

nicht wissen, ob Querschnitte jener Form dieselben so deutlich zeigen würden wie die von *Hydatina*, ja ob überhaupt.

Ich bin keineswegs Zelot der Zelltrennung und glaube, daß Zellbrücken weit verbreitet, wenn nicht allgemein sind im erwachsenen Organismus. Den Pharynx von *Hydatina* aber als nicht in derselben Weise aus Muskel- und Epithelzellen und Ganglienzellen aufgebaut anzusehen, wie dies bei andern Tieren üblich ist, das kann ich nicht befürworten.

Übrigens ist auch die teilweise antagonistische Wirkung der Muskelfibrillen in einem zellulär gegliederten System meiner Meinung leichter physiologisch verständlich als in einem Syncytium.

Dagegen will ich den Angaben de Beauchamps über *Brachionus pala* und *Melicerta ringens* keineswegs widersprechen. Bezüglich Henneguy's Bryozoen darf man wohl erst eine ausführlichere Mitteilung abwarten.

6) Über den dreistacheligen Grundtypus des Pharynx befinden wir uns insofern in Übereinstimmung, als de Beauchamp ihn annimmt, ich ihn ablehne, als de Beauchamp sagt, Zwischenglieder fehlen, aber theoretische Gründe zwingen, ich sage, Beweis meiner Ablehnung ist ebenso unmöglich, aber Theorie bestimmt meine Stellung. Deutlicher: Tatsächlich lassen sich Übergänge von Rotiferen Mastax zu einer andern Pharynxform schwer finden, und die Ableitung bestimmt sich daher bei uns beiden nach den theoretischen Erwägungen über den phylogenetischen Anschluß der Rädertiere, welche de Beauchamp nahe den Gastrotrichen findet, ich nahe den Turbellarien suche.

So viel wir also, wie man sieht, auch diskutieren können über Auffassungen, so freue ich mich doch, daß bezüglich des Wichtigsten, der tatsächlichen Grundlagen, Verschiedenheiten zwischen de Beauchamp und mir kaum bestehen.

5. Bemerkungen über den feineren Bau des ersten optischen Ganglions bei den Crustaceen.

Von Dr. Heribert Leder, Assistent a. d. k. k. Zool. Station Triest.

(Aus der k. k. Zool. Station Triest.)

eingeg. 23. März 1914.

Bekanntlich ist bei den Crustaceen zwischen das Komplexauge und das Gehirn eine Anzahl von optischen Centren eingeschaltet, die meist einen sehr komplizierten histologischen Bau aufweisen. Als erstes bezeichnen wir das distale der ganzen Reihe, also jenes, das dem Auge zunächst liegt.

Dieses Ganglion ist in mehrfacher Hinsicht Gegenstand der

Kontroverse. Ein Teil der Untersucher betrachtet es als noch zum eigentlichen Auge gehörig, und nennt es Retinaganglion, wie z. B. Berger oder Trojan, andre halten es für ein selbständiges Gebilde und rechnen es so wie die übrigen optischen Ganglien zum Gehirn.

Eine andre Frage ist die nach dem Verhalten der aus den Retinulae kommenden Sehfasern. Endigen sie im ersten Ganglion oder gehen sie durch dieses hindurch in tiefere Centren? Oder stehen sie vielleicht irgendwo mit Zellen der optischen Centren in Zusammenhang?

Diese letzten Fragen werden von den Untersuchern verschieden beantwortet je nach den Methoden, die sie in Anwendung gebracht haben. Die üblichen histologischen Präparationen führen meist zu der Anschauung, daß die Sehfasern das erste Ganglion durchsetzen, während das Verfahren nach Golgi oder die Methylenblaufärbung ein Endigen der Fasern ganz deutlich zeigen.

