

Bibliothèque numérique

medic@

Freud, Sigmund. - Über den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebs

In : Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1882, LXXXV. Band, III. Abtheilung, p. 9-46

Über den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebs.

Von Dr. Sigm. Freud.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. December 1881.)

I.

Die im Folgenden mitgetheilten Beobachtungen sind in den Sommermonaten der Jahre 1879 und 1881 in der Absicht angestellt worden, die Kenntniss der feineren Structur des Nervengewebes durch Untersuchung frischer, wo möglich überlebender, Elemente zu fördern. Da die Lösung dieser Aufgabe bei Wirbeltieren auf allzugrosse Schwierigkeiten stösst, wandte ich mich im Vertrauen auf die allgemeine Bedentsamkeit der Resultate an die Wirbellosen und wählte aus den mir leichter zugänglichen Objecten den Flusskrebs, bei welchem Thiere die Grösse und der lockere Zusammenhang der Elementartheile, sowie das reichliche Vorhandensein einer wahrscheinlich unschädlichen Zusatzflüssigkeit im Blute die Untersuchung zu erleichtern versprachen.

Von vielen Autoren wird die Untersuchung des frischen Nervengewebes wirbelloser Thiere als besonders schwierig und deren Ergebnisse als unbefriedigende bezeichnet. Es ist nicht nur bisher misslungen, einen einheitlichen Bau der Nervenfasern und Nervenzellen bei den verschiedenen Thierklassen zu erkennen; selbst von einem und demselben Object haben verschiedene Untersucher, die sich der erwähnten Methode bedienten, ganz abweichende Beschreibungen gegeben.

Auf vielen Seiten ist desshalb die Anwendung von Reagenzien, insbesondere der Überosmiumsäure, welche im Rufe steht, feine Structurverhältnisse unverändert zu erhalten, vorgezogen worden. Doch ist es selbstverständlich, dass die Untersuchung im

frischen Zustande allein über den Werth oder Unwerth der durch Reagentien erhaltenen Bilder entscheiden kann, wenn man sich nur gegenwärtig hält, dass eine dem lebenden Thier entnommene Zelle darum noch keine überlebende sein muss. Der mechanische Insult der isolirenden Nadeln und die chemische Einwirkung der zugesetzten Flüssigkeit können leicht die Vortheile der Untersuchung im frischen Zustande illusorisch machen.

Ich habe die Structur der Nervenzellen und Nervenfasern beim Flusskrebs hauptsächlich am frischen Gewebe studirt und halte mich zur Behauptung berechtigt, dass ich überlebende Elementartheile gesehen habe. Ich habe unter günstigen Umständen Bilder erhalten, welche von den Darstellungen der meisten Autoren sehr bedeutend abwichen und einige Eigenthümlichkeiten zeigten, die nur lebenden Elementen zugesprochen werden können. Unter dem Einflusse von Druck, Eintrocknung u. s. w., oder anscheinend spontan nach längerer Beobachtung schwanden diese für den überlebenden Zustand charakteristischen Bilder und die Elementartheile boten das oft von anderen Untersuchern beschriebene Ansehen dar. Ich habe ferner erfahren, dass einige der Structurverhältnisse, welche man an überlebenden Elementen sieht, sehr vergänglich sind und durch die gebräuchlichen Reagentien nicht erhalten werden; andere überdauern das Ableben der Zellen und Fasern um viele Stunden und können auch nach Behandlung mit Reagentien erkannt werden; letztere sind auch in der That an so behandelten Präparaten oftmals gesehen worden.

Um überlebender Zellen und Fasern ansichtig zu werden, ist es vortheilhaft, keine vollständige Isolirung der Elemente anstreben, sondern sich mit der Beobachtung durch eine möglichst dünne Schichte des umliegenden Gewebes zu begnügen. Man ist dann gehindert, stärkere Hartnack'sche Linsen als die Tauchlinse Nr. X anzuwenden; aber die Grösse der Elemente gestattet es, auch bei Hartnack 8 vollkommen klare und ausreichende Beobachtungen anzustellen. Bei gutem Licht kann man auch wohl einen ganzen Commissuren- oder Nervenstrang unter das Mikroskop bringen, um die oberflächlichen Fasern desselben mit grösster Deutlichkeit zu beobachten. Als Zusatzflüssigkeit

gebraucht man am besten das erste aus der Wunde des Panzers hervorquellende Blut; die Flüssigkeit, welche man aus den abgeschnittenen Extremitäten des Thieres herausdrückt, ist in der Regel allzureich an zelligen Elementen, welche sowohl die Arbeit der Isolirnadeln als auch die Deutlichkeit des Bildes beeinträchtigen.

Die Gerinnung des Blutes unter dem Deckgläschchen macht nach längstens 15 Minuten der Beobachtung ein Ende. Auch wenn man mit möglichster Vorsicht unter solchen Cautelen untersucht, gelingt es nicht, lauter unveränderte Elemente zu erhalten. Erst durch lange Zeit fortgesetzte Arbeit bin ich dazu gelangt, die für die Erkenntniss der Structur im frischen Zustande wichtigen Bilder jedesmal zu sehen.

Ich gedenke nun, zunächst über die Structur der Nervenfasern, dann über die der Nervenzellen zu berichten und in einem letzten Abschnitte einige Bemerkungen allgemeinerer Natur anzufügen.

II.

Alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass die Nervenfasern, welche in den Ganglien, in den von ihnen abgehenden Nerven und in den Commissuren zwischen ihnen liegen, Röhren sind, die eine dünne, sehr elastische, mit zahlreichen Kernen besetzte Wandung haben und grosse Unterschiede des Kalibers darbieten. Den Inhalt dieser Nervenröhren beschrieb Helmholtz¹ im Jahre 1842 als durchsichtige, flüssige Masse. Schon im nächsten Jahre entdeckte Remak² im Inneren der weitesten Röhren, welche einen Durchmesser von 0·1 Mm. und darüber (Haeckel) erreichen, ein seither oftmals bestätigtes und viel umstrittenes Bündel zarter, wellig verlaufender Fibrillen. An den feineren Röhren vermisste er dieses centrale Fibrillenbündel. Er fand sie „entweder wasserhell oder mit feinkörnigem Inhalte, der nur zuweilen eine Andeutung von zerstörten Längsfäden zeigt.“ Er

¹ Helmholtz, *De fabrica systematis nervosi evertebratorum. Diss. Berolini, 1842.*

² Remak, *Über den Inhalt der Nervenprimitivröhren. Müller's Archiv, 1843.*

knüpft daran die wichtige Bemerkung: „Wahrscheinlich ist es, dass das centrale Faserbündel zusammen dem gerinnbaren flüssigen Inhalt dem Axencylinder entspricht, wofür auch die von mir bemerkte Längsstreifung des letzteren sprechen würde.“

Im nächsten Jahre gab Remak¹ eine Abbildung des centralen Fibrillenbündels (Fig. 8 auf Taf. XII) und schöpfe aus einer noch später zu würdigenden Beobachtung die Vermuthung, „dass auch die dünneren Röhren einen fasrigen Inhalt haben, welcher nur der grösseren Zartheit wegen leichter in eine pulvrig Massa zerfällt.“

Haackel, der in seiner Dissertation² den Inhalt der Nervenfasern als „aquaee instar plane pellucidum ac homogeneum“ beschreibt, tritt in seiner Abhandlung in Müller's Archiv über denselben Gegenstand³ sowohl den Beobachtungen als auch den Vermuthungen Remak's bei. „Der Inhalt der Nervenröhren“, heisst es daselbst, „ist eine homogene, eiweissartige, halbflüssige Masse.“ Das von Remak entdeckte, von Reichert bestrittene Fibrillenbündel hat er nach langem Suchen beim Flusskrebs und bei anderen Crustaceen wiedergefunden und glaubt auch an feineren Röhren zuweilen eine Spur eines nur noch zarteren und durchsichtigeren Centralbündels gesehen zu haben. Er glaubt ebenfalls, „dass dasselbe Gebilde auch bei den feineren Bauchmarksröhren (unter $1/60$ “) sowie bei den peripheren Nerven vorkommt.“ „Bisher war freilich“, fährt er fort, „alle Mühe, dasselbe hier zu sehen, vergeblich. Indess darf man doch vielleicht mit Remak annehmen, dass das centrale Faserbündel nur desshalb bei den peripherischen Röhren sich dem Blicke entzog, weil es bei diesen noch verhältnissmässig zarter ist.“ An einer anderen Stelle stimmt er Remak's Gleichstellung des centralen Bündels sammt der umgebenden Flüssigkeit mit dem Axencylinder der Wirbelthiere zu und sucht durch die Annahme des allgemeinen Vorkommens dieser Fibrillen ein besseres Verständniss der von ihm gefundenen Nervenfasertheilungen beim Flusskrebs zu gewinnen. Dabei

¹ Remak, Neurologische Erläuterungen. Müller's Archiv, 1844.

² Haackel, De telis quibusdam astaci fluviatilis. Diss. Berolini, 1856.

³ Haackel, Über die Gewebe des Flusskrebses. Müller's Archiv, 1857.

gelangt er zu der seither vielfach wiederholten Auffassung, dass die „einzelnen Fasern des Axenbündels die wahren, letzten Formelemente der Nerven seien.“

Von dieser Auffassung zeigt sich Waldeyer in seiner die Wirbelthiere wie die Wirbellosen umfassenden Abhandlung¹ so sehr durchdrungen, dass er nicht ausdrücklich erwähnt, den fibrillären Bau auch in den feineren Nervenfasern des Krebses gesehen zu haben. An anderen Stellen hebt er aber hervor, dass die Fibrillen bei *Astacus* „am stärksten und deutlichsten“ sind. Demzufolge ist Waldeyer als der einzige zu nennen, der bisher Remak's Vermuthungen im weitesten Umfange durch Beobachtung bekräftigt hat.

Waldeyer gibt überdiess eine Erklärung für die Thatsache, dass das Aussehen der frischen Nervenfasern der Lehre von der fibrillären Structur derselben oft so wenig entspricht:

„Die Fibrillen erscheinen selten als gerade zarte Fäserchen, wie sie in der Abbildung Taf. IX Fig. 13 von *Dytiscus* gezeichnet sind. Der leiseste Druck, die kleinste Verschiebung knickt und biegt sie auf das Mannigfaltigste ein, so dass sie bei den gewöhnlichen Vergrösserungen von 300—600 immer ein leicht körniges Ansehen haben.“ (pag. 205.)

Diese grosse Hinfälligkeit der Fibrillen veranlasste Waldeyer auch dazu, eine Zwischensubstanz der Fibrillen zu bestreiten und die feinkörnige Masse, welche er in den Nervenfasern sah, für die Reste zertrümmerter Fibrillen zu erklären.

Von den kolossalen Fasern meint er, er sähe keinen Grund, ihnen eine besondere Stellung anzuweisen (wie es Leydig² gethan hatte), denn: „Einmal liegen sie mit den schmalen Fasern zerstreut in der gemeinsamen Scheide des Bauchstranges, dann erhalten sie, sobald sie durch ihre besonders häufigen Theilungen die Dicke der gewöhnlichen Fasern erreicht haben, ganz und gar das Aussehen der letzteren, und schliesslich findet man alle

¹ Waldeyer, Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren etc. Zeitschrift für rationelle Medizin, XX. 1863.

