

Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Cladoceren.

Von Dr. Heribert Leder (Triest).

(Mit 2 Tafeln und 27 Textfiguren.)

Zweck folgender Arbeit ist es, den Aufbau eines einfachen Arthropodengehirnes mit möglichster Vollständigkeit zu erforschen, um hiedurch die Grundlagen für eine morphologische Vergleichung dieses Organs wenigstens innerhalb der Krebsreihe zu erlangen. In einigen Punkten; hoffe ich, ist meine Arbeit von Erfolg gewesen; leider in anderen bisher nicht. Dennoch glaube ich, daß auch dieser erste Ansatz zur Lösung ein bescheidenes Interesse finden kann; andererseits erringen sich die Cladoceren gerade jetzt durch ihre Eignung zu vielen experimentellen Forschungen starke Beachtung und auch in dieser Hinsicht dürfte eine Erweiterung unserer Kenntnisse, speziell des Nervensystems, nicht unerwünscht sein.

Den Stoff gliedern wir uns in folgende Kapitel:

- a) Literatur und Methoden;
- b) Allgemeine Übersicht der Bauverhältnisse;
- c) Das Gehirn und seine Sinnesorgane;
- d) Das periphere Nervensystem des Körpers;
- e) Physiologische Bemerkungen;
- f) Allgemeines und Zusammenfassung.

Literatur und Methoden.

Die Zahl der Arbeiten über unser Thema ist nicht gering. Teils haben sich die Autoren gelegentlich der anatomischen Untersuchung der Daphniden auch mit dem Nervensystem beschäftigt, wie LEYDIG, CLAUS u. a., oder aber es war speziell auf das Nervensystem abgesehen, wie SAMASSA oder CUNNINGTON. Eine bessere Übersicht läßt sich geben, wenn wir mehr auf die Methoden der einzelnen Untersucher achten; denn gerade beim Nervensystem

entscheidet über die zu erlangenden Resultate vor allem die angewandte Untersuchungsmethode.

Wegen seiner Durchsichtigkeit regt der Daphnidkörper zu einer Untersuchung in vivo an ohne Anwendung von Fixationsmitteln. Diesen Weg gingen die älteren Autoren und gelangten hiebei zu wichtigen Feststellungen, die sich gemäß der Methode nur auf die äußere Form und Gliederung beziehen konnten. LEYDIG, WEISMANN, CLAUS, SPANGENBERG haben wir hierher zu rechnen. In den inneren Bau suchten sie nur auf Zupfpräparaten einzudringen, aus denen aber zumal bei einem so kleinen Objekt nichts Gesichertes zu entnehmen ist. CLAUS wandte später auch schon die Schnittmethode an, um den Bau des Medianauges zu erforschen. Die Fragen, um deren Lösung sich die Forscher dieser Epoche bemühten, sind vor allem die Gliederung des Zentralnervensystems. Es wird gezeigt, daß es sich in Gehirn und Bauchmark einteilen läßt, die beide durch Schlundkonnective verbunden sind. Am ersten lassen sich die Augenganglien unterscheiden, die Tractus optici, auch bei manchen (CLAUS) Opticus genannt, und das Gehirn im engeren Sinne. Es wird darauf hingewiesen, daß die beiden ersten Teile paarig sind, wenigstens in ihrer Anlage (LEYDIG), daß das Gehirn sich aber aus einem unpaaren Teile und angelagerten paarigen Partien zusammensetzt, welche Gruppierung wiederum mit entsprechenden paarigen und unpaaren Sinnesorganen des Kopfes korrespondiert. Nebst dem großen Komplexauge, das mit den optischen Ganglien zusammengehört, werden das unpaare Medianauge untersucht und die paarigen Frontal- und Nackensinnesorgane. Das Bauchmark hingegen besteht bei den meisten Formen in seiner typischen Ausbildung aus zwei unter dem Darm gelegenen Strängen, die entsprechend den Extremitäten gangliöse Anschwellungen aufweisen und durch Kommissuren in Verbindung gesetzt sind. Von feineren Details der inneren Organisation werden nur Punktsubstanz und Ganglienzellenbelag unterschieden. Besonderes Interesse erregt ein in der Seitenansicht kreisförmig erscheinendes Gebilde im Gehirn, dem der Name Zentralkörper gegeben wird; die Art seiner Zusammensetzung, ob aus Ganglienzellen oder Punktsubstanz, bleibt noch unentschieden.

Ein zweites Problem wird noch von einer Gruppe von Forschern aufgegriffen: das nach der metameren Zusammensetzung des Kopfes, das dann einen Vergleich mit den höheren Krebsen herausfordert. Im besonderen sind hier CLAUS einerseits, RAY-LANKESTER resp. dessen Schüler PELSENER zu ganz verschie-

denen Anschauungen gekommen; die Diskussion dreht sich vornehmlich um den morphologischen Wert der ersten und zweiten Antenne und deren Innervationszentren. Freilich sind diese Arbeiten speziell über Euphyllopoden ausgeführt worden, kommen aber vermöge ihrer allgemeinen Bedeutung natürlich auch für die Cladoceren in Betracht. Zur Entscheidung derartiger Fragen bedarf es aber schon einer besseren Technik, und daher sehen wir die nächsten Arbeiten schon im Zeichen der Schnittmethode.

SAMASSA bediente sich der Schnitttechnik zur Aufhellung des anatomischen Baues. Er untersuchte mehrere Vertreter der Cladoceren. Ihm gelang es, in manchen Punkten auch feinere Differenzierungen des inneren Baues, namentlich der Punktsubstanz, aufzufinden. In ähnlicher Weise geht auch CUNNINGTON vor. Er beschränkt sich auf *Simocephalus* und gibt vor allem ein Modell des Zentralnervensystems. Von CARLTON wird das Gehirn von *Leptodora* an Schnittserien untersucht. Er findet eine gesetzmäßige Verteilung der Punktsubstanzballen und gibt den einzelnen Partien auch entsprechende Bezeichnungen, die auch von CUNNINGTON akzeptiert wurden. Hierher werden wir auch die Arbeit von NOWKOFF über *Limnadia* zu rechnen haben, auf die wir uns manchmal zu beziehen haben werden. SAMASSA sowohl wie CUNNINGTON und CARLTON, die am genauesten über innere Details berichten, verzichten, auf den Faserverlauf einzugehen, da sie zwar spezielle Methoden, wie GOLGIS Imprägnierung und EHRLIHS Methylenblau versucht haben, bei den niederen Krebsen aber keinen Erfolg zu erzielen vermochten.

Gleichwohl sind auch diese Methoden, durch die wir kraft ihrer elektiven Wirksamkeit den Faserverlauf der nervösen Zentren sowohl als auch den Zusammenhang zwischen Fasern und Zellen aufhellen können, trotz gegenteiliger Behauptungen bei den Cladoceren anwendbar.

G. RETZIUS hatte sich die Daphniden ausersehen, um an diesen kleinen Objekten mit Hilfe der GOLGI-Methode ohne Anwendung von Schnitten ein Gesamtbild des nervösen Apparates eines kleineren Wirbellosen zu bieten. Sein Wunsch ging zum Teil aus rein äußeren Schwierigkeiten, wie Ausgehen des geeigneten Materials, nicht in Erfüllung und seine diesbezügliche Arbeit bezeichnet er selbst als Bruchstück zur Anregung für andere Untersucher. RETZIUS hat aber hiermit den Beweis erbracht, daß die Silbermethode wichtige Resultate bei den Cladoceren zutage zu bringen vermag. Wir werden seine Ergebnisse vor allem immer zum Ver-

gleich und Ergänzung heranziehen müssen. Nach der Literatur zu schließen, ist aber diese Arbeit dem Forscher entgangen, der als nächster über das Nervensystem unserer Tiere Mitteilungen gemacht hat, A. FISCHEL nämlich erwähnt nicht die Arbeit von RETZIUS, obwohl sie an manchen Punkten zur Klärung hätte beitragen können.

Wir haben die Autoren bisher nur kurz referierend angeführt, da wir erst später auf die einzelnen speziellen Befunde werden zurückkommen müssen. Bei der Arbeit FISCHELS wollen wir gleich auch hier etwas verweilen, ihrer methodischen Seite halber.

FISCHEL hatte in seiner Arbeit über vitale Färbung vor allem mehr physiologische Interessen und sie ist in diesem Sinne eine Fortsetzung der bekannten früheren Forschungen dieses Autors. Vor allem sind es die vital darstellbaren Granula in ihrem Verhältnis zur Zellarchitektur, was ihn interessierte. Er behandelt dieses Thema unter Anwendung einer großen Anzahl von „vital färbenden“ Stoffen. Andererseits hegte er die Überzeugung, „daß die vitale Färbung eine Methode darstellt, die ganz besonders für Ermittlung der Organisationsverhältnisse gerade jener Organismen geeignet ist, die sich schlecht fixieren lassen, in lebendem (ungefärbtem) Zustande aber nur wenig von ihrer inneren Organisation zu erkennen gestatten.“ Er spielt hiebei vor allem auf seine Entdeckung des Alizarins als spezifischen Farbstoff an.

FISCHEL bezeichnet seine Methode als eine vitale und spezifische Nervenfärbung, da sie am lebenden Tier die Nerven zu färben vermag, und zwar, was besonders wichtig ist, nur die Nerven. Ersteres Prädikat ist unbestritten, letzteres hingegen schon von W. NILSSON in einer Mitteilung über *Pectinaria Koreni* widerlegt. Denn letzterer sah, daß sich auch Borstenspitzen, das Sekret von Mucusdrüsen und vor allem die Wände von peripherischen Blutgefäßen färbten. Ein ähnliches aber ist auch nach meinen Erfahrungen bei den Cladoceren der Fall. Es färbten sich nebst den Nerven ganz deutlich: die sarkoplasmatischen Teile von Muskeln, die großen Drüsen in der sogenannten Oberlippe, häufig auch die Matrixzellen von Borsten. Mit der spezifischen Wirksamkeit dem Nervensystem gegenüber ist also die FISCHELSche Alizarinmethode der Methylenblaumethode nicht im Vorteil. FISCHEL hatte natürlich auch Methylenblau angewendet, aber am nervösen Apparat keine Erfolge erzielt, wie es ja auch übereinstimmend SAMASSA und CUNNINGTON ergangen ist. Hingegen erzählt MARCUS einleitend in seiner Arbeit über Tiefseegalatheiden, daß er bei Daphnien „herr-

liche“ Färbungen mit Methylenblau erzielt habe, ohne aber Abbildungen hievon zu geben. FISCHEL ließ sich aber — wenigstens hypothetisch — zu dem Schluß verleiten, daß Alizarin und Methylenblau einander bezüglich der Nervenfärbung ausschließen. Hat dies auch schon NILSSON für Polychäten widerlegt, so geht aus nachfolgender Darstellung hervor, daß es auch für die Cladoceren nicht gilt; denn gerade auf die Methylenblaumethode, unterstützt durch Ergebnisse mit Alizarin, baut sich unsere Arbeit auf.

Das Alizarin gibt den Nerven kirschroten bis schwarzen Ton. Es haftet an denselben in Form von Schüppchen und kleinen Körnchen und färbt nach FISCHEL nur die perifibrilläre Substanz. Das Alizarin kommt vor allem nur für die Darstellung des peripheren Systems in Betracht; daselbst scheint sie mir allerdings auch manchmal die Fibrillen gefärbt zu haben. Hingegen versagt die Methode vollkommen im zentralen Teil; also überhaupt dort, wo es sich um eine Anhäufung von Ganglienzellen und Fasern handelt. Man erhält höchstens durch eine Granulaanhäufung Kenntnis vom Dasein nervöser Elemente. Auch peripher gelegene Nervenzellen, wie Sinneszellen, werden durch die Alizarinfärbung oft so stark in ihrer Form verändert, namentlich eigenartig aufgetrieben, so daß ich ohne identische Befunde mit Methylenblau eine Agnoszierung der Ganglienzellen nicht gewagt hätte. Hingegen hat die Alizarinmethode feine Verzweigungen, besonders des sympathischen Systems dargestellt, demgegenüber das Methylenblau zurückstand. Beide Stoffe färben vital und alles spricht dafür, daß die gefärbten Zellbestandteile (Granula, Fibrillen) nicht etwa nur Stoffwechselprodukte oder schon abgestorbene Teile seien, sondern daß es sich hierbei um färberische Darstellung noch lebender, auch schon vorher vorhandener morphologischer Elemente handelt. FISCHEL hat durch Versuche festgestellt, daß die Färbung im Dunkeln besser eintritt als im Licht, was ich wenigstens für Alizarin unbedingt bestätigen muß.

Für die Untersuchung des Nervensystems der Cladoceren hätten wir also nebst den allgemeinen histologischen Methoden noch folgende spezielle: Die GOLGI-Methode, zuerst von RETZIUS an unserem Objekte erprobt; sie liefert bekanntlich Zellen mit ihren Ausläufern. Zweitens die FISCHELSche Alizarinmethode, nur auf das periphere Gebiet anwendbar. Und drittens die EHRLICHsche Methylenblaumethode, die bisher bei unserem Objekt nicht gelingen wollte. Sie färbt die Zellen mit den zugehörigen Ausläufern über sehr weite Strecken; die Bilder sind klar und eindeutig gegenüber der GOLGI-Methode. Auch vermag sie uns die Fibrillen aufzuweisen.

Zur Darstellung dieser bedient man sich aber besser der neueren Methoden, besonders der BIELSCHOFSKYSCHEN. In größeren Zellen vermag man mit ihr die Fibrillengitter darzustellen. Sonst kann sie uns eigentlich nur über den hauptsächlichsten Faserverlauf im Gehirn orientieren. Denn zu feineren cytologischen Studien ist unser Objekt hauptsächlich wegen der Kleinheit der zellulären Elemente ungeeignet, abgesehen von technischen Schwierigkeiten (Chitin etc.). Bezüglich der Methylenblaumethode möchte ich noch nachtragen, daß ich sehr starke Lösungen anwandte, dieselben etwa 15—20 Minuten einwirken ließ bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Bei niedrigerer Temperatur bedarf es auch einer längeren Einwirkungsdauer.

Die vitalen Färbungsmethoden leiden allerdings unter einem großen Übelstande. Sie lassen sich nicht oder nur schwer fixieren. Es ist natürlich keines der üblichen Mittel — Ammon. molybd. und pikrinsaures Ammoniak — unversucht geblieben. Leider ohne jeden Erfolg gegenüber dem Methylenblaubild. Offenbar setzt die Chitinhülle dem Eindringen zu großen Widerstand entgegen; andererseits bleibt eine Zelle oder Faser, sobald sie sich einmal gefärbt hat, nicht länger als etwa 10 Minuten gut abgegrenzt sichtbar. Dann werden in der Regel die Zusammenhänge zwischen Zelle und Fasern undeutlich, die Zellen färben sich schließlich intensiv blau, während die Fortsätze erblässen. Man ist daher genötigt, eine große Zahl von Präparaten zu machen und dann die Kombination nach den einzelnen angefertigten Skizzen zu verfertigen. Günstiger liegt die Sache in dieser Beziehung bei der Alizarinfärbung. Hier hält der Farbenton in aller Deutlichkeit recht lange an, sogar auch nach dem Tode des Objektes und gestattet, gemächlich eine Zeichnung anzufertigen. Versuche mit Kaliumacetat als Fixiermittel sind mir nicht gelungen, doch verschlägt dies nicht viel. In Glyzerin eingebettet halten sich die Präparate mehrere Tage.

Es wird jetzt erübrigen, über das Material selbst zu sprechen. Verwendet wurden Vertreter der Daphniden: *Simocephalus vetulus*, *Daphnia longispina* und *Hyalodaphnia Jurinei*, einige Male auch *Bosmina longirostris cornuta*. Die Versuche an diesen Tieren wurden noch hauptsächlich in Wien vorgenommen. Die wichtigsten Resultate erhielt ich aber an einer Daphnide aus der Umgebung von Triest. Die Bestimmung derselben führte mich auf eine der *Daphnia pulex* nahestehende Form. Ich konnte sie mir aus den Wasserreservoirren des botanischen Gartens in Triest stets in hinreichender Menge verschaffen.

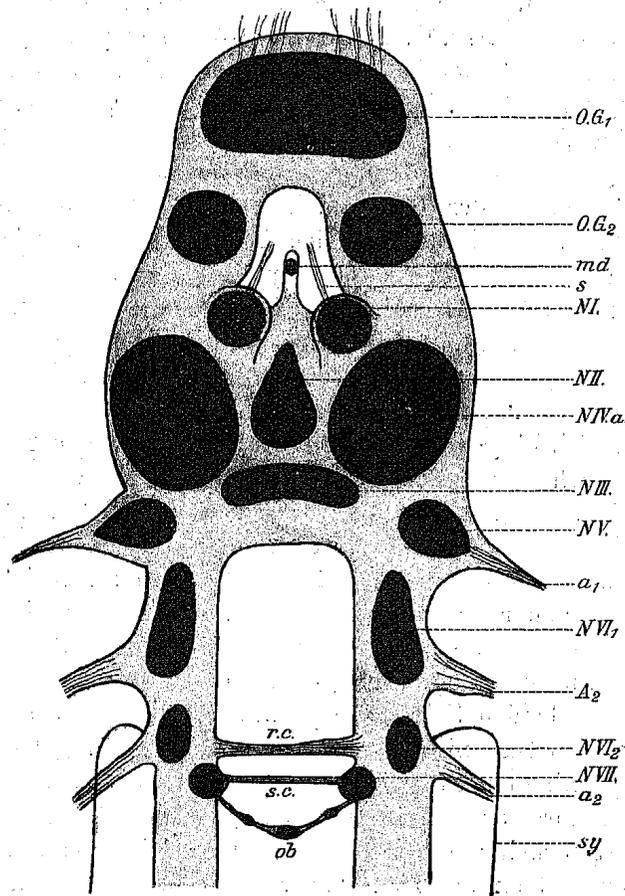
Allgemeine Übersicht der Bauverhältnisse.

Wir müssen uns zuerst einen Überblick über die anatomischen Details verschaffen. Wir beginnen am besten mit der Partie, die dem Auge zugehört (Fig. 1). Aus dem großen Komplexauge kommen eine große Anzahl feiner Nervenbündel, die rückwärts in die optischen Ganglien führen. Wir betonen gleich hier, daß man an den vorgeschobenen, optischen Zentren zwei Teile unterscheiden kann, ein dem Auge genähertes ($O. G_1$) und ein zweites proximales ($O. G_2$), dem Hirn näher liegendes Ganglion. Was die Ausbildung dieser Ganglien anbelangt, läßt sich unter den Phyllopoden vergleichend folgendes beobachten. Bei den Euphyllopoden, die zwei Komplexaugen besitzen, versteht es sich, daß die Ganglien wie die Augen rechts und links, also paarig, auftreten, z. B. bei *Branchipus* oder *Limnadia*. Bei letzterer erscheinen die beiden Augen schon genähert, um schließlich bei *Limnetis* zu verschmelzen; die zugehörigen Ganglien finden sich hingegen noch getrennt vor. Derselbe Fall ist nun aber auch noch unter den Cladoceren vertreten, und zwar, wie LEYDIG schon gezeigt hat, bei *Eurycerus lamellatus*. Bei diesem auch noch in anderer Hinsicht interessanten Chydoriden führen die optischen Fasern aus dem einheitlichen Auge in zwei distale, vollständig voneinander getrennte Ganglien. Bei allen übrigen Cladoceren hingegen sind die distalen Ganglien median verschmolzen zu einem auch innerlich einheitlich gebauten Gebilde, an das sich rückwärts an den beiden Seiten die proximalen Ganglien anschließen, die z. B. bei den Daphniden durch einen Spaltraum getrennt sind; aus diesen proximalen Ganglien gelangen die Tractus optici beiderseits an den dorsalen lateralen Ecken in das Gehirn. Diese Verhältnisse lassen sich am besten an einer Ansicht von unten (Textfigur 1) erläutern, an der man ohne weiteres den ausgesparten Raum erkennen kann. Seine Begrenzung bilden in unserem Falle vorn das unpaare Ganglion ($O. G_1$), rückwärts das Gehirn und an den Seiten die paarigen Ganglien ($O. G_2$) und Tractus optici. Kleiner hingegen fällt dieser Raum bei *Sida* aus, was unter anderem nach unserer Meinung, die wir noch zu besprechen haben werden, damit zusammenhängt, daß hier auch die zweiten Ganglien untereinander verschmolzen sind. Schließlich gibt es auch noch den Fall, daß der optische Apparat ganz an das Gehirn herangeschoben erscheint. Dies ist bei *Leptodora* verwirklicht.

Die Tractus optici sitzen lateral dem eigentlichen Gehirn auf der dorsalen Seite an. Dieses Hirn zerlegen wir uns am besten

nach seinen inneren Neuropilmassen, die, wie wir gleich hier schon bemerken können, im wesentlichen auch seine äußere Konfiguration

Fig. 1.



Die Neuropile im Gehirn einer Daphnide (von unten).

- | | |
|---|--|
| $O.G._1$ = unpaariges opt. Ganglion. | a_1 = Nerv der Antennule. |
| $O.G._2$ = paariges opt. Ganglion. | $NVI_{1,2}$ = Neuropile der Antenne. |
| $md.$ = Medianauge. | A_2, a_2 = Nerven der Antenne. |
| s = Nerv des lateralen Frontalorgans. | $NVII$ = Neuropil des Lippenringganglions (subesophag. Gangl.) |
| $NI.$ = Neuropil des lateralen Frontalorgans. | sy = Ursprung des „Darmnerven“. |
| $NII.$ = zentrales Neuropil (Medianauge). | $r. C.$ = retroesophageale Kommissur. |
| $NIII.$ = Zentralkörper. | $s. C.$ = subesophageale Kommissur. |
| $NIV.a.$ = dorsolaterales Neuropil. | $ob.$ = Oberlippenganglion. |
| $NV.$ = Neuropil der Antennule. | |

bestimmen, in folgende Teile. In paariger Weise ausgebildet finden sich die dorsolateralen Neuropilballen ($NIV a, b$), die rechts und links dem Hirn je eine Vorwölbung aufprägen, die nach vorn und

abwärts in je eine ventrolaterale Ecke ausgeht, in deren Inneren sich zwei weitere kleine Neuropilmassen ($NI a, b$) finden, die zentrale Stelle des Nackensinnesorgans (Lateral-Frontalorgans). Der Raum zwischen diesen angeführten paarigen Bildungen wird von einem unpaaren Teil eingenommen, der an seiner vorderen ventralen Seite, also zwischen den ventrolateralen Ecken gelegen, das Medianauge trägt. Im Innern des Hirnes liegt der „präzentrale“ Neuropilballen (NII), dem weiter caudalwärts und etwas mehr ventral der sogenannte „Zentralkörper“ ($NIII$), eine Neuropilmasse von ganz außerordentlich dichtem Gefüge, folgt. Durch die Lagerung also der Neuropilballen ist vor allem die Architektur des Gehirns bestimmt. Außen, diese Fasermassen einhüllend, finden wir die Ganglienzellen, die meist eine ein- bis mehrschichtige Decke bilden, an manchen Punkten aber gehäuft auftreten, ohne jedoch etwa „Ganglienkerne“ analog jenen der Wirbeltiere zu bilden.

Die weiter folgenden Gebilde gehören schon nicht mehr dem Gehirn an, sondern sind zu den Schlundkonnektiven zu rechnen. Rechts und links treten aus dem Gehirn zwei starke Stämme aus, die zwischen sich den aufsteigenden Teil des Ösophagus fassen. In diesen Konnektiven treten wiederum Neuropilmassen auf, die von großen Ganglienzellen umlagert sind. Diese Gebilde zeigen aber keine scharfe Umgrenzung, da in der Verbindungsstrecke mit dem Gehirn nicht nur mehr oder weniger parallele Faserzüge verlaufen, sondern auch teilweise das dichte Gewirr von Punktsubstanz auftritt. Das gleiche gilt auch von dem übrigen Teil des Bauchmarkes — denn in dessen Anfangspartien befinden wir uns ja jetzt —, auch dort sind die neben den straffen Faserzügen und den meist in einheitlicher Decke über das Mark verstreuten Ganglienzellen auffindbaren Punktsubstanzballen nicht scharf abgegrenzte Gebilde, wie es sich im Hirn zeigte. Ich brauche nicht erst zu erwähnen, daß diese angeführten Punktsubstanzballen sich immer an den Stellen finden, wo die Nerven der Extremitäten abgehen, also den inneren Kern jener Gebilde darstellen, die von einer dichteren Anhäufung von Ganglienzellen begleitet, als „Ganglienknotten“ bekannt sind.

Als erste Extremität tritt die zweite Antenne auf und dementsprechend ist es ihr Ganglion, dem wir oben begegnet sind. Unsere Skizze (Fig. 1) zeigt aber schon, daß hier die Verhältnisse nicht so ganz einfach liegen. Wir sehen von den Konnektiven zwei Nerven abgehen (A_2, a_2), von denen der vordere der stärkere ist; beide begeben sich zur zweiten Antenne. An ihrem Ursprung zeigen

sich Vorwölbungen, in denen noch eine große Zahl von Ganglienzellen vorhanden ist, nebst Punktsubstanz und durchziehenden Faserzügen. Kurz vor dem zweiten Nerv verläßt ein schwacher Nerv (*sy*) das Bauchmark; dieser Nerv ist bisher noch von keinem Untersucher beobachtet worden. Er gehört wahrscheinlich zum sympathischen System des Mitteldarmes. Ferner sind natürlich, wie bei allen Arthropoden mit getrennt verlaufenden Bauchsträngen, die entsprechenden „Ganglien“ der beiden Seiten durch Kommissuren verbunden (Strickleiternnervensystem). Diese letzteren sind nun aber bei der Untersuchung in toto recht schwer aufzufinden, da sie den Farbstoff fast gar nicht annehmen. Über ihre topographischen Beziehungen unterrichtet uns in hinlänglich genauer Weise die Schnittrekonstruktion. CUNNINGTON findet bei *Simocephalus* zuerst ein Ganglion (*N VI₁*) für den ersten Nerven der Ruderantenne und etwas weiter rückwärts ein zweites (*N VI₂*) (retroösophageales) für den zweiten Nerv. Nur letzteres Ganglion weist eine ihm zugehörige Kommissur auf. Während dieses Ganglion mehr der dorsalen Seite anliegt, zeigt das Bauchmark ein klein wenig rückwärts hiervon, aber an der ventralen Seite, noch eine gangliöse Anschwellung, aus der ebenfalls ein Nerv hervorgeht, der Oberlippennerv mit seinen Ganglien, ein dem sympathischen System des Vorderdarmes zugehöriger Komplex. Das Ursprungsganglion dieses Lippenringes weist nun auch noch eine Kommissur (*s. C.*) auf, so daß an dieser Stelle zwei übereinanderliegende Kommissuren unterhalb des Darmes vorhanden sind und sich außerdem rings um den Mund durch die Oberlippe hindurch noch ein dritter Querstrang findet, der aber, wie gesagt, nicht mehr dem zentralen Nervensystem zuzurechnen ist. Besondere Verhältnisse treten erst wieder am Ende des Bauchmarkes auf; dieselben sind nur durch die vitalen Färbungsmethoden klarzulegen. Nach diesem Übersichtsbild über die äußeren Gestaltsverhältnisse wenden wir uns nun unserer eigentlichen Aufgabe zu, der Darstellung des inneren Baues, des Zusammenhanges zwischen Zellen, Fasern und Neuropil.

Das Gehirn und seine Sinnesorgane.