Mit diesen Sehfasern steht ferner eine charakteristische Struktur des ersten Ganglions in innigem Zusammenhang, der Aufbau seiner Punktsubstanz aus Neurommatidien, das sind Säulchen, die sich stark färben und in der Punktsubstanz des Ganglions palissadenförmig angeordnet erscheinen. Diesen Gebilden hat Viallanes seine besondere Aufmerksamkeit bei der Untersuchung des optischen Ganglions der Languste zugewendet. Die Neurommatidien sind mit großer Regelmäßigkeit nebeneinander angeordnet; ein jedes entspricht je einem Ommatidium des Auges und ist von 7 Achsencyclindern durchzogen, wie sich auf dem Querschnitt zeigt. Das Faserbündel wird von einer »protoplasmatischen Substanz« eingehüllt, von der er weiter sagt, sie sei »très colorable, ayant l'aspect finement fibrillaire et les réactions histochimiques des cellules nerveuses typiques, mais ne renferment rien, qui ressemble à un noyau«. Diese »masse protoplasmatische« einer-, die durchziehenden Achsencyclinder anderseits sind nach ihm wohl die Hauptbestandteile eines Neurommatidiums.

Zwischen den Neurommatidien findet sich ein Plexus von nervösen Fasern, die aber mit den Neurommatidien oder den durchziehenden Achsencyclindern keinen Zusammenhang aufweisen. Die Fasern, die von den einzelnen Retinulazellen der Ommatidien kommen, sollen also die Neurommatidien und damit auch das erste optische Ganglion ohne Aufsplitterung oder Abgabe von Fasern durchziehen und unverändert das äußere Chiasma, und nach diesem das zweite optische Ganglion erreichen.

Viallanes stellt auch noch eine Hypothese über die physiologische Bedeutung der Neurommatidien auf. Die durchziehenden Fasern vermitteln nach ihm die Bildperception. Von diesen Fasern aus soll nun durch Induktion das Neurommatidium in Erregungszustand gesetzt und

dieser auf den Faserplexus übertragen werden, von wo er tieferen Centren zugeführt werden kann. Wenn sich nun das Objekt bewegt — meint Viallanes —, kann, ohne daß eine klare Bildperception eingetreten wäre, wenigstens die Bewegung percipiert werden, da infolge der Anordnung der Neurommatidien bei der Bewegung eines Gegenstandes immer andre Ommatidien gereizt, und dementsprechend immer neue Neurommatidien im ersten Ganglion induziert werden.

Da Viallanes die Fasern aus den Ommatidien durch das erste Ganglion ohne weiteres durchgehen läßt, so wird dieses gleichsam überflüssig, und er sucht daher nach einer besonderen Funktion der Neurommatidien, und findet als solche die Ermöglichung der Bewegungsperception.

Von den neueren Arbeiten sind es besonders die Rádls, in denen die fraglichen Gebilde genügende Beachtung finden. Er nennt sie Säulchen oder Knäuel. Er betont, daß sie keinem Komplexauge fehlen. In einer Arbeit aus dem Jahre 1900 über spezifische Strukturen der nervösen Centralorgane spielen gerade diese Gebilde eine große Rolle. Er glaubt gefunden zu haben, daß die Neurommatidien teils aus sich dunkel färbender homogener Substanz, teils aus feinen Fibrillen zusammengesetzt seien, die er, nur um ihren histologischen Unterschied gegenüber den Nervenfibrillen zu betonen, Neurogliafäserchen nannte. Ferner hat er nachgewiesen, daß die aus dem Auge in das erste Ganglion kommenden Nervenfasern durch die Punktsubstanz desselben hindurchlaufen, ohne sich in derselben zu verzweigen oder zu endigen, so resümiert Rádl selbst einige seiner früheren Arbeiten. Im Jahre 1912 scheint er die Dinge etwas anders zu sehen. Die homogene Substanz erscheint ihm nun zweifelhaft; er vermutet aber neben den Nervenfibrillen eventuell noch eine »feinere fibrilläre Substanz«, nach deren Wesen er nicht weiter forschte. »Den wesentlichsten Bestandteil der Säulchen bilden« demnach »die Nervenfibrillen, welche in ihnen wellenförmig verlaufen und sich wahrscheinlich netzartig untereinander verbinden.« Das Fibrillenwerk der Säulchen und die sie umgebenden Nervenfibrillenbahnen läßt er aus folgenden Bahnen zusammengesetzt sein. Einer aus dem Auge kommenden fortschreitenden Bahn; einer zweiten solchen, die aus den Knäueln heraus in das zweite Ganglion zieht, und schließlich gibt es Elemente, die zwischen den einzelnen Neurommatidien vermitteln.