² Leydig, Histologie des Menschen und der Thiere. 1857. — Zur Anatomie von *Coccus hesperidum*. Zeitschrift für wiss. Zoologie V. 1853.

möglichen Übergänge der Grösse und dem Aussehen nach zwischen den feineren und diesen colossalen Fasern.“¹

Die nun zu erwähnenden Autoren Leydig und Walter haben einerseits das Remak'sche Fibrillenbündel in den colossalen Fasern gesehen, anderseits konnten sie es in den feineren Fasern ebensowenig wie Remak auffinden, und indem sie es ablehnten, wie Haeckel auf Remak's Muthmassungen einzugehen, sind sie zur Aufstellung mehrerer Arten oder Formen von Nervenfasern für den Flusskrebs und die Wirbellosen überhaupt gelangt.

Leydig² ist geneigt, in den colossalen Fasern die Äquivalente der dunkelrandigen Nervenfasern zu erblicken, umso mehr, als er beim Krebs „allmäliche Übergänge von den granulären Fibrillen in diese hellen und in den Extremen so breiten Röhren“ wahrnahm.

Dass bei der Anerkennung solcher Übergänge auf das centrale Fibrillenbündel kein Gewicht gelegt wurde, geht auch aus der Bemerkung Leydig's hervor,³ er habe diese colossalen Fasern auch bei anderen Anthropoden, z. B. *Lampyris splendidula* wiedergefunden; dort vermisste er aber die centrale Masse, indem sie gleichmässig hell aussehen.

In ganz ähnlicher Weise sagt Walter:⁴

„Auch ich konnte deutlich Übergangsformen von den schmalen, aber mit einer kernhaltigen Membran versehenen, granulären Fibrillen in diese hellen breiten Röhren beobachten.“

Ferner: „Die breiteren kernhaltigen Fasern, deren stark lichtbrechende Kerne eine Länge von 0-0018“ besitzen, scheinen einen homogenen Inhalt zu haben, welcher aber bei Anwendung schwacher Lösung chromsauren Kali's wieder in feinste Fasern zerfällt“

Die übrigen Beobachter konnten wiederum eine einheitliche Auffassung der Nervenfasern bevorzugen, da sie das Remak'sche Fibrillenbündel entweder überhaupt nicht sahen oder es für ein

¹ I. c. pag. 207.

² Leydig, Histologie 1857, pag. 59.

³ Ebendaselbst.

⁴ Walter, Mikroskopische Studien über das Central-Nervensystem wirbelloser Thiere. Bonn, 1863.

Product der Zerstörung oder Zersetzung des Faserinhaltes erklärten.

So Hannover: ¹ „Le contenu du tube pâle est fort clair, d'un granuleux fin et en quelque sorte nébuleux.“

Owsjannikow: ² „Ces fibres au contraire prises sur l'animal vivant et humectées tout de suite avec de l'eau montrent dans leur milieu une substance grise granulée, qui rappelle la structure de la moelle des nerfs des animaux vertébrés, ce qui a conduit Ehrenberg et Hannover à déclarer, que ces fibres ont une moelle.“ (pag. 135.)

Von den breiten Fasern sagt er, sie zeigten frisch eine Hülle und einen klaren und durchsichtigen Inhalt. „Mais, lorsque la préparation a été exposée à l'air pendant quelques minutes, on distingue dans ce contenu liquide des fibrilles extrêmement fines et en appuyant davantage sur le verre, elles se déplacent, se déchirent et se réduisent en une masse uniforme.“

Lemoine: ³ „Le contenu des tubes est transparent, à peine grenu dans quelques-uns d'entre eux. Il est semi-liquide On ne voit rien au milieu de cette matière, qui rappelle le filament axile, même par l'emploi de réactifs appropriés.“

Gerade die letzten Untersucher der Nervenelemente des Flusskrebses sprechen sich entschieden gegen die fibrilläre Structur der Nervenfasern aus. So Yung in seinem kürzeren Aufsatze: ⁴ „Le contenu est semi-liquide, visqueux, toujours parfaitement clair et homogène. L'eau distillée et la plupart des réactifs y font apparaître des granulations décrites comme normales par les premiers observateurs.“

Und an anderer Stelle „contrairement à l'opinion de Remak on n'y rencontre jamais des faisceaux fibrillaires qui puissent être homologuées avec le cylinder-axis des nerfs des

¹ Hannover, Recherches microscopiques sur le système nerveux. 1844.

² Owsjannikow, Recherches sur la structure intime du système nerveux des Crustacés etc. Annal. des scienc. naturell. 1861.

³ Lemoine, Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux musculaire et glandulaire de l'écrevisse. Annal. des scienc. naturell. 1868.

⁴ De la structure intime du système nerveux central des Crustacés décapodes. Compt. rend. T. 88. 1879.

vertébrés. La structure fibrillaire n'apparaît qu'après l'action des réactifs."

In seiner ausführlichen Abhandlung¹ gibt er an, dass er einmal das von Remak beschriebene Fibrillenbündel gesehen habe. Er legt aber dieser Beobachtung keinen Werth bei; dagegen hat er sich überzeugt, dass der Inhalt der Nervenfasern mitunter auch im frischen Zustande granulirt ist:

„Leur portion interne (der colossalen Fasern) présente quelque-fois, même à l'état tout à fait frais, un espace nébuleux qui a déjà été mentionné par les anciens observateurs et particulièrement par Remak.“

..... „Nous ne croyons donc pas à la présence d'un véritable cylindre-axe dans aucun des tubes nerveux des Crustacés, mais il nous semble par contre indéniable, qu'il se présente chez quelques-uns un commencement de différenciation, qui s'accuse par un épaississement du protoplasma dans le centre du tube, épaississement dont l'aspect nébuleux est la conséquence.“

Krieger:² „Im Gegensatz zu vielen Autoren muss ich nach meinen Erfahrungen bestreiten, dass die starken, röhrligen Fasern sich aus Primitivfibrillen zusammensetzen. Ihr Inhalt lässt nämlich im vollkommen frischen Zustande nicht die geringste Spur einer Streifung erkennen, sondern ist vollkommen homogen, hell und dickflüssig, wie dies schon ältere Autoren, wie Helmholtz und Haeckel richtig angeben und wie dies in neuerer Zeit Yung bestätigt hat. (pag. 12.)

Ferner: „Unter den Fasern der Längscommissuren zeichnen sich jederseits zwei vor allen übrigen durch ihre Grösse aus. Es sind dies die sogenannten colossalen Nervenfasern. In ihnen entdeckte Remak ein Bündel von feinen Fasern, welches von den meisten späteren Beobachtern wiedergefunden und als ein dem Achsencylinder der Wirbelthiernervenfaser homologes Primitivfibrillenbündel aufgefasst wurde. Auch ich habe dasselbe gesehen, aber stets nur an solchen Fasern, welche in Zersetzung übergingen

¹ Yung, Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés décapodes. Archive de zool. expérим. VII.

² Krieger, Über das Centralnervensystem des Flusskrebses. Dissert. Leipzig, 1879.

und kann daher nicht umhin, es für ein bei der Zersetzung entstehendes Gerinnungsproduct zu erklären.

..... Hat man das Präparat einem eben getödteten oder lebenden Thiere entnommen und sich bei der Präparation möglichst beeilt, so wird zunächst der Inhalt auch der colossalen Nervenfasern vollkommen klar und homogen erscheinen. Doch schon nach Verlauf von einer bis fünf Minuten ändert sich das Bild. In der Mitte der Faser tritt ein zunächst feinkörniger Streif auf, dessen Durchmesser etwa ein Viertel so gross ist als der der ganzen Faser und wenig später gewahrt man in diesem Streif zunächst noch sehr undeutlich gerade, längs verlaufende, äusserst feine Linien, die mit der Zeit etwas deutlicher werden, aber immer etwas blass bleiben. Noch später beginnt der Streif, der also jetzt als Fibrillenbündel erscheint, sich ganz allmälig in Form einer Schlangenlinie zu krümmen.“

Er beschreibt sodann die weiteren Veränderungen dieses „Fibrillenbündels“ und gelangt zum Schluss, dass Fibrillen in demselben gar nicht vorhanden sind, sondern dass die erwähnten Bilder durch Flüssigkeiten von verschiedener Dichtigkeit, in welche der Inhalt zerfallen ist, und die in dünnen Lagen neben einander liegen, vorgetäuscht werden. (pag. 14.)

Endlich ist anzuführen, dass in dem ausgezeichneten Buche von Huxley¹ über den Krebs, welches seiner Anlage nach zur Verbreitung ganz gesicherter Kenntnisse bestimmt ist, sich folgende Angabe über die Structur der Nervenfasern findet.

„In vollständig frischem Zustande ist der Inhalt der Röhren ganz durchsichtig und ohne die geringste Andeutung einer Structur, und aus der Art und Weise, wie der Inhalt aus den abgeschnittenen Enden der Röhren hervorquillt, kann man entnehmen, dass derselbe aus einer Flüssigkeit von gallertartiger Consistenz besteht. Wenn die Faser abstirbt unter dem Einflusse von Wasser und vielen chemischen Reagentien zerfällt der Inhalt in Kugelchen oder wird trübe und feinkörnig.“ (pag. 160.)

¹ Huxley, Der Krebs. XLVIII. Band der internationalen wissenschaftlichen Bibliothek, 1881.

Sitzb. d. mathem.-naturw. Cl. LXXXV. Bd. III. Abth.

2

Schon an den ersten Präparaten von Nervenfasern des Flusskrebses, welche ich in Krebsblut untersuchte, sah ich das von Remak entdeckte Fibrillenbündel in den hellen breiten Röhren und überdiess feine, offenbar im Inneren der Faser enthaltene Fibrillen in manchen minder breiten, gewöhnlich als „granulär“ beschriebenen Elementen. Ein anderer Theil der Fasern zeigte Körnchen, Stäbchen und Bröckel, welche ich als Zerfallsprodukte feiner Fibrillen deuten musste, da oftmals in derselben Faser an einer Stelle deutliche Fibrillen, an anderen Stellen noch in Längsreihen angeordnete Körnchen zu sehen waren. Aber ein Theil der Fasern erschien homogen und ich überzeugte mich bald, dass das homogene wie das fibrilläre Ansehen weder an bestimmte Arten von Fasern, noch an bestimmte Localitäten in den Ganglien und Nervensträngen geknüpft sei. Vielmehr ergab es sich, dass in ganz regelloser Weise die einander dem Ort und dem Kaliber nach entsprechenden Fasern an verschiedenen Präparaten bald fibrillär, bald granulirt oder homogen erschienen. Selbst in den colossalen Fasern war oft keine Spur des Fibrillenbündels zu entdecken. Dagegen erhielt ich Präparate, in denen sich alle Fasern granulirt oder selbst homogen zeigten. Da mit der Beobachtung, dass gelegentlich in manchen Nervenfasern Fibrillen sichtbar werden, eine Lösung der hier in Betracht kommenden Frage nicht gewonnen war, musste ich einerseits nach den Bedingungen, unter welchen sich Fibrillen in allen Fasern zeigen, anderseits nach dem Grunde, weshalb sie so oft nicht aufzufinden sind, suchen. Dass die so scharf und regelmässig gezeichneten Fibrillen durch die Zersetzung in einer homogenen oder körnigen Masse entstehen, war mir von Anfang an unwahrscheinlich; doch habe ich eine Zeit lang auch diese Möglichkeit in Betracht gezogen.