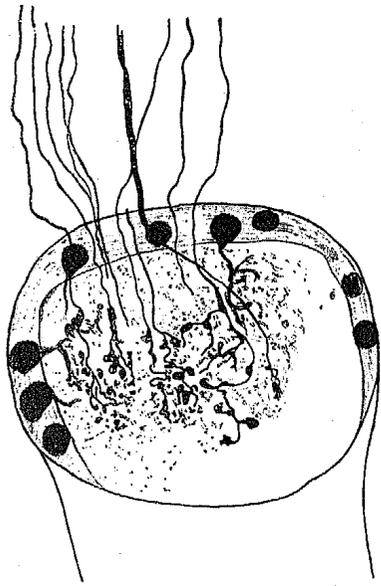
Augenganglien. Bei folgender Schilderung werden wir uns stets an die Resultate mittelst der Methylenblaumethode an *Daphnia pulex* halten und die auf andere Weise gewonnenen Ergebnisse besonders hervorheben. Das erste Ganglion ist, wie schon erwähnt, bei *Daphnia* einfach. Wir fragen uns am besten, aus welchen Zellen sich die Fasern, die seinen inneren Neuropilkern zusammensetzen,

ableiten. Da sind an erster Stelle jene Fasern zu nennen, die aus dem Auge kommen, die Optikusfasern. Dieselben treten an der vorderen Seite in zwei größeren Bündeln, einem rechten und einem linken, in das Ganglion ein, derart, daß in der Mitte ein kleiner, dreieckiger Raum frei bleibt. Jedes dieser beiden Bündel besteht aus einer größeren Zahl von Strängen, die von einer besonderen Hülle umgeben sind. Untersucht man eine solche „Optikusfaser“ genauer, so erweist sie sich im Methylenblau nicht etwa als einfach, sondern selbst wieder als aus dünnen Fasern, die in einer Zwischensubstanz eingebettet sind, bestehend. Die Zahl dieser letzteren ist nicht genau anzugeben. Bei *Simocephalus vetulus* glaube ich aber etwa fünf solche zählen zu können. CLAUS scheint ebenfalls etwas derartiges anzunehmen. RETZIUS hingegen findet mit GOLGI-Imprägnierung einfache, aber relativ dicke Stränge. Dies wird uns aber gegenüber dem obigen, positiven Bilde, das die Fasern zeigt, nicht maßgebend erscheinen. Wie haben wir nun diese Gebilde aufzufassen: sind es Fasern, die zwar aus Fibrillen gebildet, doch immer je nur von einer Zelle sich ableiten oder sind es schon Komplexe solcher und haben wir sie demgemäß eher als Nerven zu bezeichnen? Ich möchte mich für letzteres entscheiden, obgleich ein zwingender Beweis schwer zu führen ist. Die Stränge sind nämlich, sobald sie den Augenbulbus erreicht haben, so stark von Pigment eingehüllt, daß ein Verfolgen im Totobild unmöglich wird, ein Verhalten, worüber auch RETZIUS klagt. Aber folgendes führt wohl schon zu einem Ziel. MILTZ hat in seiner Polyphemidenarbeit gezeigt, daß zwischen den Ommatidien und den austretenden „Nervenbündeln“ zahlenmäßige Übereinstimmung besteht. Auf seinen Abbildungen (T. III, 24) sieht man auch die Stränge aus feineren Fasern, etwa fünf zusammengesetzt. Daraus würde sich ergeben, daß zu jeder Retinulazelle — es sind deren fünf in einem Ommatidium enthalten — je eine solche Faser gehörte, so daß also jeder Faserstrang je einem Ommatidium entsprechen würde. Und ein gleiches wird wohl auch bei Daphniden gelten. Jede einzelne Faser begibt sich an die Retinulazelle, die bei Daphniden im Längsschnitt eine keulenförmige Gestalt besitzen. Im Innern derselben ist die Fibrille an Präparaten nach BIELSCHORSKY noch ein Stück weit gegen das distale Ende zu verfolgen. Ich habe diese Neurofibrille sowohl bei *Simocephalus* als bei *Artemia* finden können. Hingegen blieb mir ihr Verhalten zum Rhabdomer unklar. Ein Auflösen der Fibrille in feinste, querverlaufende Fäserchen, die etwa einen Stiftchensaum oder dergleichen gebildet hätten, war nicht aufzu-

finden; doch dürfte daran vor allem die Ungunst des Objektes Schuld tragen, das wegen der Kleinheit der Elemente für cytologische Untersuchungen untauglich ist. Aus jeder Retinulazelle kommt also eine fibrillenführende Faser; diese legen sich ommatidenweise zusammen, umgeben sich mit einer gemeinsamen Hülle und bilden nun die „Optikusfaser“, besser den „Ommatidiennerv“, deren Gesamtheit den „Optikus“ darstellen würde.

Der Ommatidiennerv (Optikusfaser) zieht proximalwärts, passiert hierbei die vordere Ganglienzellschicht des ersten optischen Ganglions und endet im Innern desselben durch Auflösung in Endfibrillen, ohne etwa irgendwo mit Ganglienzellen in direkte Verbindung zu treten (Taf. II, Fig. 1). Dies muß ich betonen, weil SAMASSA bei *Sida* „den größten Teil der Optikusfasern aus Ganglienzellen entspringen“ läßt. Andererseits sollen bei *Bythotrephes* wiederum Sehfasern das optische Ganglion durchsetzen und in die Sehkommisuren (Tractus opt.) eintreten. Demgegenüber finde ich gleich RETZIUS, daß die Sehfasern im ersten optischen Ganglion enden. RETZIUS sieht seine Stränge in einer eigentümlichen Verdickung aufhören, von der feinste Fäserchen ausstrahlen. Bei der Behandlung mit Methylenblau färbt sich meistens nur eine oder die andere der Sehzellenfasern;

Fig. 2.



Erstes optisches Ganglion von *Moina* (GOLGI-Präparat). Seitenansicht.

bevor sie in die eigentliche Punktsubstanz eintreten, zeigen sie meist eine kleine Knickung, in der Punktsubstanz aber selbst wird ihr Verlauf ein knäuelartiger, indem sie außerdem sehr kleine Fäserchen abzweigen lassen. Wenn jede Faser eines Stranges dies tut, so mag wohl bei GOLGI-Behandlung das eigentümliche Bild bei RETZIUS sich durch Verklebung der auseinanderstehenden Fäserchen erklären. Bei *Moina* hat mir (Textfig. 2) übrigens auch Silberimprägnierung ein gleiches Verhalten gezeigt wie Methylenblau.

Die Endausbreitungen der Sehnervenfasern, die also aus einer Sinnesnervenzelle (Retinulazelle) kommen, stellen wohl den wichtig-

sten Teil für das Neuropil des ersten Ganglions. An seiner Bildung nehmen nun noch weiters auch die Ganglienzellen der Rinde teil. Diese Verhältnisse sind auch von RETZIUS in zutreffender Weise geschildert worden.

Die rindenbildenden Ganglienzellen sind unipolare Elemente mit großem Kern und geringer Protoplasmahülle. Im Methylenblaubilde erscheinen sie meist in eigentümlicher Weise gekörnt. Ihr Axon strebt in das Neuropil, um sich daselbst aufzusplitteln. Hierbei gibt es solche Zellen (T. II, Fig. 1 l_1), deren Endausbreitung auf ein kleines Gebiet in der Nähe der Aufspaltung einer Sehnervenfasern beschränkt bleibt. Die Endigung nimmt ungefähr dieselbe Form an, wie sie die Sehfasern selbst zeigen, mit denen sie ein inniges Geflecht eingehen. Diese Zellen liegen fast stets in der vorderen Zellenlage, so daß also auch ihre Axone dieselbe Richtung aufweisen wie die Sehfasern. Eine zweite Gruppe bilden solche Elemente, deren Axone mehr oder weniger normal zur eben angegebenen Richtung ausstrahlen (T. II, Fig. 1 l_2); die Fortsätze verästeln sich außerordentlich stark und ein solcher Fortsatz kann das ganze Ganglion einspannen. Diese eben charakterisierten Typen verlassen das erste Ganglion nicht. Gleiche Elemente finden wir auch bei dem paarigen Ganglion. Wir können sie als intraganglionäre Assoziationszellen betrachten.

Andere Ganglienzellen stellen die Fortsätze für die fortschreitende Bahn bei. Es handelt sich hierbei um mindestens zweierlei Arten. Eine vermittelt zwischen dem ersten Ganglion und je einem zweiten. Die Zellen sind wie die bisher (T. II, Fig. 1 g_1) besprochenen unipolar, der Axon teilt sich aber in zwei Hauptäste, die sich in die bezüglichen Ganglien verästeln. Diese Zellen können auch ihren proximalen Fortsatz über das zweite Ganglion hinaus bis in den Tractus opticus entsenden, so daß er fast schon im eigentlichen Gehirn endet. Zu diesen Schaltzellen ist noch ein bipolarer Typus (Taf. II, Fig. 1 bi) zu rechnen. Die Zellen liegen entweder im Bereich des zweiten Ganglions oder aber so weit proximalwärts vorgeschoben, daß sie schon fast dem Gehirn zuzurechnen sind. Von ihren Fortsätzen, die meist mehr oder weniger die Längsrichtung einhalten, durchzieht der distale entweder eines oder beide Ganglien, während der proximale den Tractus opticus passiert, oder aber, falls die Zellen schon zu stark dem Gehirne genähert liegen, gehört nunmehr der distale Fortsatz der fortschreitenden Bahn des Tractus opticus an, der proximale hingegen verläuft schon ganz innerhalb des eigentlichen Gehirnes. Diese bipolaren Elemente der

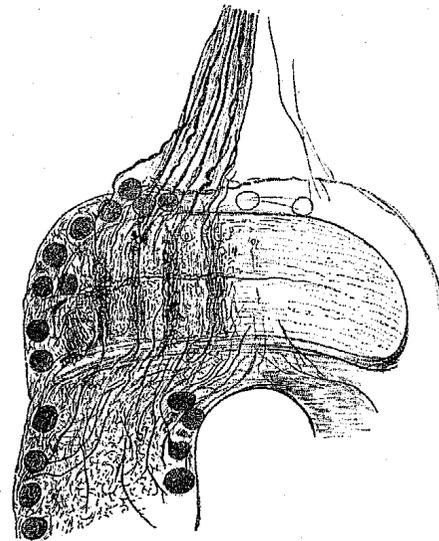
fortschreitenden optischen Bahn hat auch BERGER in seinen Untersuchungen bei *Branchipus* deutlich zur Anschauung gebracht. RETZIUS sagt im Text, daß alle Zellen in den optischen Apparaten unipolar sind; gleichwohl finden wir die zuletzt besprochenen bipolaren Schaltzellen auf seinen Abbildungen (Fig. 2 und 3) mit großer Deutlichkeit dargestellt. Wenn sie sich aber auch in den Methylenblaupräparaten immer wieder zeigen, so müssen wir ihre Existenz als gesichert annehmen.

Wir haben bisher die einzelnen Elemente des optischen Apparates in ihrer Isolierung von einander dargelegt, wie es sich aus der angewandten Methode ergab. Aber das Nervensystem — vor allem das zentrale — ist nicht nur ein bloßer Haufen von Fasern und Zellen, sondern es sind die einzelnen Elemente nach ganz bestimmten Konstruktionsprinzipien zu bestimmten architektonischen Gebilden zusammengefügt. Um dies zu erkennen, bedienen wir uns etwa der BIELSCHOFSKY-Bilder. Wir betrachten einen Frontalschnitt durch das optische Ganglion von *Simocephalus vetulus* (Textfig. 3). Der Schnitt zeigt uns das erste Ganglion besonders an seiner vorderen Seite von Ganglienzellen eingesäumt; in seinem Inneren das Neuropil beansprucht schon an und für sich einen größeren Raum als die Zellenhülle. Aber was wichtiger ist, es zeigt eine bestimmte Gestalt. Die vordere Fläche ist konvex, die hintere schwach konkav, der Querdurchmesser ist größer als der in der Richtung vorn-hinten. Ein Sagittalschnitt zeigt uns ein ähnliches Bild — Höhendurchmesser größer als Längsdurchmesser. Denken wir uns das Ganze körperlich, so resultiert eine nur bezüglich der Medianebene symmetrische Form. Das Neuropil bildet also nicht nur einen formlosen „Ballen“. Eine solche Gesetzmäßigkeit besteht aber nicht nur bezüglich der äußeren Form, sondern auch das Innere des Neuropils weist eine Differenzierung auf, was besagen will, daß die Fäserchen nicht einfach diffus durcheinander laufen, sondern offenbar in bestimmter Anordnung untereinander in Beziehung gesetzt sind, ob per contiguitatem oder continuitatem ist für uns hier gleichgültig. Daß derartige innere Differenzierungen des Neuropils bestehen, haben neben anderen besonders VIALLANES und REMY in ihren Arbeiten deskriptiv gezeigt — meist an höheren Arthropoden. Mit besonderer Absicht aber hat hierauf RADL in seinen Arbeiten hingewiesen und die gewonnenen Resultate zu einer „neuen Lehre vom zentralen Nervensystem“ zu verarbeiten versucht. Er sieht in ihnen spezifische Strukturen, die ebenso wie das periphere Organ die Modalität des Reizes mitbestimmen. Die Anordnung der Zellen und Fasern ist nach diesem

Autor eine spezifische; diese Bauelemente haben nicht nur den Reiz zu leiten und zu summieren, sondern ebenso wie zur Photorezeption ein bestimmt gebautes Sinnesorgan mit dioptrischen Medien und Retina gehört, so müssen auch die zentralen Elemente in bestimmten Strukturen zusammengefaßt sein, die in einer anderen Sinnessphäre nicht vorkommen, sondern hier wiederum durch andersartige ersetzt sind.

Sind nun auch bei den Cladoceren im optischen Ganglion solche Strukturen vorhanden und worin bestehen sie? Ein Blick

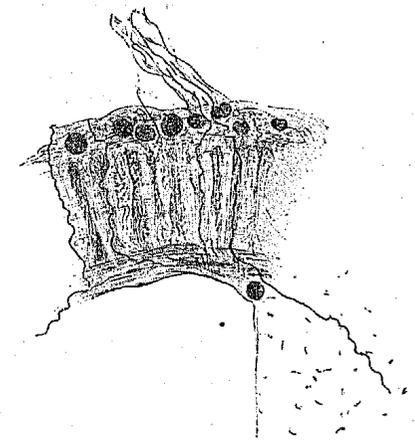
Fig. 3.



Horizontalschnitt durch das erste optische Ganglion von *Simocephalus vetulus* (BIELSCHOFSKY).

Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 4.



Neurommatidien im ersten Ganglion opticum von *Moina*.

auf einen Horizontalschnitt (Textfigur 3, 4) zeigt uns dunkle Säulchen, die radiär zur vorderen Fläche gestellt sind und sich bei ihrem

Verlauf ins Innere des Ganglions schwach verjüngen, meist sieht man in ihnen eine dickere Faser, die sich durch ihren Verlauf als Sehfasern zu erkennen gibt. Mit starker Vergrößerung nur vermag man an günstigen Stellen zu erkennen, daß auch das dunkle Säulchen aus feinstem Fasergewirr besteht. Halten wir dies mit dem zusammen, was wir oben im Methylenblaubilde fanden, so werden wir wohl sagen können, daß es sich bei den erwähnten Säulchen um folgendes handelt: Eine Sehfasern tritt radial zur vorderen Kalotte des Sehganglions ein und verharret auch im Ganglion in dieser Richtung; sie verästelt sich derart, daß die

Fäserchen auf einen kleinen Umkreis beschränkt bleiben. Hierzu treten die Fortsätze der erst erwähnten unipolaren Zellen und so bildet sich das dichte Fasergewirr des „Säulchens“. Wahrscheinlich ist es nicht nur der Endigungsbereich einer Faser, sondern eines Faserbündels (Ommatidiennerv), wodurch auch das Bild bei RETZIUS erklärlich wird: die kolbenförmige Verdickung am Ende seiner Faserbündel ist nichts anderes als das gleichmäßig imprägnierte distale Ende unseres Säulchens. Auch bemüht sich RADL bei den von ihm untersuchten Formen die zahlenmäßige Übereinstimmung zwischen Ommatidien und Säulchen aufzuweisen, wodurch sich gleichsam die Retina im Ganglion widerspiegeln würde. Diese Säulchen finden sich, wie gesagt, überall im Ganglion des komplexen Arthropodenauges. Daß sie auch bei Cladoceren vorhanden sind, haben wir jetzt gesehen. Es ist uns aber auch gelungen, den wahrscheinlichen Aufbau dieser Gebilde aufzuzeigen. In spezieller Weise hat sich VIALLANES mit diesen Fasersäulchen in einer Arbeit über die optischen Ganglien der Languste beschäftigt. Er nimmt wie auch andere Autoren an, daß die Sehfasern die „Neurommatidien“ — so nennt er die besprochenen Strukturen — durchsetzen. Nach Analogie unserer Befunde bei Cladoceren möchten wir aber annehmen, daß auch bei höheren Krebsen die prinzipiellen Verhältnisse die gleichen sind wie bei den niederen. Hierfür können wir auch PARKER anführen, der ebenfalls angibt, daß das Retinula-neuron im ersten optischen Ganglion aufhört.

Um es noch einmal zu wiederholen: wir glauben, daß im ersten optischen Ganglion die Neurommatidien spezifische Strukturen darstellen und daß diese aus der Endausbreitung des Ommatidien-nerven bestehen, zu der sich die distale Verästelung der fortschreitenden Bahn gesellt. Nebstdem senden die vorhandenen unipolaren Zellen Fortsätze herbei.

Das zweite Ganglion bei den Cladoceren weist schon nicht mehr die Differenzierung wie das erste auf. Es bildet nur einen rundlichen Ballen, in dem eine besondere Struktur nicht auffindbar ist. Von dem ersten Ganglion erscheint es durch eine lichte Linie getrennt. Diese findet sich auch in den Zeichnungen SAMASSAS zwischen seiner oberen und unteren Schicht im Ganglion von *Sida* und *Polyphemus* und heißt bei ihm die mittlere Schicht; daraus schließe ich, daß bei diesen Cladoceren das zweite Ganglion durch Verschmelzung unpaar geworden ist; um so mehr als auch der Tractus opticus (Commiss. opt. nach SAMASSA) aus der unteren Schicht austritt.

Vergleicht man den geschilderten Apparat mit den optischen Zentren der höheren Arthropoden, so fällt vor allem ins Auge, daß bei diesen zugleich mit der Vervollkommnung des peripheren Sinnesapparates eine größere Komplikation der zugehörigen Zentren zustande kommt. Wir zählen bei den höheren Krebsen drei wohlunterscheidbare Ganglien, die durch Faserzüge verbunden erscheinen. Diese fortschreitenden Bahnen verlaufen in deutlichen (unilateralen) Chiasmen. Dem gegenüber sind die Verhältnisse der Cladoceren einfache zu nennen. Vergleichen wir sie aber mit den diesbezüglichen der Euphyllipoden, so kann es keinen Zweifel geben, daß das Auge der Cladoceren nicht etwa als primär aufzufassen ist, sondern daß seine relative Einfachheit als ein regressives Merkmal zu buchen ist. Ebenso steht es mit den zugehörigen Ganglien. Auch bei den Euphyllipoden sind nur zwei Ganglien zu verzeichnen. Aber hier zeigt auch das zweite Ganglion noch eine höhere Ausbildung. Charakteristisch ist, daß auch hier das Chiasma der Fasern fehlt.

RADL hat in seinem Buch auch darauf aufmerksam gemacht, daß die optischen Ganglien in sich asymmetrisch gebaut sind. Bei unserem Objekt heben wir aber hervor, daß das erste Ganglion bezüglich der Mediane symmetrisch sei: Dies hängt offenbar damit zusammen, daß hier eben zwei Ganglien verschmolzen sind entsprechend der Vereinigung der beiden Augenanlagen. Es müßte nun ganz interessant sein zu untersuchen, wie sich die optischen Ganglien von *Eurycerus* in bezug auf diesen Punkt verhalten, wo zwar das Auge einfach, der zentrale Apparat aber noch paarig auftritt. Mein Material reichte leider hierzu nicht aus.

Wenn bei den höheren Krebsen meist mehr als zwei, nämlich drei optische Ganglien auftreten, so fragt es sich noch, wie die Homologie bei den Cladoceren diesbezüglich liegt. Wir glauben, daß die ersten Ganglien untereinander zu vergleichen sind, weil in ihnen vor allem die Neurommatidien sich finden, so daß also das proximale Ganglion der höheren Formen bei den Phyllopoden vermißt würde. Hierbei ist noch zu bemerken, daß man vielfach vier Ganglien optischer Natur bei den höheren Krebsen anführt. Die drei distalen zeigen untereinander einen gewissen ähnlichen Aufbau, hingegen das vierte, proximalst gelegene, weicht nach den Angaben PARKERS stark von den übrigen ab; ich schließe mich in dieser Frage der Entscheidung an, die VIALLANES fällt, daß nur drei eigentliche optische Ganglien vorhanden sind und daß das vierte Ganglion nur ein aus dem Gehirn in den Augenstiel verlagertes

Teil ist, der vielleicht im Gehirn der Insekten den sogenannten „gestielten Körpern“ (pilzhutförmigen Körpern) entspricht.

Eine zweite Frage noch von allgemeinem Interesse bezüglich optischer Ganglien ist die: sind diese Gebilde als peripher oder zentral zu betrachten? Dies ist schwierig zu beantworten, da diese Begriffe durchaus nicht so klar voneinander getrennt sind. Das Wort „peripher“ nimmt vor allem Rücksicht auf die Lage des fraglichen Gebildes. Vom physiologischen Gesichtspunkt aus verbindet man damit meist die Fähigkeit der einfachen Reizleitung ohne vorherige „Verarbeitung“. Als rein peripher werden wir also demgemäß die Sehfaserbündel betrachten können. Aber die Ganglien mit ihrer komplizierten Struktur werden sicherlich hemmend oder fördernd, vielleicht auch qualitativ verändernd eingreifen können, also kurz schon „zentrale“ Funktionen ausüben. Vielleicht kann auch die Ontogenie neben der Deutung des histologischen Bildes herangezogen werden. Während die älteren Angaben meistens dahin lauteten, daß Auge und Ganglien sich aus einer ektodermalen Einstülpung ableiten und dann erst später mit dem zentralen Teile Zusammenhang gewinnen, gibt TH. MOROFF in seiner Arbeit über das Auge der Crustaceen an, daß bei *Artemia* sowohl als auch bei höheren Krebsen (*Palaemon*) die optischen Ganglien vom Hirne abstammen, Differenzierungen desselben sind. Mit diesen Angaben würden also auch unsere obigen Angaben stimmen. Es ist wieder besonders RADL, der in seinem öfters genannten Buch für diese Auffassung eintritt, wobei ihm auch noch einige allgemeine Betrachtungen leiteten, auf die hier nicht einzugehen ist.

In einer soeben erschienenen Arbeit über Bewegungen der Daphniden tritt auch WOLTERECK dafür ein, daß die optischen Ganglien nicht nur Durchgangsstation für die optischen Impulse sind, sondern daß hier sogar eine Überleitung auf eine motorische Bahn stattfinden kann. Er gibt nämlich an, daß bei *Hyalodaphnia* die Nerven zu den Augenmuskeln vom zweiten optischen Ganglion abgehen, in dem er ein wichtiges Zentrum für die Richtunggebung der Lokomotion vermutet. Bei *Daphnia* allerdings, werden wir gleich sehen, gehen die Oculomotorii vom Gehirn selbst ab.

Innervation der Augenmuskeln. Wir gehen nun zur näheren Darstellung des eigentlichen Gehirnes über und beginnen mit einem Teil, der sich an die optischen Bahnen topographisch und offenbar auch funktionell eng anschließt: die Innervation der Augenmuskeln. Das Auge der Daphniden ruht in einem Hohlraum, der Augenkammer, die nach den Untersuchungen GROBBENS an

Moina durch eine Einstülpung entsteht, wodurch das Auge ins Innere verlegt wird. Bei *Limnadia* ist z. B. diese Kammer noch nach außen offen. Das Auge hat aber hierdurch seine Beweglichkeit nicht ganz eingebüßt, denn es vermag noch Rollbewegungen auszuführen, die jedem Beobachter bekannt sind. Für diese Bewegungen sind jederseits drei Muskeln angebracht, die an der Augenkapsel — im Profil gesehen — unten, in der Mitte und oben inserieren, nach rückwärts konvergieren und in der Gegend der „Leberhörnchen“ ihren Stützpunkt finden. Jeder dieser quergestreiften Muskeln besteht wiederum aus zwei Portionen, die man als Fasern anzusprechen hat, da sich in jedem je ein Kern, ungefähr in der Mitte des Muskels gelegen, von reichlich Sarkoplasma umgeben, nachweisen läßt.

Wie werden nun diese Apparate innerviert? LEYDIG gibt schon auf seinen Zeichnungen den Oculomotorius an als ganz feine Fädchen, die sich vom Gehirn zu den Muskeln begeben. Auch CLAUS findet sie wieder, SAMASSA gibt sie z. B. bei *Polyphemus* an; aber bei CUNNINGTON scheinen sie in den Schnitten verloren gegangen zu sein. Keiner der Autoren vermag aber über Ursprung oder gar Endigung etwas zu sagen. Hier hilft die Vitalmethode weiter. In der dorsalen Decke des Gehirnes finden sich rechts und links einige große Zellelemente (Taf. I, Fig. 1, 2, O_1), die ich mit ihren Fortsätzen verfolgen konnte. Die Zelle ist unipolar und entsendet einen sehr starken Axon, der zahlreiche feine Verästelungen in den dorsolateralen Neuropilballen entläßt. Der Axon zeigt auch ein stark variierendes Kaliber, so daß er sich etwa wie eine knorrige Wurzel ausnimmt. Ein Ast zweigt ab und durchsetzt die Mitte des Gehirnes, dabei sich aber immer dorsal haltend. Im Neuropil der anderen Seite angelangt, zersplittert er in äußerst zahlreiche Endreiserchen, die sich fast durch den ganzen Ballen erstrecken. Der Hauptast des Axons aber verläßt das Gehirn und begibt sich durch den „Oculomotorius“ zum Muskel (Textfig. 5). Er erreicht ihn an der Stelle, wo gewöhnlich der Kern im Sarkoplasma eine kleine Hervorwölbung bedingt. Der Axon, den Nerven verlassend, legt sich an die Muskelfaser unter dichotomischer Teilung an. Diese Teilungsstelle erscheint mitunter ein wenig verdickt; um eine Art Endplatte kann es sich hierbei aber nicht handeln, da wir die beiden Äste nunmehr nach entgegengesetzten Richtungen über den Muskel verlaufen sehen. Zahlreiche Varikositäten bedecken sie meist und es gelingt auch, feine Abzweigungen wahrzunehmen, die den Muskel ganz zu überspinnen scheinen. Von besonderen End-

apparaten ist durchaus nichts aufzufinden. V. DOGIEL gibt bei den Pantopoden an, daß der motorische Nerv über dem Kern der Muskelfaser in einen Kegel übergeht, in dem Fibrillen auseinandertreten.

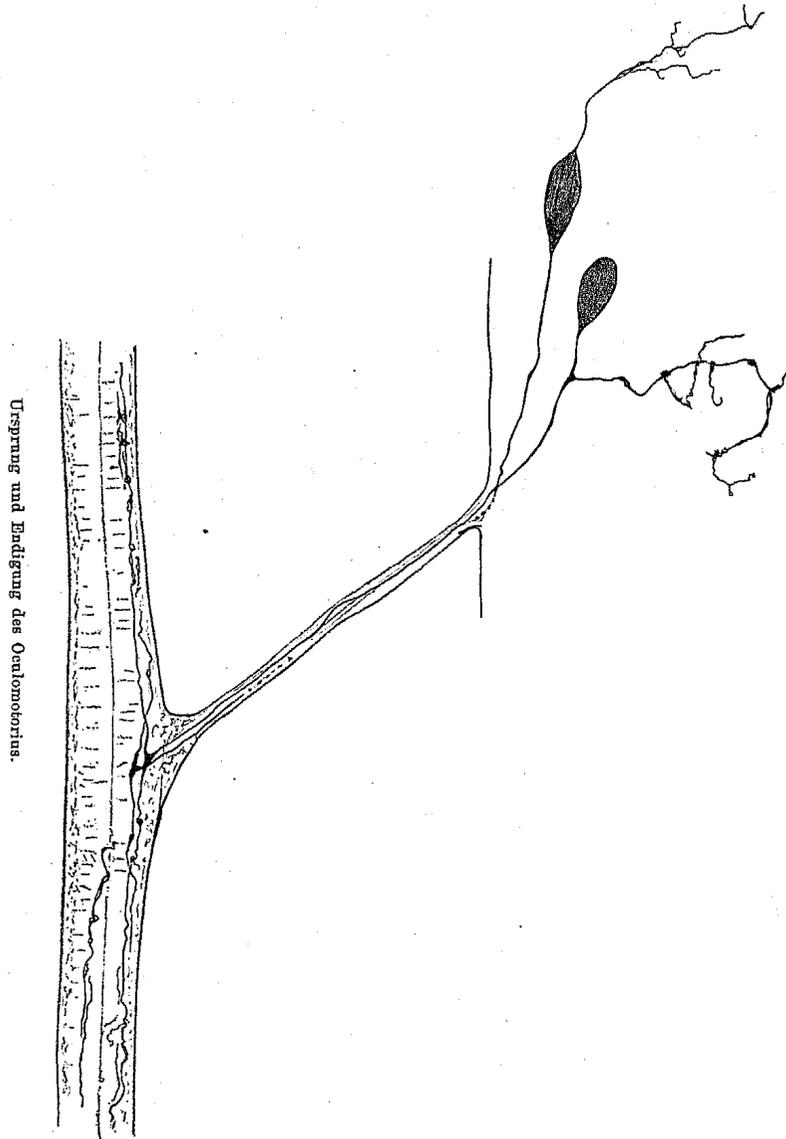


Fig. 5.

Er vergleicht dies dem DOYÈRESchen Hügel der Insekten. Vielleicht lag ihm etwas ähnliches vor, das wir oben nur als Teilung der Faser beschrieben haben.

Im Oculomotorius habe ich meist nur eine Faser beobachten können; in günstigen Fällen waren deren deutlich zwei vorhanden. Ich glaube nicht, daß sich noch mehr Elemente an der Innervation in unserem Falle beteiligen. Ich hebe dies deshalb hervor, weil von mehreren Autoren gezeigt wurde, daß die Muskeln der höheren Arthropoden (Schere) von zwei nebeneinanderlaufenden Nervenfasern versorgt werden können, die dann auch wahrscheinlich verschiedene Funktionen haben. Die motorischen Zellen haben nicht immer die oben geschilderte unipolare Form. Die Zellen hatten ausgesprochen bipolare Gestalt (Taf. I, Fig. 1, 2, o_2 und Textfig. 5). Der vordere Axon zieht im Gehirn vorwärts und verläßt es dicht vor dem Eintreten des Tractus opticus, um zum Muskel aufzusteigen. Der hintere Fortsatz zeigt die reiche Verästelung, ohne aber wie bei oben geschilderter unipolarer Zelle in das Neuropil der anderen Seite überzukreuzen. Offenbar handelt es sich hier um zwei Typen von Neuronen; denn nicht nur ihre Form, sondern auch ihr Einzugsgebiet, um mich so auszudrücken, ist verschieden. Wie ein Blick auf die Abbildung zeigt, ist die ungekürzte Ausbreitung der unipolaren Zelle in nächster Nähe der optischen Bahn gelegen, während der hintere Fortsatz des bipolaren Typus in ein Gebiet reicht, in das Fasern aus der zweiten Antenne einstrahlen. Ich glaube nun, daß immer mindestens zwei Zellen, je eine der beiden Typen, sich an der Innervierung eines Muskels beteiligen.