In bezug auf unsre Frage nach dem Verhalten der aus dem Auge kommenden Fasern, ob sie im ersten Ganglion endigen oder weitergehen, ist offenbar die neuere Darstellung wesentlich verschieden von den früheren; denn ich kann die Sache nur so verstehen, daß eben im Neurommatidium die beiden fortschreitenden Bahnen miteinander in

Berührung kommen, demnach die retinale Bahn endigt. Störend wirkt noch in der Darstellung von Rádl, daß er die Ausdrücke Faser und Fibrille scheinbar promiscue gebraucht; so sagt er z. B. daß von jedem Einzelauge (weil es aus mehreren . . . Sehzellen besteht) mehrere Fibrillen zum Ganglion kommen. Hier muß es doch richtiger Faser heißen. Er läßt nun die Fasern eines Ommatidiums in verschiedene Neurommatidien eintreten, so daß also ein Säulchen Bahnen aus verschiedenen Einzelaugen empfängt. Es wäre dies ein Umstand, den man bei Theorien über das musivische Sehen wohl zu beachten hätte, da, falls diese Aufteilung richtig sein sollte, jede Retinulazelle in einem Ommatidium viel größere Selbständigkeit beanspruchen könnte, als man ihr sonst zubilligen wird, wenn man als letztes physiologisches Element das ganze Ommatidium betrachtet.

Neuerdings hat Trojan das Auge von *Palaemon* zugleich mit seinen Ganglien beschrieben. Er nennt die Zone der Neurommatidien Palisadenschicht. Er sagt, daß er unzählige Male die Fasern der aus dem Auge kommenden Bündel durch die ganze Dicke der Punktsubstanz hindurch verfolgen konnte. Er hebt ferner hervor, daß die Fasern auch wieder in derselben Anordnung zu Bündeln austreten, was gleichfalls für einen ununterbrochenen Verlauf der Fasern sprechen soll. Die Bündel von Fasern — je einem Ommatidium entsprechend — durchsetzen also nach ihm als vollständig isolierte Elemente das erste Ganglion, bilden das äußere Chiasma und gelangen in das zweite Ganglion. (Nach Trojans Bezeichnung in das erste, da er unser erstes als Retinaganglion bezeichnet.) Dieses zweite zeigt nun gleichfalls einen peripheren Ganglienzellring und eine centrale Punktsubstanz. »Die Faserbündel (aus dem ersten Ganglion) treten an die stark vorgewölbte Außenseite dieses letzteren Gebildes heran; in den Ganglienzellring habe ich sie nicht direkt eintreten, sondern stets nur seine Innenseite streifen sehen. Dafür konnte ich des öfteren bemerken, daß deutliche Faserbündel aus diesem Ring an die Außenseite des centralen Faserkörpers ziehen. Aller Wahrscheinlichkeit nach treten also die Fasern mit Ganglienzellen in Beziehung. Für die mehr axialen, von dem Retinaganglion kommenden Faserbündel . . . scheinen besondere Ganglienzellgruppen zu bestehen.« Ich glaube, daß Trojan damit sagen will, daß die aus dem Auge kommenden Fasern nach Durchsetzung des ersten Ganglions mit Zellen des zweiten Ganglions in Verbindung treten. Falls dies die Ansicht Trojans ist, und der letzte Satz, mindestens des obigen Zitates, spricht dafür, müssen wir sie für sehr unwahrscheinlich halten. Denn die von den Retinulazellen herkommenden Fasern werden überhaupt mit Ganglienzellen weder im ersten oder zweiten Ganglion etwas zu thun haben. Die Retinulazellen sind unipolare

