auf Methylenblaupräparate meine Untersuchungen basieren konnte. Nebst dieser spezifischen Nervenmethode kamen noch die Golgi-Imprägnation und die üblichen histologischen Schnittmethoden in Betracht. Als Objekt der Untersuchung kamen vorzüglich Daphniden in Anwendung (*Daphnia pulex*, *hyalina*, *Simocephalus vetulus*).

Das Gehirn — es beansprucht bei weitem das größte Interesse — setzt sich aus Neuropilen zusammen, die außen von einem Ganglienzellenlager umgeben werden. Wie sind nun die Zusammenhänge zwischen Neuropil, Faserzügen und Ganglienzellen?

Ich beginne mit den optischen Centren. Aus den Retinulazellen kommen die Fasern, die sich ommatidienweise zusammenschließen und auf diese Weise die sogenannten »Sehstränge«, besser Ommatidienerven des Komplexauges, bilden. Diese Faserbündel treten in das erste optische Ganglion ein und endigen hier, indem sie sich in ganz zarte Fäserchen aufsplintern, die einen Fibrillenknäuel bilden. Zu diesem gesellen sich Fibrillen aus den unipolaren Zellen, die das Neuropil umgeben. Als drittes Element treffen sich an diesen Stellen Fasern, die von teils unipolaren, teils bipolaren Zellen kommen. Der Axon der ersteren erfährt eine T-förmige Aufteilung. Die auf diese Weise zustande kommenden Faserknäuel sind meiner Ansicht nach die sogenannten »Neurommatidien« oder »Fasersäulchen« des ersten Ganglions in den Komplexaugen der Arthropoden. Die zuletzt genannten Fasern bilden die fortschreitende, ins zweite Ganglion oder ins Gehirn führende Bahn und sind Neuronen 2. oder 3. Ordnung, während die Ommatidien-

nerven solche 1. Ordnung darstellen, wobei die Neurommatidien die 1. Umschaltestelle bilden.

Das zweite optische Ganglion ist weniger differenziert als das erste. In ihm erfahren nicht alle Fasern der fortschreitenden Bahn eine Umschaltung, da es sich für viele nur als ein Durchzugsgebiet erweist. Bei manchen Formen ist das 2. Ganglion scheinbar nicht vorhanden. In diesen Fällen (*Sida*, *Polyphemus*) ist es offenbar an das 1. Ganglion ganz nahe herangerückt.

Die optischen Ganglien der Cladoceren sind gegenüber denen der Euphyllipoden reduziert; insofern sich aber nur Ganglien 1. und 2. Ordnung finden, ist dieser Zustand als solcher im Hinblick auf den der Malacostraken als primitiv anzusehen; denn diesen kommen noch Ganglien 3. Ordnung zu.

Die Innervation der Augenmuskeln läßt sich mit Methylenblau ziemlich bündig nachweisen. Drei Nerven gehen vom Gehirn zu den Muskeln. Die motorischen Zellen liegen in den dorsolateralen Ecken des Gehirns. Es gibt zweierlei motorische Zellen: Typ I ist unipolar; ein Nebenast des Axons kreuzt auf die andre Seite des Gehirns. Typ II hat bipolare Gestalt, ist unilateral und hat sein centrales Verbreitungsgebiet weiter rückwärts als Typ I. Mindestens je eine Zelle der beiden Typen versorgen eine Muskelfaser. Die Verzweigung ist diplotomisch und die Innervation eine Doppelinnervation. Motorische Endplatten kommen nicht vor; die feinsten Verzweigungen verbleiben im Sarcoplasma (Methylenblaubild!), ohne in die fibrilläre Masse einzudringen. Die beiden Zelltypen, die wohl die Doppelinnervation bedingen, dürften auch funktionell different sein.

Das Scheitelsinnesorgan oder laterale Frontalorgan, in seinen größeren Verhältnissen schon von Leydig und Claus gut geschildert, stellt einen Komplex von Neuronen aus Sinnesnervenzellen dar. Es sind unipolare, birnförmige Zellen, die, mindestens zu je zweien verbunden, der Hypodermis dicht anliegen; zwischen sich schließen sie einen stark lichtbrechenden Körper ein. Dieser Körper ist wahrscheinlich als die verschmolzenen Basalplatten der beiden Zellen aufzufassen. In zwei halbkreisförmigen Bogen um diesen Körper finden sich in den Zellen kleine granulaartige Körperchen angeordnet; diese stehen mit feinen Fibrillen in Zusammenhang, die gegen den spitzen unteren Teil der Zellen konvergieren und sich zur austretenden Nervenfaser vereinigen; die Fasern aller Zellen bilden einen ziemlich dicken Nerven, der beiderseits an den ventrolateralen Ecken des Gehirns endet. Dasselbst befinden sich die Neuropile I, kugelige Pilemassen, die sich als centrale Endausbreitung der Fasern (bzw. Fibrillen) erweisen. Eine Decke von Lokalzellen umgibt diese Centren.