MANGOLD hat beim Flußkreb und auch bei anderen höheren Arthropoden nicht nur die Doppelinnervation untersucht, auf die schon BIEDERMANN bei seinen physiologischen Untersuchungen der Scherenmuskeln hingewiesen hatte, sondern hat auch die Endigungsweise der Nervenfasern am Muskel genauer beachtet. Die beiden vergesellschafteten Fasern treten an eine kleine Vorwölbung der Muskelfaser heran und teilen sich hernach beide dichotomisch, ganz wie wir oben vom Augenmuskel beschrieben haben. Eine derartige Verzweigung nennt MANGOLD eine diplotomische. Ferner diskutiert der Autor besonders die Frage, wo die nervösen Elemente im Muskel enden. In unserem Falle läßt sich folgendes leicht konstatieren. Der Muskel besteht aus der Fibrillenschicht, die von einem ziemlich dicken Sarkoplasmanmantel umgeben ist, der nun auch seinerseits nach außen von einem zarten Sarkolemm abgegrenzt wird. An der Ansatzstelle des Nerven gehen Neurilemm und Sarkolemm ineinander über, in dem darunter liegenden Sarkoplasma kommt es zur diplotomischen Teilung der Nervenfasern. Die Äste und Ästchen dieser ziehen nun, wie man mitunter bei glücklicher

Lage des Objektes ganz deutlich sehen kann, in der Sarkoplasmaschicht weiter, um auch in dieser — soweit das Methylenblaubild dies zu sagen erlaubt — zu enden, ohne Bildung besonderer Endapparate oder Eindringen in die fibrilläre Substanz. Da MANGOLD gleichfalls mit Methylenblau seine Untersuchungen anstellte und in der großen Zahl seiner Präparate immer wieder dasselbe fand, daß die Nervenfasern in der Sarkoplasmaschicht sich verloren, so glaubt er hierin auch ihre wirkliche Endigung annehmen zu können.

Hinsichtlich der physiologischen Seite der Doppelinnervation hat man angenommen — wie schon oben angedeutet —, daß den beiden Fasern eine Art antagonistische Wirksamkeit zukomme, wie Beschleunigung und Verzögerung oder Kontraktion und Dilatation. Da aber alle diese Prozesse auch sonst überall beobachtet sind ohne Doppelinnervation, so wird man noch genauere Gründe vorbringen müssen, um ein verschiedenes Verhalten der beiden Fasern wahrscheinlich zu machen. Es war nun geglückt, bei höheren Formen die beiden Fasern rückwärts zu verfolgen und hierbei erkannte man, daß sie in getrennten Nerven zum Zentrum verlaufen. Bei *Daphnia* war nun das Verfolgen bis in das Gehirn leichter und wir konnten wahrscheinlich machen, daß zu den beiden Fasern auch Zellen verschiedener Typen gehören.

Der Umstand, daß die zweite Zelltype, die einen Axon in den Augennerven sendet, bipolar ist, könnte vielleicht auch so gedeutet werden, daß wir es in ihr mit einem sensiblen Element zu tun haben. Physiologische Erwägungen, die sich auf die Funktion der Augenmuskel für die Regulation der gesamten Körperbewegung beziehen, könnten diese Annahme noch unterstützen. Es würde in diesem Falle die zweite, bipolare Type eine Art Muskelempfindlichkeit zu vermitteln haben, oder besser, es würden die Spannungsverhältnisse, in die der Muskel durch die unipolare Zelle versetzt wird, wieder rückläufig dem Zentrum übermittelt, um nun so auf die Bewegungszentren der zweiten Antenne einzuwirken. An etwas derartiges scheint auch vor allem WOLTERECK zu denken, wie schon vor ihm RÄDL und auch EWALD.

Dieser Annahme, daß bei der Doppelinnervation nur eine Faser motorisch, die andere sensibel sei, stehen aber einige gewichtige Gründe gegenüber. Einmal war in der Endigungsweise der beiden Fasern kein Unterschied zu finden. Dann aber ist vor allem die Lage der bipolaren Zelle im Zentralorgan gegenüber dem sonstigen Verhalten bei wirbellosen Tieren zu abweichend. Hierzu kommt noch, daß ich ganz gleich gebaute bipolare Elemente

im motorischen Ganglion der zweiten Antenne auffinden konnte. In den Muskeln dieser fand ich — bis jetzt wenigstens — keine Doppelinnervation. Wir müßten höchstens für die zweite Antenne und dies dann auch für alle Extremitäten eine zweifache Sensibilität annehmen; eine solche, die in der Haut und deren Derivaten ihren Sitz hat und meist durch typische periphere Sinnesnervenzellen vermittelt wird und zweitens eine Muskelempfindlichkeit, die durch bipolare Zellen vermittelt würde, welche im Zentrum selbst mit den motorischen Zellen beisammen liegen und deren rezeptorischer Axon entweder mit der korrespondierenden motorischen Faser vergesellschaftet verläuft: Doppelinnervation oder getrennte Wege geht, wie in den übrigen Fällen.

Fassen wir kurz das Gesagte zusammen, so können wir sagen: Rechts und links in den vorderen dorsolateralen Ecken des Gehirnes finden sich bei *Daphnia* die Kerne der Augenmuskelnerven. Diese Zentren bestehen aus unipolaren und motorischen Zellen und aus bipolaren Elementen unbestimmter Funktion. Die Innervation der Muskeln erfolgt in Form von Doppelinnervation mit diplo-tomischer Teilung. Besondere Endapparate fehlen.

Scheitelsinnesorgan, Frontalorgan und Medianauge.

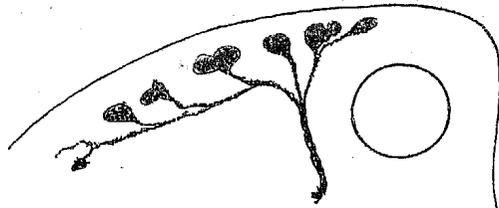
Im weiteren wollen wir an die Schilderung eines Sinnesorganes gehen, das seinen zentralen Sitz im ventrolateralen Neuropil (*NI*) hat: das Scheitelsinnesorgan oder laterale Frontalorgan. Bei CUNNINGTON und FISCHEL finden wir den Namen „Tegmentarius“ für den Nerven dieses Organs. Dieser ist aber schon vergeben; denn so heißt ein zarter Nerv am Hirn der Dekapoden, der den Interorbitalraum am dorsalen Cephalothorax innerviert. Oder wollte man damit eine Homologie andeuten? Das wäre ganz gefehlt, da sowohl Ursprung als auch sonstiges Verhalten der beiden Nerven ganz verschieden sind.

Die beste Schilderung, soweit sie sich ohne besondere Methoden geben läßt, verdanken wir LEYDIG und CLAUS. Bei *Daphnia*, aber auch bei *Simococephalus* und *Moina* findet sich jederseits an der vorderen unteren Ecke der Seitenteile des Gehirnes eine kleine mediale Auftreibung, aus der ein dicker Nerv hervorkommt. Derselbe nimmt dorsale Richtung, geht seitlich am Augenganglion vorbei, um sich gegen den Fornix zu wenden (Textfig. 6.)

Auf seinem Wege dahin hat er sich schon mehrfach gespalten, in verschiedener Weise bei den einzelnen Arten. Einige Äste gehen nach rückwärts bis zu den Lebersäckchen, andere wieder nach vorn

bis über das Auge. Jede dieser Fasern führt schließlich in eine große kolbenförmige Zelle. Diese Zellen liegen in Gruppen mindestens zu zwei beisammen und enthalten eigentümliche, stark lichtbrechende Körper zwischen sich. LEYDIG hat sie zuerst als ringförmig beschrieben und sie nur bei einigen Spezies deutlich gefunden. CLAUS vermag sie auch bei anderen noch nachzuweisen, führt auch ovale Formen bei *D. pulex* an und hält sie offenbar für allgemein bei allen Cladoceren, bei denen dieses Organ vorkommt. CUNNINGTON berichtet nichts besonderes. FISCHEL hingegen sagt, daß das Zentrum dieses Sinnesorganes „im vordersten dorsalen Abschnitte des Gehirnes“ liegt, „so weit es sich wenigstens mit dem Alizarin sichtbar machen läßt“. Dies muß ein Irrtum sein. Denn tatsächlich kommt der Nerv des Organes stets von der vorderen ventralen Ecke in unmittelbarer Nähe des Medianauges vom Hirn, so wie es die älteren Autoren richtig angegeben haben.

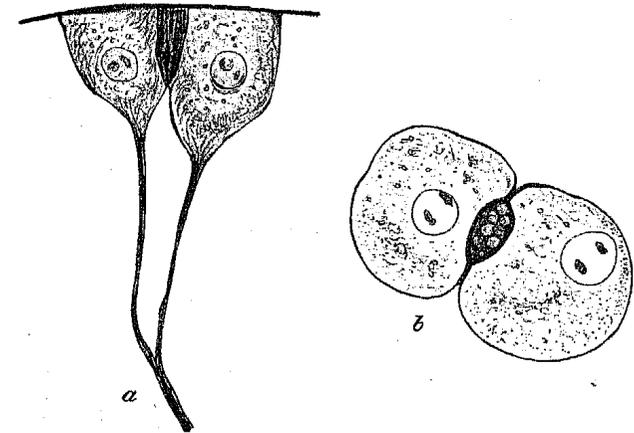
Fig. 6.

Laterales Frontalorgan von *Simocephalus*. (Alizarinfärbung.)

Mit Alizarin färben sich auch Granula am Ursprung des Nerven. FISCHEL sieht sie für eine Andeutung der „zentralen Ganglienzellengruppe“ an, aus der der Nerv hervorgeht, um in das „Endorgan“ zu gehen. „So liegt hier eine Färbung fast des ganzen Neurons vor.“ Das letzte ist allerdings richtig, nur daß das Neuron umgekehrt zu orientieren ist. Die Methylenblaumethode ergibt nämlich, daß die birnförmigen Zellen unipolare Ganglienzellen sind, deren Fortsätze zentralwärts sich zum „Nerv“ zusammenlegen. Im Gehirn aber, in der ventrolateralen Masse (*NI*) liegt die Endausbreitung in Form von ganz kurzen, dicht ineinander gewobenen Terminalen. Wie schon hieraus ersichtlich, gehen die Fortsätze nirgends mehr eine Verbindung mit „zentralen Zellen“ ein. Dennoch sind auch letztere vorhanden, aber nicht als Ursprungszellen des Neurons, sondern als Lokalzellen oder, wie wir auch sagen, als intraganglionäre Assoziationszellen. Es liegen nämlich im Methylenblaubild (Taf. II, Fig. 2) eine große Anzahl kleiner Ganglienzellen rings um

die Außenseite des Neuropilkernes, die ihren einzigen Axon in das Innere desselben entsenden. Bei RETZIUS findet sich über diesen Nerven nur eine kurze Notiz. In Fig. 5 bildet er zwei unipolare Zellen ab, die etwa in der Gegend der Leberschläuche liegen. Ihre Axone ziehen ins Gehirn: der eine an die Stelle, von der der Nerv des Scheitelsinnesorganes ausgeht, der andere aber findet sich so weit dorsal, daß wohl ein Beobachtungsfehler vorliegen dürfte. RETZIUS findet das Verhalten des Organs mysteriös. Vielleicht gelingt es uns, trotzdem dasselbe ein wenig dem Verständnis näher zu bringen.

Fig. 7.

Zellenpaar des lateralen Frontalorganes.
a im Profil, b in Aufsicht von oben.

Wir betrachten den Bau der birnförmigen Zellen. Mit ihrer flachen Seite liegen sie der Hypodermis direkt an, während ihre entgegengesetzte Seite in die Nervenfasern ausläuft (Textfig. 7 a).

Jede Zelle enthält in ihrem körneligen Plasma einen großen Kern, der als Bläschen erscheint. Es liegen mindestens zwei derartige Zellen mit ihrer dickeren Partie aneinander und schließen nun zwischen sich einen stark lichtbrechenden Körper ein. In der Aufsicht ergeben die Zellen etwa Bilder von Kreisen, die sich überschneiden (Textfig. 7 b). Das gemeinsame Segment wird von dem glänzenden Körper gebildet. Manchmal können aber bis zu vier Zellen sich an einer Gruppe beteiligen. Der Binnenkörper selbst ist nicht einfach homogen, sondern zeigt hie und da zarte Einkerbungen, denen auch eine Zusammensetzung aus mehreren Stücken zu entsprechen scheint. Manchmal trat dies deutlicher hervor,

manchmal schien es wieder ganz verwischt zu sein. Mit Methylenblau färbten sich die Zellen intensiv blau, meist wenn die Färbung der übrigen nervösen Elemente schon zu erblässen begann. Der spezifische Körper blieb ganz ungefärbt, wodurch sich seine Form stark abhob. Mit Alizarin hingegen ließ sich gerade der Körper besonders stark tingieren, die Zellen nahmen aber diesen Farbstoff gleichfalls stark auf; doch erschien der Körper mitunter ganz schwarz, und wenn nach Wochen in Glyzerinpräparaten die Zellen schon fast farblos geworden waren, so hatte er noch immer seinen dunklen Ton. In der Seitenansicht erkennt man, daß der glänzende Körper sich etwa nur über die Hälfte der Zellen erstreckt, die dann unter ihm auseinanderweichen.

FISCHEL vermochte bei seinen Versuchen noch folgende interessante Beobachtung zu machen. In den Zellen, die er als becherförmig bezeichnet, fand er einen „mit Alizarin violett (bei intensiver Färbung schwarz) gefärbten Körper“ von unbestimmter Bedeutung. Außerdem ließen sich an der Oberfläche feinste Linien darstellen, die er für die „Endausbreitung des Sinnesnerven“ hält. Mit Nilblausulfat tingiert, „weisen diese Zellen Granula auf, die offenbar jenes mit Alizarin sich tief färbende Inhaltsgebilde ringförmig umgeben“. Ich erhielt nun auch derartige Punkte, die sich mit Methylenblau färbten und die mehr oder weniger ringförmig den von mir oben geschilderten Körper umgaben, der aber zwischen den Zellen lag, und dementsprechend schlossen sich die Punkte nicht in einer Zelle, sondern erst in zweien oder mehreren zum Kreis. In der Faser, die von der Zelle ausgeht, ließen sich auch mit Methylenblau feinste Fibrillen darstellen und ich konnte diese zu den oben genannten Punkten verfolgen (Tafel I, Fig. 4). Aber dieses Bild erhielt ich leider nur zweimal. Einmal in der geschilderten Weise bei *Daphnia pulex* in einem Methylenblaubild; das andere Mal fand ich ein gleiches Verhalten bei *Moina*. Das Objekt war nach GOLGI imprägniert. In den Zellen traten eine größere Anzahl feiner Fibrillen auf, die nach der einen Seite divergierten, um mit kleinen Knöpfchen zu enden, nach der anderen Seite zusammenliefen und in den zentripetalen Zellfortsatz eintraten. FISCHEL hatte *D. magna* vornehmlich untersucht. Bei *Simocephalus*, wo ich den lichtbrechenden Körper zwischen den Zellen nicht fand oder nicht beachtete, zog ein kleiner Ast des Nerven nach rückwärts, um in einem kleinen becherförmigen Gebilde zu enden.

Ein scheinbar besonderes Organ findet man bei *Eurycercus lamellatus*. LEYDIG beschreibt daselbst einen starken Nerv, der von

dem vorderen Teile des Gehirnes ausgeht und sich mehr an die Seiten des Kopfes hinbegibt, um daselbst in einem Aggregat von großen Zellen mit spezifischen Körpern zu enden. Mir fehlte es an Material, diesen Dingen nachzugehen. Wieder anders tritt uns das Organ bei *Sida* entgegen. Daselbst findet es sich weiter nach rückwärts verschoben bis in die Gegend des Ursprungs der zweiten Antenne. Beiderseits sieht man hier die Reihe großer Zellen, zwischen denen sich wieder die lichtbrechenden Körper abheben. Wie man sieht, kann das Organ mannigfache Variationen eingehen. Noch sonderbarer werden uns aber die Homologa unseres Organs bei den Euphyllipoden anmuten. Doch bevor wir zu dieser Vergleichung übergehen, müssen wir noch ein zweites Organ betrachten, das sogenannte „Frontalorgan“ oder genauer das mediale Frontalorgan.

Am besten studieren wir dieses bei *Simocephalus* (Taf. II, Fig. 3). Mit Alizarin, aber noch besser mit Methylenblau läßt es sich leicht sichtbar machen. Ganz in der Höhe der Stelle, wo der Nerv des Scheitelsinnesorganes seine zentrale Endigung findet, nämlich direkt von der Spitze, in die das Hirn nach vorn unten ausgeht, zieht sich beiderseits ein dünner Nervenfasern weiter, verläuft unter dem Auge nach vorn und geht vor demselben in eine große birnförmige Zelle, die sich genau wie die des früher geschilderten Organs mit ihrer breiten Fläche an die Hypodermis anlehnt. Sie zeigt so ganz die Form und färberischen Eigenschaften wie die Zellen des lateralen Frontalorgans, daß man sie ohne weiters zu diesem zählen würde, wäre nicht die separate Verbindung mit dem Gehirn. Doch müssen wir noch über die zentrale Endigung berichten. Nach dem ganzen läßt sich leicht erraten, daß sie ebenfalls in einer zentralen Aufsplitterung des Axons bestehen wird. Diese findet zum Teil in das ventrolaterale Neuropil (NI) des Scheitelsinnesorganes hinein statt, ein Teil des Axons zieht aber unter mehreren Windungen weiter, um erst in dem zentralen Neuropil zu enden. Genauer konnte ich dieses bei *Daphnia pulex* aus der Triester Umgebung untersuchen. An dieser Form vermißte ich im ungefärbten Präparat das Frontalorgan in der Ausbildungsweise, wie es CLAUDIUS bei *D. similis* so deutlich einzeichnet, als einen nach vorn ziehenden Nervenfasern, der in einer größeren, kernführenden Anschwellung dicht unter der Hypodermis endet. Die Fasern, die ich bei *D. pulex* an dieser Stelle fand und die sich an die Hypodermis begaben, waren sicherlich nur Stützfasern, wie sie auch sonst von verschiedenen Teilen des Gehirnes abgehen und etwa Nerven vor-

täuschen können. Dafür fand ich je rechts und links vom Medianauge eine große Zelle, die ihr Axon in das ventrolaterale Neuropil (*NI*) sandte, dieses aber nach Abgabe von Ästen verließ, um erst weiter rückwärts im zentralen Ballen (*NI*) zu enden. (Taf. I, Fig. 1 *fr.*). Diese Zelle lag manchmal weiter ab vom Gehirn, in manchen Fällen schien sie direkt in dessen Ganglienzellenbelag zu gehören. Ihre Lage, Größe und Form und auch daß sich in ihr das Methylenblau in vielen Körnchen und Pünktchen festhielt, spricht dafür, daß sie das Äquivalent des Frontalorganes sei, offenbar schon in reduziertem Zustande.

CLAUS freilich gibt eine andere Schilderung. Wie schon erwähnt, sieht er die Frontalnerven vom „vorderen Lappen“ des Medianauges abgehen. Dasselbst seien aber zwei Kerne eingelagert. Doch scheint er anzunehmen, daß diese mit dem Frontalnerv nichts zu tun haben; denn er spricht von einer Aneinanderlagerung der Bahnen für Frontalorgan und Medianauge, und verweist diesbezüglich auf *Simocephalus*, wo diese Nerven getrennt vom Medianauge entspringen. FISCHEL sagt, daß er mit Farbstoffen die Frontalnerven bei den verschiedenen Spezies von *Daphnia* nicht habe darstellen können. Aber in der Umgebung des Augenflecks nahmen Ganglienzellen Granula an. Diese Zellen seien als die Ursprungszellen des Frontalorgans zu betrachten.

Der Autor glaubt also, daß es nur dem Ausbleiben der Färbung zuzuschreiben ist, daß er die Frontalnerven nicht so beobachtete, wie es CLAUS in seiner Daphnidenarbeit abbildet. Ich vermute, daß bei seinen *Daphnia*-Arten das Frontalorgan in ähnlich reduziertem Zustande vorhanden sei, wie ich oben von der *Daphnia* aus der Umgebung von Triest beschrieben habe. Aus der gleichen Schilderung wie auch aus den Verhältnissen bei *Simocephalus* ergibt sich weiter, daß man irgendwelche Zellen in der Umgebung des Pigmentflecks nicht als Ursprungszellen der Frontalnerven deuten darf; im Gegenteil, die Zellen, zu denen sie gehören, sind die großen Elemente, die an der Peripherie liegen. Im Gehirn in der Nähe des Medianauges findet dafür die erste Aufsplitterung der zentripetalen Axone statt. Die Zellen aber, von denen FISCHEL spricht, gehören tatsächlich zum Apparat des Medianauges selbst.

Wir haben bisher zwei Sinnesorgane beschrieben, die ihr Zentrum im vorderen ventralen Teile des Gehirnes haben. Zu diesen gesellt sich nun noch ein drittes, das Median- oder auch Nebenauge.

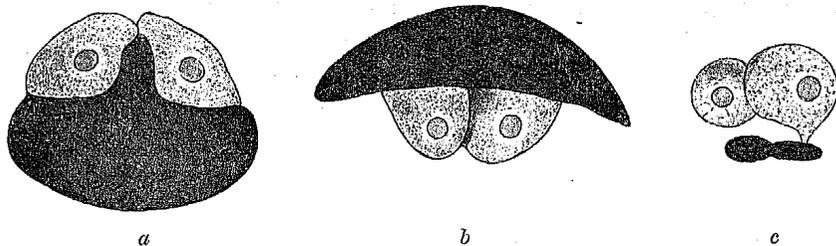
Diesem Organ hat bekanntlich CLAUS eine besondere Monographie gewidmet, die für die Auffassung des Medianauges grund-

legend geworden ist. Auf vergleichender Basis gewinnt dieses Organ ein großes phylogenetisches Interesse. Wir betrachten es vorerst nur von unserem engeren Gesichtspunkte bezüglich der Cladoceren. Bei *Daphnia pulex*, die ich untersuchte, fand ich den Pigmentfleck von einem hellen Hof umgeben, der sich in drei Teile gliederte, einen vorderen median gelegenen und zwei seitlich rechts und links. Es sind dies die „Retinazellen“. Von jedem dieser drei „Lappen“ führt eine nervöse Brücke zum Gehirn, die sogenannten Nerven (Tafel I, Fig. 3); sie verdienen aber diese Bezeichnung nicht, denn man vermag ohne weiters auch schon ohne Färbung in denselben liegende Ganglienzellen nachzuweisen. Die Retinazellen sind lange unipolare Zellen, die einerseits an den Pigmentfleck stoßen, auf der anderen Seite sich verjüngen und in eine Nervenfasern auslaufen, die durch die oben erwähnte Brücke hindurch bis in das Hirn zu verfolgen ist. Nebst diesen Elementen treten noch kugelige unipolare Zellen auf, die sowohl rings um den Pigmentfleck als auch in den Brücken liegen. Ihre Axone verhalten sich genau so wie die der ersteren. Diese kugeligen Zellen lassen sich mit Methylenblau leicht darstellen und auch RETZIUS erhielt sie in gleicher Form und Lage mit GOLGI-Imprägnation. Zwei solcher Zellen scheinen CLAUS jene Kerne vorgetäuscht zu haben, die er in den Anfang des Frontalnerven verlegt. Daß ich von diesem bei *D. pulex* in der von CLAUS geschilderten Form nichts finden konnte, habe ich schon oben erwähnt, und füge hinzu, daß auch RETZIUS nichts derartiges sah. Wir müssen uns noch nach der zentralen Endigung der „Sehfasern“ des Medianauges umsehen. Man sieht sie in der Mitte des Gehirnes nach hinten aufsteigen, um schließlich im Gebiet der zentralen Neuropilmasse (*NI*) zu enden, woselbst sie auch mit den Endigungen des Frontalorgans zusammenkommen. CLAUS hat in seiner Arbeit über das Medianauge den einzelnen Teilen eine andere Deutung gegeben als in der älteren Daphnidenarbeit. Doch stimmen die Angaben letzterer besser mit meinen Beobachtungen überein. Da ich diesmal hauptsächlich mit Vitalfärbung untersuchte, so will ich jetzt auf diese Unstimmigkeiten nicht eingehen und behalte mir dies für eine spätere Arbeit vor, in der ich diese Organe auf vergleichender Basis zu behandeln gedenke.

Einen ganz anderen Eindruck macht das Medianauge von *Simocephalus* (Tafel II, Fig. 3). CUNNINGTON versuchte seinen Bau aufzuhellen. Er beschrieb die streifenförmige Pigmentmasse, die von der vorderen unteren Ecke des Gehirnes abwärts zieht. Er sieht, daß

dieser Streifen aus kleinen, stark lichtbrechenden Körnchen besteht und schließlich findet er auf seinen Schnitten Zellen und dazugehörige Nerven. Er betont noch, wie stark die äußere Form des ganzen Gebildes variere. Ich habe erstens einmal mit Alizarin versucht. Mit diesem Farbstoff färben sich sehr deutlich die großen Zellen und ihre zentralwärts ziehenden Fortsätze. Im ganzen finden sich sechs Zellen. An der Hinterseite in der Mediane zieht ein Nervenstrang, teils dem Pigmentstreifen anliegend, teils auch wieder von ihm ganz getrennt abwärts. An der untersten Spitze des Auges angekommen, biegt er nach vorn und geht in zwei große kugelförmige Zellen, die vor dem Pigmentstreifen gelagert sind. Denkt man sich das ganze Medianauge von *Simocephalus* nach vorn hinauf gedreht, so wird sofort die Übereinstimmung mit den Zellen bei *Daphnia* auffallen, die durch die unpaare untere Brücke ihren

Fig. 8.



Schnitte durch das Medianauge von *Simocephalus vetulus*.
a proximal, b in der Mitte, c distal.

Axon senden. Darnach werden auch die übrigen Zellen verständlich werden. Es liegen vor dem Pigmentstreifen an seinem oberen Teile zwei Zellen rechts und links, eine jede mit dem Hirn durch separate Fäden verbunden; sie entsprechen offenbar den paarigen „Lappen“ und Brücken bei *Daphnia*. Unter diesen Zellen finden sich jederseits noch zwei Zellen, deren Form meistens sehr unregelmäßig war; wie sie mit dem Zentrum in Verbindung stehen, ist mir nicht klar geworden; doch vermute ich, daß sie zu den beiden seitlichen Partien hinzugehören. Wir sehen also, daß sich das Medianauge von *Simocephalus* mit dem von *Daphnia* sehr wohl in Vergleich bringen läßt. Wir betrachten nur noch einige Querschnittsbilder durch das Organ bei *Simocephalus* (Textfig. 8). Hierdurch erkennen wir nämlich den Pigmentstreifen als eine große Zelle (oder vielleicht mehrere?), die die Pigmentkörnchen in sich enthält und das ganze Auge in Abteilungen — Pigmentbecher — zerlegt. Ein Querschnitt im Be-

reich der oberen Zellen (Textfig. 8a) zeigt uns die Pigmentzelle mit einem medianen Vorsprung, der die lateralen Zellen trennt. Einige Schnitte tiefer erkennen wir aber (Textfig. 8b), wie die nächsten zwei Zellen in einer konkaven hinteren Ausbuchtung der Pigmentzelle ihren Platz finden und also dadurch von den vorigen getrennt sind. Und schließlich zeigt Textfig. 8c die untersten vor dem Pigment ohne Scheidewand zwischen sich. Wir hätten also, wenn wir die Zellen als Retinaelemente auffassen, vier Abteilungen bei *Simocephalus*, nämlich die zwei lateralen zu je einer Zelle, die vordere unpaare zu je zwei Zellen, die hintere unpaare zu je zwei Zellen.

Wir haben drei Organe beschrieben, das Scheitelsinnesorgan, das Frontalorgan und das Medianauge, die trotz aller Verschiedenheit doch einige wichtige Übereinstimmungen zeigen und aller Wahrscheinlichkeit nach einen zusammengehörigen Organkomplex bilden. Diese drei Organe zeigen sich auch bei den primitiveren Branchiopoden, nur in etwas anderer Ausbildung. Das Medianauge zeigt dort noch eine starke Entwicklung: ist in den meisten Fällen dreiteilig und jeder Pigmentbecher enthält eine größere Anzahl von Retinazellen. Bei *Limnadia* ist nach Nowikoff das Organ vierteilig, indem noch ein unterer unpaarer Becher vorhanden ist. Vielleicht ist das hintere Zellenpaar bei *Simocephalus* auch in dieser Weise zu deuten. Die Frontalorgane erscheinen als direkte Fortsetzungen der Seitenlappen des Gehirnes bei *Branchipus* und *Artemia*. Etwas medial davon nimmt bei diesem noch ein anderes Organ seinen Ursprung: das Organ der „kolbenförmigen Zellen“. Diese der Hypodermis anliegenden Zellen zeigen eigentümlich geformte glänzende Körper zwischen sich: die Zellen sind sämtlich zu mehreren ommatidienähnlich zusammengedrängt, wie schon CLAUS betont und SPENCER abgebildet hat. Der letztere Autor erwähnt auch, daß die Ähnlichkeit mit den Augen von *Phalangien* auffallend sei.