Sinnesnervenzellen (primäre Sinneszellen), die ein komplettes Neuron repräsentieren; es würden diesem aber so 2 Zellen zugeschrieben werden. Nach allem, was wir bisher von bezüglichen Verhältnissen bei den Wirbellosen wissen, müssen wir annehmen, daß die Fasern der Retinulazellen irgendwo in der Punktsubstanz sich in Fibrillen auflösen. Wenn nun die Faserbündel, die aus dem ersten Ganglion kommen, wahrscheinlich mit Zellen des zweiten Ganglions in Verbindung treten, dann ist es ebenso wahrscheinlich, daß diese Faserbündel nicht die ununterbrochene Fortsetzung der in das erste Ganglion aus dem Auge eintretenden Bündel sind, d. h. es ist dann wahrscheinlich, daß die Retinulafasern im ersten Ganglion endigen und auf ein gleich angeordnetes System von Neuronen II. Ordnung umgeschaltet werden, die als Fortsetzung der ersten Bahn fungiert und deren Zellen im zweiten Ganglion zu suchen sind.

Trojan polemisiert gerade bezüglich des ersten optischen Ganglions mit Parker. Dieser fand nun gerade im Gegenteil, daß die Fasern der Retinulafasern in der Punktsubstanz des ersten Ganglions sich aufsplittern und nicht weiter gehen. Das erste Ganglion läßt sich daher nach ihm definieren: as the structure in which the neurons of the first order (die Fasern der Retinulazellen) end and those of second order begin. Trojan meint, daß Parker vielleicht durch eine Glia-schicht irregeführt worden sei. Parker hat sich nun nicht nur der gewöhnlichen Methoden bedient, sondern auch mit Erfolg die spezifischen Nervenfärbungsmethoden angewendet und eben auf Bildern, die nach Golgis Silber- oder Ehrlichs Methylenblauverfahren gefärbt waren, konnte er die Endigung der Retinulafasern im ersten Ganglion feststellen.

Nun wirft man allerdings diesen Methoden wegen ihrer Launenhaftigkeit vor, daß sie uns über das Ende von Fasern oft im ungewissen lassen, indem man nicht entscheiden kann, ob die Faser wirklich endet oder etwa nur die Färbung versagt hat. Ich glaube, daß diese Bedenken, wenn sie auch bis zu einem gewissen Grade bestehen, doch stark übertrieben werden. Wenn man im Verfolg einer Faser dieselbe langsam an Kaliber abnehmen sieht bei fortgesetzter Abgabe von Fibrillen, oder wenn man sie manchmal mehr unvermittelt in einen förmlichen Fibrillenpinsel auseinander fahren sieht, und wenn sich in vielen Präparaten — die große Zahl der gelungenen Präparate ist bei den electiven Methoden stets eine unumgängliche Voraussetzung — immer wieder dieselben Bilder ergeben, so kann man dann wohl ruhig sagen, daß die Faser wirklich endet, daß sie in ihrer Individualität verschwunden ist. Das Schicksal der aus ihr hervorgegangenen Fibrillen, ob sie kontinuierlich mit Fibrillen anderer Fasern zusammenhängen oder sie

nur berühren, ist damit natürlich nicht entschieden, eine Frage, die uns aber im obigen weniger interessiert.

Wie wir aus obiger Darstellung ersehen, legen Viallanes und Rádl in ihren früheren Arbeiten gerade darauf Gewicht, daß die Sehfasern unverändert das erste Ganglion durchsetzen; Trojan läßt dies sogar für die ganzen Faserbündel gelten.

Parker steht nun durchaus nicht mit seiner entgegengesetzten Behauptung allein. Muß man wohl schon Rádl nach seinen letzten Äußerungen über diesen Gegenstand zu jenen rechnen, die wie Parker an eine Unterbrechung (Umschaltung) der Sehbahn im ersten Ganglion glauben.

Ferner hat G. Retzius in seinen Untersuchungen über das Nervensystem der Daphniden ein prinzipiell gleiches Verhalten gefunden. Er findet in seinen zahlreichen, wohl gelungenen Golgi-Präparaten stets ein Endigen der Sehfasern. Hierbei stellt er noch fest, daß das Ende der Sehfasern immer eigentümlich verdickt erscheint.