Endlich gelang es mir, unter günstigen Umständen Präparate zu erhalten, an welchen alle Nervenfasern als fibrillär zu erkennen waren. Die Fibrillen verlaufen in solchen als frisch oder überlebend zu bezeichnenden Nerven nicht wellig, wie Remak¹ das Fibrillenbündel der colossalen Fasern gezeichnet hat, sondern

¹ Remak, Neurologische Erläuterungen. Müller's Archiv, Taf. XII, Fig. 8.

geradlinig und vollkommen isolirt von einander. Varicositäten an denselben oder Körnchen in der Zwischensubstanz zwischen ihnen kommen in den frischen Fasern nicht vor. Dietl¹ hat angegeben, dass die Primitivfibrillen in den Nervenfasern der Evertebraten während ihres Verlaufes zahlreiche Anastomosen eingehen und so einen feingenetzten Strang darstellen. Aber Dietl schliesst aus dem Ansehen der Nervenfasern nach Behandlung mit Reagentien, vorzugsweise Überosmiumsäure, auf deren Verhalten im Leben und die Untersuchung frischer Nervenfasern ist ohne Zweifel massgebender. Ferner muss ich gegen Owsjannikow's und Krieger's bereits erwähnte Angaben hervorheben, dass die Fibrillen allsogleich und nicht erst nach längerem Zuwarten hervortreten, so dass kein Grund bleibt, an ihrer Präexistenz zu zweifeln.

Natürlich sind nur die im Object oberflächlich liegenden Fasern einer überzeugenden Untersuchung zugänglich, doch wird es dem getübten Auge nicht schwer, die Fibrillen auch in tieferen Schichten aufzufinden. Eine Verwechslung derselben mit den Bindegewebsfasern zwischen den Nervenröhren ist nicht zu besorgen. Man kann auf verschiedene Weisen feststellen, dass die Fibrillen dem Inhalte und nicht etwa der Wandung der Nervenröhren angehören. Die Analogie mit dem weit von der Wand abliegenden Fibrillenbündel der kolossalen Fasern ist der nächstliegende Beweis dafür; doch erlaubt die Grösse vieler Nervenröhren und die Kennzeichnung der Niveaus der Wandung durch zahlreiche längliche Kerne die Lagerung der Fibrillen im Inneren der Faser in direkter Weise mit der Stellschraube zu ermitteln. Ferner zeigt der Querschnitt oder die Umbiegung einer Faserschlinge deutlich das Bild distineter, im Lumen des Rohres befindlicher Punkte, welche sich bei anderer Einstellung zu Fäden verlängern. (Solche oberflächliche Faserschlingen kommen zahlreich in den unversehrten Ganglien von *Squilla mantis*, die ich mehrmals zu untersuchen Gelegenheit hatte, zur Beobachtung.) Endlich sind die Veränderungen, welche in den frischen Nerven während der Untersuchung vor sich gehen, für den zu erbringenden

¹ Dietl, Die Gewebelemente des Centralnervensystems bei wirbellosen Thieren pag. 17. (Sep. Abdruck aus den Berichten des naturw. medie. Vereins in Innsbruck. 1878.)

Beweis verwerthbar. In den schmaleren Fasern werden die Fibillen oft varicös, zerfallen dann in dicke Stäbchen, die zuerst noch die Anordnung in Längsreihen beibehalten und gehen dann in kleinere und grössere Klümpchen über, welche mitunter lebhafte Brown'sche Bewegung zeigen. Die Fibillen der colossalen Fasern biegen sich mitunter derart zusammen, dass an einer Stelle der Fasern ein Knäuel von in Körnchen zerfallenden Fäden zu liegen kommt, während an anderen Stellen die Faser homogen erscheint. Viele Bilder, welche der zersetzte Inhalt der Nervenfaser ausser den hier erwähnten zeigt, sind schon von Haeckel treffend beschrieben worden.

Um die frischen Nervenfasern, welche ich in ganz übereinstimmender Weise beim Flusskrebs wie beim Hummer gesehen habe, in möglichst grosser Zahl zu erhalten, muss man das Object einem noch lebhaften Thiere entnehmen und mit ganz besonderer Vorsicht und Schonung präpariren. Es ist zu empfehlen, längere Stücke der Commissuren oder ein ganzes Ganglion unter das Mikroskop zu bringen, denn ich habe gefunden, dass das Eindringen des Krebsblutes von der Schnittstelle aus hinreicht, die feine Structur der Nervenfasern zu zerstören. Man kann oft sehen, dass die nämliche Faser, welche in dem grösseren Theil ihrer Strecke bis zum Eintritt ins Ganglion noch geradlinige Fibillen zeigt, an der Schnittstelle ein Stückchen nach aufwärts davon nur mehr Körner und unregelmässige Klumpen enthält. Auch ist es Regel, dass nur das erste Ganglion, das man dem lebenden Thiere entnimmt, alle Fasern in dem Zustande zeigt, welchen ich als den frischen beschrieben habe. Das zweite, einige Minuten später herauspräparirte lässt nur wenige unveränderte Fasern erkennen; die später untersuchten Ganglien und Nervenstücke vielleicht blos homogene oder granulirte Elemente. Demnach wäre auch das Krebsblut nicht als absolut unschädliche Zusatzflüssigkeit zu bezeichnen. Es wird bei dieser ungemein grossen Zerstörbarkeit der Nervenfasern begreiflich, dass man bei jeder Präparation einigermassen auf den Zufall angewiesen ist, um ausschliesslich unveränderte Elemente zu Gesichte zu bekommen. Doch habe ich jedesmal, wenn meine Ueberzeugung durch eine Reihe von missglückten Präparaten erschüttert worden war, durch einen erneuerten Versuch unter günstigeren Bedingungen

mich immer wieder von dem Vorhandensein der beschriebenen Structurverhältnisse versichern können.

Die grosse Hinfälligkeit der Fibrillen in den Nervenfasern erklärt hinreichend die ungenügenden Beobachtungen der Autoren sowie das granulirte Aussehen der Nervenfasern nach Behandlung mit Reagentien. Doch verhalten sich nicht alle Nervenfasern oder alle Stellen derselben Faser in dieser Hinsicht gleich. An dem als Ausläufer beschriebenen Übergangsstücke zwischen Nervenzelle und Faser ist die fibrilläre Structur in hohem Grade haltbar. Wenn man an einem Ganglion keine einzige fibrilläre Faser mehr erblicken kann, reicht gewöhnlich ein gelinder Druck hin, um der noch deutlich fibrillären Zellfortsätze ansichtig zu werden. Auch wenn man erst 24 Stunden nach dem Tode des Thieres untersucht, sind die feinen Fibrillen der Zellfortsätze oder Anfangsstücke der Fasern gut zu erkennen. Dieselben überdauern auch die Einwirkung von Reagentien und sind an Überosmium- und Chromsäurepräparaten mehreren Autoren, so zuletzt Krieger,¹ aufgefallen.

Wenn man aber mit Rücksicht auf den Widerspruch der meisten neueren Autoren (Leydig, Waldeyer, Dietl etc.) mit Ausnahme von Claus² die Nervenfaser der Bauchganglienkette nicht als unmittelbare Fortsetzungen der Nervenzellausläufer gelten lassen will, so ist auf ein anderes Object zu verweisen, an dem die fibrilläre Structur der Nervenfasern sich viel widerstandsfähiger zeigt und demgemäß leichter zu bestätigen ist. Es sind dies die Fasern der sympathischen, den Magen umspinnenden Geflechte, welche besonders in einem spindelförmigen, dem Magen aufliegenden Ganglion sich mit grosser Sicherheit zu Zellen verfolgen lassen.³ (Ganglion *e* in Fig. 1 und 2 auf Brandt's Taf. IV.) Diese von einer dicken Scheide umgebene und im frischen Zustande förmlich, wie Haeckel⁴ beschreibt, „aus dem Bindegewebe hervorleuchtenden Fasern“ zeigen die fibrilläre Structur

¹ l. c. pag. 9.

² Claus, Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Tom. II.

³ J. F. Brandt, Remarques sur les nerfs stomato-gastriques etc. Annal. des scienc. naturell. 1836.

⁴ l. c. pag. 11.

aufs Schönste und werden, vielleicht wegen der leichteren Präparation, vielleicht auch in Folge ihrer dickeren Hüllen häufiger als die Fasern des Bauchmarks unversehrt erhalten. (Fig. 3.)

Ich darf nicht versäumen hervorzuheben, dass ausser den Fibrillen ein anderer von allen Beschreibern ausser Waldeyer anerkannter Bestandtheil im Inhalt der Nervenfasern zu sehen ist. Da jede einzelne Fibrille von den anderen isolirt erscheint, muss man eine homogene Substanz annehmen, welche die Zwischenräume zwischen den einzelnen Fibrillen und zwischen der Fibrillenmasse und der Scheide ausfüllt. In den Zellfortsätzen ist diese Substanz mächtiger und drängt die Fibrillen auseinander; ich werde zeigen, dass sie sich mit etwas veränderten Eigenschaften in den Zellleib fortsetzt. Das helle Aussehen der colossalen und einiger minder breiten Nervenfasern ist meiner Ansicht nach ebenfalls nur durch Anhäufung dieser Substanz zwischen Scheide und Fibrillenbündel verursacht. Leydig¹ möchte die helle Substanz der colossalen Fasern dem Mark in den Nervenfasern der Wirbelthiere gleichstellen, aber beide Substanzen treffen in keiner Eigenthümlichkeit zusammen. Die homogene Masse der colossalen Fasern ist wenig glänzend, schwärzt sich nicht auffällig mit Überosmiumsäure und ist durch nichts vom Fibrillenbündel geschieden, steht vielmehr mit der Substanz zwischen den einzelnen Fibrillen in unmittelbarem Zusammenhange, und ich möchte sie als identisch mit derselben auffassen. Ich muss also Waldeyer² zustimmen, dass die colossalen Nervenfasern nicht als besondere Fasergattung aufzustellen sind und kann mit Remak nur die homogene Masse zusammt dem Fibrilleninhalt dem Axencylinder der Wirbelthiere gleichstellen. Weshalb die Zwischensubstanz in den colossalen Fasern in so grosser Menge auftritt, lässt sich wohl so lange nicht verstehen, als nicht das Verhalten der letzteren zu den Nervenzellen erkannt ist.

Der Inhalt der Nervenfasern des Flusskrebses, und zwar sowohl der Fasern des Centralorgans als der peripheren Nerven und der sympathischen Geflechte, besteht also aus geradlinigen,

¹ Histologie pag. 59 und Zur Anatomie von *Coccus hesperidum*, Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 1853.

² I. e. pag. 207.

isolirten, in eine homogene Substanz eingebetteten Fibrillen von sehr grosser, aber nicht an allen Stellen gleicher Hinfälligkeit.

III.

Die in der Literatur vorhandenen Angaben über die Nervenzellen des Krebses gestatten eine kurze Zusammenfassung. Es ist hier wiederum Remak, der eine für die Erkenntniss der Structur grundlegende Beobachtung am frischen Gewebe gemacht hat. An die Erörterung, welche Bedeutung das centrale Fibrillenbündel habe, anknüpfend, sagt er in den Neurologischen Erläuterungen:¹ „Wo nämlich ein feineres Rohr (*p*), in welchem man blos pulvriegen und keinen fasrigen Inhalt unterscheidet, in eine Ganglienkugel übergeht, erkennt man zuweilen in der letzteren (*r*), dass sehr zarte, granulirte, den Rand umkreisende Fasern die Substanz der Kugel zusammensetzen und sich an der Übergangsstelle der Kugel in das Rohr sammelnd eine Fortsetzung des pulvrigen Inhaltes des letzteren bilden. Daraus wird es um so wahrscheinlicher, dass auch die dünneren Röhren einen fasrigen Inhalt haben, welcher nur der grösseren Zartheit wegen leichter in eine pulvrige Masse zerfällt.“

Remak's Fig. 9 auf Taf. XX stellt dieses Verhältniss in schematischer Weise dar.