Der Hinweis auf die Augen dieser Tiere soll nur einen ganz allgemeinen Anhaltspunkt für die Beurteilung dieser Organe abgeben. Die ventralen Frontalorgane der *Euphyllöpoden* haben die großen kolbenförmigen Zellen zu mehreren um einen gemeinsamen Punkt herum angeordnet. Man gewinnt hierdurch bei Aufsicht den Eindruck, als ob man einen Querschnitt durch ein Ommatidium betrachtete. Dieser Eindruck wird noch erhöht durch die Anwesenheit der glänzenden Stäbchen, die sich gerade im Mittelpunkt der Zellgruppen befinden. Diese Stäbchen wird man dann den Rhabdomen gleichzustellen haben. Fehlen würde der dioptrische Apparat und das Pigment. Dieser Mangel könnte schwerlich ein Argument

gegen den ganzen Vergleich sein, da man diesbezüglich nur auf die Reduktion der Komplexaugen bei Amphipoden hinzuweisen brauchte. Bei vielen Vertretern dieser Krebse sind Pigment, dioptrische Hilfsapparate geschwunden und haben die Rhabdome die merkwürdigsten Umbildungen erfahren. Machen wir Ernst mit diesem Vergleich, so wäre sein Ergebnis: die ventralen Frontalorgane (Organ kolbenförmiger Zellen) ist als letztes Rudiment eines ehemals komplexen Auges aufzufassen.

Es läßt sich aber auch eine zweite Ansicht verteidigen, nach der diese Organe nicht mit einem Auge, das nach dem Schema der Komplexaugen gebaut war, in Zusammenhang gebracht wird; diese andere Anschauung beruft sich nicht so sehr auf äußere Ähnlichkeiten wie die Anordnung der Zellen, sondern sie achtet vor allem auf die innere histologische Differenzierung dieser Elemente. Hierbei ergeben sich nun klare Beziehungen zum Medianauge der Crustaceen. Nowikoff betont die gänzliche Übereinstimmung der inneren Struktur der Retinazellen des Medianauges mit den Zellen der Frontalorgane. Ferner ergibt sich bei diesem Vergleich eine klarere Auffassung bezüglich der glänzenden Stäbchen zwischen den Zellen der Frontalorgane. Nowikoff beschreibt zwischen den Zellen des Medianauges sehr deutlich hervortretende Cuticularsäume, die meist stark an den Seiten der Zellen entwickelt sind, an denen sie mit anderen gleichartigen Elementen zusammenstoßen; manchmal umgreifen die Säume fast kappenförmig die Zelle. Dort, wo mehrere Zellen in einer Kante zusammentreffen, wird nun entlang dieser gemeinsamen Kante die Cuticularsubstanz auch stärker entwickelt sein, so daß hierdurch eine Art Stab gebildet wird, von dem radienartig in die Fugen zwischen den umliegenden Zellen Wände vorspringen. Aus derartigen Gebilden, glaube ich nun, können ganz leicht jene „glänzenden Stäbchen“ in den ventralen Frontalorganen der Branchiopoden entstanden sein, die mehrmals ihrer Form nach mit den Spicula der Schwämme verglichen wurden. Bedenkt man noch dazu, daß auch die Zentra vom Medianauge einerseits, der Frontalorgane andererseits topographisch bei den Branchiopoden eng verbunden erscheinen, so dürfte es nicht schwer fallen, Nowikoff zu verstehen, wenn er sagt, daß die Frontalorgane ganz den Eindruck machen, als ob sie Abspaltungen von Zellkomplexen aus dem Medianauge wären. Dieser letzte Satz gilt besonders von den Verhältnissen bei *Limnadia*.

Bei den Euphyllipoden findet sich aber noch ein zweites Organ, das Frontalorgan im engeren Sinne, von Nowikoff das dor-

sale Frontalorgan genannt. Dieses bildet bei *Limnadia* das Augenkammerorgan; bei *Artemia* und *Branchipus* besteht es aus eigentümlichen langgestreckten Zellen, die nach SPENCER auch Stäbchen enthalten sollen, was aber von NOWIKOFF geleugnet wird. Dieser Autor hat aber bei einer *Artemia*-Art von Pamir eine merkwürdige Verdickung der Cuticula über diesen Organen nachweisen können, der er eine Art Linsenwirkung zuschreiben möchte.

Wenn wir also die Organe der Euphyllipoden mit denen der Cladoceren homologisieren wollen, werden wir folgende Parallelen aufstellen. Medianauge bleibt homolog, Lage unverändert, nur bei *Simocephalus* Drehung nach rückwärts. Das ventrale Frontalorgan erfährt eine Verlagerung gegen die dorsale Seite zu und wird zum Scheitelsinnesorgan oder lateralen Frontalorgan. Das dorsale Frontalorgan wird am meisten reduziert, behält seine relative Lage bei, höchstens daß sich die Endzelle von der Hypodermis zurückzieht und an das Gehirn selbst zu liegen kommt; wir werden es genauer als das mediale Frontalorgan bezeichnen.

Daß diese drei Organe auch bei den Cladoceren zusammengehören, entnehme ich einmal ihrer gemeinsamen zentralen Endigung; denn die beiden Ballen des Scheitelsinnesorganes sind durch Punktsubstanzbrücken direkt mit den zentralen Ballen (*NII*) verbunden. Noch mehr spricht dafür, daß die Zellen, welche diese Organe bilden, übereinstimmend erscheinen, was ganz besonders auffällig ist, wenn wir bedenken, daß es sich bei den Frontalorganen und Scheitelsinnesorganen um periphere Sinnesorgane handelt; in solchen aber spielen, falls sie der Tango- oder Chemorezeption dienen, bipolare Nervenzellen eine Rolle. Hier bei unseren Organen handelt es sich durchweg um unipolare Formen, so wie sie sich im unpaaren Auge finden. Auch das deutet auf einen Zusammenhang, daß, sobald die Zellen des Medianauges klein sind, dies auch für das Frontalorgan respektive die Zellen des Scheitelsinnesorganes gilt. Die Zellen sind bei *Daphnia* im Medianauge relativ klein und dasselbe gilt auch von den Elementen des Scheitelsinnesorganes. Dieses relativ klein ist vor allem in Hinsicht auf die entsprechenden Verhältnisse bei *Simocephalus* gemeint. Bei dieser Cladocere sind die Zellen, die sich mit Alizarin am Medianauge darstellen lassen, direkt auffallend durch ihre Größe und auch die Elemente des Scheitelsinnesorganes sind gleichfalls in dieser Hinsicht ausgezeichnet. Dieselbe bemerkenswerte Zellgröße finden wir hier auch am Frontalorgan ausgeprägt. In der gleichsinnigen Art der Variation der Zellgröße liegt, glaube ich also, ein Argument für die Zusammengehörigkeit der drei Organe.

Auch die Entwicklungsgeschichte bietet einen wichtigen Hinweis. CLAUS, der zum erstenmal auf die Homologie dieser Organe bei Cladoceren und Branchiopoden hingewiesen hat, bemerkt, daß bei letzteren diese Zellen allmählich mit dem Wachstum des Tieres aus dem Rindenbelag des Gehirnes hervortreten und sich immer mehr frei erheben. Ganz dasselbe nun konnte ich an Schnitten durch einen jungen *Simocephalus* sehen. Die dicken, kolbenförmigen Zellen des Scheitelsinnesorganes lagen noch direkt dem Gehirn auf, während ihre Fortsätze in den vorderen unteren Teil desselben einbogen. Von der Hypodermis, der sie doch im erwachsenen Zustand direkt anliegen, waren sie noch durch einen großen Zwischenraum getrennt. Wir können daraus entnehmen, daß auch bei den Cladoceren dieses Sinnesorgan, wie es CLAUS für die Branchiopoden angibt, vom Zellenbelag des Gehirnes abzuleiten ist, während sonst periphere Sinnesorgane meist direkt aus der Hypodermis entstehen. Das Verhalten des Frontalorganes bei *Daphnia pulex* aus der Triester Umgebung läßt eine gleichsinnige Deutung zu. Wir sagten, daß hier die große Endzelle nicht mehr an der Hypodermis zu finden ist, sondern mehr oder weniger dem Gehirn genähert. Da wir annahmen, daß das Organ in Rückbildung sich befinde, kann man sagen, daß es sich auch im erwachsenen Zustand von seinem ursprünglichen Mutterboden nicht mehr weit entfernt. So wäre in dem Umstand, daß diese drei Organe, das Medianauge, das Scheitelsinnesorgan und auch die Frontalorgane sich vom Gehirn ableiten, noch ein Grund gegeben, der für eine engere Beziehung dieser Organe untereinander spricht.

Unter diesem Gesichtspunkte dürfte uns wohl auch die Deutung der sogenannten Deckzellen bei *Leptodora* möglich sein. Bei dieser schönen Cladocere finden sich am vorderen Teile der dorsalen Oberfläche des eigentlichen Gehirnes große Zellen, die schon mehrfach das Interesse wachgerufen haben. In den Zellen, die einen blassen Kern aufweisen, bemerkt man wieder lichtbrechende Körper von verschiedener Form; sie ähneln jenen bei *Branchipus*. Die meisten Untersucher hielten diese Elemente wegen ihrer Form für nicht nervös, bis CARLTON zeigte, daß Faserbündel aus diesen Zellen in das darunterliegende Hirn strahlen. Mir ist es gelungen, mit Methyleneblau einige dieser Zellen zu färben (Textfig. 9), es sind unipolare Zellen, die sich noch dadurch auszeichnen, daß das Methyleneblau in vielen kleinen Granula aufgespeichert wird, so daß die gefärbten Zellen gekörnelt erscheinen. Der Axon geht in den vorderen Teil des Gehirnes. Ich glaube, auch hier haben wir es

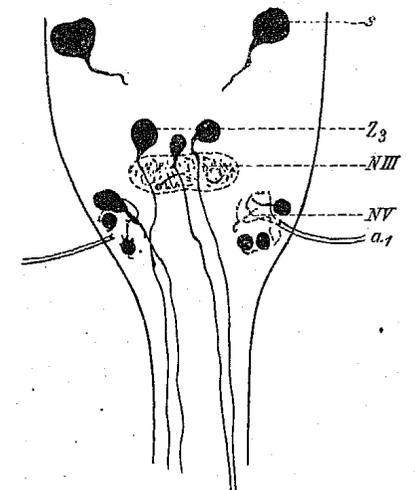
wieder mit dem Scheitelsinnesorgan zu tun, das gemäß der Raumverhältnisse im Kopfe von *Leptodora* platt auf das Gehirn gedrückt erscheint.

Was nun die Funktion dieser drei Organe betrifft, so wird man bei einer Beurteilung nur auf Grund histologischer Daten ohne physiologisches Experiment sehr vorsichtig sein müssen. Versuche, die ich diesbezüglich an *Artemia* angestellt habe, haben mir bisher kein klares Bild gegeben. Die Kleinheit der Objekte tritt als großes Hindernis auf.

Das Medianauge wird man wohl schon als ein Organ für Photorezeption gelten lassen, so wie es stets bisher gehalten wurde. Eine bilderzeugende Kraft oder sonst höhere Leistungen wird man ihm natürlich nicht zuschreiben können. Da wir aber nun gemäß unserer obigen Darlegungen annehmen, daß die Scheitelsinnesorgane und auch die Frontalorgane mit dem Medianauge enge Beziehungen haben, so werden wir auch für diese, wenigstens ursprünglich eine ähnliche Funktion postulieren können. Die Scheitelsinnesorgane zeigen eine Ausbildung, die mir eine derartige Annahme noch plausibel erscheinen lassen kann. Schwieriger steht es mit den Frontalorganen, da wir hier nur mehr eine Zelle finden. CLAUS

scheint anzunehmen, daß dieses Organ eher einer Art Tangorezeption dient, da er sagt, es werde sicher noch gelingen, kleine, borstenartige Cuticulardifferenzierungen aufzufinden, wie man sie an der Stirne von Copepoden findet. Mir erscheint dies vorläufig unwahrscheinlich, da das Frontalorgan bei den Cladoceren nicht bipolare Zellen zeigt. Doch können wir hier jetzt die Frage nicht weiter diskutieren, weil wir dies nur durch vergleichende Betrachtung der Frontalorgane bei allen niederen und höheren Krebsen und eventueller nächstverwandter anderer Arthropoden durchführen könnten. Ich habe die Untersuchungen schon begonnen und sie haben mir einige wichtige Resultate ergeben, auf die ich aber bei anderer Gelegen-

Fig. 9.



Gehirn von *Leptodora* (Methyleneblau).
s = Deckenzellen (lat. Frontalorgan). NIII = Zentralkörper. Z₃ = Große Assoziationszellen. NV = Neuropil der Antennule. a₁ = Nerv der Antennule.

heit einzugehen gedanke, während wir uns in dieser Arbeit hauptsächlich an die Cladoceren halten wollen.

Wenn ich späteren Erörterungen hier kurz vorgreifen darf, so möchte ich meine Meinung folgendermaßen präzisieren. Wir haben in den drei Organen Medianauge, Scheitelsinnesorgan und Frontalorgan phylogenetisch uralte Gebilde zu erblicken, die dem primären Vorderhirn, d. i. den Neuropilen *NI*, *NII*, eventuell auch *NIII* zugeordnet sind. Diese Organe hatten ihre optimale Entfaltung zu einer Zeit, als das sekundäre Gehirn und das ihm zugeordnete Komplexauge noch nicht entwickelt war. Als diese neue Sehphäre auftrat, verfielen die alten Organe und das zugehörige primäre Vorderhirn einer fortschreitenden Reduktion. Sie erhielten sich in nennenswerter Ausbildung nur bei altertümlichen Formen, wie den Branchiopoden oder solchen Formen, deren Stellung im Stammbaum der Crustaceen genügend tief ist, bei denen außerdem die Anlagen der Komplexaugen eine Rückdifferenzierung resp. sekundären Schwund zeigen, wie bei den Cladoceren resp. Copepoden. Am zähesten hat sich, wie schon CLAUS zeigte, das Medianauge erwiesen, das sich sehr verbreitet unter den Malakostraken findet. Doch vermute ich, daß sich auch Rudimente der beiden anderen Organe werden aufdecken lassen; wenigstens lassen mir gewisse Angaben in der Literatur von „statischen Sinnesorganen“ oder problematischen Drüsen, die mit dem Vorderhirn zusammenhängen sollen, diese Hoffnung als berechtigt erscheinen.

Die erste Antenne. Wir wenden uns nun einem anderen Sinnesorgane zu, der ersten Antenne oder Antennula. Dieselbe trägt, wie allgemein bekannt, feine Cuticularschläuche, LEYDIGsche Fäden, welche als das Organ der Chemorezeption angesehen werden. Diese Schläuche zeigen basal eine stark lichtbrechende Verdickung ihrer Wand, den Porenkanal; der übrige Teil ihrer Wandung ist äußerst dünn. An der Spitze findet sich wieder ein lichtbrechendes Kügelchen, durch das das ganze zylindrische Röhrchen abgeschlossen ist. Bei *Eurycercus* sind diese Schläuche etwas größer und man kann an ihnen zwei Teile, einen proximalen weiteren und einen distalen engeren unterscheiden. Dieser zeigt an seiner Spitze eine Einstülpung ins Innere, in der dann einfach als cuticulare Verdickung das lichtbrechende Kügelchen liegt. Ich habe also die Schläuche immer geschlossen getroffen; gegenteilige Angaben beruhen wohl auf Verletzungen. Das Innere unserer Kölblen wird von einer zarten protoplasmatischen Masse eingenommen, in der sich mitunter eine feine Längsfaserung wahrnehmen läßt. Ich halte diese für die Fort-

setzung der Matrixzellen, die sich in der Einzahl oder vielleicht auch zu mehreren an der Basis finden.

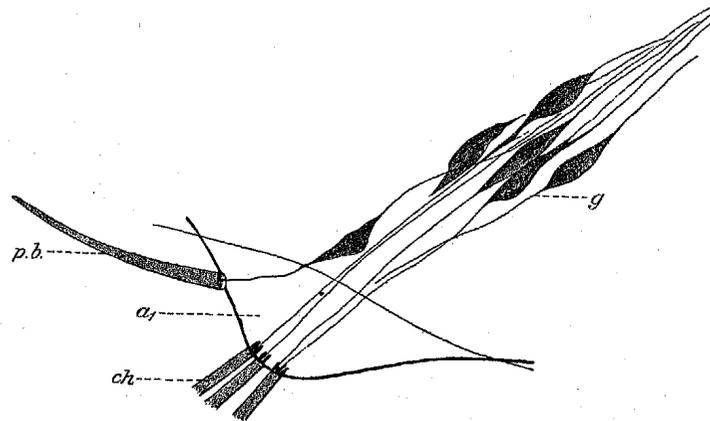
Neben diesen Zylindern, die sich, wie bekannt, an der ersten Antenne sämtlicher Crustaceen finden, ist bei den Cladoceren noch eine Borste vorhanden, die meist proximal von den Riechkölblen an der Vorderseite der Antenne steht. Sie ist nicht zylindrisch, sondern spitzt sich allmählich zu und entbehrt des lichtbrechenden Knöpfchens am Ende. Von dieser Borste hat GROBBEN bei *Moina* gezeigt, daß sie in der Ontogenese zuerst auftritt und in der Jugend relativ größer ist als später. Ferner findet sich an der ersten Antenne der Nauplien von *Estheria* und *Limnadia* nur eine einzige Sinnesborste. GROBBEN nennt sie daher die primäre Sinnesborste und schreibt ihr den Wert eines phylogenetischen Organs zu.

Wie steht es nun mit der Innervation dieser Gebilde? Schon LEYDIG und CLAUS haben den Nerven beschrieben, der aus dem hinteren unteren Teile des Gehirnes kommt, am Boden des Kopfes nach vorwärts zieht und an der Basis der Antennula sich in seinem „Sinnesganglion auffasert“. Eine distale Faser tritt dann schließlich in das cuticulare Endorgan. v. RATH vor allem zeigte, daß es sich hier um bipolare Ganglienzellen handle, deren distalen Fortsatz — den Terminalstrang — er bis in das Lumen des Kölblchens verfolgen konnte. RETZIUS hat schließlich auch die zentrale Endigung der Fasern aufzuhellen versucht. Sie sollen um Zellen in kurzen, aber zahlreichen Verästelungen endigen.

Mit Methylenblau habe ich einige wichtige Abweichungen gefunden. Die Zellen stellen sich ebenfalls als bipolar dar (Textfig. 10), sie liegen dicht gedrängt und bilden einen spindelförmigen Komplex, das „Sinnesganglion“. Wir müssen aber gleich bemerken, daß das Wort Ganglion hier in einem anderen Sinne gebraucht wird als etwa beim Sehganglion, bei dem ja das Neuropil das ausschlaggebende Moment war. Hier hat jede Zelle eine oppositipole, bipolare Gestalt und im „Ganglion“ gibt es absolut keine weitere Verästelung. Der distale Fortsatz nun geht in geradem Verlauf durch den Porenkanal und tritt in das Lumen des Kölblchens; nimmt aber hier nicht etwa, wie CLAUS meinte, das ganze Innere desselben ein, sondern ist vielmal dünner, wie RETZIUS schon einwendet. Die Nervenfasern gehen in meinen Bildern (Textfig. 11) nicht in gerader Flucht im Röhrchen bis an dessen peripherisches Ende, sondern ich sah die Fasern sich teilen, derart aber, daß die Ästchen sich in geschlossenen Schleifen anordneten, wie die Bilder zeigen. Ich glaube, es liegt eine Aufteilung der Fasern in ein in sich

selbst geschlossenes Endnetz vor. Die Fäserchen verliefen in dem peripheren Teil des Lumens, während der zentrale Teil von den

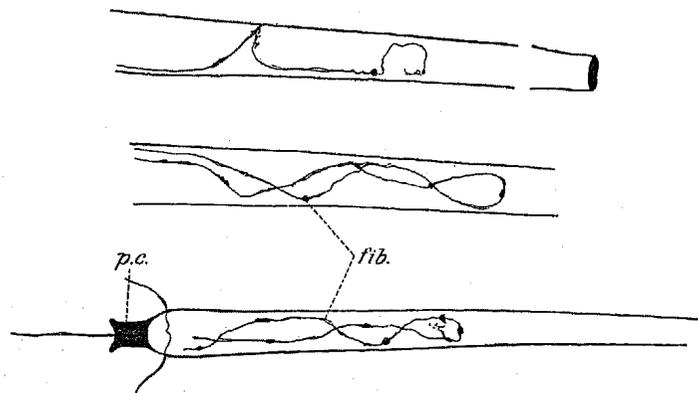
Fig. 10.

Antenne I von *Daphnia pulex*.

g = Sinnesganglion. pb = Primärborste. ch = Riechzylinder.

Fortsätzen der Matrixzellen gebildet wird. Zahlreiche Varikositäten bedecken die zarten Fibrillen. Leider habe ich dieses Bild nur drei-

Fig. 11.

LEYDIGISCHE Riechzylinder von *Daphnia pulex*.

p.c. = Porenkanal. fib. = Fibrille. Methylenblau. Immers. $\frac{1}{12}$, Oc. 8.

mal in voller Deutlichkeit, und zwar bei *Daphnia pulex* wahrnehmen können. Doch war das Bild so klar, daß ich auch schon diese geringe Zahl der Befunde für beweiskräftig halte. Diese

Angabe steht allerdings mit allen bisher gegebenen Beschreibungen im Widerspruch; doch lautete auch deren Behauptung nicht gar zu sicher, indem Wörtchen wie „scheinen“ dabei eine Rolle spielen, oder aber es in Zweifel gelassen wird, ob es sich in dem betreffenden Faden, der meist ziemlich dick ausfällt, auch wirklich um ein nervöses Gebilde handelt. Wir werden bei der Besprechung der Sinneshaare, die sich sonst am Körper finden, Gelegenheit haben, darauf nochmals zurückzukommen. Die zentrale Endigung des proximalen Fortsatzes der Sinnesnervenzellen besteht, wie es RETZIUS schildert, in einer Aufsplitterung in kurze Endreiserchen, aber nicht, wie er angibt, um Zellen herum — ein Verhalten, wie man es gewöhnlich für Wirbeltiere schildert — sondern in das postlaterale Neuropil (NV) hinein; die Fasern zeigen hierbei einen wellenförmigen Verlauf und erscheinen auch etwas verdickt. Den Bereich des Neuropils verlassen diese Fasern, die von den Kölbchen kommen, nicht. Bei den höheren Arthropoden finden sich im Neuropil der ersten Antennen Glomeruli, korbähnliche Faserausbreitungen, wie sie ja auch in den olfaktorischen Formationen der Wirbeltiere anzutreffen sind. RADL vermutet, daß die Zellen, von denen RETZIUS spricht, vielleicht derartige Dinge sein könnten; doch habe ich in BIELSCHORSKY-Präparaten nur undeutlich kleinere Punktsubstanzballen wahrnehmen können.

Das Neuropil ist an seiner Außenseite, besonders stark aber an seiner vorderen und hinteren Wand — es ragt das Ganze wie ein konischer Vorsprung vom Gehirne weg — von Ganglienzellen bedeckt. Dieselben sind unipolar und ihr Axon zersplittert sich im Innern des Markes.

Einige dieser Zellen entsenden aber ihre Axone oder wenigstens starke Äste derselben nach aufwärts, so daß sie in die Nähe des Ursprunges des ersten Nerven für die zweite Antenne gelangen. Mit diesen Fasern, die also unilaterale Assoziationszellen angehören würden, sah ich aber eine, hie und da auch zwei Fasern ziehen, die sich etwa unter einem rechten Winkel teilten, der eine Fortsatz ging horizontal weiter ins Bauchmark, der andere stieg auf ins Ganglion des Antennarius major. Eine solche Faser macht ganz den Eindruck einer von der Peripherie kommenden, sich zentral aufteilenden Faser, wie sie auch bei Sinnesborsten der zweiten Antenne vorkommen. Obwohl ich es nun nicht direkt beweisen kann, so ist die Annahme doch sehr naheliegend, daß diese Faser zu der primären Tastborste gehört. Diese wird von einer Zelle versorgt, die von dem Ganglion der Riechkölbchen etwas entfernt

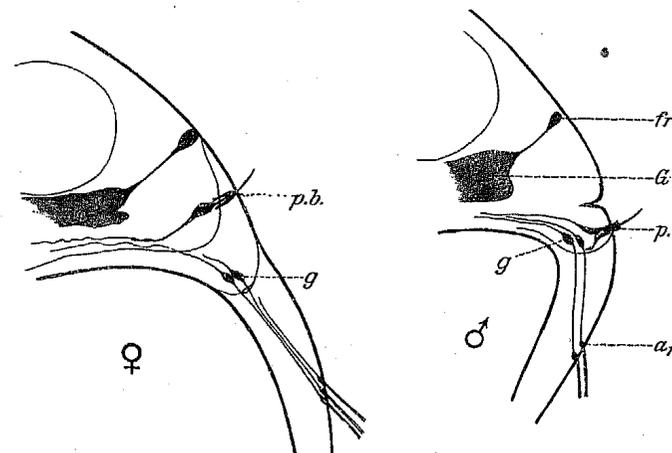
nach vorne liegt. Ihr proximaler Fortsatz mengt sich aber unter die übrigen Fasern; der getrennte Verlauf war schon noch bis zum Neuropil zu beobachten. In diesem wird das Beobachten zu schwierig, als daß man Sicherheit verbürgen könnte. Doch glaube ich, daß es die Faser von der Sinnesborste her ist, die das Ganglion durchsetzend sich, wie oben angegeben, teilt. Das würde aber besagen, daß das postlaterale Neuropil ganz spezifisch nur für die Reize bestimmt ist, die von den Kölblchen übernommen werden. Das postlaterale Neuropil ist die spezifische Zentralstelle für Chemo-rezeption. Modal verschieden werden die durch die Sinnesborste übermittelten Qualitäten sein; nach dem Bau des peripheren Apparates und seiner mutmaßlichen zentralen Endigung handelt es sich um Tangorezeption. So liegen die Verhältnisse bei *Daphnia pulex*.

Wir wollen nun nur noch erwähnen, daß im Prinzip dieses Verhalten bei anderen Cladoceren wiederkehrt. Desgleichen gilt auch, daß die erste Antenne bei Männchen durchwegs eine stärkere Ausbildung aufweist und auch noch mit besonderen Borsten, offenbar zum Festhalten des Weibchens und dgl. bewaffnet ist. Während die Zahl der Kölblchen meist neun beträgt, finden wir an der ersten Antenne beim *Leptodora*-Weibchen fast die vierfache Zahl und der bezügliche Nerv hat dementsprechende Größe. Besondere Erwähnung verdient noch das Verhalten bei *Bosmina*, das scheinbar nicht richtig erfaßt wurde, soweit dessen überhaupt Erwähnung getan wird. Bei dieser kleinen Cladocere sind bekanntlich die ersten Antennen ganz an das Rostrum des Kopfes gerückt (Textfig. 12) und zu zwei unbeweglichen, nach rückwärts abgebogenen Hörnern geworden, die außerdem eine eigentümliche Gliederung aufweisen. Die Kölblchen finden sich hier etwa im ersten Drittel des ganzen Hornes. Das „Sinnesganglion“ aber lagert ganz an der Basis der Antenne, so daß also der distale Fortsatz der Zellen ziemlich lang ausfällt. LEYDIG zeichnet nun aber den proximalen Nerven des Ganglions in Verbindung mit dem vordersten Teil des Gehirnes; ich konnte an meinen Präparaten etwas derartiges nicht sehen; es geht vielmehr ein Faserbündel am Boden des Kopfes in den hinteren unteren Teil des Gehirnes analog wie bei den Daphniden. Nun beschreiben die Autoren an der frontalen Seite des Kopfes in mittlerer Höhe zwischen Antennenbasis und Auge zwei Sinnesborsten. Dieselben sind von zarter Beschaffenheit und stecken in basalen Röhrechen, in denen man den Verlauf der Borste deutlich sehen kann. Unterhalb dieser Borste ließ sich mit Alizarin, aber auch mit Methylenblau eine Zelle darstellen. Von hier geht eine

Nervenfasern in schwachem Bogen rückwärts, noch vor dem Gehirn an den Boden des Kopfes gerade in den Nerv, der vom Sinnesganglion der Antennule kommt; damit ist es klar, daß wir es mit der primären Sinnesborste zu tun haben. Wenn dies histologische Verhalten aber noch nicht genügend zwingend sein sollte, so betrachte man die Antennule eines *Bosmina*-Männchens, bei dem die Borste dieselbe Position hat wie bei den Daphniden, ganz an der Basis der Antenne.

Über *Bosmina* macht auch FISCHER eine Angabe, daß das sogenannte Schildchen nervöser Natur sei, denn ein dorsal im

Fig. 12.

*Bosmina* ♀ und ♂.