Schließlich ist es mir selbst gelungen, gute Methylenblaubilder bei *Daphnia* zu bekommen. Hier konnte ich stets mit großer Deutlichkeit den Verlauf der einzelnen gefärbten Sehfasern verfolgen. Alle zeigten stets das nämliche Verhalten. In der Punktsubstanz des ersten Ganglions angelangt, zerteilten sie sich in äußerst feine, zahlreiche Fibrillen, die sich aber nicht weit durch das Ganglion verteilten, sondern sozusagen am Ort einen dichten Fibrillenknäuel bildeten. In diesen Knäuel begaben sich aber nicht nur die Sehfasern, sondern auch Fasern, die sich aus den Rindenzellen des Ganglions ableiten; diese Fasern sind entweder der distale Ast von T-förmig geteilten Stammfortsätzen unipolarer Zellen oder auch der distale Fortsatz bipolarer Zellen. Sie stellen die in tiefere Centren absteigende Bahn dar. Diese Fasern und die Sehfasern kommen nun in ihren fibrillären Endaufsplitterungen in innigsten Zusammenhang, so daß in Präparaten, in denen nur die Fasern selbst erscheinen, die abgehenden Fibrillen aber als »Punktsubstanz« sich darstellen, die beiden Fasern eine einzige vortäuschen, die man dann als durchgehende Sehfasern erklärt. — Die allgemein histologischen Methoden zeigen immer mehr oder weniger die Verhältnisse in dieser Art, während man bei Anwendung spezifischer Nervenmethoden eine Umschaltung im ersten Ganglion feststellen kann. Doch gibt schon Rádl 1902 an, daß er bei sehr starken Vergrößerungen feine, heller gefärbte Fibrillen von den Fasern habe abgehen sehen; es schien ihm aber damals wahrscheinlicher, daß sie Gerinnungsprodukte seien. Wir haben schon oben gesehen, wie er 1912 die Verhältnisse anders darstellt.

Für uns steht nun die Sache so, daß die erwähnten Fibrillenknäuel

offenbar nichts anderes darstellen als die Neurommatidien von Viallanes. Sie sind einfach die Umschaltstellen der Fibrillen der beiderseitigen Fasern, die von ganz verschiedenen Zellen herkommen. Gehen die Fasern unverändert durch die Neurommatidien, so gewinnen diese letzteren einen etwas mysteriösen Zug, wie sich ja schon aus dem Erklärungsversuch bei Viallanes ergeben hat. So aber ist im optischen Ganglion nichts anderes vorhanden, als was auch sonst in den Centren des Nervensystems bei Wirbellosen sich findet: Bahnen werden durch dichte Fibrillenknäuel aufeinander umgeschaltet. Damit ist natürlich noch nichts erklärt, sondern es sind nur einstweilen die histologischen Verhältnisse klar gelegt. Auch das eigentliche Problem Rádl's, das der spezifischen Struktur, ist damit nicht abgetan. Denn warum die Neurommatidien gerade diese Form haben und wie diese mit der Funktion zusammenhängt, ist daraus, daß es Umschaltapparate sind, noch nicht zu entnehmen.

Die Frage, ob das erste Ganglion noch zum Auge zu rechnen oder ob es gleich den übrigen Ganglien als ein selbständiger Teil des Gehirns anzusehen sei, ist, glaube ich, im letzteren Sinn zu beantworten, da es ein Umschaltzentrum ist wie die tiefer folgenden Centren. Daher ist es auch besser, den Namen Retinaganglion fallen zu lassen und einfach vom ersten Ganglion zu reden.