Auch Walter² beschreibt den Inhalt der grossen Nervenzellen als concentrisch geschichtet und dunkelkörnig und gibt auf Tafel III seines Werkes mehrere ziemlich gelungene Abbildungen dieser Structur, ohne dieselbe einer eingehenden Erörterung zu unterwerfen.

Dietl³ hat die concentrische Streifung des Zellleibes an Osmium-Präparaten gesehen. Er ist geneigt, dieselbe auch für das frische Gewebe anzunehmen. Dieselbe „arrangirt sich“ — nach Dietl's Ausdruck — „um den Kern und setzt sich stets auf den Fortsatz der Nervenzelle, welcher sich ja aus dem Protoplasma derselben entwickelt, ununterbrochen fort.“

¹ Müller's Archiv 1844, pag. 469.

² l. c. pag. 29.

³ l. c. pag. 7.

Krieger¹ konnte dieselbe Structur nur an durch Reagentien veränderten Stellen sehen; er fand das Protoplasma der Ganglienzellen im frischen Zustande „feinkörnig, sonst aber vollkommen homogen“.

Die anderen, schon bei der Literatur der Nervenfasern erwähnten Autoren äussern sich entweder blos über die Consistenz des Zelleibes oder bezeichnen die Zelle als granulirt, feinkörnig u. dgl. Waldeyer² bestreitet ausdrücklich die von Walter beschriebene Schichtung des Protoplasmas. Yung nennt in ganz besonders ungenauer Weise den Inhalt der Nervenzellen in allen Punkten identisch mit den der Nervenfasern.

Der Kern der Nervenzellen wird übereinstimmend als kugeliger, von dicker Membran begrenzter Körper beschrieben, dessen Inhalt entweder homogen oder feinkörnig erscheint. Das Vorkommen von zwei oder drei stark glänzenden, kugeligen Kernkörpern ist von den meisten Beobachtern erkannt worden.

Von vielen Autoren (Dietl, Krieger, Walter etc.) werden verschiedene Arten von Nervenzellen aufgestellt, welche sich durch die Anzahl der Fortsätze, das relative Massenverhältniss von Kern und Zelleib und andere Merkmale von einander trennen lassen sollen. Ich gehe auf diese Eintheilungsversuche nicht ein, weil ich glaube, dass uns die wesentlichen Kriterien für eine Klassificirung der Nervenzellen gegenwärtig fehlen, und wende mich zur Darstellung der Beobachtungen, welche ich an den grossen Zellen der Bauchganglienkette und an den Zellen des schon erwähnten spindelförmigen Magenganglions gemacht habe.

Ich muss vorausschicken, dass ich ganz unzweifelhafte Kennzeichen des überlebenden Zustandes an den Nervenzellen gefunden habe, welche bei der Beschreibung des Kernes und seines Inhaltes angeführt werden sollen. Im Zelleib frischer Nervenzellen aus dem Gehirn oder einem Ganglion des Flusskrebses erkennt man leicht die zuerst von Remak geschene Structur, welche einer eingehenden Untersuchung würdig erscheint. Das Protoplasma der Zelle zeigt bei schwacher Ver-

¹ l. c. pag. 8.

² l. c. pag. 230.

grösserer ein eigenthümlich mattes, wie chagrinirtes Ansehen, das man bei oberflächlicher Betrachtung wohl als „granulirt“ bezeichnen könnte. Aber wenn man bei stärkerer Vergrösserung aufmerksamer prüft, ist man erstaunt, kaum ein einziges isolirtes Körnchen im Zellleibe zu begegnen. Vielmehr erkennt man jetzt deutlich eine Streifung, welche einerseits um den Kern concentrisch, andererseits gegen den Fortsatz der unipolaren Zelle convergirend verläuft. An einen schaligen oder geschichteten Bau des Zellleibes zu denken, verbietet die Beobachtung, dass jene Streifen niemals ganze Kreise, sondern immer nur kleine Bogenstücke darstellen. Fasst man einen einzelnen Streifen in's Auge, so merkt man, dass er nach kurzem Verlaufe abbricht; die helleren Zwischenräume, welche gestatten, ihn isolirt zu erkennen, sind entfallen, und der eine Streif mit einem anderen zusammengetroffen. Ich kann dieses Bild nicht anders auffassen, als dass man es hier mit zarten Strängen zu thun hat, welche ein Netz mit gestreckten, um den Kern concentrisch angeordneten Maschenräumen bilden. Gegen den Fortsatz hin ist dieses Netz offen, wie wenn ein gestrickter Beutel über einen Spielball gezogen ist. Im Fortsatz der Nervenzelle treten die Stränge zusammen und gehen unmittelbar jeder in eine Fibrille der Nervenfaser über. Es wäre incorrect zu sagen, die Fibrillen der Nervenfaser setzen sich auseinanderfahrend in die Zelle fort und umspannen den Kern, denn das optische Ansehen der Protoplasmastränge im Zellleibe ist ein ganz anderes als das der Fibrillen. Die Stränge sind breiter als die Fibrillen, ungleich breit an verschiedenen Stellen, rauh und an den Rändern verschwommen, während die Fibrillen als feine, aber scharf gezeichnete Linien erscheinen.

Im Übergangsstück zwischen Zelle und Faser nehmen die Fibrillen allmälig die Eigenschaften der Stränge an; sie fahren auseinander, werden rauher und breiter, scheinen aber noch nicht mit einander zu anastomosiren. Andere faserige Bildungen als die beschriebenen Stränge finden sich in der Zelle nicht. Einige Fibrillen lassen sich etwas weiter als andere in den Fortsatz verfolgen; in der Zelle selbst erscheint keine einzige mehr mit den Eigenthümlichkeiten, welche sie in der Nervenfaser auszeichneten.

In manchen Zellen ist ein Übergangsstück zwischen Zellleib und Nervenfaser nicht vorhanden; die Nervenfaser entspringt in

anderer, sehr eigenthümlicher Weise. Dieselbe schmiegt sich nämlich in Gestalt eines hellen Halbringes der Peripherie der Zelle an, um dann in's Innere des Zellleibes einzutreten. (Vgl. Fig. 1 und 5.) Dabei liegen die Hülle der Nervenfaser und die Wandschicht der Zelle in einer Flucht. Krieger,¹ welcher dieses Verhältniss bereits beobachtet hat, bemerkt mit Recht, dass dadurch mitunter ein Kernfortsatz vorgetäuscht werden kann. Er fügt aber hinzu: „Ich möchte jedoch diesen Bildern keine zu grosse Beweiskraft zuschreiben, da die Zellen, an denen sie auftreten, meist schlecht erhalten sind.“

Die im Vorigen beschriebene, durch Zeichnung nur schwer zu versinnlichende Structur der Zelle — ich muss zugestehen, dass meine Abbildungen dieselbe nur sehr unvollkommen wiedergeben — kommt dem Elemente im Gehirn und in der Bauchganglienkette zu. Die Nervenzellen der sympathischen Magen- und Darmganglien bieten ein etwas anderes Bild. Sie sind zwar ebenfalls wie chagrinirt und frei von Körnchen, aber die Streifung, insbesondere die concentrische, ist oft minder deutlich und ich muss bekennen, dass ich ohne den Vergleich mit den Zellen des Gehirns und der Bauchganglien dieselben nicht recht zu beschreiben wüsste. Ich glaube aber, dass die Annahme einer dichteren Anordnung der Netzstränge des Protoplasmas der Erscheinung der sympathischen Zellen gerecht zu werden vermag. Die Ausbreitung und Einstrahlung der Fibrillen des Fortsatzes in die Zelle weist mancherlei, wie es scheint, unwesentliche Modificationen auf, z. B., dass die Fibrillen im Übergangsstück, ehe sie auseinanderfahren, einen Wirbel bilden; dass oft eine Anzahl von Fibrillen eine längere Strecke zu einem Bündel vereinigt bleibt u. dgl. An den bipolaren Zellen, welche neben den unipolaren mit getheiltem Fortsatz zahlreich unter den sympathischen Elementen vorkommen, sieht man am besten, dass mehrere Fibrillen ganz nahe der Oberfläche der Zelle verlaufen; niemals gelingt es aber, eine solche oberflächliche Fibrille aus dem einen Fortsatz durch die Zelle hindurch in den anderen zu verfolgen. Es geht daraus hervor, dass das Schicksal der Fibrillen in den sympathischen Zellen dasselbe ist, wie in den Zellen der Bauch-

¹ I. c. pag. 9.

ganglien: nach kurzem isolirtem Verlaufe gehen sie in die Substanz des Zellleibes über. Einige Male beobachtete ich frische sympathische Nervenzellen, deren Fortsatz, nachdem er die Zelle verlassen hatte, in eine zweite, kleinere und kernlose Anschwellung eintrat. Diese aus dunklerer Substanz bestehende und von den Fibrillen durchsetzte Anschwellung war durch einen ganz kurzen Hals mit der Nervenzelle verbunden und sah einem abgeschnürtten Stücke derselben gleich. Key und Retzius bilden in ihren „Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes, Zweite Hälfte 1876“ in Fig. 17 auf Taf. XIX eine Zelle mit solchem Abschnitt aus dem Sympathicus der Katze ab und bezeichnen dieselben als „eingeschnürt“. Auch die Fig. 234 der Technischen Histologie von Ranzier (fünfte Lieferung 1879, pag. 663 der deutschen Übersetzung) zeigt eine ähnlich gebildete Zelle aus einem Spinalganglion des Rochen.

Der Kern erscheint in vielen überlebenden Zellen als ein hyaliner, undeutlich begrenzter Körper, doch bildet sich gewöhnlich nach kurzem Verweilen unter dem Mikroskop eine feine Linie als Grenze des nun rundlichen Kernes aus. Die meisten nach anderen Kennzeichen als lebensfrisch zu bezeichnenden Zellen zeigen eine solche Grenzlinie des Kernes von Anfang an, welche aber immer von der dicken, als Durchschnitt der Kernmembran beschriebenen Linie in abgestorbenen Zellen zu unterscheiden ist. Im Inneren des Kernes der Hirn- und Bauchganglienzellen finden sich gewöhnlich zwei, seltener drei rundliche, stark glänzende Kernkörper und außerdem eine wechselnde Anzahl von sehr verschieden gestalteten, bisher in Nervenzellkernen noch nicht beschriebenen Bildungen. (Vgl. Fig. 1, 2, 4 a und b, und 5.) Dieselben sind entweder kurze, dicke Stäbchen oder lange, dünne, den ganzen Kern durchsetzende, gerade oder gewundene Fäden, oder winkelig geknickte, gegabelte, oft sehr zierliche Körper. Mitunter treten mehrere dieser Intranucleolargebilde zu sehr complicirten Figuren zusammen, deren Arme in verschiedenen Ebenen liegen. Bei *Squilla mantis* fand ich einmal in jedem Nervenzellkerne eine schöne, aus zwölf und mehr Gliedern bestehende Rosette, beim Flusskrebs manchmal fünf- und sechsstrahlige Sterne. In den sympathischen Zellen des Flusskrebses konnte ich blos die kurzen, dicken Stäbchen wiederfinden,

auch habe ich mehrmals diese neuen Kerngebilde selbst in den centralen Nervenzellen vermisst. Sonst konnte ich mich überzeugen, dass dieselben bei grossen und kleinen Exemplaren im Sommer wie im Winter vorkommen, und zwar bei einigen Thieren sehr reichlich, bei anderen in geringer Anzahl.