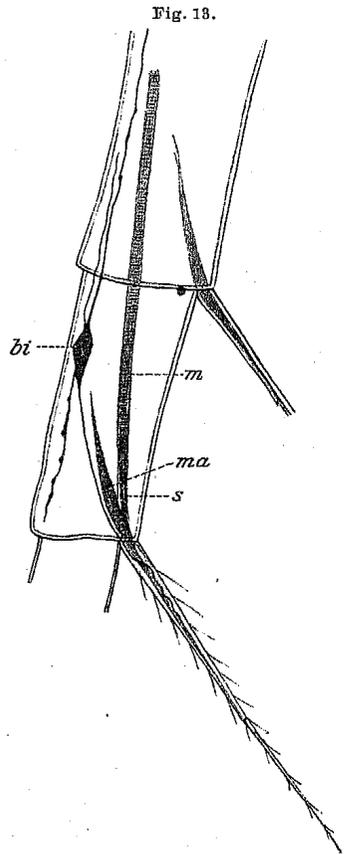
G = Gehirn. fr. = Frontalorgan. g = Sinnesganglion der ersten Antenne. p. b. = die primäre Borste mit Sinnesnervenzelle.

Rostrum verlaufender Nerv führe zu ihm. Ich vermag hierüber nichts zu berichten, hoffe aber später in einem anderen Zusammenhange diese Dinge genauer untersuchen zu können.

Wir haben dem Leser bisher die Sinnesorgane mit ihren zentralen Endigungen vorgeführt und könnten auf den Bau des Gehirnes selbst übergehen; ich halte es aber für besser, zunächst noch die unmittelbar an den Kopf herangerückten Apparate der zweiten Antenne zu besprechen, da sie mit ihren zentralen Faserungen einen wichtigen Teil der Hirnstruktur ausmachen.

Die zweite Antenne. Von den beiden uns schon bekannten Nerven der zweiten Antenne ist der erste gemischt, der zweite wahrscheinlich rein motorisch. Wir betrachten zuerst den sensiblen Teil des

ersten Nerven, der auch *Antennarius major* heißt, da er bedeutend stärker ist als der zweite. Ein Blick auf das kombinierte Bild (Taf. I, Fig. 1 u. 2) zeigt uns die Verhältnisse ganz klar, so daß wir peripherwärts beginnen können. Der sensible Nerv setzt sich aus den proximalen Fasern von Sinnesnervenzellen zusammen, die selbst den an der Antenne vorkommenden Haaren oder Borsten zugeordnet sind. Diese Borsten (Textfig. 13) sind lange, gefiederte cuticulare Bildungen, die aus einem proximalen und distalen Stück zusammengesetzt sind. Das Lumen des Haares wird von Protoplasmafortsätzen der Matrixzellen eingenommen, die sich an der Basis finden. Von diesen Zellen gehen noch lange sehnartige Fäden aus, die sich schließlich in dem umgebenden Gewebe verlieren. Eine jede dieser „Sinnesborsten“ wird nun von dem distalen Fortsatz einer solchen bipolaren Zelle innerviert. Über die feineren Verhältnisse habe ich nichts Sicheres ermitteln können. Daß die Faser in das Innere der Borste eintritt, habe ich gesehen; das würde ja auch mit den Angaben der Autoren von anderen Crustaceen, z. B. von RETZIUS oder besonders O. v. RATH stimmen. Gleichzeitig bemerkt man aber, daß diese Zellen nicht etwa direkt unter den betreffenden Cuticularbildungen sich finden, sondern oft ein ziemliches Stück von ihnen entfernt liegen. Ja, man erkennt, daß der sensible Nerv gerade auf der Seite der Antennenäste verläuft, die der Insertionsstelle der Borsten gegenüber liegt, so daß der distale Fortsatz die Sinnesnervenzelle überkreuzen muß, um an seinen Bestimmungsort zu gelangen.



Innervation einer Borste an der zweiten Antenne von *Daphnia pulex*. (Methylenblau.) *bi* = Sinnesnervenzelle. *m* = Muskel. *s* = Sehne desselben. *ma* = Matrix der Borste.

gegenüber liegt, so daß der distale Fortsatz die Sinnesnervenzelle überkreuzen muß, um an seinen Bestimmungsort zu gelangen.

Nebst diesen neun gefiederten Borsten finden sich noch andere Sinnesborsten: Eine an der Gabelungsstelle der Antennenäste und zwei an der rückwärtigen Seite des Achselgelenkes. Diese Gebilde

sind nicht gefiedert und, soweit ich sehen konnte, nicht beweglich wie die vorhergehenden. Sie sind bedeutend kleiner und erscheinen ganz blaß; nur an ihrer Basis weisen sie einen verdickten Chitiring auf. Sie erinnern an die primäre Sinnesborste der ersten Antenne. Ihre Sinnesnervenzellen liegen direkt an ihrer Basis und werden von den Matrixzellen kappenförmig bedeckt, wie das BIELSCHOFSKY-Präparat (Taf. I, Fig. 5) deutlich zeigt. Fortsätze dieser Matrixzellen bilden den axialen Strang der Borste, während die Nervenzelle einen distalen Fortsatz entsendet, der sich in der Borste peripherwärts hält. Ob diese Faser hier frei endet, oder ob es geschlossene Netzbildungen gibt, ließ sich leider nicht ermitteln. Die proximalen Fasern aller Sinneszellen schließen sich in der aus der Figur (Taf. 2, Fig. 4) zu ersehenden Weise zum sensiblen Nerv zusammen, der sich unter einem rechten Winkel mit dem motorischen Teil vereinigt. Die sensiblen Fasern treten nun in das Zentralorgan, in dem wir sie weiter verfolgen wollen.

Die sensiblen Elemente bilden im Wurzelgebiet des *Antennarius major* ein sehr charakteristisches Faserbündel, das man schon ohne Färbung am lebenden Tier sich abheben sieht. Dieses Bündel (Textfig. 14) tritt zuerst tief in die vorderen Teile der Schlundconnective ein, biegt dann plötzlich nach vorn und oben um und gelangt in das Gehirn, wo es bis zur dorsalen Zellendecke aufsteigt; daselbst gehen nun die Fasern des Bündels auseinander, indem sie rechtwinklig abbiegend in das dorsolaterale Neuropil sich einsenken. Dies gilt natürlich auf jeder Seite. Im Methylenblaubild läßt sich nun auch die feinere Verzweigung der Fasern angeben. Sie pflegen kurz vor dem ersten Knie eine zarte Faser nach rückwärts in die Connective abzugeben, die reichliche Querästchen in die Neuropilkerne der beiden Antennennerven entsendet. Weiter zeigt die Hauptfaser meist in dieser Gegend ein dickeres Kaliber und gibt ebenfalls zahlreiche kurze Ästchen ab. Etwas nach vorn, schon im Gehirn, zweigt wiederum eine größere Faser ab, die absteigend in das zentrale Neuropil geht, um sich daselbst dicht oberhalb des Zentralkörpers zu verästeln. Eine solche sensible Faser hat also mindestens drei Hauptendigungsgebiete: in den Neuropilkernen der Antennennerven in den Connectiven, im zentralen (*NII*) und dorsolateralen Neuropil (*NIV*), im Gehirn.

Neben diesen Elementen finden sich nun noch einige wenige Fasern, die bedeutend zarter sind und sich, in den Connectiven angelangt, in zwei gleich dicke Äste T-förmig teilen, wovon der eine in das Bauchmark weiter zieht, der andere nach vorn gegen

das zentrale Neuropil (*NII*) absteigend sich verliert. In einigen Fällen waren nur diese Fasern gefärbt und ihr Verlauf führte mich zu den Zellen, die an der Basis der blassen Borsten am Achselgelenk liegen. Daraus schließe ich, daß die beiden Borstentypen der An-

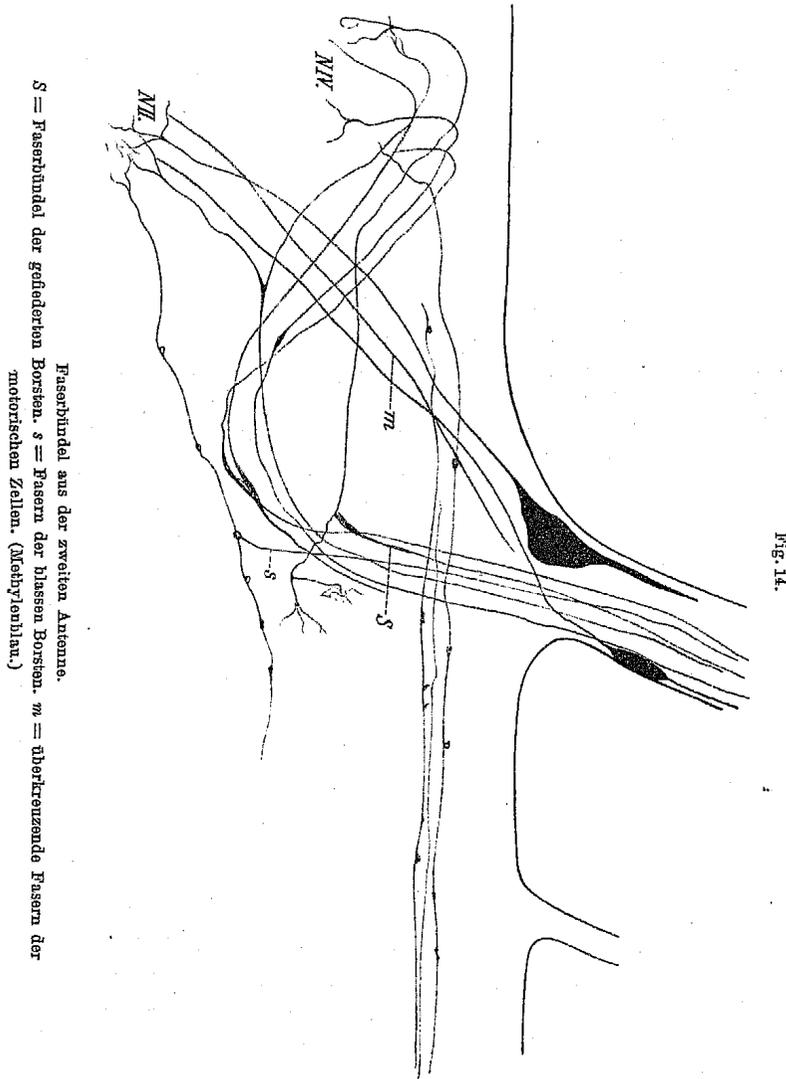


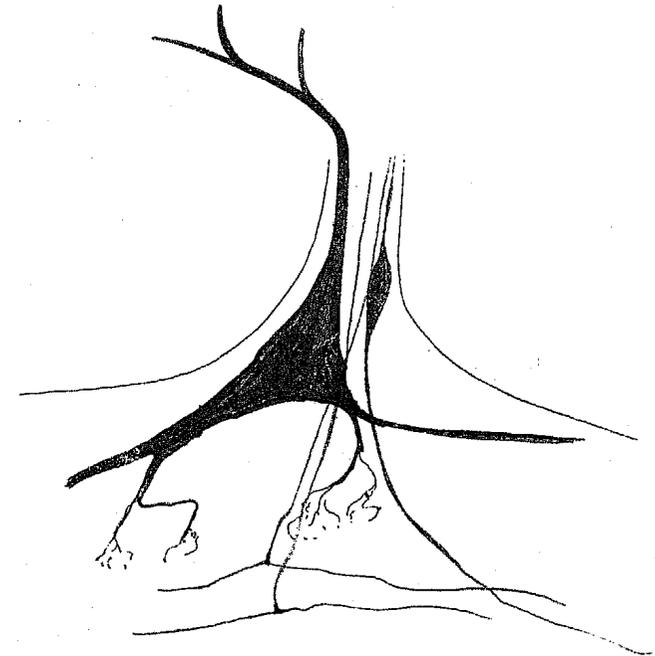
Fig. 14.

Faserbündel aus der zweiten Antenne.
S = Fasern der blassen Borsten. s = Fasern der blassen Borsten. m = überkreuzende Fasern der motorischen Zellen. (Methylenblau.)

tenne auch verschiedene zentrale Endigungen besitzen. Die zuerst beschriebenen Fasern gehören zu den gefiederten Borsten, die letzten zu den blassen Borsten. Hierzu muß ich noch bemerken, daß es unter den bisher geschilderten Cuticularbildungen auch noch

einige andere gibt, wie z. B. bei *Simocephalus*. Auch diese werden von Nerven versorgt, so daß also die Anzahl der Fasern größer sein wird, als es nach obigem sich erwarten ließ. Etwas anderes ist es wiederum, ob zu einer Borste vielleicht mehr als eine Sinneszelle gehört, denn unsere Färbungsmethode beruht ja gerade auf dem Vermögen, nur einzelne Elemente aus einem größeren Komplex herauszugreifen. Bei unseren Formen scheint tatsächlich jeder Borste nur eine Sinnesnervenzelle zuzukommen und nicht ein sogenanntes Ganglion.

Fig. 15.



Motorische Riesenzelle am Ursprung des zweiten Antennennerven.

Gehen wir nun an die Schilderung des motorischen Apparates. Die effektorischen Axone verlassen das Zentralorgan teils durch den ersten, teils durch den zweiten Nerven. Die motorischen Zellen begleiten die Nerven noch ein kurzes Stück, so daß der Ursprung der Nerven sich wie ein anhängender Zipfel ausnimmt. Die motorischen Elemente lassen sich je nach Form und Lage in Gruppen bringen. Einen ersten Typus repräsentieren — wir sprechen jetzt vom motorischen Kern des ersten Nerven — zwei Riesenzellen (Taf. I, Fig. 2 m_1 und Textfig. 15). Sie liegen fast schon unterhalb des eigentlichen zentralen Teiles, dem verdickten Nervenursprung genähert.

Sie haben eine trianguläre Form, die Spitze des Dreieckes gegen die Peripherie gekehrt, die Basis zentralwärts gelegen. Alle drei Eckpunkte entsenden Fortsätze von ziemlich dickem Kaliber. Der Fortsatz nach vorn ins Hirn zieht in schwachem Bogen abwärts, überkreuzt hierbei in typischer Weise den aufsteigenden Schenkel des lateralen, sensiblen Faserbündels, zieht medialwärts, um sich schließlich in der Gegend der zentralen Neuropilmasse aufzulösen, wobei die Verästelungen mit jenen der Gegenseite zusammentreten; da sie sich aber schon in feinste Äste aufgeteilt haben, kann man hier nicht etwa von einer Kommissur reden, schon deshalb nicht, da der Hauptaxon unserer Zelle sich nicht im Gehirn aufsplittert, sondern von anderer Stelle an die Muskeln zieht. Ich erwähne noch, daß nach rückwärts in die Schlundconnective ein zweiter Fortsatz sich begibt, der möglicherweise ohne vorheriges Aufgeben seiner Individualität durch die postösophageale Querkommissur auf die andere Seite kreuzen könnte. Nicht auf jedem Bild natürlich sind die beiden Fortsätze gleich deutlich ausgeprägt. Der dritte Fortsatz ist nun der wichtigste; er bildet einen nicht unbeträchtlichen Teil des ganzen Nerven, wie ich in einem Falle, wo er ganz isoliert gefärbt war, beobachten konnte; es war dies die hintere Riesenzelle. Dieser effektorische Axon verteilte sich an die Muskulatur, die, vom Rücken des Tieres herabkommend, in die Antenne eintritt. Es sind, wie man auf der Abbildung (Taf. 2, Fig. 4) erkennt, drei Muskelbänder konvergierend angeordnet, die sich in die Antenne hinein fortsetzen; sie wirken als Abduktoren. Als Antagonisten entsprechen ihnen starke Muskelzüge, die im Innern des Tieres transversal ziehen und daher nur auf Schnitten deutlich erkannt werden können; auch von diesen erstrecken sich natürlich Bündel in die Antenne. Da es mir aber nicht gelungen ist, bestimmte motorische Zellen des Zentrums resp. deren Fortsätze bestimmten Muskelbündeln zuzuordnen, gehe ich auf die verwickelte Lagerung der Einzelmuskeln in der Antenne nicht ein und stelle nur das eine fest, daß die motorischen Portionen des ersten Antennennerven den Abduktoren zuzuordnen sind, während der zweite Nerv die Adduktoren versorgt; diese Feststellung gilt für die Muskeln, soweit sie noch außerhalb der Antenne liegen, und dürfte wohl auch innerhalb derselben Geltung haben. Wir werden also die motorischen Nerven mit ihren Verzweigungen nur als Ganzes betrachten, ohne auf spezielle Bedeutung ihrer Fasern eingehen zu können. Bevor wir dies tun, wollen wir noch die übrigen motorischen Zelltypen kennen lernen.

Oberhalb der bisher angeführten Riesenzellen liegen schon den abgehenden Nerven begleitend bipolare Elemente (Taf. I, Fig. 2, m_2). Der periphere Axon geht in den Nerv ein, der zentripetale geht nach vorn ins Gehirn, indem er denselben Verlauf nimmt wie die entsprechenden Fortsätze der Riesenzellen. Diese ins Hirn ziehenden Fasern bilden daher ein starkes Bündel, das man auch schon ohne besondere Färbung ausnehmen kann. Die Endigung findet sich im hinteren Teil des zentralen Neuropils (*NII*) in der Nähe des Zentralkörpers. Es scheint aber, daß von diesen Fasern auch Zweige in die dorsolateralen Neuropile (*NIV*) gelangen.

Konstant stellt sich zwischen Nervenwurzel und zentralem Neuropil der ersten Antenne gelegen eine trianguläre Zelle ein (Taf. I, Fig. 2 m_3), die mit ihrer Spitze gegen den Nerven orientiert ist, indem sie den wahrscheinlich effektorischen Axon entsendet. An ihrer vorderen Ecke geht ein Fortsatz ab, der sich stark verästelnd in die dorsolateralen Neuropile führt; der dritte Fortsatz der Zelle aber steigt ab in den Zellenhaufen, der die Endigung des Antennarius I umgibt. Vielleicht liegt an dieser Stelle nicht nur eine derartige Zelle, sondern mehrere, die alle das gleiche Verhalten zeigen, da ich zwar im selben Bild immer nur eine solche Zelle deutlich erhielt, aber sich beim Vergleich verschiedener Bilder Unterschiede in Form und Lage ergaben, so daß es also vielleicht nicht identische Elemente waren, sondern immer nur Vertreter einer gleichen Gruppe.

In ähnlicher Weise verhielt sich eine Zelle (Taf. I, Fig. 2 m_4), die sich in typischer Anordnung hinter dem ersten, etwa unter dem zweiten Nerven vorfand. Aus ihrer nach vorn gekehrten Spitze verläuft der Axon bogenförmig zum Nerven; die beiden anderen Fortsätze der tripolaren Zelle konnte ich nicht genauer verfolgen. Diese Zelle bot je nach den verschiedenen Exemplaren starke Schwankungen in Größe, indem sie fast bis zu Dimensionen einer Riesenzelle anwachsen konnte; auch ihre Gestalt zeigte sich variabel, so daß es sich auch hier vielleicht eher um einen Komplex gleichgeordneter Elemente handeln mag.

Das Gros der motorischen Fasern entstammt aber nicht den bisher genannten Typen, sondern kommt von Zellen (Taf. I, Fig. 2, m_5), die, unterhalb der Riesenzellen gelagert, etwa einen Halbkreis bilden (Textfig. 16), der aus meist unipolaren Elementen besteht, deren Axone peripheriewärts ziehen. Von diesen splittern sich aber, bevor sie in den Nerven selbst eintreten, zahlreiche Ästchen ab, die das Neuropil des Antennarius bilden. In diese entsenden auch die übrigen

Typen Fäserchen, wie z. B. Textfig. 17 zeigt. Die Form dieser Zellen variiert stark (Textfig. 16), sie erscheinen birnförmig, spindelförmig oder auch mehr viereckig. Unter ihnen liegen Zellen, deren Axon

Fig. 16.

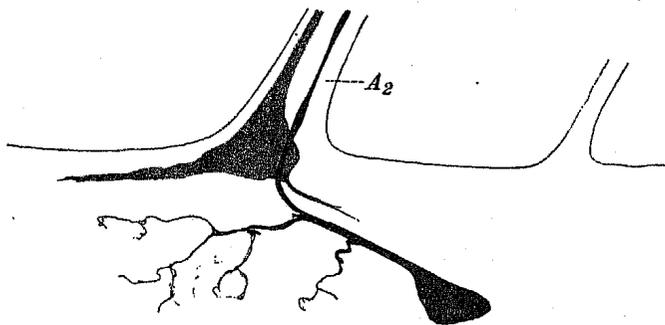


Zellformen an der Basis des Ant. II. major.

Es sind nur die Zellkörper gefärbt, um die Anordnung der Elemente zu zeigen.

nicht in den Nerven hinauszieht, sondern sich nach rückwärts in die Gegend der postösophagealen Querkommissur begibt; ich

Fig. 17.

Verästelung eines motorischen Axons. A_2 = Antennarius major.

vermute, daß es sich um gekreuzte motorische Fasern handelt. Darauf läßt auch schließen, daß Fasern aus den Querkommissuren kommen, die, ohne mit motorischen Zellen in Verbindung zu treten, in den Nerv sich begeben. Diese Fasern dürften dann von den

Pendants der anderen Seite herrühren. Doch ist dies nur Vermutung, da mir ein Verfolgen der Fasern durch die Kommissuren hindurch wegen ihrer tiefen Lage nicht möglich war.

Schließlich muß ich einer merkwürdigen Zelle erwähnen, die sich mit großer Beharrlichkeit einstellte. Es ist ein typisch unipolares Element (Taf. I, Fig. 2, m_6). Sie liegt fast schon dem Gehirn näher als dem Wurzelgebiet des Antennarius — da eine kontinuierliche Zelldecke vorliegt, ist diese Abgrenzung ohnedies stark willkürlich. Ich würde diese Zelle auch tatsächlich schon dem Hirn gezählt haben, wenn nicht das Verhalten ihres Axons ihre Zugehörigkeit zum motorischen Kern wahrscheinlich machte. Der Axon geht zuerst schief nach vorn und zeigt, im dorsolateralen Neuropil angekommen, eine starke Verästelung, wendet sich scharf umbiegend nach rückwärts und steigt im Bogen zum Nerven auf. Manchmal schien es, als ob er auch noch einen Ast in das Schlundconnectiv hinein abgäbe. Da ich eine Aufsplitterung des Axons im Neuropil des Antennarius nicht beobachten konnte, sondern der Axon deutlich durch dieses hindurch zu verfolgen war, so nehme ich an, daß es sich tatsächlich um eine motorische Zelle handelt und nicht um ein Assoziationselement.

Damit wären die wichtigsten Zelltypen erschöpft — es gibt natürlich noch viel mehr Zellen, die sich aber nicht so ohne weiteres charakterisieren lassen, da ihre Fortsätze keine eindeutigen Beziehungen erkennen ließen. Ich übergehe sie deshalb hier und will nur das Wenige anführen, was ich über den Kern des zweiten Antennarius finden konnte.

Er verhält sich — soweit es nach den Präparaten zu beurteilen möglich ist — wie der des ersten Nerven. Zwei Riesenzellen von triangulärer Form, bipolare und unipolare Elemente bilden eine dichtere Anhäufung. Der Unterschied liegt vornehmlich darin, daß es hier keine einstrahlenden sensiblen Fasern gibt. Auch ist das Wurzelgebiet etwas kleiner.

Wir knüpfen hier gleich die Schilderung des peripheren Verlaufs der Nerven an (Taf. II, Fig. 4). Der erste Nerv (A_2) tritt als dicker Stamm ab und läßt — wie uns schon bekannt — unter einem rechten Winkel den sensiblen Teil austreten. Dieser biegt in die Antenne um und gibt im Achselgelenk einen dünnen Ast zu den beiden blassen Sinnesborsten ab. Nachher erfolgt eine Teilung und die beiden Portionen ziehen in die Antennenäste, wobei der für den oberen (viergliedrigen) Antennenast bestimmte Nerv noch den Zweig zu der Borste an der Gabelungsstelle abgibt. Der

motorische Nerv macht einen charakteristischen Bogen nach rückwärts und entläßt hierbei die Äste zu den drei großen Muskeln, die vom Rücken des Tieres zur Antennenbasis ziehen. Die zarten Nervenverzweigungen zeigen fast immer ein übereinstimmendes Bild, so daß man auch hier von einer „Topographie der innerverierenden Nerven“ sprechen kann. Ein Ast begibt sich an den zweiten Muskel und teilt sich in zwei Teile. Der vordere zieht an den ersten Muskel, an dessen Hinterwand er hinaufläuft, um unilaterale zahlreiche kleine Fäserchen abzugeben. Der andere Ast versorgt den zweiten Muskel, wobei er eine biserial (bäumchenförmige) Verästelung annimmt. Der dritte Muskel — zugleich der größte — erhält einen besonderen vom Hauptnerv abzweigenden Stamm. Scheinbar gehen von ihm auch noch einige separate kleine Ästchen ab. Der Hauptnerv hat jetzt schon stark an Kaliber abgenommen und tritt nun in das Grundglied der Antenne, woselbst er sich in zwei Äste teilt. Die feinere Verzweigung konnte ich hier nicht beobachten. Der zweite Nerv (a_2) macht ebenso wie der erste eine starke Krümmung, gibt Äste ab an die tiefliegende Muskulatur und, wie es scheint, auch an einen Muskelstreifen, der hinter dem dritten großen Abduktor gelegen ist. Der Nerv teilt sich dann in der Antenne, doch konnte ich die Verhältnisse nicht mit genügender Genauigkeit verfolgen, da der zweite Nerv in dieser Gegend gerade vom ersten überlagert wird.

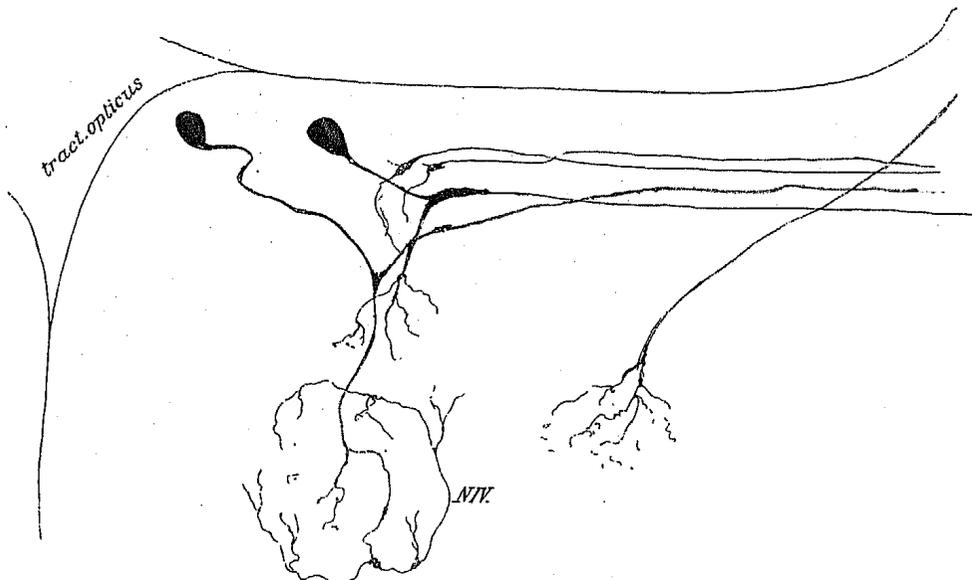
Wir haben nun alle Sinnesorgane respektive Anhänge des Kopfes besprochen, aus denen Fasern in das Gehirn einstrahlen. Wir haben hierbei absichtlich die Beschreibung zentraler und peripherer Apparate nicht geschieden, weil an unserem kleinen durchsichtigen Objekt bei der angewandten Methode sich beide Teile in einem übersehen lassen. Hierbei zeigte es sich, daß es sich überall nur um einfache Neurone handelte. Wir sagten, daß die Architektur des Gehirnes vor allem durch die Anordnung der Neuropile bedingt sei, und tatsächlich sind wir jetzt schon nicht nur über den Aufbau dieser unterrichtet — durch Beteiligung welcher Fasern und Zellen sie zustande kommen — sondern, was interessanter ist, wir können auch über die physiologische Dignität der Gebilde einige Auskunft geben, wir wissen wenigstens die sensorischen und motorischen Partien eben durch die stete Mitberücksichtigung der peripheren Apparate abzugrenzen. Wir wissen, daß in den ventrolateralen Neuropilen (*NI*) der Sitz einer eigenartigen Form von Photorezeption ist, daß in den postlateralen Pilen Chemorezeption zustande kommt und daß sich in ihnen auch Fasern von motorischen

Zellen des Antennarius II. major einfinden. Das Medianauge sendet seine Fasern in das zentrale (*NI*) Pilem, wo sie mit motorischen und sensiblen Fortsätzen aus dem Gebiet der Ruderantennennerven zusammentreffen. Einen wichtigen Assoziationspunkt finden wir schließlich in den dorsolateralen Neuropilen (*NI*). Das Komplexauge sendet seine Eindrücke hierher und sie verbinden sich mit Tangorezeptionen aus der Ruderantenne; motorische Elemente andererseits für Oculomotorius und wohl auch für die Ruderantenne erhalten von hier aus ihre Anregungen. Schließlich sahen wir, daß die Neuropilen der Antennennerven hauptsächlich von motorischen Zellen selbst gebildet werden, wozu noch feine Reiserchen aus den sensiblen Fasern der Antennennerven stoßen. Damit sind natürlich noch lange nicht alle Elemente erschöpft. Fehlen uns doch noch alle Verbindungen der Zentren untereinander und besonders mit dem Bauchmark. An die Betrachtung dieser assoziativen Elemente wollen wir nun gehen.