Analoge Organe finden sich bei *Simocephalus*, *Sida*, *Eurycerus* und wahrscheinlich auch bei den übrigen Cladoceren. Im besonderen beziehe ich die sogenannten Deckzellen aus dem Gehirn von *Leptodora* auf dieses Scheitelsinnesorgan.

Neben diesem lateralen Frontalorgan gibt es noch ein mediales. Besonders deutlich fand ich es bei *Simocephalus* entwickelt. Die Zellen sind ähnlich denen des lateralen Organs. Die centrale Endigung erfolgt in denselben Neuropilballen, in den auch das Medianauge seine Fasern sendet.

Am Medianauge der Cladoceren ließen sich mit Methylenblau die Zellen mit ihren centralen Fortsätzen darstellen.

Die beiden Frontalorgane und das Medianauge bilden m. E. einen zusammengehörigen Organkomplex. Es geht dies teils aus der histologischen Übereinstimmung der peripheren Endapparate hervor, teils aus der centralen Endigung dieser Sinnesorgane. Das Medianauge ist wohl ohne Zweifel ein Lichtsinnesapparat; ein solcher, bzw. Rudimente eines solchen, sind auch die beiden Frontalorgane. Der Beweis für diese letzte Behauptung läßt sich aber nicht ohne weiteres aus den Verhältnissen bei den Cladoceren erbringen. Wohl aber zeigt die Ausbildung der homologen Organe bei einigen Euphyllpoden und noch klarer bei gewissen Copepoden den Charakter von Lichtsinnesapparaten (Cuticularlinsen, Rhabdome). Die Betrachtung dieser Dinge geht aber über den Rahmen unsrer gegenwärtigen Arbeit hinaus.

Die verkümmerte 1. Antenne (Antennule) trägt 7 Ästhetasken und 1 Borste (Grobbens Primärborste). Jedem dieser Cuticularegebilde kommt eine bipolare Sinnesnervenzelle zu. In den Ästhetasken breitet sich der periphere Nervenfortsatz in Form eines fibrillären Endnetzes aus. Der centripetale Fortsatz endet in einem besonderen Neuropilballen (Antennulenganglion). Der centripetale Fortsatz der Sinnesnervenzelle, die die Primärborste versorgt, teilt sich aller Wahrscheinlichkeit nach T förmig auf. Die ersteren dienen der Chemorezeption, die Primärborste der Tangorezeption. Bei den Weibchen der Bosminen rückt die Primärborste hoch auf die Stirn hinauf, wird aber von einem Ast des Antennulennerven versorgt.

Die 2. Antenne erhält aus 2 Ganglien ihre 2 Nerven. Der vordere, größere ist gemischt; der hintere wahrscheinlich nur motorisch. Von bipolaren Sinnesnervenzellen, die teils den Ruderborsten, teils blassen Sinnesborsten zugeordnet sind, gehen centripetale Fasern ab. Im Centralnervensystem angelangt, wenden sie sich im Knie nach vorn, um in den dorsolateralen Neuropilen zu enden, nachdem sie kleine Collateralen in die ventrale Hirnpartie (N II) abgegeben haben. Die

motorischen Anteile haben ihren Kern an der Basis der Nerven in tripolaren, bipolaren und unipolaren Zellen.

Alle Sinnesorgane und Anhänge des Kopfes haben im Gehirn bestimmte Neuropile als ihre centralen Vertreter. Ich bezeichne diese Neuropile mit Ziffern und erhalte folgendes Schema: Neuropil I: laterale Frontalorgane; N(europil) II: mediales Frontalorgan und Medianauge; N. IV: Komplexauge, Oculomotorius und sensible Elemente von der 2. Antenne; N. V: 1. Antenne und N. VI: (schon auf den Schlundconnectiven gelegen) 2. Antenne. N. III, der sogenannte Centralkörper, zeigt zu keinem peripheren Apparat eine direkte Beziehung; ich fasse ihn daher als ein Assoziationscentrum auf.

Das Bauchmark war der Methylenblaumethode nicht zugänglich.