Beide Arten von Kerngebilden, die rundlichen wie die unregelmässig gestalteten, zeigen Bewegungsscheinungen und Formveränderungen, welche mir als Beweis für den überlebenden Zustand der untersuchten Elemente dienten. Die Veränderungen der grossen rundlichen Kernkörper beschränken sich auf einen langsamem Wechsel der fleckigen Zeichnung, welche an ihnen ersichtlich ist, und auf geringe Verschiebungen ihres Ortes im Kern. Die letzteren sind nur unter gewissen Bedingungen deutlich zu erkennen, z. B. wenn die gewöhnlich der Kernwandschicht nahe liegenden Kernkörper einander im Gesichtsfelde überschneiden, so dass von dem tiefer liegenden nur ein Abschnitt sichtbar bleibt. Die Fig. 4 *a* und *b* stellt einen solchen Kern dar, in welchem das obere Kernkörperchen allmälig über das untere rückte, bis es dieses ganz verdeckt hatte.

Viel auffälliger sind die Veränderungen der unregelmässigen Kerngebilde. Bei winkelig geknickten Stäben ändert sich der Winkel zwischen den einzelnen Gliedern; bei sternförmigen Figuren die Stellung der einzelnen Strahlen zu einander. Wo mehrere solche Figuren in einem Kerne vorhanden sind, nähern und entfernen sie sich von einander; von einem mehrfach gewundenen Faden taucht bald hier, bald dort eine Umbiegung oder ein freies Ende auf. Mitunter scheint eine complicirte Figur zu zerbrechen, indem ein Verbindungsstück zwischen zwei Theilen derselben zuerst dünner, dann unsichtbar wird; manchmal trifft man auf deutlich getrennte Stücke, welche noch in einer Linie liegen, als ob sie früher vereinigt gewesen wären. (Vgl. Fig. 1.) Ein Stück einer Figur scheint sich der Oberfläche des Kernes zu nähern, ein anderes von ihr zu entfernen. Es erscheinen neue Stäbchen, von denen man nicht weiss, ob sie mit schon vorher sichtbaren zusammenhängen oder isolirt sind. Es ist nicht meine Absicht, alle Mannigfaltigkeiten in der Erscheinung dieser schönen Gebilde zu beschreiben; das Wesentliche bleibt, die Thatsache ihrer grossen Veränderlichkeit zu constatiren.

Die beschriebenen Veränderungen gehen manchmal so rasch vor sich, dass es schwer ist, irgend ein bestimmtes Aussehen des Kernes durch Zeichnung festzuhalten; andere Male so langsam und allmälig, dass man erst nach Minuten einen Wechsel in der Erscheinung oder Lage der Kerngebilde constatiren kann. Oft genug erscheinen dieselben ruhend; doch ist man dann begreiflicherweise nicht in der Lage, die Vermuthung, dass der Zellkern seine Lebenseigenschaften zu verlieren beginne, zurückzuweisen.

Vielleicht bezieht sich auf diese Art von Kernkörpern eine alte Angabe von Will¹ in dessen vorläufiger Mittheilung „Über die Structur der Ganglien und den Ursprung der Nerven bei wirbellosen Thieren“: „In den Nervenkörpern von *Astacus fluvialis* sah ich öfters statt des gewöhnlichen feingekörnten Kernes der inneren Zelle 2, 3 auch 4 cylindrische, auf beiden Seiten mit einer stumpfen Spitze versehene und etwas gekrümmte Körperchen, welche Krystallen nicht unähnlich waren“. Die Bemerkung „statt des Kernes“ würde darauf zu deuten sein, dass Will frische Zellen, an denen die deutliche Kernmembran fehlte, beobachtet hat.

Auch das Studium des Absterbens der Zellen gewährt einige Aufschlüsse über die Structur derselben. Wenn die Elemente einige Zeit der Beobachtung unterworfen waren, oder bei der Präparation beschädigt worden sind, tritt eine Reihe von Bildern auf, deren Zurückführung auf den sie verursachenden Insult nur in wenigen Fällen gelingt, so dass ich bei der Beschreibung derselben von der Verfolgung dieses Zusammenhangs Umgang nehmen will. An den grossen unipolaren Zellen erscheint eine oft sehr breite, einen grösseren oder geringeren Theil der Zellperipherie einnehmende Zone, welche durchaus homogen und dem Kerninhalt ähnlich ist. Ich möchte hierin keine Quellung des Protoplasmas erblicken, weil keine Volumszunahme der Zelle damit verbunden ist. Vielmehr glaube ich, dass diese homogene Zone durch den als „Zwischensubstanz“ beschriebenen Bestandtheil des Zellleibes gebildet wird, aus welcher die netzförmige, dunklere Substanz sich gegen den Kern zurückgezogen hat. Es finden sich auch häufig genug Zellen, an denen zwei homogene

¹ Müller's Archiv 1844, pag. 80.

Randpartien durch einen dünnen Strang dunklerer, genetzter Substanz, welcher noch an der Peripherie festgehalten ist, getrennt werden. Recht auffällig sind die Massen hyaliner Substanz, welche sich an den sympathischen Zellen, der concentrisch geschichteten Zellscheide anliegend, finden. (Fig. 3 *hm.*) Ihr vorwiegendes Vorkommen an der Stelle, wo sich der Fortsatz der Nervenzelle entwickelt, der stärkere Glanz und das Auftreten in Zellen, welche sonst keine Zeichen des Absterbens bieten, lassen es überhaupt zweifelhaft erscheinen, ob sie nicht vielmehr normale, der lebenden Zelle eigentümliche Bildungen sind. Dazu kommt, dass ich dieselben an sympathischen Zellen nie während der Beobachtung auftreten sah.

Das Protoplasma der Nervenzellen im Gehirn und den Bauchganglien wird unter den Augen des Beobachters körnig, die netzförmige Structur immer mehr undeutlich; doch erhalten sich Andeutungen der concentrischen Streifung noch dann, wenn die Zelle sonst keine andere Ähnlichkeit mit einer überlebenden zeigt. Zellen, welche bei der Präparation verletzt wurden — und diese bilden die weitaus überwiegende Mehrheit — haben ein gleichmässig gekörntes Protoplasma, meist ohne Spuren von concentrischer Streifung. Hat man zufällig die Nadelspitzen in die Substanz einer Zelle selbst eingesetzt, so erscheint deren Protoplasma an den verletzten Stellen zu feinen Fäden ausgezogen, welche mit kleinen Klümpchen oder Körnchen besetzt sind. Diese Beobachtung zeigt, dass dem Protoplasma ein nicht geringer Grad von Conhaerenz eigen ist; eine leichtflüssige Masse könnte unmöglich diese Bilder geben. Dass man die so misshandelten Zellen nicht mit den multipolaren, von denen später die Rede sein wird, verwechseln darf, scheint vielleicht unnöthig zu bemerken.

Die sympathischen Zellen werden beim Absterben ebenfalls körnig, oder zeigen, besonders wenn die Hülle des Ganglions abpräparirt wurde, das von Leydig¹ für andere Objecte beschriebene „grobbröckelige“ Ansehen: dunklere Kugeln feingekörnter Masse in einer helleren Umgebung.

Wie verschieden sich die Kernmembran selbst an anscheinend überlebenden Zellen verhält, ist schon oben erwähnt worden.

¹ Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. 1864, pag. 85.

Hervorzuheben ist jedoch, dass in frischen Zellen entweder keine, oder eine nur sehr feine Grenzlinie des Kernes sichtbar wird, während der Kern der abgestorbenen Zelle eine dicke, doppelt contourirte, eigentliche Kernmembran zeigt. Der Kerninhalt misshandelter Zellen erscheint fein granulirt, der frischer Zellen wird es allmälig, während gleichzeitig die rundlichen Körperchen sich schärfer contouriren, und die Stäbchen, Rosetten u. dgl. blässer, undeutlicher werden und endlich ganz verschwinden. Nur einzelne kurze, dicke Klümpchen sind auch im granulirt gewordenen Kerne zu sehen. Mehrmals sah ich, wie im Kerne einer zur Beobachtung gelangten Zelle die Körnchen sich vergrösserten, zu groben, abgerundeten Klumpen heranwuchsen und endlich in eine heftige Bewegung in der nun dickwandigen Kernblase geriethen.

Aus den bisher beschriebenen Veränderungen, welche die überlebende Nervenzelle beim Absterben erleidet, erklärt sich das Bild der mit Reagentien behandelten Zelle und die darauf gegründete Beschreibung vieler Autoren. Die verschiedenen Bestandtheile der Zelle sind in ähnlicher Weise, wie es sich für die Nervenfaser ergeben hat, in verschiedenem Grade haltbar. Die concentrische Streifung im Protoplasma wird unter günstigen Umständen durch Reagentien mit etwas verändertem Charakter erhalten; daher dieses Structurverhältniss auch von mehreren Autoren, wie bereits erwähnt, beschrieben und abgebildet wurde. Die nicht kugeligen Kerngebilde scheinen gegen mechanische oder chemische Insulte ganz besonders empfindlich zu sein; dem entspricht auch der Umstand, dass sie den früheren Untersuchern entgangen sind.

Die Ergebnisse meiner Beobachtungen über die Nervenzellen des Flusskrebses lassen sich also folgendermassen zusammenfassen: Die Nervenzellen im Gehirn und in der Bauchganglienkette bestehen aus zwei Substanzen, von denen die eine, netzförmig angeordnete, sich in die Fibrillen der Nervenfasern, die andere, homogene in die Zwischensubstanz derselben fortsetzt. Der Kern der Nervenzelle besteht aus einer gegen den Zellleib nicht scharf abgegrenzten, homogenen Masse, in welcher geformte Bildungen von verschiedener Gestalt

und Haltbarkeit sichtbar sind. Diese Inhaltskörper des Kernes zeigen Form- und Ortsveränderungen, durch welche der überlebende Zustand der Zelle dargethan wird.

Es ist nochmals hervorzuheben, dass die Bilder, auf welche sich diese Darstellung des Baues der Nervenzellen gründet, in den meisten Präparaten nur in geringer Anzahl gefunden werden, während die Mehrzahl der Elemente den Beschreibungen anderer Autoren mehr oder minder entspricht. Doch hat die Untersuchung des frischen Nervengewebes den besonderen Vortheil, dass sie zu entscheiden erlaubt, welche Bilder dem überlebenden und welche dem abgestorbenen Zustande der Elemente angehören.

Denselben Bau, wie an den grossen unipolaren, konnte ich einige Male auch an grossen multipolaren Zellen beobachtet, welche ich aus der Bauchganglienkette des Flusskrebses isolirte. An den letzteren zeigte sich auch eine Verschiedenheit der Fortsätze, welche ganz analog den von Deiters an manchen Zellen des nervösen Centralorgans der Wirbelthiere entdeckten Verhältnissen ist. Einer der Fortsätze nämlich war von seinem Ursprunge an dreh rund und heller als die Substanz des Zellleibes; er war in allen Stücken den in Fig. 1 und 5 abgebildeten Fortsätzen unipolarer Zellen ähnlich. Die anderen Fortsätze erschienen platt und verschmälerten sich allmälig; an einem war eine Theilung bemerkbar; ihre Substanz war so dunkel wie die des Zellleibes, aber sie zeigte, wie der hellere Zellfortsatz, isolirte, parallel laufende Fibrillen. Diese Beobachtung, welche überdies darthut, dass die Zwischensubstanz der Nervenfasern von der der Zellen verschieden ist, konnte ich leider nur zweimal machen und weiss auch nicht den Ort anzugeben, an welchem sich diese mit aller Sicherheit erkannten multipolaren Zellen vorfinden.

IV.