Assoziationsapparate. Fast in allen Methylenblaubildern trat ein starker Faserzug auf, der aus dem Bauchmark entlang seiner dorsalen Seite heraufzieht. Er wird im Wurzelgebiet der Antennennerven von den einstrahlenden Bündeln, die mehr medial ins Hirn ziehen, überkreuzt, während er selbst lateral in das dorsolaterale Neuropil (*NI*) sich begibt. Dies geschieht dadurch, daß die Fasern plötzlich sich ventralwärts abbiegen und in feinste Zweige sich auflösen. Ein Teil dieser Elemente macht ganz den Eindruck von sensiblen Fasern, könnte aber natürlich auch einfach „Schaltzellen“ des Bauchmarkes entstammen. Allein es gibt Gründe, die mich vermuten lassen, in ihnen Teile des Schwanzborstenganglions zu sehen. Wie wir schon wissen, finden sich am Abdomen oberhalb des Darmes zwei starke, gefiederte Borsten, die mit einem starken Matrixkörper versehen sind. An der Basis liegen aber außerdem Sinnesnervenzellen, mindestens auf jeder Seite zwei. Sie innervieren die Borsten, ihre zentripetalen Fortsätze bilden den größten Teil des „Schwanzborstennervs“, der beiderseits den Darm umziehend in das Bauchmark jederseits sich einsetzt. Man kann nun von hier an diese Fasern als einen blaßblau gefärbten Zug verfolgen bis in das Gehirn. Dieser Zug hält sich ganz dorsal und macht im Methylenblaupräparat, aber auch bei Alizarinfärbung den Eindruck eines ganz selbständigen Nerven, was auch FISCHER bemerkt hat. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß das erwähnte Sinnesganglion direkt durch ein Neuron mit dem Gehirn verbunden ist. Hingegen ist sicher ein anderer Teil des besprochenen Bündels cerebrefugal.

Die Zellen (Textfig. 18) dieser zweiten Sorte von Fasern liegen dorsal und vor dem dorsolateralen Neuropil. Sie sind unipolar und ihr Fortsatz geht in das vorliegende Pilem, um sich daselbst aufzusplitteln; von einer verdickten Stelle aber entspringt eine Faser, die in die Schlundconnective führt. Bei einer anderen Gruppe von Zellen geht der Ast, der für die Aufspaltung bestimmt ist, zuerst auf die andere Seite über (Taf. I, Fig. 1 Z_3). Schließlich gibt es solche Zellen (Textfig. 19), deren Axon im gleichseitigen Pilem nur schwache Ästchen abgibt, dafür ganz auf die andere Seite

Fig. 18.



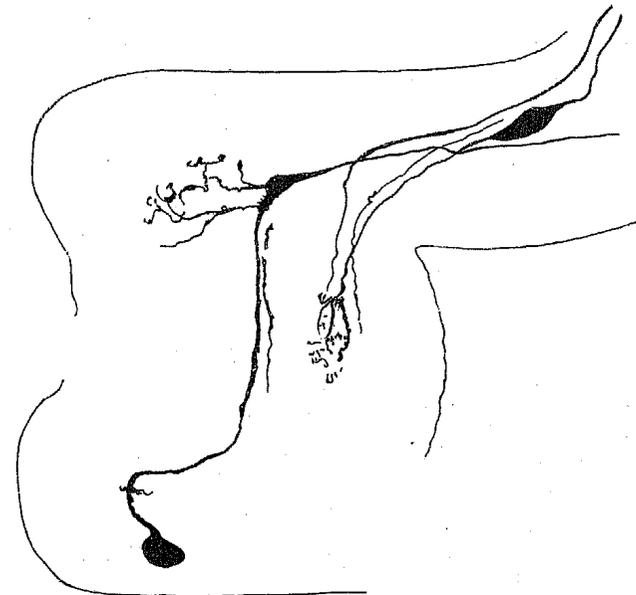
Assoziationszellen von unilateralem Typus.

überkreuzt, um nun im gekreuzten Bündel abwärts zu ziehen. Die besprochenen Elemente zeigen zu den Nerven der Antenne keine Beziehung. Wie die Endigung im Bauchstrang sich verhält, blieb mir leider verborgen, wie ja der ganze feinere Bau dieses Teiles; doch läßt sich vermuten, daß sie mit den motorischen Zentren der Fußmuskeln Verbindung gewinnen und so also die Assoziation zwischen den dorsolateralen Neuropilen und Füßen herstellen.

Anders steht es mit folgendem Zellenpaar (Taf. I, Fig. 2 Z_1). An der vorderen Fläche des Gehirnes liegt je links und rechts eine Zelle in der Nähe der ventrolateralen Neuropile. Sie sind unipolar. Die Fortsätze ziehen in weitem Bogen scheinbar ohne Berücksich-

tigung der dorsolateralen Massen nach rückwärts, geben eine Faser in das postlaterale Neuropil ab und steigen dann gegen das Wurzelgebiet des großen Antennarius auf, in dem man sie aus den Augen verliert. Eine deutliche Aufspaltung konnte ich zwar nicht beobachten; allein man muß eine solche wohl hier voraussetzen, da man die Zelle nicht als motorisches Element des Antennennerven ansehen kann. Übrigens ließen sich einige Male kleine Äste beobachten, die zum Neuropil des zweiten Antennarius sich begaben. Aber auch kurz nach Abgehen des Axons von der Zelle liefen kleine Ästchen

Fig. 19.



Assoziationszelle mit überkreuzenden Fasern.

ab, die sich in den Zellhaufen, welche das Neuropil des Scheitelsinnesorgans umgeben, verloren. Diese Zellen mit ihren langen, charakteristischen Fortsätzen zeigten sich fast in jedem Präparat und auch stets in gleicher Lagerung. Es handelt sich hier offenbar um die Verbindung zweier sensorischer Neuropile mit dem wichtigsten Erfolgsorgan des Körpers, der Ruderantenne.

Sehr auffallende Zellen sind die nun zu beschreibenden Assoziationselemente. Es handelt sich um zwei Paar von Zellen, die, eines vor, das andere hinter dem Zentralkörper (*NIII*) liegen. Sie sind schon durch ihre Größe gegenüber den anderen in der Höhe liegenden Elementen ausgezeichnet; allerdings die Masse der Riesen-

zellen erreichen sie nicht. Sie liegen ganz in der Medianebene. Das vordere Paar (Taf. I, Fig. 2, Z_4) entsendet den Axon, der zahlreiche kleine Verästelungen zeigt, im Bogen aufwärts; er passiert die Höhe des dorsolateralen Pilems und wendet sich nun nach rückwärts, wobei er sich im Gebiet der Antennennerven stark aufsplittert; vielleicht geht aber noch ein Ast weiter in den Bauchstrang, wie es im Schema eingezeichnet ist. Das hintere Paar (Z_5) läßt den Axon — es handelt sich jedesmal um typisch unipolare Zellen — ebenfalls gerade aufsteigen; ein kleiner Seitenast verlängert sich bis in die dorsolateralen Neuropile, der Hauptteil aber biegt rechtwinkelig nach den unteren Partien der Schlundconnective um, ohne mit den Antennenneuropilen in Verbindung zu kommen. Oberhalb des ersten Paares liegen noch zwei eigentümliche zelluläre Gebilde, deren Fortsatz nach hinten gerichtet war, aber niemals weiter verfolgt werden konnte. Diese hier dem Zentralkörper anliegenden Zellen hat offenbar schon CLAUS gesehen und auch SAMASSA tut ähnlicher Dinge Erwähnung. Freilich von den Fortsätzen konnten sie auf Schnittpräparaten nichts ermitteln. Die Zellen verhielten sich auch gegenüber der Färbung recht auffallend. Es waren nämlich entweder die langen Axone gut ausgeprägt und dann fehlten die vielen feinen Verzweigungen, oder aber es verhielt sich umgekehrt. In solchen Fällen glaube ich erkannt zu haben, daß eine sehr starke Aufsplitterung in den Zentralkörper hinein erfolgte. Wenn dem so ist, so wäre wohl auch die Rolle der fraglichen Zellen — als Assoziationselemente zwischen Zentralkörper und den weiter hinten liegenden Zentren — zu verstehen. Leider war dem Zentralkörper selbst mit der Methylenblaumethode nicht beizukommen.

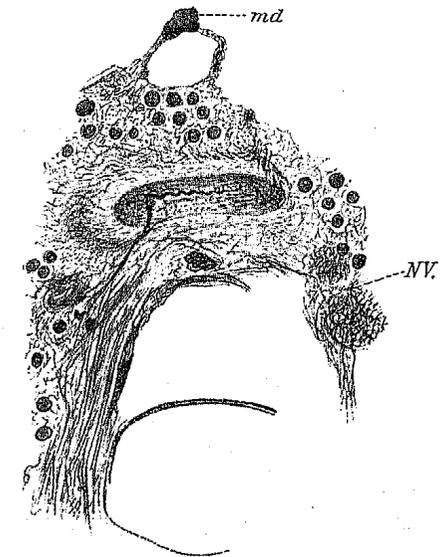
Hinter dem Zentralkörper, also in nächster Nähe der chemorezeptorischen Neuropile liegen noch einige typische Assoziationszellen. Eine hiervon (Taf. I, Fig. 2 Z_6) entsendet einen Fortsatz, der sich bald in zwei ungleiche Äste teilt. Der schwächere zieht aufwärts in den hinteren Teil des dorsolateralen Neuropils, der stärkere Ast biegt aber in die Schlundconnective ab, in denen er sich ventral hält. Eine zweite Zelle, die ich allerdings nicht so häufig färben konnte, sandte ihren einzigen Axon direkt in den vorderen Teil von *NIV*. Schließlich findet sich an gleicher Stelle eine Zelle (Z_{a7}), deren Axon direkt nach rückwärts in den Bauchstrang zieht.

Wir haben uns bisher das Gehirn meist von der Seitenansicht betrachtet. Diese Lage ist es ja, die man gewöhnlich bei Untersuchung der Daphniden von selbst erhält. Um aber nun über die

Querverbindungen ein klares Bild zu bekommen, muß man das Tier auf den Rücken legen und so irgendwie fixieren; hierbei läßt sich wohl noch ein Deckglas auflegen; aber bei Anwendung einer stärkeren Vergrößerung wird natürlich das Objekt stark gequetscht und stirbt rasch ab. Daher kann man hierzu nur junge Tiere verwenden. Man überzeugt sich hierbei von dem Vorhandensein einer Kommissur, die die beiden Neuropile *IVa* und *IVb* miteinander verbindet, teils durch motorische, teils durch rein assoziatorische Axone, weiter kann man so auch das Einstrahlen der Fasern aus den motorischen Kernen der Antenne wahrnehmen. Hin- gegen konnte ich von einer Kommissur, die sich hinter dem Zentralkörper befindet, auf den Methylenblaubildern nichts genaues erkennen, obwohl sie sicher vorhanden ist. Ich habe sie nämlich mit größter Deutlichkeit auf Schnitten nach BIELSCHOFSKY gefärbt finden können. Ihre Zellen gehören jenen eigentümlichen kleinen Elementen an, die das *NV* umgeben (Taf. I, Fig. 1 Z_8). Es scheinen unipolare Zellen zu sein; ihr Axon geht in einer Ebene von einer Seite zur anderen und verästelt sich im gekreuzten Neuropil.

Den Zentralkörper *NIII* haben wir schon des öfteren erwähnt, allein wir sind einer genaueren Darstellung desselben immer aus dem Wege gegangen, obwohl doch gerade dieses Gebilde zu den interessantesten des ganzen Gebietes gehört; denn es kommt nicht nur den Phyllopoden zu. Es findet sich bei allen höheren Krebsen und auch bei den Insekten. Der Leser weiß schon, daß es sich mit Methylenblau absolut nicht auflösen lassen will, und auf Schnitten ist leider eine Ermittlung etwa eintretender Fasern nicht gut möglich. — Das Gebilde (Textfig. 20) ist ein querliegender Stab, der in der Mitte etwas nach hinten ausgebogen erscheint, wie es auch der Frontalschnitt deutlich zeigt. Im Sagittalschnitt erscheint es als Kreis.

Fig. 20.



Horizontalschnitt durch den „Zentralkörper“ von *Simocephalus*.
NV. = Neuropil der Antenne. *md* = Medianauge.

Der Körper ist im BIELSCHOFKY-Präparat tief dunkel gefärbt so wie die Neurommatidien und erscheint von einem hellen Hofe umgeben.

An seinen beiden Seiten aber lassen sich dünne Punktsubstanzbrücken erkennen, die in den Zentralkörper hineinführen. Auch habe ich oben schon angedeutet, daß wahrscheinlich die großen Zellen zahlreiche Fäserchen hineinsenden. Hingegen kann nicht davon die Rede sein, daß das fragliche Gebilde gleichsam nur der Kreuzungspunkt zahlreicher Bahnen wäre, wie CLAUS anzunehmen scheint.

Es wäre nun natürlich ganz falsch, wollte man glauben, daß mit den bisher aufgezählten Zellelementen alles erschöpft ist — nicht etwa woraus das Gehirn besteht —, sondern was von diesen sich in den Methylenblaubildern fand. Eine ganze Kategorie, glaube ich, ist noch besonders aufzuführen, die wir mit RADL als die „Lokalzellen“ bezeichnen wollen. Darunter sind solche Elemente gemeint, die weder als motorisch noch sensibel, noch als typische Assoziations- oder Kommissurenzelle — je nach dem Charakter ihres Axons kenntlich — bezeichnet werden können — einfach solche Zellen, die ihre ganze Aufspaltung in einem ihnen zugehörigen Neuropilballen finden, ohne denselben zu verlassen. Wir haben dieser intraganglionären Assoziationszellen schon im Ganglion opticum Erwähnung getan und haben ihr Vorhandensein für die *N1a, b* nachgewiesen. Wir holen jetzt noch nach, daß derartige Lokalzellen auch den übrigen Neuropilen des Gehirns zukommen, wie man zwar weniger klar aus Methylenblaupräparaten entnehmen kann, aber besonders aus den Abbildungen von RETZIUS, die er mit der Silberimprägnierung erhalten hat. Man kann dann aus dem Ramifikationsbereich dieser Zellen fast die Grenzen der einzelnen Neuropile entnehmen. Natürlich bezüglich des Zentralkörpers gilt dies nur vermutungsweise, da RETZIUS dieses Gebilde nicht beachtet zu haben scheint.

Damit haben wir aufgezählt, was sich am Gehirn ermitteln ließ, und sind dem Leser nur noch einige literarische Erinnerungen schuldig. Von RETZIUS haben wir schon gesprochen bei allen Befunden, die er selbst für belangreich hielt. Auch einen Antennennerven konnte er färben. Es handelt sich wahrscheinlich hierbei um unseren sensiblen Nerv. So müssen wir noch der Angaben von FISCHEL gedenken, auf die wir wegen einiger Abweichungen einzugehen haben. Der Autor gibt eine Abbildung, die zwar nach eigener Angabe schematisch gehalten ist, doch läßt er den Nerv der ersten Antenne hinter dem der zweiten eintreten. Der fragliche Nerv der zweiten

Antenne ist offenbar wieder der sensible. Die verdickten Stellen desselben an seinen Enden — Granulaanhäufungen — stellen die Sinnesnervenzellen vor und nicht „motorische Endplatten“; solche gibt es an den Muskeln der Cladoceren wahrscheinlich überhaupt nicht. Daß die Rückenmuskeln der Antenne auch vom Antennennerven aus versorgt werden, hat FISCHEL später berichtet.

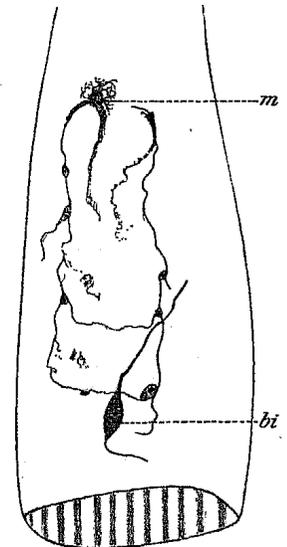
Das periphere Nervensystem des Körpers.

Wir wenden uns dem Nervensystem jener Partien des Körpers zu, die hinter dem Kopfe liegen. Es käme da vor allem das Bauchmark in Betracht. Doch habe ich von demselben nur immer einige zusammenhangslose Zellen oder Fasern bekommen, die sich zu keinem Gesamtbilde ordnen. Ich verzichte daher auf ihre Beschreibung und wende mich den peripheren Apparaten zu. Da mir aber der zentrale Teil fehlt, so hat natürlich die ganze Darstellung des peripheren Systems ein Loch just an der Stelle, wo es sich zu einem sinnvollen Ganzen zusammenschließen sollte; denn tatsächlich ist man so in den meisten Fällen nicht imstande zu unterscheiden, ob sensible oder motorische Elemente vorliegen, man muß immer nur vom „Nerven“ als ganzes reden und das ist unbehaglich; gleichwohl glaube ich, daß das, was ich im folgenden bringe, auch noch der Mitteilung wert ist.

Es handelt sich hierbei um besondere Partien des Nervensystems; einmal die Nerven der Extremitäten und der Körpermuskeln, andererseits die des Darmrohres und sonstiger Eingeweide, also das sympathische System.

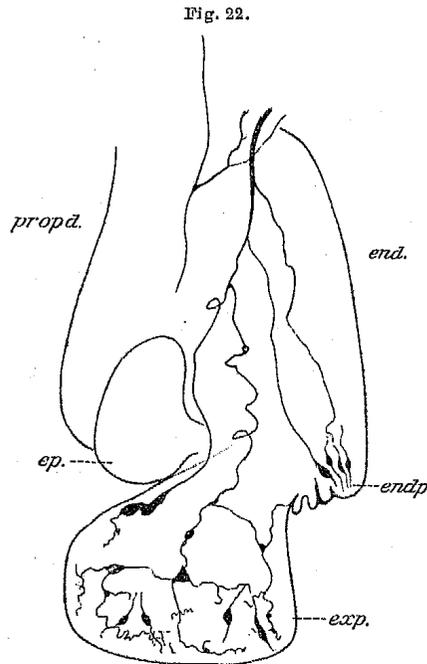
Was die ersten anbelangt, erwähne ich die Mandibel. Sie hat ein besonderes Ganglion, aus dem ein Nerv sich zu der Muskulatur begibt, die sich teils im unteren Teile der Mandibel befindet, teils als Adduktor in einem Bündel von der Rückenkante herabsteigt. In der Mandibel fand ich mit Alizarin dünne Nervenfasern (Textfig. 21), die untereinander zusammenzuhängen schienen. Nebstdem zeigte sich mit Methylenblau darstellbar eine bipolare Sinneszelle. Die Maxillen sind bei den Daphniden rudimentär. Die darauffolgenden

Fig. 21.



Innervierung der Mandibel.
m = Eintritt des motorischen Nerven. *bi* = bipolare Zelle.

Füße haben, so weit sich ermitteln ließ, eine im prinzipiellen übereinstimmende Innervierung. Ich unterscheide drei Komponenten. Motorische Fasern an die Muskeln, sensible Elemente, die zu bipolaren Sinneszellen gehören, und schließlich ein Netzwerk von Fasern, in das Zellen eingeschaltet erscheinen. Nehmen wir uns etwa den dritten Fuß als Paradigma (Textfig. 22). Wir finden an einer Extremität folgende Portionen: den Enditen mit einem Saum langer Borsten, eine an der anderen stehend; weiter den recht kleinen



Dritter Fuß von *Daphnia pulex*.
end. = Endit. endp. = Endopodit. exp. = Exopodit. ep. = Epipodit. propd. = Propodit.

Endopoditen mit mehreren Borsten; den breiten Exopoditen mit zwei starken Borsten nach hinten und vielen ebensolchen an seiner Unterseite; den Epipoditen oder das Kiemensäckchen und schließlich den Basallappen oder Protopoditen. Alle die ersteren Teile hängen am Stamm der Extremität, der sie mit dem Rumpfe verbindet. Ich fand nun bei dem dritten Fuße zwei gesonderte Nerven. Der hintere sendet einen Ast aufwärts an die absteigende Muskulatur und Äste in die Gegend des Epipoditen. Ein Nerv, der sich auf den Muskeln fand, die von weiter vorn an den Fuß herantreten, scheint auch noch vom ersten Nerv herzustammen. Ich halte diesen zweiten Nerven daher für vorwiegend motorisch. Der vor ihm liegende erste Nerv, der meist stärker war, sandte einen Ast in den Enditen. Weiter distal teilte er sich weiter in drei Äste. Einer zum Endopoditen endet in einer Anhäufung von bipolaren Ganglienzellen. Ein zweiter Ast geht entlang dem Epipodit herab bis in den hinteren oberen Teil des Exopoditen, um hier allem Anscheine nach ebenfalls mit Ganglienzellen in Verbindung zu treten. Der mittlere Ast macht zahlreiche Windungen und zerfällt, in der Platte des Exopoditen angelangt, in zahlreiche feinere Fasern, die mit dazwischengeschalteten multipolaren Ganglienzellen ein oberflächliches Netzwerk bilden, das besonders die Matrixzellen der Borsten

dicht umzieht. Zu diesen Borsten gehören aber nicht etwa dieses Netz, sondern bipolare Zellen, die sich mit Methylenblau färben, während das Netz nur mit Alizarin zu finden war. Daher weiß ich auch nicht, ob die zentripetalen Fortsätze der bipolaren Zellen in dieses Netz eingehen oder ganz selbständig zum Zentrum eilen. Ähnlich steht es mit dem zweiten Fuße (Textfig. 23), für den ich aber nur einen Nerven auffinden konnte, ohne aber zu leugnen, daß es ihrer mehrere gibt, wie SAMASSA auf Grund von Schnitten haben will. Man sieht wieder motorische Äste aufsteigen und die Muskeln innervieren. Sensible Fasern mit Zellen finden sich besonders reich in dem langen Exopoditen, der mit langen Borsten ausgestattet ist. Dasselbst findet sich auch wieder der Plexus. Das vierte Bein zeigt nichts abweichendes; vom ersten und fünften bekam ich die Nerven nur fragmentarisch; werden wohl auch nichts besonderes bieten. Vergleichen wir die Innervation der Füße mit der der zweiten Antenne, die ja auch als Extremität zu gelten hat, so sehen wir übereinstimmend die Abduktoren von aufsteigenden motorischen Ästen versorgt und finden als sensibles System die bipolaren Zellen wieder. Als Unterschiede aber sind zu buchen, daß die Borsten der Füße unbewegliche starre Gebilde sind, daß ihnen die „blassen Borsten“ der Antennen fehlen und daß ihnen schließlich der Nervenplexus zukommt, von dem ich bei der Antenne nichts finden konnte. Diesen Plexus halte ich wegen seiner Lage — es gibt in seinem Ausbreitungsgebiet keine Muskeln — und wegen seiner Ähnlichkeit mit einem später zu beschreibenden Plexus, der in der Schalenduplikatur liegt — für sensibel.

Ich habe schließlich auch an anderen Formen, wie z. B. *Moina*, *Leptodora* und *Artemia*, an den Borsten der Füße die bipolaren Zellen mit GOLGI nachweisen können. Was die motorischen Nerven betrifft, so hat solche FISCHER schon gesehen, und in einer späteren Mitteilung erwähnt er, daß vom Ganglion des ersten Fußes mindestens sechs Nerven abgehen; fünf treten an die Muskeln der Füße und einer versorgt den ventralen Längsmuskel, der zur Bewegung des Abdomens dient.

Wir wollen nun an den zweiten Teil des peripheren Nervensystems im Körper herantreten, das den Darm versorgt. Zuerst einmal der Oesophagus mit seiner Muskulatur und jener lappenförmige Anhang, der vor dem Munde sich findet: die sogenannte Oberlippe. Das zentrale Ganglion für diesen Apparat liegt gleich hinter dem zweiten Nerv der Antenne (Textfig. 23); aber nicht an der dorsalen Seite, sondern an der ventralen erhebt sich ein kleiner

Übersicht über das periphere Nervensystem des Körpers.
 ol = Oberlippe, mand = Mandibel, oe = Oesophagus, p₂, p₃, p₄, p₅ = zweiter—fünfter Fuß, Dn = Darmnerv, sy = Ursprung
 des Darmnerven (?).

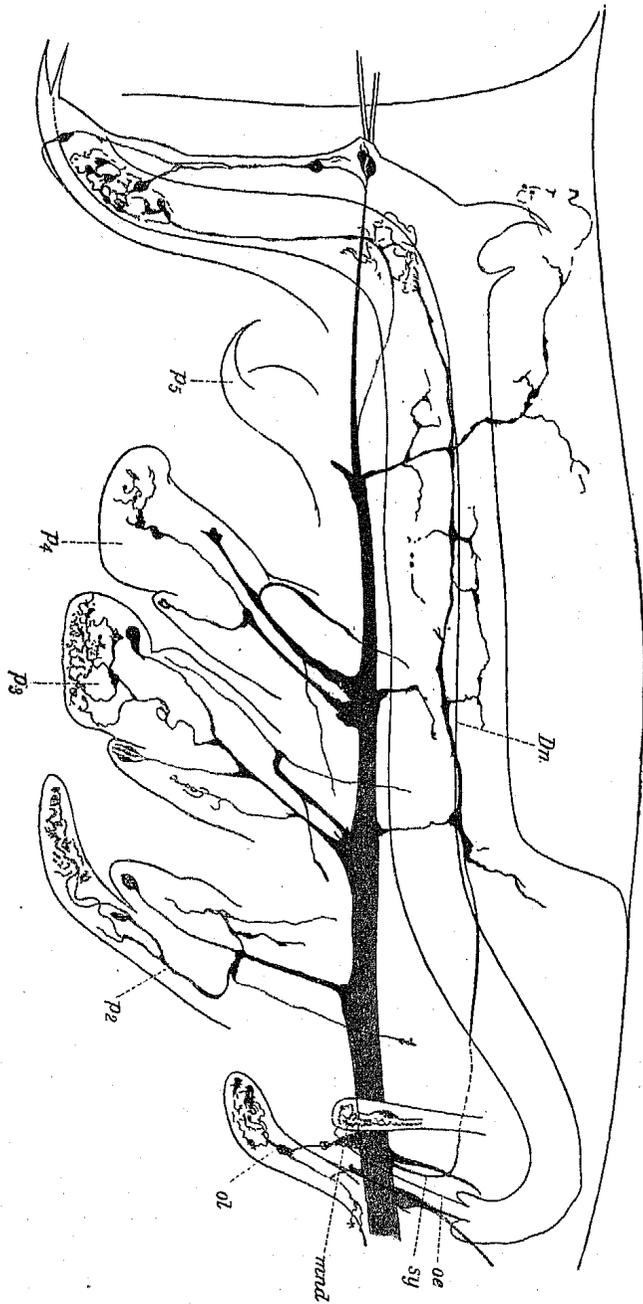


Fig. 23.

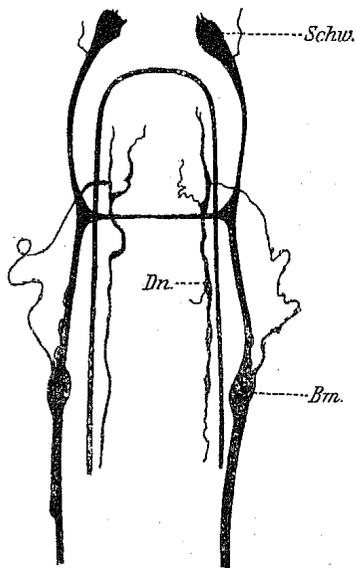
Vorsprung, der eine größere Zahl von bipolaren Ganglienzellen enthält. Einige unipolare Zellen entsenden Fortsätze nach vorn; aus diesem

Ganglion zieht ein Nerv herab, der selbst aber zahlreiche, soweit ich mit Methylenblau sehen konnte, bipolare Elemente enthält. Er umgreift jederseits den Oesophagus und schließt sich unter demselben in der Oberlippe zum Ring; dieses unpaare, vor dem Oesophagus gelegene Stück enthält eine größere Zahl von Ganglienzellen, wie schon CUNNINGTON bei *Simocephalus* auf Schnitten sehen konnte. Von diesem Nerven, resp. seinen Ganglienzellenanhäufungen gehen Fasern ab, die zum Teil an den Oesophagus herantreten, der eine Ringmuskulatur zeigt. Am Oesophagus finden sich aber auch verstreut Ganglienzellen, die multipolaren Charakter aufweisen. Ich habe allerdings nicht viele dieser Zellen sehen können. Allem Anscheine nach hängen sie auch mit den Fasern zusammen, die aus der Oberlippe an den Darm herantreten. In der Oberlippe selbst breiten sich die Nerven von dem medianen Ganglion des unpaaren Stückes nach vorn und hinten aus. Die Fasern, die in den distalen Teil der Oberlippe ziehen, bilden daselbst einen Plexus, in den, nach dem Alizarinbilde zu schließen, vielleicht auch Zellen eingeschaltet sind. In der Oberlippe finden sich teils große Drüsenzellen, teils muß es sich um einen Sinnesapparat handeln, der vielleicht in dem zarten Borstenbesatz sein Organ hat. Wahrscheinlich hat der Plexus einen kurz geschlossenen Reflexbogen zu versehen, irgend eine Art von Chemorezeption findet statt und dazu als Erfolgswirkung wird Sekretion bewirkt. Die proximalwärts ziehenden Fasern treten teils an den Oesophagus selbst, teils gehen Äste an die Dilatoren des Oesophagus und an den in dem obersten Teil der Lippe inserierenden Elevator labii, der aus der Gegend der Leberhörnchen beiderseits über das Gehirn herabsteigt. Ob am Oesophagus selbst ein Plexus vorhanden ist, konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln, da die Durchsicht zu trüb ist, doch dürfte es nach den Befunden in anderen Darmteilen zu bejahen sein.