Das periphere Nervensystem des Körpers versorgt erstens einmal die Füße. Dasselbst finden sich motorische Nerven für die Muskeln. Die sensiblen hingegen stehen entweder mit Sinnesnervenzellen der Borsten in Zusammenhang, oder aber sie gehen in einen Hautplexus, in dem auch Zellen liegen, ein. Das sympathische System besteht aus einem beiderseits des Darmes verlaufenden Längsnerven, der wahrscheinlich vor dem kleineren Nerven der 2. Antenne aus den Schlundconnectiven entspringt. Er gibt zahlreiche feine Ästchen an den Darm ab (wie schon Fischel gefunden); ferner zeigt er sich mit den Ganglien der drei hinteren Beine segmental verbunden. Andre Äste begeben sich von ihm in einen diffusen Hautplexus. Einen besonderen Zellenplexus zeigt der Enddarm. Einen ähnlichen Plexus findet man am Oesophagus. Diese Plexus zeigen autonomen Charakter, sind aber durch Fasern mit dem Centralnervensystem verbunden.

Aus dem Faserverlauf im Gehirn lassen sich einige physiologische Zusammenhänge verständlich machen, so insbesondere die »photostatische« Wirksamkeit der Augen. Auf Grund mehrerer Versuche läßt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen, daß die paarigen Neuropile N IV den Sitz für diese Funktion darstellen.

Auf experimentellem Wege kann man auch die Autonomie des Ganglienzellenplexus im Enddarm erweisen.

Verbinden wir die Resultate der histologischen Analyse mit den Ergebnissen der Entwicklungsgeschichte, wie sie Grobben für *Moina* uns kennen gelehrt hat, so stoßen wir vor allem bezüglich des Gehirns auf die Unterscheidung eines primären und sekundären Gehirns. Letzteres geht aus ersterem hervor und steht, wie auch schon Hatschek für andre Arthropoden betont hat, mit dem Komplexauge in ursächlichem Zusammenhange. In unserem Falle haben wir dem primären Gehirn zuzuordnen: die Frontalorgane und das Medianauge mit den Neuropilen I, II und als übergeordnetes Assoziationscentrum für diesen

primären Anteil das Neuropil III. Das Entstehen der Komplexaugen bedingt das Auftreten der Neuropile IV, die mit den optischen Ganglien das sekundäre Gehirn bilden. Alle diese Teile des Gehirns zusammen sind das Protocerebrum.

An dieses schließt sich das Deutocerebrum mit den Neuropilen V an, und schon außerhalb des eigentlichen Gehirns liegend folgen die Ganglien der 2. Antenne, so daß das Gehirn bei den Cladoceren eigentlich nur aus Proto- und Deutocerebrum besteht.

Das Gehirn der höheren Krebse läßt sich auf dieses Schema zurückführen unter Beachtung folgender Momente. Die Ganglien der 2. Antenne werden durch Verlagerung nach vorn zum Tritocerebrum und kommen präoral zu liegen. Das Deutocerebrum nimmt gleichfalls an Umfang und innerer Differenzierung zu und umgreift nach vorn beiderseits das Protocerebrum. Im Protocerebrum gewinnt der sekundäre Anteil eine hohe Ausbildung, während der primäre der Rückbildung anheimfällt und sich von seinen Neuropilen nur den Centralkörper erhält; von den Neuropilen der Frontalorgane und des Medianauges sind nur zweifelhafte Spuren zu finden. Im sekundären Gehirn scheinen sich neue Assoziationscentren zu etablieren.

Für die Morphologie des Kopfes, insoweit sie die Metamerie desselben betrifft, lassen sich aus dem Bau des Gehirns folgende Schlüsse ziehen. Das Protocerebrum ist ein präoraler Anteil, und auch sein sekundärer Teil hat nichts mit einem Segmentalganglion zu tun. Der vom Protocerebrum versorgte Kopfteil (Frontalorgane und Komplexauge) ist daher als ein auch ursprünglich präoraler Körperabschnitt mit den übrigen echten Segmenten des Körpers nicht gleich zu setzen. Hingegen halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß das Deutocerebrum trotz seiner präoralen Lage einem ehemals postoral gelegenen Segmentalganglion entspricht, indem sich später ein spezifisches Ganglion für Chemorezeption ausbildete; dementsprechend wäre auch die Antennule als ursprünglich postorale Extremität aufzufassen. Eine, wenn auch geringe Lageverschiebung des Deutocerebrums während der Entwicklung spricht hierfür, wie auch einige histologische Details des Ganglions selbst. Die Antennenganglien schließlich sind bei den Cladoceren noch unzweifelhafte Segmentalganglien.

Der präorale Kopf der Crustaceen besteht daher nach unsrer Ansicht aus einem von jeher vorsegmentalen Abschnitt mit dem Protocerebrum, zu dem bei den meisten niederen Krebsen ein, bei den höheren noch zwei ursprünglich postoral gelegene Segmente mit dem Deuto- bzw. Deuto- und Tritocerebrum hinzukommen. Die ausführliche Arbeit wird an anderer Stelle veröffentlicht werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1913/14

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Leder Heribert

Artikel/Article: [Über den feineren Bau des Nervensystems der Cladoceren. 279-283](#)