Es ist zwar nicht gestattet, die an dem Nervengewebe des Flusskrebses erkannte Structur von ungewisser physiologischer Bedeutung ohne weitere Erwägung auf die entsprechenden Elemente anderer Thiere zu übertragen; aber so lange endgiltige Ergebnisse der Untersuchung es nicht verbieten, darf man doch

an der Möglichkeit festhalten, dass die beschriebene Structur der Nervenfasern und Nervenzellen nicht dem Flusskrebs und seinen nächsten Verwandten eigenthümlich, sondern die allgemeine Structur des Nervengewebes sei. Die Betrachtung der in der Literatur niedergelegten Beobachtungen weist nämlich dieselben Controversen, welche beim Nervengewebe des Flusskrebses durch Beobachtung überlebender Zellen entschieden und theilweise auch erklärt werden konnten, für das Nervengewebe der meisten anderen Wirbellosen und Wirbeltiere nach, ohne dass auf diesem weiteren Gebiete bisher die Entscheidung erfolgt wäre. Unter solchen Verhältnissen kann die sichere Kenntniss des Nervengewebes bei einem einzigen Thiere auch für die Beurtheilung der für die anderen Thiere schwebenden Fragen von Werthe sein.

Ich halte es für überflüssig, die ganze mit Ehrenberg und Valentin beginnende Reihe der Autoren über die Structur des Nervengewebes hier nochmals aufzuführen. Es scheint mir hinzu reichen, wenn ich mich auf einige allgemeine Bemerkungen und auf die Hervorhebung jener Angaben beschränke, welche mit meinen Beobachtungen am Flusskrebs übereinstimmen. Denn aus einer solchen Prüfung der Literatur können sich doch nur Fingerzeige für die Auffassung der einander widersprechenden Behauptungen ergeben. Die endliche Aufklärung, ob es eine gemeinsame Structur der Nervenzellen und Nervenfasern in der Thierreihe gebe, und welches diese sei, kann nur durch neue Untersuchungen gewonnen werden.

Die Nervenfasern wirbelloser Thiere sind vielleicht eben so oft als fibrillär wie als homogen oder granulirt beschrieben worden. In der grossen, bereits mehrmals erwähnten Arbeit von Waldeyer über den Axencylinder wurde die Zusammensetzung aus Fibrillen für die peripheren und centralen Elemente aller Classen der Wirbellosen gelehrt; auch die letzte, sorgfältige Untersuchung des Nervengewebes wirbelloser Thiere durch Hans Schultze,¹ welche sowohl die Bilder im frischen Zustande als nach Anwendung von Reagentien berücksichtigt, gelangt zu

¹ H. Schultze, Die fibrilläre Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Archiv für mikrosk. Anat. XVI, 1879.

Sitzb. d. mathem.-naturw. Cl. LXXXV. Bd. III. Abth.

3

demselben Ergebniss. Dagegen ist der Widerspruch solcher Beobachter zu erwähnen, welche wie Hermann¹ und Solbrig² sich auf ein einziges Thier oder eine Thierelasse als Untersuchungsobject beschränkt haben. Es ist nicht wahrscheinlich, dass diese Widersprüche von der Verschiedenheit der untersuchten Objecte herzuleiten seien; denn in der Regel findet ein Beobachter, welcher seine Untersuchungen auf mehrere Thierklassen ausdehnt, übereinstimmende Structurverhältnisse für die so verschiedenen Objecte, während dasselbe Object meist verschiedenen Beobachtern Anlass zu ganz abweichenden Beschreibungen gibt.

Um Missverständnissen vorzubeugen, muss ich daran erinnern, dass nicht alle faserigen Elemente im Nervensystem wirbelloser Thiere als „Nervenfasern“ bezeichnet werden können. Waldeyer hat zuerst hervorgehoben, dass an vielen Orten selbständige, isolirbare Nervenfasern mangeln und die Nervenstämme aus feinen Fibrillen bestehen, welche durch Dissepimente, die von einer gemeinsamen Scheide ausgehen, in dickere oder dünnerne Bündel zerlegt werden. Die fibrilläre Zusammensetzung des Inhalts dieser Abtheilungen in den Nervenstämmen ist seither von vielen Autoren und auch von solchen, welche, wie Hermann, die „Nervenfasern“ als homogen beschreiben, bestätigt worden.³ Eine ähnliche Anordnung der faserigen Nervensubstanz scheint im Opticus und anderen Hirnnerven des Krebses vorzuliegen. Diese Elemente, welche mit den von mir beschriebenen Fasern des Flusskrebses nicht direct vergleichbar sind, wurden also von den meisten neueren Autoren in übereinstimmender Weise aufgefasst und gaben zu der Aufstellung der „Primitivfibrille als letztes Structurelement der Nervenfasern“ Anlass. In der Beschreibung der eigentlichen, mit selbständiger Scheide versehenen Fasern zeigt sich dagegen ein Mangel an Übereinstimmung der verschiedenen Untersucher, welcher durch neue Beobachtungen eine

¹ E. Hermann, Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis. Gekrönte Preissschrift. München 1875.

² Solbrig, Über die feinere Structur der Nervenelemente bei den Gasteropoden. Gekrönte Preissschrift. 1872.

³ Vgl. Hermann, l. c. pag. 50 u. ff.; H. Schultze, l. c.; Dietl l. c. pag. 14 u. ff.; Krieger, l. c. pag. 15.

ähnliche Aufklärung finden dürfte, wie sie hier für den Flusskrebs gegeben worden ist.

Es ist bekannt, dass auch die Structur der Nervenfasern bei den Wirbelthieren bisher nicht genügend festgestellt ist. Die blassen, marklosen Fasern sind schon von ihrem Entdecker, Remak,¹ als aus feinen Fibrillen bestehend beschrieben worden; und die Thatsache, dass ähnliche blassen Fasern im Embryonalleben an Stelle der markhaltigen sich finden, spricht zu Gunsten derselben Structur der letzteren Fasern. Auch ist, seitdem Waldeyer² das Resultat seiner Untersuchungen über den Axencylinder der Wirbelthiere in dem Satze zusammenfasste: Der Axencylinder sei nach Ursprung, Endverhalten und chemischen Reactionen dem Fibrillenbündel der Evertebraten homolog, doch sei es bisher nicht gelungen, ihn histologisch in Fibrillen zu zerlegen, von M. Schultze und anderen Beobachtern sowohl eine Längsstreifung des Axencylinders als auch ein Zerfall desselben in feine Fibrillen an verschiedenen Örtlichkeiten des Nervensystems nachgewiesen worden. Doch ist noch immer unerklärt, warum diese vermutete fibrilläre Structur an der bei weitem grössten Anzahl markhaltiger Nervenfasern nicht ersichtlich ist, und es bleibt zweifelhaft, ob die beobachtete Längsstreifung alle Male auf Fibrillen zu beziehen sei, und ob diese Fibrillen sich in der ganzen Strecke des Nerven vorfinden. Selbst der neueste Beobachter H. Schultze,³ der entschiedenste Verfechter der fibrillären Structur, kann doch nur aussagen, dieselbe an der lebenden Faser „andeutungsweise“ gesehen zu haben. Auf die von H. D. Schmidt⁴ und Arndt⁵ aufgestellte Ansicht, dass der Axencylinder aus homogener Substanz, in welcher Körnchen in bestimmter, überdies noch durch die Thätigkeit des Nerven beeinflusster Anordnung enthalten sind, glaube ich keinen Werth legen zu sollen, da dieselbe nichts anderes, als eine ziemlich

¹ Remak, *Observationes anatom. et microsc. de system. nerv. struct.* Berolini 1838.

² I. e. pag. 207.

³ H. Schultze, *Axencylinder und Nervenzelle.* Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1878.

⁴ Jahresbericht von Hofmann-Schwalbe. 1874.

⁵ Arndt, *Etwas über die Axencylinder der Nervenfasern.* Virchow's Archiv, Bd. LXXVIII. 1879.

willkürliche Ausdeutung der durch gewisse Reagentien hervorgebrachten Bilder zu sein scheint. Die von Arndt an diese Auffassung geknüpften physiologischen Bemerkungen entziehen sich dem Beweise ebenso sehr wie der Widerlegung.

Von den Einwendungen gegen die fibrilläre Zusammensetzung des Axencylinders sind besonders die von Fleischl¹ und Boll² erwähnenswerth. Nach den Untersuchungen dieser Autoren ist das Verhalten des Axencylinders das einer gerinnbaren Flüssigkeit, womit dessen Zusammensetzung aus Fibrillen unvereinbar wäre. Überträgt man aber den für die Nervenfasern des Flusskrebses gefundenen Bau auf den Axencylinder der Wirbelthiere und nimmt an, dass der letztere aus feinen, sehr hinfälligen Fibrillen und einer sehr weichen Zwischensubstanz bestehe, so werden die Beobachtungen von Fleischl und Boll sehr wohl mit der fibrillären Zusammensetzung des Axencylinders verträglich. In der That hat schon Haeckel die Bildung eines Gerinnsels in den Nervenfasern des Flusskrebses, welche doch unzweifelhaft im frischen Zustande Fibrillen enthalten, beschrieben und abgebildet.³

Was die Structurverhältnisse der Nervenzellen betrifft, so kann ich eine namhafte Anzahl von Beobachtungen an Elementen von Wirbellosen und Wirbelthieren anführen, welche mit meiner Beschreibung der Nervenzellen des Flusskrebses mehr oder weniger übereinstimmen und geeignet sind, die Vermuthung von der allgemeineren Bedeutung dieser Structurverhältnisse zu stützen.

Zunächst ist eine Reihe von Autoren zu erwähnen, welche das Vorhandensein von zweierlei Substanzen in der Nervenzelle behauptet haben: So lehrt Buchholz,⁴ dass die Nervenzelle

¹ Fleischl, Über die Beschaffenheit des Axencylinders. Festgabe an C. Ludwig. 1874.

² Boll, Über Zersetzungsbilder des markhaltigen Nervenfasers. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1877.

³ Ich möchte hier noch auf die interessante Angabe von Trinchesse (Memoria sulla Struttura del Sistema Nervoso dei Cefalopodi. Firenze 1868) aufmerksam machen, dass eine stark lichtbrechende Markscheide, welche mitunter selbst doppelt contourirt erscheint, auch an den peripheren Nerven von Cephalopoden vorkommt. (Fig. 5 und 12 auf Trinchesse's Taf. I.)

⁴ Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswassermollusken. Müller's Archiv 1863. pag. 251.

der Süßwassermollusken „aus einer hyalinen Grundsubstanz besteht, in welcher, gleichmässig suspendirt, ein anderer, in Form feiner Pünktchen auftretender Körper erscheint“. Diese Grundsubstanz ist nach ihm vollkommen identisch mit dem Inhalt der Zellfortsätze und der peripherischen Nervenstämmen und müsse für die eigentliche Nervensubstanz erklärt werden.

Fleischl¹ behauptet auf Grund von Bildern, welche er nach Einwirkung von Borsäure auf frische Zellen des Ganglion Gasseri vom Frosche sah: „Der Leib dieser Zellen besteht aus einer weichen Substanz, welche entweder immer in kugelige Massen abgetheilt ist, oder sich nach Borsäureeinwirkung in solche theilt. Zwischen diesen Kugeln liegt eine das Licht anders brechende Zwischensubstanz“. Er sah ferner, dass der mit der interglobulären Substanz in Zusammenhang stehende Kern nach Borsäureeinwirkung aus der Zelle austrat.