Auch das übrige Nervensystem des Darmes steht mit den Zentralpartien in Zusammenhang. Ich konnte an mindestens drei Stellen — es war an den Ganglien der drei hinteren Füße — sehen, wie Nerven sich zum Darm hinaufzogen (Textfig. 24), sich daselbst stark verästelten, wobei es zu einer Plexusbildung kam (Textfig. 23). In diesem Plexus ließ sich als dickerer Ast ein von hinten nach vorn verlaufender Nerv herausheben — der Darmnerv FISCHELS —, dessen auch schon LEYDIG und CLAUS Erwähnung tun. Oberhalb dieses befand sich aber ebenfalls ein Netz, das schließlich in die Wände des Brutraumes hineinzog und daselbst noch kleinmaschiger wurde. Dieses letztere Netz hat auch schon FISCHEL gesehen. Des-

gleichen erwähnt er abzweigende Nerven, die von vorn und hinten an das Herz herantreten. Sie sollen dortselbst an Ganglienzellen herantreten, die ich aber nicht finden konnte. Doch ist aus physiologischen Gründen ihr Vorhandensein nicht unwahrscheinlich. Dieser Darmnerv ist nun gerade an seinem vorderen Ende ziemlich stark bricht aber in den alizarinen Färbungen, etwa in der Gegend unterhalb des Herzens hinter der Mandibel unvermittelt ab. Bis in diese Gegend aber konnte ich in Methylenblaupräparaten einen Nervenstamm verfolgen, der unmittelbar vor dem Antennarius minor

Fig. 24.

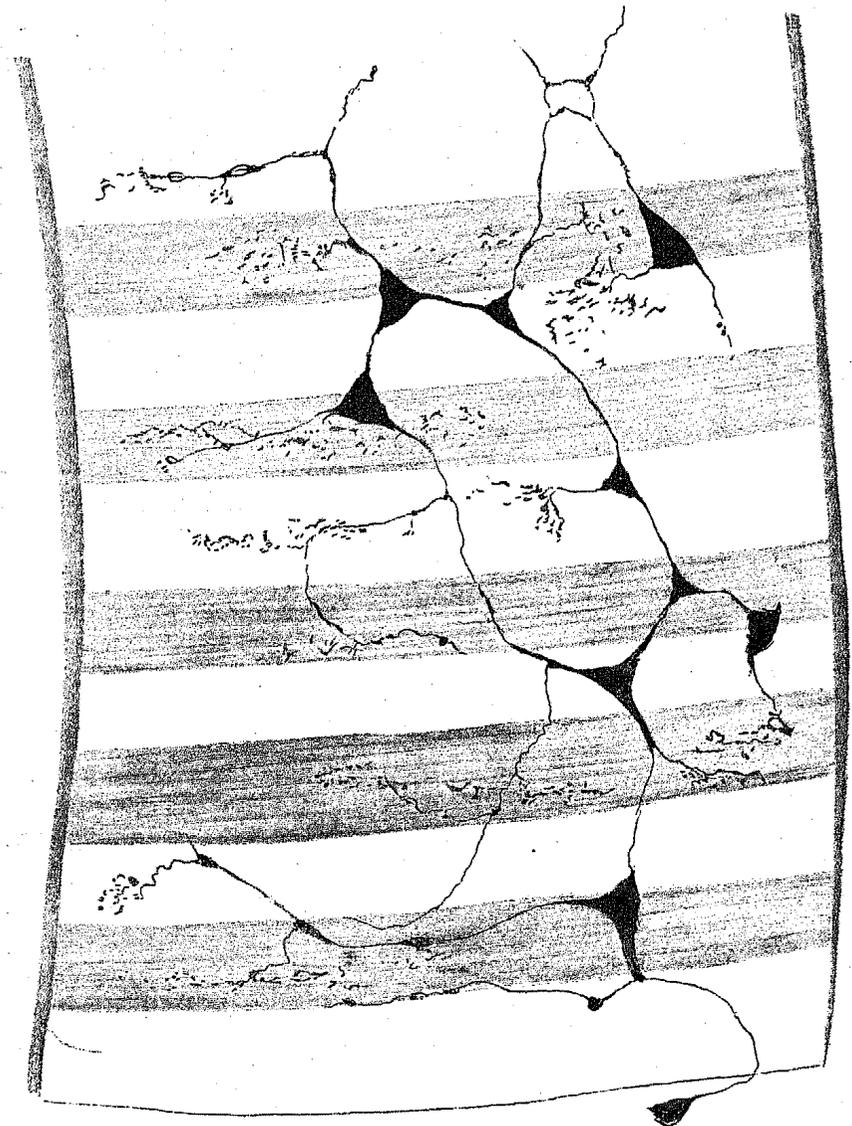


Verbindung zwischen Darmnerv (Dn.) und Bauchmarksganglion (Bm.). Schw. = Schwanzborstenganglion. Von oben gesehen. (Alizarin.)

aus dem Schlundconnectiv austritt und sich plötzlich im Bogen nach rückwärts gegen die Mandibel wendet. Ich glaube, daß dieser Nerv mit dem Darmnerv zusammengehört (Textfig. 23, sy). Das hintere Ende des Darmnervs löst sich an der Umknickungsstelle des Darmes in einen dichten Plexus auf. Aus diesem Plexus, den auch schon FISCHER gefunden hatte, lassen sich Äste gegen den Enddarm weiter verfolgen. Auch letzterer zeigt einen Plexus, aber so viel mir scheint, etwas anderer Art. In den bisher bezeichneten Plexusbildungen konnte ich keine Zellen mit Sicherheit auffinden. Hingegen ist der Plexus des Enddarmes aus Ganglienzellen und ihren Fasern gebildet (Textfig. 25). Die Zellen, die hier der Muskelschicht des Darmes aufliegen, sind fast alle tripolar und durch ziemlich viel Fasern untereinander verbunden. Andere Fasern aber gehen nicht mehr an Zellen, sondern teilen sich in Fäserchen auf; ob diese nun auch wieder ein Netz bilden, das dann die einzelnen Muskelfasern umspinnen würde, weiß ich nicht; doch scheint es mir nicht wahrscheinlich, da die Bilder sehr distinkt waren und gleichwohl ein Netz dieser feinsten Fäserchen nicht bemerkt werden konnte. In diesem Terminalplexus war gemäß dem Verlaufe der Muskelfasern eine gewisse streifenartige Anordnung nicht zu verkennen, während der Grundplexus keine Art

von Orientierung in seinen Elementen aufwies. In diesen Grundplexus gehen nun, wie schon angeführt, Fasern aus dem weiter oben liegenden Plexus ein; aber außerdem tritt noch ein eigentüm-

Fig. 25.



Plexus der Constrictoren des Enddarms (Methylenblau). Obj. 7, Oc. 4.

liches Fasersystem hinzu. Kurz vor dem Schwanzborstenganglion geht von dem Nerv auf jeder Seite je eine dünne Faser ab, die bald darauf ein Stückchen unter dem Ganglion in eine meist tri-

polar aussehende Zelle führt. Ein kleiner Fortsatz dieser steigt gegen die Basis der Borsten hinauf, verzweigt sich daselbst, geht wahrscheinlich noch höher hinauf und gewinnt vielleicht Zusammenhang mit den schon früher geschilderten Plexusbildungen. Der dritte Fortsatz der Zelle steigt am Oberrand des Abdomens hinab und teilt sich; der eine Ast führt in eine bipolare Zelle, deren zweiter Fortsatz nun in dem Grundplexus verschwindet; der andere Ast geht ebenfalls zu einer bipolaren Zelle, die nur weiter distal, fast am Anus liegt. Der zweite Fortsatz dieser Zelle umgreift den Darm, seine Endigung konnte ich nicht feststellen. Schließlich geht auch entlang dem Rand des Abdomens, der mit starken Dornen besetzt ist, ein dünner Zweig dieses Fasersystems. Noch möchte ich erwähnen, daß die ersterwähnte, „tripolare“ Zelle wahrscheinlich nur bipolar ist; denn ich habe sie einige Male als solche gefunden und es ist die Verbindung mit dem Schwanzborstennerv nicht nur eine Faser, sondern ein Bündel solcher, gebildet auch aus den zentripetalen Fortsätzen der beiden anderen bipolaren Zellen. Daraus kann man schon entnehmen, daß diese Zellen wahrscheinlich sensibel sind, während der zellenhaltige Grund- und Terminalplexus des Enddarmes eher motorisch ist.

Damit haben wir den descriptiven Teil unserer Arbeit erledigt und wollen noch einige physiologische Erwägungen anstellen, bevor wir zu einer Zusammenfassung und Vergleichung mit anderen Arthropoden gehen.

Physiologische Bemerkungen.

Ist für die histologische Untersuchung die Kleinheit des Objekts vielfach ein günstiges Moment, so ist dieser Umstand gerade für Untersuchungen über die Physiologie des Nervensystems hinderlich, da sich Exstirpationen und darauf basierende Experimente nur schwer ausführen lassen. Die Versuche, die ich hierin unternommen habe, sind nur allererstè Orientierungen. Aber einiges bringt auch die biologische Beobachtung der Tiere.

Wir haben gesehen, daß die Neuropile im Gehirne teils aus Fasern bestehen, die gleicher Provenienz waren, teils treffen sich in einem Pilem Elemente heterogenster Art. Homogen waren in diesem Sinne die Neuropile *Ia, b, Va, b* und natürlich die optischen Ganglien. In *NIVa, b* hingegen finden sich optische Fasern und Fasern mit Tangorezeptionen aus der zweiten Antenne. Wir haben gesehen, daß sich aber auch motorische Fasern daselbst ausbreiten: solche für den Oculomotorius und auch für die zweite Antenne.

Diese beiden Apparate — das Auge und die zweite Antenne als der wichtigste Lokotionsapparat — werden also auch physiologisch miteinander eng verknüpft sein, wie man tatsächlich auch findet. Zuerst hängen einmal Auge und Oculomotorius innig durch einen einfachen Reflex zusammen. Durch eine Reihe von Versuchen, die RADL und später auch EWALD und C. HESS angestellt haben und die man leicht nachprüfen kann, wissen wir, daß das Auge der Cladoceren sich in stereotyper Weise gegen das Licht einstellt, daß es mit seinem Apex stets die Lichtquelle zu fixieren sucht. Nimmt man daher eine *Daphnie* unter leichten Deckglasdruck, so daß sie sich nicht mehr frei bewegen kann, und hat sie ursprünglich die Stellung, die wir als die normale bezeichnen — der Scheitelpunkt des Auges sei gegen die Lichtquelle gerichtet —, so wird man bei Drehung des Objektträgers folgendes beobachten: Das Auge dreht sich entgegengesetzt der Körperdrehung, sucht seine alte Orientierung im Lichttraume aufrecht zu erhalten. Hierbei wird natürlich eine Muskelgruppe sich kontrahieren, die antagonistische erschlaffen müssen. EWALD gibt an, daß nach einer Drehung von 45—60° die Kontraktion des Muskels seine höchste Grenze erreicht und das Auge also der weiteren Drehung folgen muß und das Licht nicht mehr fixieren kann. Diese Zone, in der keine Kompensationsbewegung des Auges sich einstellt, erstreckt sich etwa bis 180—280°. In diesem Intervall stellt sich plötzlich eine Drehung des Auges nach der entgegengesetzten Seite ein, so daß das Licht wiederum fixiert werden kann. Hierbei ist natürlich der früher kontrahierte Muskel erschlafft, sein Antagonist aber geht in maximale Kontraktion über. Bei weiterer Drehung ergibt sich schließlich wieder die Ausgangslage, die dadurch charakterisiert ist, daß alle Muskeln gleichmäßige Kontraktion zeigen, was man als Normallage zum Licht bezeichnet. Diese sucht das Tier immer einzuhalten, was ihm in ungefesselter Lage durch Bewegungen der zweiten Antenne gelingt. Wir haben hier also zweierlei: Zuerst den Reflexbogen vom Auge zum Oculomotorius und andererseits vom Auge zur zweiten Antenne. Wir haben ja oben gezeigt, inwiefern für beides die anatomische Grundlage vorhanden ist. Um was es sich hier handelt, ist also einmal die Orientierung zuerst des Auges und hernach des ganzen Körpers im Lichtfelde, die durch im Nervensystem vorgebildete Bahnen vermittelt wird. Man darf damit nicht verwechseln die Orientierung der Bewegung der *Daphnien*, sobald man sie durch Änderungen der Lichtintensität oder Richtung reizt. Hierbei kommen dann die sogenannten Phototropien zustande, die, wie man

schon aus obigem ersehen kann, nicht etwa durch eine direkte Beeinflussung der Plasmaspannung des Körpers erklärt werden können. Wenigstens bei den *Daphniden* handelt es sich um durch Reflexe vermittelte Vorgänge. Hierbei spielt aber noch der Adaptionszustand eine entscheidende Rolle. Auch glaube ich, daß das Scheitelsinnesorgan, dem wir oben aus histologischen Gründen eine Lichtsinnesfunktion zugeschrieben haben, hierbei eine Rolle spielen mag, wie ich aus einigen Experimenten schließen möchte, in denen ich mit einer heißen Nadel die Fornixpartien zerstört hatte. Doch sind schon die Bewegungserscheinungen im normalen Zustande kompliziert, so ist der Ausfall eines solchen Experimentes zu vieldeutig.

Hat man eine größere Zahl von *Daphnien* in größeren Becken, so sieht man sie in kleinen Perioden auf- und absteigen, den Rücken der Lichtquelle zugekehrt. EWALD hat sich mit diesen „Lokomotionsperioden“ genauer beschäftigt. Sie kommen dadurch zustande, daß auf eine Reihe kräftiger Antennenschläge, durch welche der Körper dem Lichte zugeführt wird, eine Pause folgt, während welcher der Körper der Gravitation allein überlassen bleibt, die ein kurzes Absinken bewirkt. Diese Perioden gesteigerter Lokomotion und darauffolgender Bewegungspausen laufen in größter Regelmäßigkeit ab, wofür die Diagramme, die EWALD erhalten hat, sprechen. Ich habe nun solchen *Daphnien* das Auge teils durch Druck, teils durch Ausbrennen mit einer heißen Nadel zerstört. Es ist dies eine recht mühselige Operation, da man wegen der Kleinheit und Unruhe des Objektes meist andere Organe mitzerstört. Ich habe mich unter dem Mikroskop mit Objektiv 7 überzeugt, ob auch alle Teile des Auges zerstört, daß vor allem die Sehstränge zerrissen sind; andererseits aber auch das Gehirn wenigstens in seinen hinteren und unteren Partien keine Verletzung aufweise, während die Neuropile *IVa, b* wohl immer verletzt waren. An solchen Exemplaren war nun erstens jede Orientierung zum Licht verloren und zweitens zeigten sie nicht die charakteristischen Lokomotionsperioden, sondern die zweiten Antennen machten ununterbrochen Ab- und Adduktionen ohne Ruhepause. Unmittelbar nach der Exstirpation des Auges hielten sich die Tiere meist am Boden des Gefäßes, später aber stiegen sie auch in die Höhe, nach rechts, nach links ununterbrochen mit den Antennen schlagend, manchmal im Kreise sich bewegend usw., während normale Tiere, die ich gleichzeitig in dasselbe Becken gab, nach Abklingen der Erschütterungsreize ganz das normale Verhalten zeigten. Nach

einer Stunde allerdings lagen die Tiere meist am Boden und die Antennen machten nur hie und da einen Schlag. Unter dem Mikroskop aber konnte man sehen, daß sich die Muskeln der Antenne in konvulsivischen Zuckungen befanden. Ich denke mir, daß man hieraus etwa folgenden Schluß ziehen darf. Die Neuropile *IVa, b* wirken regulatorisch auf die motorischen Zentren der zweiten Antenne. Die Bewegung dieser unterliegt also der Einwirkung zweier Zentren, eines primären, den motorischen Kernen der Antenne an den Schlundkonnektiven, und eines sekundären, das entweder die Neuropile *IV* selbst sind oder in diesen seinen Sitz hat. Das erste Zentrum wirkt offenbar auf die Antenne in derselben Weise, wie die Ganglien der Bauchkette, die den übrigen Extremitäten zugeordnet sind. Diese — wenn wir von Mandibeln und Maxillen absehen — zeigen ein rhythmisches Schlagen von hoher Frequenz, man bezeichnet es gewöhnlich als Atembewegung, da sich an den Füßen die sogenannten Kiemensäckchen befinden. Gleichgiltig ob diese eine solche respiratorische Funktion besitzen oder nicht, so läßt sich sagen, daß ihre Bewegung durch den Bau ihrer zugehörigen Ganglien bedingt ist. Ebenso wird es sich mit der zweiten Antenne verhalten; auch ihr motorischer Apparat würde für sich allein ein rhythmisches Schlagen zur Folge haben. Aber die Antenne ist als Lokomotionsorgan außerdem dem Neuropil *IV* und damit dem Komplexauge unterstellt und dieses wirkt nun so ein, daß die Lokomotion von Pausen unterbrochen wird, wodurch die Lokomotionsperioden EWALDS zustande kommen.

Das Auge hat ja auch sonst im Tierreich die „Kardinalfunktion der Regulation von Bewegungen“ und wir haben dies hier im besonderen gesehen. Wir erinnern uns aber, daß unsere Tiere nebst dem Komplexauge noch das Medianauge besitzen und außerdem das Scheitelsinnesorgan, für das wir ebenfalls optische Qualitäten angenommen haben. Auch haben wir die Verbindungen des zentralen Neuropils *NI* mit den Neuropilen der motorischen Zentren gezeigt. Zugleich müssen wir annehmen, daß wir wahrscheinlich bei einer Exstirpation des Auges auch den Nerv des Scheitelsinnesorganes verletzt haben. So wird hierdurch die Sache eigentlich wieder unentschieden, da es jetzt auch das Neuropil *III* sein könnte, von dem die Regulation, wenn auch wohl nicht allein, so doch zum Teil ausgeht.

Doch möchte ich einiges anführen, was dafür sprechen könnte, daß eher die *NIIVab* die regulatorische Funktion ausüben. Ich meine zuerst einmal die auffällige Endigungsweise der tangorezep-

torischen Fasern der zweiten Antenne in *NIV*. Diese Fasern kommen, wie wir schon wissen, von den langen „Ruderborsten“. Gewiß werden die Borsten eine mechanische Funktion haben, die darin besteht, die Ruderfläche der Antenne zu vergrößern; aber der Umstand, daß diese Fiederborsten gelenkig mit dem Stamm der Antenne verbunden sind und gegen diesen bewegt werden können, läßt darauf schließen, daß die bei einem Antennenschlag erfolgte Verschiebung der Borsten auch ein Maß abgibt für die Wucht des Antennenschlages selbst und daß diesen Effekt der ausgeführten Bewegung dem Regulationszentrum zu übermitteln vor allem der Hauptzweck der besprochenen rezeptorischen Bahn ist. Wollte man experimentell vorgehen, so kann man wieder keine eindeutige Antwort erhalten, da man die mit der Entfernung der Borsten eintretende Störung sowohl auf Rechnung der verloren gegangenen Bewegungsempfindlichkeit setzen kann, als auch einfach auf Alterierung des mechanischen Teils des Ruderapparates selbst.

Wir haben ferner erwähnt, daß die Schwanzganglien Fasern wahrscheinlich bis in *NIV* senden. Wenn man die Schwanzborsten an der Basis entfernt, so daß nur ein Stumpf übrig bleibt, so treten auffällige Bewegungsstörungen ein, die sich aber nach einiger Zeit wieder ausgleichen. Die Tiere schlagen stark mit den Antennen, überstürzen sich hierbei, kommen auf den Rücken zu liegen und in dieser Lage bewegen sie sich am Boden des Gefäßes, den Kopf nach abwärts, das Abdomen in die Höhe. Nach einiger Zeit — etwa 15 Minuten — hatten sich die Lage und teilweise die Bewegung wieder in wenigstens scheinbar normale verwandelt. Zerstört man aber auch die Basis der Borsten mitsamt dem Ganglion, so tritt keine Reparation des normalen Zustandes mehr ein. Daraus schließe ich, daß auch der Schwanzganglienapparat mit der Regulation der Bewegung resp. Equilibrierung des schwimmenden Tieres etwas zu tun hat.

Direkt motorische Zellen für die Antenne haben wir im Gehirn selbst eigentlich nicht gefunden, wohl aber erstreckten sich Fortsätze der Zellen ins Gehirn zu *NIII*. Zerstört man nun das ganze Gehirn, so tritt gewöhnlich sofort eine Adduktion der Antennen ein, die Längsmuskeln des Körpers kontrahieren sich krampfartig, so daß der Körper ganz nach vorn gedrückt wird, die Füße setzen mit ihrer Bewegung aus. Dieser Zustand löst sich aber wieder, indem sich der Körper nach einiger Zeit wieder streckt, die Füße beginnen nach einigen arhythmischen, konvulsivischen Zuckungen wieder rhythmisch zu schwingen, die Antennen aber

bleiben meist in Ruhe, teils in Abduktions-, teils in Adduktionsstellung, nur hie und da einzelnes Schlagen. Die Wirkungen auf den hinteren Teil des Körpers sind daher als Shock aufzufassen. Aber bezüglich der Antenne kann man vielleicht hieraus folgendes ableiten. Zerstört man die *NIV*, so tritt das oben beschriebene, von keinen Lokomotionspausen unterbrochene Schlagen ein, weil nach unserer Meinung das hemmende Regulationszentrum zerstört ist. Läge dieses im jetzt zerstörten unteren Teil des Gehirnes und wäre dasselbe aber auch durch die Ungenauigkeit der Operation schon im ersten Falle mit zerstört worden, so sollte auch bei Vernichtung des hauptsächlich unteren Teiles des Gehirnes dieses ununterbrochene Schlagen der Antenne eintreten, was aber nicht der Fall ist. Zwingend sind freilich alle diese Überlegungen nicht, da wir über die gegenseitige Beziehung der Zentren — was ihr Zusammenarbeiten betrifft — keine Vermutung vorerst aufstellen können, wobei wir auch bedenken müssen, daß ja die zugrunde liegenden anatomischen Verbindungen sicherlich viel komplizierter und mannigfaltiger sein werden, als sie uns auf Grund unserer obigen ersten Entwirrungsversuche erscheinen mögen. Und obwohl man von allem Anfang überzeugt ist, daß man aus den „vielleicht“, „könnte“ oder „dürfte“ bei einem solchen physiologischen Versuch nicht herauskommt, so zwingt es uns doch immer wieder, uns über die Funktion der einzelnen gefundenen anatomischen Gebilde eine Vorstellung zu machen. Schwierigkeiten bereitet noch der Umstand, daß sich eigentlich nicht entscheiden läßt, hat man es mit einer Ausfallserscheinung zu tun oder ist es nur Reizwirkung. Denn die Tiere konnte ich nach irgend einem Eingriff nicht länger als etwa einen Tag am Leben erhalten, und ob dies genügt, daß die Shockwirkung abklingt, ist zweifelhaft.

Wenn man versuchen wollte, weiter rückwärts hinter dem Gehirn Verletzungen zu setzen, so ist es unvermeidlich, hierbei auch die Muskulatur zu zerstören, wodurch jede Reaktionsbewegung vereitelt wird.

Ein merkwürdiges Kapitel bilden schließlich die Bewegungen des Herzens und die Peristaltik des Darmes. Die Pulsationen des sackförmigen Herzens vollziehen sich bekanntlich sehr rasch, hängen auch ihrer Frequenz nach von der Temperatur ab, wie KNOLL zeigt. Da sich Nerven zum Herzen begeben, wie FISCHEL beschrieben hat, so glaubte ich durch Zerstörung des zentralen Systems Einfluß auf das Herz erzielen zu können. Es scheint dies möglich zu sein. Denn z. B. durch einen Schnitt unterhalb der Antenne erfolgte plötzlich Stillstand der Pulsation. Ein andermal begann ein Herz,

das in Systole geendet hatte, bei Zerschneidung des Darmes — wobei auch der Darmnerv und Plexus zerstört wird — in rascher Folge zu schlagen. Aber ich konnte dies nicht immer erzielen. Die einzelnen Ergebnisse widersprechen sich zu sehr. Wahrscheinlich hat wohl das Herz ein eigenes automatisches Zentrum, das aber der Beeinflussung durch das Zentralnervensystem unterliegt.

Daß hingegen der Darm für seine Peristaltik in dem Ganglienzellenplexus ein automatisches Zentrum besitzt, kann man wohl mit Sicherheit behaupten, wenn es auch — worauf ja der Zusammenhang mit dem Bauchmark hinweist — zentraler Beeinflussung zugänglich ist.

Die Muskulatur, die für die Bewegung des Darmes in Betracht kommt, sind: Ringmuskeln, spärlicher ziehende Längsmuskelfäden und am Oesophagus und Rectum besondere Dilatores. Am Darm beobachtet man nicht jene schwingende Bewegung, wie man sie bei Copepoden finden kann, sondern er zeigt nur peristaltische Wellen. Aber diese Wellen laufen zumeist nicht von vorn nach hinten, sondern gehen vom Rectum aus, wo sie die stärkste Amplitude haben. Hier wird das Lumen unter Einfluß der Dilatoren weit ausgezogen, aber auch so kontrahiert, daß es ganz verschwindet, denn auch die Sphinkteren sind mächtig. Im mittleren Darmteil verlaufen die Wellen nur als ganz schwache Kontraktionen der Längsmuskulatur. Eine starke Bewegung hingegen tritt uns wieder im Oesophagus entgegen; hier zeigt die Peristaltik ihre normale Richtung. Der Oesophagus ist gewöhnlich geschlossen und nur beim Schlucken bildet sich eine Erweiterung, die nach rückwärts läuft bis zur cervixartigen Einmündung in den Mitteldarm. Also im Oesophagus herrscht Peristaltik; in der übrigen Darmregion vom Rectum ausgehende Antiperistaltik. Letztere vermag gleichwohl den Darminhalt nach rückwärts zu schieben und schließlich zur Defäkation zu bringen.

Ähnliches zeigte ALEXANDROWICZ vom Darm der Dekapoden. Auch er fand zu seinem Erstaunen Antiperistaltik. Zur Erklärung der rückwärtsschiebenden Wirkung einer solchen verweist er auf Untersuchungen BIEDERMANN'S über die Peristaltik der Schneckensole. Allein uns interessiert die Frage, wie hängen diese Bewegungen mit dem Nervensystem zusammen?

Unsere histologischen Mitteilungen geben uns die Antwort; der Oesophagus hat für seine Saugbewegung einmal ein zentral gelegenes Gebiet, das retroösophageale Ganglion, und ferner an peripheren Teilen: die Ganglien im Oberlippennerven und die davon

ausgehenden Fasern und schließlich Ganglienzellen, die am Oesophagus selbst zu liegen scheinen. Wo wird hier nun die Bewegung ausgelöst und wie wird sie weitergeleitet? Es ist wahrscheinlich, daß die Schluckbewegung durch Reize, die auf die Oberlippe — wir sahen an ihr haarförmige Borsten und einen reichen nervösen Plexus mit Zellen. — ausgeübt und von hier durch das Ganglion der Oberlippe auf den Darm übertragen werden, ihre Auslösung findet. Vielleicht ist hieran auch die Mandibel beteiligt — bipolare Sinneszellen weist sie auf —, da sie gleichzeitig mit der Schluckbewegung ihre eigentümlich mahlende Bewegung zeigt. Ob nun der zentrale Anteil des Nervensystems auch als bedingend eingreifen muß, kann ich leider nicht sagen. Nur das eine ist zu melden, daß bei Exstirpation des Gehirnes die Peristaltik des Oesophagus außerordentlich stark wird. Ob das als eine Aufhebung einer zentralen Hemmung zu deuten ist oder als Reizerscheinung, weiß ich nicht zu sagen.