Es trifft sich nun gut, daß eine soeben erschienene Arbeit über die Ganglien des Komplexauges der *Aeschna*-Larven im wesentlichen die gleichen Verhältnisse bringt, wie wir sie für die Crustaceen behaupten. Zawarzin hat mit Methylenblau die Zellen und Fasern darstellen können. Da finden wir nun, daß die aus den Retinulazellen kommenden Fasern (postretinale Fasern) im ersten optischen Ganglion enden. Sie bilden eigenartige Verdickungen, die nach Zawarzin wahrscheinlich ein Neurofibrillennetz enthalten. Die Art der fortschreitenden Bahn erscheint aber bei den Insekten etwas anders gebaut. Es finden sich nämlich vor dem Neuropil der ersten Ganglien Zellen, deren Fortsatz das Neuropil durchzieht, wobei sehr dichte Fibrillen abgegeben werden. Die Faser gibt aber hierbei ihre Individualität nicht auf, sondern geht bis in das zweite Ganglion hinab, um dort zu enden. Zawarzin möchte nun mit einiger Sicherheit die Behauptung aufstellen, daß jedem hindurchziehenden Fortsatze sich je 4 Retinulafasern anschließen, so daß jede Zelle mit ihrem Hauptfortsatz ein einzelnes Ommatidium versorgt.« (Bei *Aeschna* finden sich nämlich in jedem Ommatidium nur 4 Retinulazellen.)

Wenn also auch in Einzelheiten Unterschiede vorhanden sind, so ist doch im prinzipiellen die Übereinstimmung klar: Bei den Insekten wie bei den Crustaceen endet das Neuron I. Ordnung (Retinulaneuron)

im ersten Ganglion. Es wird hierauf auf Neurone II. Ordnung umgeschaltet.

Bei Anwendung nichtelectiver Methoden wird man wegen der engen Zusammenlagerung die hindurchziehenden Fasern für die Fortsetzung der Retinulafasern halten, wie es ja auch viele Autoren angenommen haben.

Fassen wir also nochmals kurz zusammen, so können wir unsere eingangs gestellten Fragen folgendermaßen beantworten. Die Retinulafasern der Komplexaugen enden im ersten Ganglion; die Neurommatidien sind der Ort, wo die Fibrillen dieser Fasern (Neurone I. Ordnung) auf die Fibrillen der Neurone II. Ordnung umgeschaltet werden; das erste Ganglion ist daher ein selbständiges Centrum, das nicht zum peripheren Perceptionsapparat als solchem zuzurechnen ist, sondern so wie die übrigen optischen Ganglien als eine besondere Differenzierung des (sekundären) Gehirns zu betrachten ist.

Meinem hochverehrten Chef, Herrn Prof. Dr. C. J. Cori, danke ich herzlichst für vielfache Unterstützung.

Triest, 10. März 1914.

Literatur.

- Berger, C. (1878), Untersuchung. ü. d. Bau des Gehirns u. der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien Bd. 1.
 Parker, G. H. (1897), The retina and optic Ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. Mitteil. Stat. Neapel Bd. XII.
 Rádl, E. (1902), Über spezifische Strukturen der nervösen Centralorgane. Zeitschr. f. wiss. Zoolg. Bd. 72.
 —, (1912), Neue Lehre vom Centralnervensystem. Leipzig.
 Trojan, E. (1912), Das Auge von *Palaemon squilla*. Denkschrift. d. k. k. Akad. Wissensch. Wien Bd. 88.
 Viallanes, H. (1892), Contributions à l'histolog. du système nerveux des invertébrés. La lame ganglionnaire de la Langouste. Annal. sc. nat. sér. 7 t. 13.
 Zawarzin, A. (1914) Histolog. Studium über Insekten IV. Die opt. Ganglien der *Aeschna*-Larven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 108.

6. On the *Sagitta marina* of Rumphius.

By Sydney J. Hickson, Manchester.

eingeg. 23. März 1914.

In the d'Amboinsche Rareitkamer published by Rumphius in Amsterdam in the year 1705 there is an account of two marine organisms which he studied when in the Malay Archipelago and named *Sagitta marina alba* (1^o soorte) and *Sagitta marina nigra* (2^o soorte) respectively.

There can be no doubt that both these organisms were sea-pens and very little doubt that one of them, the *Sagitta marina alba*, was a member of the genus now known as *Virgularia*. The other — the *Sa-*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [44](#)

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

Artikel/Article: [Bemerkungen über den feineren Bau des ersten optischen Ganglions bei den Crustaceen. 464-471](#)