In Hinblick auf die später zu erwähnenden Beobachtungen Schwalbe's an demselben Objecte halte ich es für wahrscheinlich, dass Fleischl's globuläre Substanz der netzförmigen Substanz in den Nervenzellen des Krebses gleichzustellen ist, deren Stränge in Folge der Borsäureeinwirkung gerissen und zu discreten Ballen vereinigt worden waren. Ich habe schon erwähnt, dass das Protoplasma der sympathischen Zellen vom Flusskrebs beim Absterben oft ähnliche Formen annimmt, und muss noch bemerken, dass Fleischl's Beschreibung des Kernes als eines im Leben membranlosen Gebildes seither an vielen anderen Zellen bestätigt worden ist.

Hermann² schliesst sich der von Fleischl gemachten Aufstellung zweier Substanzen auf Grund seiner Beobachtungen an den Nervenzellen des Blutegels an und fügt hinzu, dass die interglobuläre Substanz allein den Fortsatz bildet.

In vollkommener Übereinstimmung befindet sich mich aber mit den Angaben von Schwalbe,³ welche ich ihrer Wichtigkeit halber dem Wortlaut nach citiren will:

¹ Über die Wirkung von Borsäure auf frische Ganglienzellen. Sitzungsberichte d. k. Akad. d. Wiss. LXI. Bd. 1870,

² l. c. pag. 29 u. ff.

³ Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen. Jenaische Zeitschrift 1875, pag. 38.

„In analoger Weise fand ich im Körper der Spinalganglienzellen vom Frosch zwei Substanzen vertheilt, von denen die eine ein sehr zartes Netzwerk formirte, das von der Oberfläche des wandungslosen Kernes bis zur Zelloberfläche reichte, die andere hellere die Maschenräume ausfüllte. Die Substanz des Kernkörperchens erwies sich als optisch verschieden von jenen beiden Substanzen, dagegen schien der Kernsaft mit der Ausfüllungsmasse der Maschenräume übereinzustimmen. Ist dies richtig, so werden wir auch hier drei Substanzen zu unterscheiden haben: die Nucleolarsubstanz, den Kernsaft und die reticuläre Substanz“.

Und ferner: „Die pinsel förmige Ausstrahlung der Axencylinder in die Substanz der Ganglienzelle ist ferner einfach auf eine regelmässigere Anordnung der Netzbalkchen, auf Bildung regelmässig gegen den Anfang der Nervenfaser convergirender Fäden zurückzuführen.“ . . .

Eine concentrische Anordnung dieser Netzbalken beschreibt Schwalbe an diesen Nervenzellen des Frosches nicht, dagegen hat er eine solche mehr oder weniger deutlich in den frischen Spinalganglienzellen der Sängethiere gesehen.¹ Dieselbe concentrische Streifung ist an den Nervenzellen verschiedener wirbelloser Thiere — Würmer, Arthropoden, Mollusken — von Leydig,² Walter, Dietl, Boll,³ H. Schultze, Schwalbe u. A. gesehen worden, und man darf vermuten, dass dieses Bild in allen Fällen auf jene Structur des Protoplasmas, welche an den Nervenzellen des Flusskrebses erkannt wurde, zu beziehen ist.

Boll und H. Schultze erblicken in diesen Beobachtungen eine Bestätigung der Auffassung M. Schultze's vom fibrillären Bau der Nervenzelle, für deren Würdigung hier der Platz sein möchte. Nach den bekannten Darstellungen M. Schultze's⁴ besteht die Nervenzelle aus einer grossen Anzahl feiner Fibrillen,

¹ Schwalbe, Über den Bau der Spinalganglien nebst Bemerkungen über die sympathischen Ganglienzellen. Archiv f. mikros. Anat. IV. 1868.

² Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. 1864, pag. 85.

³ Boll, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Archiv für mikrosk. Anat. IV. Supplement. 1869.

⁴ Observationes de structura cellularum fibrarumque nervearum. Bonner Universitätsprogramm, Aug. 1868. — Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1871.

welche aus den Fortsätzen in dieselbe einstrahlen, und einer feinkörnigen Zwischensubstanz. Die feinkörnige Substanz ist am mächtigsten in der Umgebung des Kernes, die Fibrillen in der Rindenschicht der Zelle; letztere dringen aber auch in die Tiefe und ordnen sich concentrisch um den Kern, mit dessen Substanz sie in keinerlei Zusammenhang stehen. Der Verlauf der einzelnen Fibrillen, welche sich blos verflechten, aber nicht mit einander verbinden, ist ein sehr complicirter. Es macht den Eindruck, als ob sie die Zelle blos durchsetzen würden, um aus einem Fortsatze in einen anderen zu gelangen. Doch konnte M. Schultze auch nicht eine einzige derselben durch die Zelle hindurch verfolgen.¹ In der Auffassung der Nervenzelle, zu welcher M. Schulze durch diese Beobachtungen veranlasst wurde, tritt die feinkörnige Zwischensubstanz zurück und die Zelle erscheint als ein Ort, in welchem die selbständigen Fibrillen der verzweigten Fortsätze eine Umlagerung behufs Bildung des Axencylinderfortsatzes erfahren.

Vergleichen wir diese Darstellung M. Schultze's mit den Bildern, welche die überlebenden Nervenzellen des Flusskrebses, oder die Zellen des Ganglion Gasseri vom Frosch nach Schwalbe zeigen, so ergibt sich zunächst, dass die Zusammensetzung der Fortsätze aus Fibrillen und einer Zwischensubstanz, die Einstrahlung der ersteren in die Zelle, endlich das Fehlen eines Zusammenhangs derselben mit dem Kerne für beide Fälle zutrifft. Die grössere Anzahl der Fibrillen in den von Max Schultze beschriebenen Elementen erklärt sich daraus, dass es sich hier um Zellen mit vielen Fortsätzen, beim Flusskrebse und an den Objecten Schwalbe's um uni- oder bipolare Zellen handelt. Die Eigenthümlichkeit der multipolaren Zellen M. Schultze's mag ferner den Eindruck erklären, dass die Fibrillen die Hauptmasse der Zelle bilden und dieselbe nur durchsetzen. Um so mehr muss die für die Übereinstimmung wichtige Thatsache hervorgehoben werden, dass es weder hier noch dort gelingt, einer Fibrille ansichtig zu werden, welche ohne Unterbrechung durch die Zelle hindurchzieht. Ein wesentlicher Unterschied liegt aber

¹ „Fibrillae ex singulis processibus in cellulam confluentes diversissima ratione sese innectunt neque unquam mihi contigit, ut unam earum per totam cellulam oculis secutus sim.“ Observationes pag. 5.

darin, dass nach M. Schultze die Fibrillen in der Zelle ihre Isolirung bewahren und durch eine feinkörnige Zwischensubstanz getrennt sind, während nach Schwalbe's und meinen Beobachtungen alle Fibrillen nach kürzerem oder längerem Verlauf in die netzförmig angeordnete Zellsubstanz eingehen, deren Zwischenräume durch eine homogene Substanz ausgefüllt wird. Da muss nun erinnert werden, dass kein Beweis für den überlebenden Zustand der von Max Schultze beschriebenen Elemente vorliegt, dagegen Anhaltspunkte genug, dieselben für abgestorbene zu erklären. Die Bilder M. Schultze's zeigen eine feinkörnige Zwischensubstanz und einen scharf contourirten Kern; wir wissen aber, dass diese beiden Structurverhältnisse an den Elementen des Flusskrebses erst beim Absterben auftreten. Nach M. Schultze zeigen ferner mit Jodserum, Überosmiumsäure und anderen Reagentien behandelte Zellen dieselbe Structur wie die vermeintlich frischen, während wir gesehen haben, dass Reagentien niemals die Structur der Nervenzellen unverändert erhalten und gerade die Erkenntniss des Protoplasmas und des Kernes beeinträchtigen. Wir dürfen also vermuten, dass M. Schultze überhaupt keine frischen Zellen gesehen, und dass die von ihm beschriebenen Elemente im überlebenden Zustande eine ähnliche Structur wie die Nervenzellen des Flusskrebses erkennen lassen würden.

Die Annahme, dass gewisse Reagentien die Netzstränge des Zellleibes mitunter als Fasern erscheinen lassen, würde auch eine interessante Beobachtung Remak's¹ erklären, welche derselbe der Naturforscherversammlung zu Wiesbaden 1852 mitgetheilt hat: „Nach Vivisection einer *Raja batis* und 24stündiger Aufbewahrung der Wirbelsäule in einer verdünnten Lösung von Chromsäure und doppelt chromsaurem Kali zeigte aber die Substanz der Ganglienkugeln ein sehr regelmässiges, faseriges Gefüge. Und zwar liessen sich zwei Schichten von Fäserchen unterscheiden; die innere umgab concentrisch den Kern, die äussere verlief nach beiden Polen in den Kanal des Axenschlauches hinein.“

Die Auffassung M. Schultze's von der Bedeutung der Nervenzelle als Umlagerungsstätte der Fibrillen — welche übrigens

¹ Amtlicher Bericht pag. 182 u. ff.

von ihrem Urheber selbst blos als eine mögliche hingestellt wurde — ist zunächst durch den Umstand beseitigt, dass sie den nicht zur Beobachtung kommenden ununterbrochenen Verlauf der Fibrillen aus einem Fortsatze in einen anderen voraussetzt. Sodann ist zu bemerken, dass dieselbe überhaupt nur für multipolare Zellen, von denen sie abstrahirt wurde, in Betracht kommen kann, denn in uni- oder bipolaren Zellen ist eine Umlagerung der Fibrillen unmöglich. Diese Zellformen, welche im Nervensystem wirbelloser Thiere die multipolaren weitaus zu überwiegen scheinen, bedeuten demnach nach M. Schultze nichts als „kernhaltige Anschwellungen der Nervenfaser“. Um einzusehen, wie unzureichend diese Auffassung ist, muss man sich erinnern, dass nach neueren Untersuchungen die uni-, bi- und multipolaren Zellformen durch manigfache Übergangsformen verbunden erscheinen.

Unter einer bestimmten physiologischen Voraussetzung über die Fibrillen der Nervenfaser kann man aber eine andere Auffassung der Nervenzelle aussprechen. Nimmt man nämlich an, dass jede Fibrille der Nervenfaser zur gesonderten Leitung der Erregung befähigt ist, so ergibt sich aus Schwalbe's und meinen Beobachtungen, dass die im Nerven gesonderten Bahnen in der Nervenzelle zusammenfliessen. Diese Auffassung erstreckt sich auf alle bisher bekannten Formen der Nervenzelle; man muss aber zugestehen, dass die Voraussetzung, auf welcher sie beruht, lange nicht bewiesen ist, wenn gleich einiges, was über das Endverhalten der Nerven bekannt ist, für dieselbe zu sprechen scheint.

Ich muss nochmals betonen, dass ich in diesem Abschnitte nur gerechtfertigte Vermuthungen und Anhaltspunkte zu gewinnen suche und durchaus nicht behaupten will, es sei sichergestellt, dass allen Nervenzellen dieselbe Structur zukomme. Die Übereinstimmung von einander so ferne stehenden Elementen wie der grossen centralen Zellen des Flusskrebses und der Spinalganglienzellen des Frosches und der Sängethiere ist auffällig genug; doch schon die sympathischen Zellen des Flusskrebses lassen die gleiche Structur nicht sicher erkennen, ebensowenig nach Schwalbe¹ die multipolaren Zellen des Rückenmarkes. Die

¹ Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen. I. c., pag. 35.

frischen Nervenzellen der Retina erscheinen nach Schwalbe¹ ganz durchsichtig bis auf einen schmalen Hof um den Kern; in den Nervenzellen der freipräparirten Magenwand des Blutegels beobachtete Hermann² heftige Körnchenbewegung u. dgl. Doch kann man die früher geäusserte Vermuthung durch diese Beobachtungen auch nicht für widerlegt erachten, da es sehr wohl möglich ist, dass an den erwähnten Elementen nur eine Modification jener Structur vorliegt, welche die Erkennung derselben erschwert, wie ich dies von den sympathischen Zellen des Flusskrebses ausgesprochen habe. Die grosse Durchsichtigkeit der Retinazellen, die ja durch die Örtlichkeit erfordert wird, schliesst eine Sonderung des Zellleibes in zwei Substanzen, deren eine netzförmig angeordnet in die Fibrillen der Nervenfaser übergeht, noch nicht aus, da z. B. an der frischen Cornea die gewiss präexistirenden Hornhautzellen sich zunächst nicht von dem Gefüge der Cornea abheben; und bei der grossen Hinfälligkeit der feineren Structurverhältnisse im Nervengewebe muss man es auch unentschieden lassen, ob die von Hermann beschriebene Erscheinung — nach Hermann's eigenen Worten — „Tod oder Leben bekunde“.

Die Angaben Frommann's,³ welcher vorwiegend auf die Bilder der Silberbehandlung gestützt, eine complicirte fibrilläre Structur der Zellen behauptet hat, kann ich, in so weit dieselbe über das von Remak und M. Schultze Beobachtete hinausgeht, so wenig wie andere Untersucher bestätigen oder verwerthen. Dasselbe gilt von den zum Theil extravaganten Angaben Heitzmann's.⁴

Das Wesentliche an der für manche Nervenzellen erkannten, für andere vermuteten Structur scheint nun aber keine Eigenthümlichkeit des Nervengewebes zu sein. Die Verhältnisse, welche das Protoplasma und den Kern der überlebenden Nervenzelle

¹ Ebendaselbst pag. 26.

² I. c., pag. 37.

³ C. Frommann, Über die Färbung der Binde- und Nervensubstanz des Rückenmarkes durch Argentum nitricum und über die Structur der Nervenzellen. Virchow's Archiv XXXI. 1864.

⁴ Heitzmann, Untersuchungen über das Protoplasma. Wiener akad. Sitzungsber. Bd. LXVII. 1873.

charakterisiren, sind in ganz ähnlicher Weise an vielen Zellen ganz abweichender Natur — Drüsenzellen, Epitelen, Knorpelzellen — erkannt worden. Was den Aufbau des Zelleibes aus zwei physikalisch und chemisch verschiedenen Substanzen — einer netzförmig angeordneten und einer anderen, die Räume zwischen den Netzsträngen ausfüllenden — betrifft, so darf ich auf Schwalbe's oft citirte „Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen“ verweisen, worin die Analogien zwischen den Substanzen der Nervenzelle und denen anderer Zellen bereits ausführlich berücksichtigt sind. Besonders hervorheben möchte ich noch die Beobachtungen Kupffer's¹ an den Zellen der Speicheldrüsen von *Periplaneta orientalis*, weil an diesen Elementen — wie an den Nervenzellen des Flusskrebses — die netzförmige Substanz in unmittelbarem Zusammenhange mit den in die Zelle eintretenden Nervenfibrillen steht.

Es ist auch offenbar, dass die am Kern der Nervenzellen gemachten Beobachtungen: Das Fehlen der Kernmembran, die mannigfaltigen Formen der Kerngebilde, sowie die Bewegungserscheinungen und Formänderungen derselben² durchwegs Verhältnissen entsprechen, welche wir in den letzten Jahren an Zellen von sehr verschiedener Bedeutung — Knorpel-, Epitelial-, Geschlechtszellen u. s. w. — kennen gelernt haben.

Ich möchte nur bemerken, dass Gebilde, welche an Gestalt und Veränderlichkeit den unregelmässigen Kerngebilden der Nervenzellen gleichen, von den Beobachtern zumeist in sich theilenden Zellen aufgefunden wurden, so dass man dort, wo man solchen Kernfiguren begegnet, auf beginnende Zelltheilung zu schliessen pflegt. Es scheint mir aber sehr unwahrscheinlich, dass die grössten und am besten ausgebildeten Nervenzellen des Flusskrebses bei grossen und kleinen Thieren und zu jeder Zeit des Jahres in der Vorbereitung zur Theilung begriffen sein sollen, während man andere Anzeichen dieses Vorganges an ihnen niemals findet und auch sonst nichts über die Theilung ausgebildeter, functionirender Nervenzellen weiss. Viel näher liegt die

¹ C. Kupffer, Die Speicheldrüsen von *Periplaneta orientalis*. Festgabe an C. Ludwig. 1874.

² Vgl. dazu wiederum Schwalbe's Bemerkungen etc.

Annahme, dass diese Gebilde einen normalen Bestandtheil des Kernes der Nervenzelle darstellen, und vielleicht wird dies auch für andere Zellen zu erweisen sein. So bemerkt Schleicher¹ in einer Abhandlung über die Knorpelzelltheilung, dass sich „Körner, Stäbchen und Fäden auch im knorpeligen Scapularrand des erwachsenen Frosches vorfinden, also auch in Zellen, die sich nicht mehr vermehren“. Jedoch fügt er hinzu, dass diese Gebilde in der jugendlichen Zelle lebhafte Bewegungen zeigen, die man in den Zellen am Scapularrande nicht mehr beobachtet; während ich an den Kerngebilden der Nervenzellen der grössten mir zugänglichen Flusskrebs überaus lebhafte Bewegungsscheinungen sah.

Die Nervenzelle zeigt uns also bis jetzt kein eigenthümliches Structurverhältniss; die Function derselben ist mit der allgemeinen Structur der thierischen Zelle, so weit dieselbe bis jetzt erkannt wurde, verträglich.² Doch darf aus diesem Umstande kein Schluss auf die höhere oder mindere physiologische Dignität der Nervenzelle gezogen werden.

Ich will noch daran erinnern, dass kein Grund zur Annahme vorliegt, das Verhältniss der Nervenzelle zur Nervenfaser sei bei Wirbellosen ein anderes, als bei Wirbelthieren. Waldeyer hat nämlich ausgesprochen, dass die Fortsätze der grossen centralen Nervenzellen Wirbelloser niemals zu peripheren Nervenfasern werden; sondern zunächst in die centrale Substanz des Ganglions eintreten, daselbst sich in feine Fibrillen auflösen, und dass anderseits die peripheren Nervenfasern durch Zusammentreten der Fibrillen der Centralsubstanz entstehen. Es lag nahe, daran die weitere Vermuthung zu knüpfen, dass in einer Nervenfaser eines wirbellosen Thieres Fibrillen, welche verschiedenen Nervenzellen angehören, beisammen liegen.

Leydig's³ Anschauung unterscheidet sich von der Waldeyer's dadurch, dass er auch einen directen Übergang von

¹ Schleicher, Die Knorpelzelltheilung. Archiv für mikrosk. Anat., XVI. 1878.

² Vgl. dazu Brücke, die Elementarorganismen. Diese Sitzgber. 1861, pag. 385 und 408.

³ Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. 1864, pag. 89.

Fortsäten centraler Zellen in Nervenfasern gelten lässt, wodurch der von Waldeyer behauptete Unterschied zwischen dem Nervengewebe wirbelloser und dem der Wirbelthiere entfallen würde. Bei Wirbelthieren ist bekanntlich der directe Übergang von Zellfortsäten in peripherie Nervenfasern für die Zellen des Centralorgans nachgewiesen worden und Deiters hat selbst Merkmale angegeben, an welchen der Axencylinderfortsatz schon bei seinem Ursprung aus der Nervenzelle erkennbar ist. Doch ist es auch bei Wirbelthieren durchaus nicht ausgemacht, dass alle Nervenfasern in gleicher Weise mit Nervenzellen zusammenhängen. Es bleibt vielmehr möglich, dass auch hier Nervenfasern aus einer centralen Fasermasse entspringen, und dass in einer peripheren Faser Fibrillen verschiedenen Ursprungs und verschiedener Bedeutung enthalten sind. Es ist dieses Verhältniss weder für die Wirbellosen bewiesen, noch für die Wirbelthiere widerlegt.

Einige Beobachtungen lassen vielmehr eine weitgehendere Übereinstimmung des Nervengewebes beider grosser Thierklassen auch in diesem Punkte erwarten. Bei den Phronimiden, einer Familie der Flohkrebse, hat Claus¹ durch Untersuchung der Bauchganglienkette an Längssehnitten gefunden, dass die Fortsätze der grossen Nervenzellen direct in die Fasern der Nervenstämmen — und zwar zum grösseren Theile in die der gekreuzten, zum kleineren in die derselben Seite — übergehen. Claus geht so weit zu vermuten, dass die meisten grossen Zellen der Bauchganglienketten multipolar seien.

Eine gewisse Anzahl von multipolaren Zellen ist nun sicherlich im centralen Nervensystem der Crustaceen vorhanden, wie aus Claus' Bildern und meinen Isolationspräparaten hervorgeht. Die von mir beim Flusskrebs dargestellten multipolaren Zellen zeigten überdies, wie bereits erwähnt, jene Charaktere ihrer Fortsätze, welche Deiters zur Unterscheidung zwischen Axencylinder- und Protoplasma-Fortsatz veranlasst haben.² Was die geringe Zahl

¹ Claus, Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Tom. II.

² Vgl. Dietl. Die Gewebeelemente des Centralnervensystems bei wirbellosen Thieren. p. 10.

der Deiter'schen Zellen beim Flusskrebs betrifft, so muss daran erinnert werden, dass auch bei Wirbelthieren wahrscheinlich nur gewisse Gruppen von Zellen nach dem Schema von Deiters gebaut sind.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Nervenzelle aus dem Schwanzganglion des Flusskrebses mit eingekrümmtem Fortsatz, welcher sich der Zellperipherie anschmiegt. Im Kern ausser den rundlichen Kernkörpern mehrere kurze, dicke Stäbchen und eine aus zwei Stücken bestehende Kernfigur. Gez. bei Hartnack 3/8. Vergrösserung der Zeichnung 360.

Fig. 2. Überlebende Nervenzelle aus einem Abdominalganglion mit kegelförmig entspringendem Fortsatz. Im Kern, welcher keine Kernmembran besitzt, vier mehrspitzige Klümpchen und ein langer, an einem Ende gebogener und gegabelter Stab. Bei *k* ein Kern des einhüllenden Gewebes. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 3. Randpartie aus dem spindelförmigen Magenganglion des Flusskrebses. Zwei unipolare Nervenzellen mit ihren Fortsätzen, deren einer eine T-förmige Theilung erfährt. Die kleinere Zelle ist bei einer Einstellung nahe der Oberfläche gezeichnet.

s Die dicke, concentrisch geschichtete Zellscheide.

ks Die Kerne derselben.

hm Stark glänzende homogene Massen am Rande der Zelle, doch nach innen von der Hülle gelegen.

f Eine von einer anderen Zelle kommende Faser.

Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 4. Kern einer grossen Nervenzelle, welcher Bewegungsscheinungen an beiderlei Kernkörpern zeigte. *b* ist fünf Minuten später als *a* gezeichnet. Hartnack 3/X. Vergrösserung der Zeichnung 400.

Fig. 5. Stück einer Zelle mit Fortsatz wie in Fig. 1. Im Kerne eine grosse Anzahl von zierlichen gegabelten und geknickten Stäbchen. Dieselbe Vergrösserung wie in Fig. 4.

Fig. 1.



Fig. 4.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 5.

Sitzungsb. d. kais. Akad. d. W. math. naturw. Classe LXXXV. Bd. III. 1882.