Was den Teil des Darmes anlangt, in dem die Antiperistaltik herrscht, so wissen wir, daß er im Rektum einen Ganglienzellenplexus enthält, daß der Mitteldarm aber — so weit ich finden konnte — von einem Faserplexus versorgt wird, der vom Darmnerven ausgeht. Beide hängen miteinander zusammen und haben mehrfache Beziehungen zum Zentralnervensystem. Trennt man den Hinterkörper so ab, daß sicher zum Bauchmark keine Verbindung mehr besteht, so zeigt vor allem das Rektum sehr heftige Bewegungen, die auch — falls der Darm gefüllt ist — zu einer normalen Defäkation führt, so daß also auch in dem abgeschnittenen Stück der Darminhalt sich ganz normal von der Schnittstelle weg zum Anus bewegt. Daraus folgt, daß für die Bewegungen dieses Darmteiles das zentrale Nervensystem nicht unmittelbar notwendig ist, sondern daß der Ganglienzellenplexus allein die Rhythmik zu unterhalten vermag. Das haben auch schon W. B. HARDY und W. M. DOUGALL am herausgeschnittenen Darm von *Daphnia* erkannt, wie ich einer Fußnote bei ALEXANDROWICZ entnehmen kann. Leider habe ich versäumt, zu untersuchen, ob im übrig gebliebenen Teil des Darmes auch nun selbständig Kontraktionswellen ablaufen, oder ob diese nur im Enddarm ausgelöst werden können und von hier weitergeleitet werden. Daß diese Leitung und Koordination der Bewegung eine neurogene und nicht eine myogene ist, können wir wohl aus Analogie mit den sonstigen Fällen automatisch-rhythmischer Bewegungen im Tierreich annehmen. Aber wie wird die erste Kontraktion ausgelöst? ALEXANDROWICZ hat bei Deka-

poden einen Ganglienzellenplexus beschrieben, der aus bipolaren Zellen besteht. Der eine Fortsatz dieser — der akzeptorische — soll frei im Darmepithel zwischen den Zellen desselben endigen; der andere, der effektorische, sich in den Plexus begeben, aus dem motorische Fasern an die Muskeln ziehen. Da diese Zellen sich über den ganzen Darm hin finden, kann auch von jeder Stelle aus Peristaltik ausgelöst werden, wie er an herausgeschnittenen Darmstücken zeigt. Wir haben aber einen Zellenplexus nur am Rektum klar gefunden, aus tripolaren Zellen bestehend mit Fortsätzen in den offenbar motorischen Terminalplexus. Die aufgefundenen bipolaren Elemente aber senden wie sonst überall den zentripetalen Fortsatz in das zentrale System, werden also einen zentralen Reflex vermitteln, kommen aber wohl für die primäre Erregung nicht in Betracht. An einem Zellenplexus, etwa wie bei den Coelenteraten, können wir da auch die uns geläufigen Unterschiede zwischen sensibel und motorisch wie am nervösen System der höheren Formen machen? Ich denke mir, daß in einem solchen Plexus beide Funktionen vereinigt sind, ohne daß eine morphologische Differenzierung der beiden Elemente eintritt, wie ja auch typische Leitungsbahnen zu fehlen scheinen. Fragt man nach dem adäquaten Auslösungsreiz, so wird man zuerst an den Druck des Darminhalts selbst zu denken haben. Andererseits konnte ich aber bei Verletzung des vorderen Teiles des Bauchmarkes außerordentlich starke Antiperistaltik auftreten sehen; dies deutet auf den regulatorischen Einfluß des zentralen Systems hin.

Diese angeführten physiologischen Beobachtungen sollen nur als vorläufige Mitteilungen aufgefaßt werden, da ich bei Erlangung neuen, brauchbaren Materials an größeren Formen den aufgeworfenen Fragen in exakterer Weise nachzugehen hoffe.

Allgemeines und Zusammenfassung.

Unser gestelltes Thema war vor allem ein histologisches, nämlich der prinzipielle Faseraufbau eines einfachen Crustaceengehirnes. Wir wollen nun versuchen, der Sache durch Vergleichung eine morphologische Seite abzugewinnen. Da man hierbei leider auf große Schwierigkeiten stößt, kann das Folgende nur als eine vorläufige Skizze betrachtet werden.

Über die feinere Anatomie der niederen Krebse bestehen eigentlich keine Arbeiten, in denen auf den Faserverlauf gebührend Rücksicht genommen wäre, da die angewendete Technik nicht zureichend war. Dagegen haben wir einige wichtige embryologische Befunde.

Nach GROBBEN ist bei *Cetochilus* ein primäres und ein sekundäres Hirn zu unterscheiden; ersteres ist beim Nauplius deutlich ausgebildet, letzteres hingegen nur als eine beiderseitige Verdickung des Ektoderms, die mit dem Gehirn in Verbindung steht, angedeutet. Auf späteren Stadien wird diese Verdickung mächtiger, um sich im sogenannten Cetochilusstadium ganz von der Haut abzulösen. Später aber wird diese Bildung immer kleiner, um schließlich ganz der Rückbildung zu verfallen. Auf Grund eines Vergleiches mit der *Branchipus*-Larve erklärt nun GROBBEN, daß wir es hier mit der Anlage des Komplexauges zu tun haben. Wir haben, wie aus anderen morphologischen Betrachtungen hervorgeht, die Copepoden von Vorfahren, die schon mit Komplexaugen versehen waren, abzuleiten. Bei den Copepoden hat sich aber nur das uralte Medianauge erhalten und das Seitenauge ist reduziert worden. Daß die optischen Ganglien des paarigen Seitenauges bei den Arthropoden als ein sekundärer Gehirnteil anzusehen sind, der phylogenetisch jünger ist als die übrigen vorderen Partien des Gehirnes, hat zuerst HATSCHÉK bei der Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren angegeben.

Für *Moina* gibt gleichfalls GROBBEN an, „daß man am oberen Schlundganglion einen primären und sekundären Teil unterscheiden kann. Er bemerkt ausdrücklich, daß er nicht beobachten konnte, daß dieses sekundäre Hirn separat entstände; alles weist vielmehr darauf hin, daß derselbe aus einer Vergrößerung der Scheitelplatte hervorgeht“. Dies wird für uns im Hinblick auf Angaben und Theorien bei den höheren Crustaceen von Wichtigkeit sein.

Wenn wir jetzt diese Einteilung in primäres und sekundäres Hirn auf unseren Fall anwenden, so kommen wir offenbar zu folgendem Schema. Dem primären Teil werden wir zuzurechnen haben die Neuropile des Medianauges und der Scheitelsinnesorgane, also *NIa, b, II* und vielleicht auch *III* (Zentralkörper); dem sekundären, das sich nach obigem erst mit der Entstehung des komplexen Seitenauges einstellt, offenbar neben den eigentlichen optischen Ganglien noch den größten Teil der Neuropile *IVa, b*. In Übereinstimmung hiermit glaube ich für *Eucalanus* zeigen zu können, daß sich hier die Neuropilmasse, die sich hinter dem vorderen, starken Ganglienzellenbelage findet, tatsächlich in ihrem medianen Anteil unserem *NII + Ia, b* entspricht, die seitlichen hinteren Teile aber schon dem *NV*, also der ersten Antenne zugehören (wie der Ursprung der Nerven direkt beweist), daß aber die Homologa der *NIVa, b* mit dem Fehlen der Seitenaugen vollständig vermißt wer-

den. Ob bei den Copepoden auch ein distinkter Zentralkörper vorhanden ist, konnte ich bis jetzt noch nicht ermitteln.

Bezüglich der übrigen niederen Krebse (*Ostracoden* und *Cirrihipedien*) kann ich leider weder aus der mir bekannten Literatur noch aus eigenem etwas beibringen. Vergegenwärtigen wir uns noch einmal den uns bekannten Zustand, so ergibt sich für das ganze Gehirn folgendes Schema:

- a) Vorderhirn, in zwei Partien gegliedert (Protocerebrum)
 - α) primärer Anteil *NIa, b, II* und *III*,
 - β) sekundärer Anteil *NIVa, b* und Opt. Gangl.
- b) Hinterhirn *NVa, b* (I. Antenne, Deutocerebrum).
An dieses sich stark anschmiegend, aber doch schon in ihrer Lagerung circum- resp. postösophageal liegend:
- c) die Neuropile *VI* (II. Antenne, Tritocerebrum).

Wenn wir nun daran gehen, auch die höheren Krebse in bezug auf dieses Schema zu untersuchen, so können wir dies nur tun, indem wir uns vor allem feste Vergleichspunkte aufsuchen. Hierbei könnte man von der inneren Struktur des Gehirnes ausgehen und die einzelnen Teile auf Grund ihres histologischen Aufbaues in Homologie setzen, oder aber wir basieren den Versuch auf die erwiesene Homologie anderer Teile des Kopfes, die mit den betreffenden Partien des Gehirnes in unzweideutiger Beziehung stehen. Wir sind meist gezwungen, den letzteren Weg zu gehen.

Als Organe des Kopfes, die innerhalb der Crustaceenreihe als sicher homolog betrachtet werden können, sind folgende aufzuzählen: die Medianaugen, die Komplexaugen, die ersten und zweiten Antennen. Würden wir unseren Vergleich auf die *Tracheaten* mit ausdehnen, so würden die Fragen viel komplizierter werden. Wir beschränken uns daher auf die *Branchiaten*.

Das Gehirn der höheren Krebse ist relativ gut durchgearbeitet und es läßt sich für dasselbe, wie vor allem CLAUS schon betont hat, zeigen, daß im Zusammenhang mit der Verlagerung des zweiten Antennenpaares an den Kopf, auch die Ganglien dieser Extremitäten, die bei den *Cladoceren* doch hinter dem eigentlichen Hirn liegen, mit dem Hirn verschmolzen sind und so ganz ausgesprochen präoral zu liegen kommen. Wir können demnach unsere Neuropile *VI* mit dem sogenannten Tritocerebrum (*VIALLANES*) oder dem Neuropil *VII* nach BETHES Nomenklatur homolog setzen. So wie bei *Daphnia* sind auch mit diesen Teilen in enger topographischer Beziehung die sympathischen Zentren für den Vorderdarm (Labro-

frontalnerv). Die Nerven dieses Systems kommen demnach bei den höheren Krebsen direkt von der Hinterseite des Gehirns.

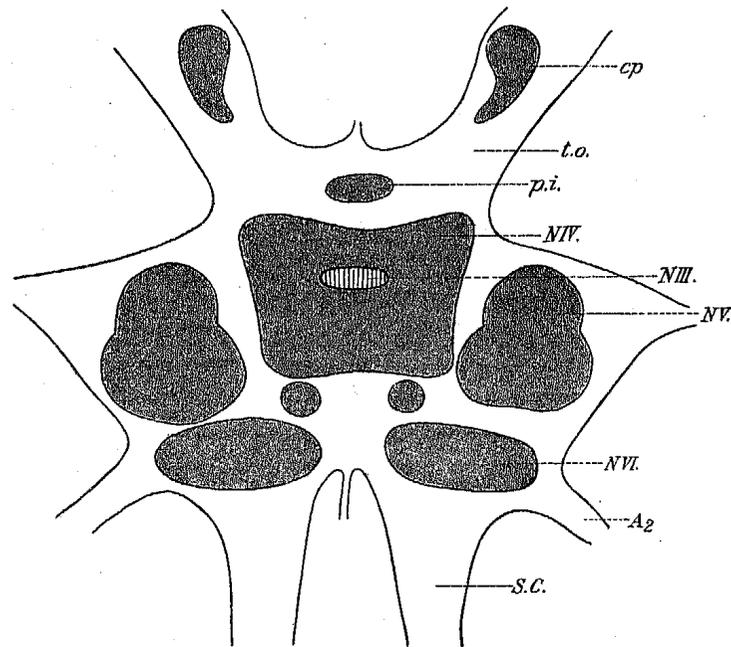
BETHES hat bekanntlich das Gehirn von *Carcinus* einer äußerst eingehenden histologischen Analyse mit der Methylenblaumethode unterzogen. Es haben sich hierbei so viele einzelne histologische, voneinander unterscheidbare Elemente ergeben, daß etwa eine Vergleichung bis in diese Details hinein mit unseren Angaben bei *Daphnia* nicht durchführbar wäre; aber auf einige auffallende, hierher gehörende histologische Beobachtungen will ich fallweise hinweisen. Die Neuropile der zweiten Antennen enthalten, wie bei den *Cladoceren*, Verzweigungen von den anliegenden motorischen Zellen; andererseits münden in ihnen die sensiblen Fasern der II. Antenne; aber diese verlassen den Bezirk des Tritocerebrums nicht, während sie bei *Daphnia* in starkem Zuge in die vorderen Hirnpartien (*NIV*) eintreten.

In diese Neuropile läßt aber BETHES noch einen besonderen Nerven eintreten, der nicht mit der zweiten Antenne zusammenhängt, sondern der sich am Vorderrand des Carapax in der Haut verästeln soll. Dieser Nerv ist entweder ein Novum oder aber wir haben ihn vielleicht mit einem Nerven zu identifizieren, von dem uns NOWIKOFF bei *Limnadia* berichtet. Bei dieser Form erhebt sich aus dem Ganglion, das die Nerven an die zweite Antenne und an die Oberlippe abgibt, ein Nerv, der dorsal ansteigend sich zum sogenannten Dorsalorgan (Nackendrüse) begibt, um daselbst zu enden. Allein die Homologien von Nackendrüsen und Dorsalorganen sind selbst noch nicht klargelegt. Vielleicht hat aber mit diesem Nerven auch jener Nerv etwas zu tun, den wir bei der *Daphnia* vor dem Antennarius minor entspringen sahen und vermutungsweise mit dem Darmnerv in Zusammenhang brachten. Wie dem auch sei, die Homologie des Tritocerebrum der Malakostraken mit dem „Nachhirn“ bei Daphniden steht fest.

Schwieriger schon werden die Verhältnisse bei dem vorhergehenden Abschnitt. Es müssen in Einklang gebracht werden unsere Neuropile *Va, b* mit dem Deutocerebrum der höheren Krebse, da beide für die erste Antenne charakteristisch sind. Wir fanden für diese zweierlei Funktion: die chemorezeptorische und eine wahrscheinlich tangorezeptorische und dementsprechend zweierlei Endigungsweisen der Fasern. Bei den höheren Formen sind nun aber die „Rieschspindeln“ ganz außerordentlich viel stärker entwickelt, sind außerdem zahlreiche tangorezeptorische Sinnesorgane an den ersten Antennen vorhanden, so daß der betreffende Nerv sehr stark anschwillt.

Hierzu kommt noch bei den Dekapoden die Entwicklung der Statocyste, so daß eine starke Ausbildung des Deutocerebrums sich von selbst ergibt. Aber um eigentlich ganz neue Funktionen handelt es sich auch hier nicht, sondern nur um eine funktionelle Steigerung. Dies gilt auch für die Statocyste, deren histologische Elemente auf tangorezeptorische Elemente beziehbar und bei der das qualitativ Neue eher auf eine besondere zentrale Verbindung zurückzuführen

Fig. 26.



Schema der Neuropile im Dekapodengehirn (nach KRIEGER, VIALLANES).

cp = Corps pedunculés. NV. = Neuropil der Antennulés.
 t.o. = Tractus opticus. NVI. = Neuropil der Antennen.
 p. i. = Pont des lobes protocérébraux. S. C. = Schlund-Konnective.
 NIV. = Stammneuropil des sekundären Protocerebrum.

ist. Dementsprechend ist auch der zentrale Apparat, der der ersten Antenne zugeteilt wird, kompliziert gebaut (Textfig. 26). Es finden sich bei den höheren Krebsen rechts und links zwei starke Vorrangungen, die in ihrem Inneren aus zwei halbkugelförmigen Gebilden zusammengesetzt erscheinen und eine eigentümliche, den Glomeruli olfactorii ähnliche Differenzierung des Neuropils aufweisen; Lobus olfactorius werden sie gewöhnlich genannt. Nach PRENTISS begeben sich aber die Fasern von der Statocyste als auch von den tangorezeptorischen Sinnesborsten der Antenne nicht in diese soge-

nannten Globuli, sondern es findet sich für sie mehr medial und unmittelbar an das Tritocerebrum anstoßend ein kleiner besonderer Neuropilballen hierfür. Diese Verhältnisse könnten wir demnach ganz gut mit den von uns gefundenen in Parallele setzen. Die seitlichen „Globuli“ entsprechen unseren *NVa, b*, die medialen Neuropile aber der zentralen Endigung der primären Sinnesborste, die ja auch den Neuropilen der zweiten Antenne genähert erscheint, aber keinen besonderen Ballen bildet, da der zugehörige periphere Apparat zu wenig ausgebildet erscheint. Wir glauben also, Deutocerebrum mit dem Hinterhirn der *Daphniden* ohne weiteres vergleichen zu können.

Die nun weiter nach vorn folgende Partie ist schwieriger zu homologisieren, weil uns hier die sicheren Vergleichspunkte im Stiche zu lassen drohen. Doch glaube ich einmal ein Gebilde in dieser Region sicher homologisieren zu können, das ist der sogenannte Zentralkörper (*NIII*). ВЕТНЕ erwähnt ihn bei *Carcinus* nicht, aber dafür KRIEGER in seiner Arbeit über das Gehirn von *Astacus*. Da sowohl die Form des Gebildes — halbmondförmig mit den Spitzen nach hinten — als auch sein Verhalten zu Färbmitteln übereinstimmend ist, so ist die Parallelisierung erlaubt. Außerdem erwähnt KRIEGER noch, daß in seiner Nähe Ganglienzellen liegen, deren Fortsätze sich in ihm verästeln sollen; ähnliches haben wir ja ebenfalls angegeben. Nur in einem Punkte liegt ein Unterschied, das ist die relative Größe; der Zentralkörper ist im Verhältnis zum Protocerebrum direkt unansehnlich zu nennen. Und noch eins. Betrachtet man seine Lage in bezug auf das ganze Gehirn, so erscheint er nach vorn gerückt, während er bei den Phyllopoden fast ganz an der hinteren Seite des Gehirns zu finden ist. Diese scheinbare Verschiebung wird nicht nur dadurch bewirkt, daß eben hier das Tritocerebrum von hinten zum Gehirn gekommen ist, sondern auch besonders durch das Wachstum des Deutocerebrum.

Die Partie vor dem Zentralkörper nannten wir das primäre Vorderhirn, insofern sie die Neuropile des Medianauges (*NII*) und des Scheitelsinnesorgans (*NI*) umfaßt. Diese Neuropile, falls sie bei den höheren Krebsen überhaupt vorhanden sind, können nur ganz klein sein, da ja nur mehr ein enger Faserbezirk zwischen Zentralkörper und vorderer Ganglienzellendecke übrig bleibt. Tatsächlich finden wir in der Literatur fast gar nichts, was irgendwie darauf hindeuten könnte. Dies hängt damit zusammen, daß eben bei den höheren Formen Äquivalente der Frontalorgane ganz zu fehlen scheinen und daß auch die Medianaugen in vielen Fällen

ganz fehlen oder aber nur ganz unbedeutend entwickelt sind. Die meisten Autoren, die das Gehirn untersuchten, haben die Frage nach diesen Organen gar nicht gestellt, obwohl gerade diese wegen ihres altertümlichen Charakters besonderes Interesse verdienen. Da ich spezielle Untersuchungen über diesen Punkt wohl begonnen habe, aber hierbei noch nicht eindeutige Resultate erhalten konnte, will ich mir dies für eine spätere Gelegenheit aufheben. Einen Anhaltspunkt aber, den ich bei VIALLANES gefunden, will ich der Abrundung wegen anführen. VIALLANES gibt in seinen Schemen über die Gehirne der Arthropoden im Protocerebrum vor dem Zentralkörper noch eine kleine Punktsubstanzbrücke (p, i) an, welche die beiden Lappen (= Neuropile) des Vorderhirnes miteinander verbinden soll. Aber feinerer Aufbau und Verbindung dieses Gebildes sind ihm nur ungenügend bekannt geworden; aus dem konstanten Vorkommen im Gehirn der Crustaceen und Insekten schließt er, daß es eine wichtige Rolle spiele. Rechts und links von dieser Neuropilformation läßt er je einen Frontalnerven bei den Crustaceen austreten. Wohin sich nun dieser Nerv begibt, wird nicht gesagt. Bei BETHE taucht ein gleicher Nerv an derselben Stelle auf. Man würde nun vielleicht in der Formation von VIALLANES die gesuchten Neuropile erblicken können, wenn erstens ihr Zusammenhang mit wirklichen Frontalnerven erwiesen wäre, und man könnte weiters die eben erwähnten Nerven für solche halten, wenn nicht BETHE die Angabe machte, daß diese aller Wahrscheinlichkeit nach motorisch sind; denn er zeichnet die Fasern dieser Nerven als aus Zellen des Gehirnes hervorgehend ein, was mit dem Verhalten der Frontalnerven bei niederen Krebsen nicht in Einklang zu bringen ist.

Der übrige Teil des Protocerebrums wird entsprechend unserem Schema vom sekundären Gehirn eingenommen werden. Dieser Teil ist nun entsprechend der Entwicklung der Komplexaugen und gemäß ihrer biologischen Bedeutung ganz außerordentlich entwickelt. Wir wissen schon, daß hier zu den zwei optischen Ganglien noch ein drittes proximal gelegenes hinzukommt. Weiter findet sich noch zwischen dem Gehirn der Aforen und dem dritten optischen Ganglion eine eigenartige Bildung, die wohl gleichfalls mit den optischen Funktionen in engstem Zusammenhang steht. Schließlich liegen noch je zwei Neuropilballen auf jeder Seite im eigentlichen Hirn. Diese letzteren nehmen die Fasern aus den optischen Ganglien auf, zum Teil bestehen sie aus Seitenverzweigungen der Fasern, die von dem vorderen Ganglienzellenpolster herkommen. Diese Neuropile enthalten außerdem die zentralen Verästelungen der

Oculomotoriuszellen. Beachten wir also die Lage und den Faserbestand, so könnten wir diese Gebilde am ehesten unseren *NIV a, b* vergleichen, bei denen sich ja einzelne Unterabteilungen unterscheiden lassen. Der wichtigste Unterschied wäre der, daß sich nach den Abbildungen von BETHE bei den höheren Krebsen die Fasern aus der zweiten Antenne in diese Neuropile nicht erstrecken. Das könnte jedoch mit der ganz anderen Bedeutung der Antennen zusammenhängen. Bei den Krebsen mit sitzenden Augen aber liegen in diesem Hirnbereich auch noch jene Gebilde, die als viertes optisches Ganglion bei den Podophthalmen schon im Augenstiel zu finden sind. Daraus können wir entnehmen, daß die *NIV a, b* der Cladoceren wahrscheinlich den gleich liegenden *NIII, IV* nach KRIEGER entsprechen plus den vierten optischen Ganglien. Diese letzteren wollen wir aber lieber mit VIALLANES als „gestielte Körper“ bezeichnen. Bei KRIEGER findet sich die Angabe, daß die eigentümlichen Bildungen, welche die Seitenanschwellung (Deutocerebrum) bilden, den bekannten pilzhutförmigen Körpern des Insektengehirnes entsprechen. Diese Annahme scheint auch BETHE zu machen und führt für diese Gebilde den Namen Globuli ein, den dann HALLER übernimmt. Wir schließen uns in diesem Falle VIALLANES an. Wir hätten demnach für das Vorderhirn folgende Einteilung: Zur primären Abteilung gehören der Zentralkörper (*NIII*) und der „pont des lobes protocérébraux“ (VIALLANES) (p, i), zur sekundären die drei optischen Ganglien und die Neuropile, die den Zentralkörper überdecken. Diesen Neuropilen, die sich in mehrere Unterabteilungen bringen lassen, geben KRIEGER und diesem sich anschließend BETHE die Bezeichnungen Neuropile *III* und *IV*. In unserem Schema sind sie unter der Bezeichnung Neuropil *IV* angegeben und als eine einheitliche Masse eingezeichnet, die auch nach vorn den Zentralkörper etwas umgreift.

Das Hirn der höheren Crustaceen zeigt also im prinzipiellen den gleichen Aufbau wie das der niederen Formen (Phyllopoden). Die vorhandenen Unterschiede sind keine morphologischen Nova, sondern es handelt sich um eine höhere funktionelle Ausgestaltung schon vorhandener Abschnitte. Diese Unterschiede sind im wesentlichen folgende: Aufnahme der Ganglien der zweiten Antenne in das Hirn entsprechend der Umwandlung dieser Organe in Sinneswerkzeuge. Entfaltung des Lobus olfactorius gemäß der Funktionssteigerung der ersten Antenne in Hinsicht der Chemo- und Tangorezeption plus statischem Organ. Ausbildung des sekundären Vorderhirnes in Zusammenhang mit der Bedeutung des Komplexauges;

Rückbildung des primären Teiles des Vorderhirnes mit einer solchen der Frontalorgane und des Medianauges.

Eine Vergleichung mit dem Gehirn der Insekten ließe sich wohl auch durchführen, doch wollen wir uns mit dem Hinweis begnügen, daß sich dasselbe im wesentlichen mit dem der höheren Krebse deckt, wie besonders VIALLANES durch seine Schemen veranschaulicht, daß aber durch die Verlagerung der Antennen ganz an die Spitze des Kopfes auch im Gehirn starke Verschiebungen der betreffenden Partien auftreten.

Hingegen müssen wir noch zum Schluß zu einer anderen Frage, die in einem innigen Zusammenhang mit der Gliederung des Gehirnes steht, Stellung nehmen, nämlich zu der Frage nach der Metamerie des Kopfes bei den Crustaceen.

In dieser Hinsicht sind eine große Anzahl von Hypothesen aufgestellt worden, die mehr oder weniger voneinander abweichen. Bei allen Theorien kehren zwei prinzipielle Gesichtspunkte wieder. Es ist allgemein anerkannt, daß der Kopf der Arthropoden eine Anzahl echter Körpersegmente enthält. Wie viele solcher sind zu unterscheiden und wie sind ihre Grenzen zu ziehen, ist die eine Frage. Daneben erhebt sich die andere Frage: gibt es im Kopfe nur Metameren oder gibt es auch hier einen Abschnitt, der seiner Bedeutung nach von den Körpersegmenten verschieden ist, so daß Prosoma und Metasoma auch hier zu unterscheiden sind, und wo liegt gegen die Somiten die Grenze?

RAY LANKESTER ist der Meinung, daß „the ophthalmic segment alone in Arthropoda represents the prostomium, the antennary and antennular segments being aboriginally metastomial and only prostomial by later ad aptational shifting of the oral aperture“. Er kannte also ein Archicerebrum (unser primäres + sekundäres Vorderhirn) und dieses wird durch Angliederung des Antennula- (Deutocerebrum) und Antennenganglion (Tritocerebrum) zum Syncerebrum.

Gegen diese Anschauung trat CLAUS energisch auf. Er läßt den ursprünglichen Teil des Gehirnes, soweit er auf das Prostomium zu beziehen ist, bis zum Deutocerebrum inklusive reichen; die ersten Antennen könnte man noch mit den Primärtentakeln der Anneliden vergleichen. Das Hirn der Phyllopoden wäre so noch ganz primitiv und nur bei den höheren Krebsen rücken die Antennenganglien vor. Den Unterschied zwischen beiden Auffassungen bestimmt die morphologische Bedeutung der ersten Antenne.

In einer anderen Richtung bewegen sich die Ideen von GOODRICH. Er unterscheidet ebenfalls drei Abteilungen am Gehirn; faßt

aber jede als Metamer auf, so daß bei ihm das Protocentrum (Archicerebrum) sich nicht erhält, wenn nicht die „frontal processes“ als Reste eines solchen gedeutet werden sollen,

HEYMONS hingegen kennt ein Archicerebrum, das er auf die Scheitelplatte der Anneliden zurückführen möchte. An dieses läßt er einige ebenfalls noch präorale Bildungen sich anschließen (Lobi optici und Lobi frontales) und hierauf folgen drei metamere postorale Anlagen. Hierbei sind aber für ihn die Lobi olfactorii das zweite Segment. Wollten wir also parallelisieren, so hätten wir sein erstes Segment im Protocerebrum (etwa unseren *NIV a, b*) zu suchen.

Wenn wir diese Anschauungen anführten, so wollten wir nur auf die Verschiedenheit der Standpunkte hinweisen. Unsere eigene Meinung bezüglich der Verhältnisse bei den Crustaceen ist denen von KORSCHOLT-HEIDER hypothetisch vorausgesetzten ähnlich. Die Schwierigkeit liegt darin, daß auch eine embryologische Analyse nichts Sicheres bringen kann, wie sich aus folgender Erwägung ergibt. RADL weist darauf hin, daß man unter dem Wort „Ganglion“ ganz heterogene Dinge zusammenfaßt. Einmal spricht man von den Ganglien des Bauchmarks. Diese sind metamer (in der Regel) und versorgen das zugehörige Segment, sind gleichsam sein Gehirn, sie sind die Vermittler der einfachen Reflexe, enthalten die sensiblen und motorischen Zentralpunkte des Körpersegmentes, es sind „Universalganglien“. Diesen stehen die „Spezialganglien“ gegenüber, wie z. B. die optischen Ganglien. Bei diesen liegt das Hauptgewicht auf der morphologischen Differenzierung ihres Neuropils; in physiologischer Beziehung sind sie die Zentralrepräsentanz nicht eines Segmentes, sondern eines Sinnesorganes mit ganz spezifischen Aufgaben. Daraus ergibt sich aber auch, daß man aus dem ontogenetischen Entwicklungsmodus der Gehirnganglien nur in höchst bedingter Weise auf die Phylogenie derselben zurückschließen kann, da das frühere oder spätere Auftreten eines Ganglions, oder die Teilungen desselben eher damit zusammenhängen, ob das zugehörige Organ früher oder später gebrauchsfertig sein soll, und dies wird vor allem durch die biologische Bedeutung des betreffenden Sinnesorganes bestimmt sein. Dazu kommt noch, daß auch in einem Universalganglion durch besondere Differenzierung ein Spezialganglion sich ausbilden kann und dieses schließlich die Oberhand gewinnt. In einem solchen Falle wird vielleicht eher noch der histologisch arbeitende Anatom als der Embryolog Reste des ursprünglichen Verhältnisses entdecken können.

Nach Betonung aller dieser Schwierigkeiten kann also die aus der Neuromerie erschlossene Metamerie des Arthropodenkopfes immer nur höchst problematisch sein. Als solche hat auch unsere folgende Aufstellung zu gelten.

Wir betrachten das primäre Vorderhirn als den ursprünglich prostomialen Anteil, das dem Annelidenhirn gleichzusetzen wäre, falls dieses nicht auch schon Anteile von Körperganglien enthält. Wie das Annelidenhirn aus teils paarigen, teils unpaaren Ganglien besteht, so auch das primäre Vorderhirn. Es erscheinen ihm zugeordnet eine unpaare und eine paarige Sehsphäre: das Medianauge mit Neuropil *III* und das Scheitelsinnesorgan (ventrales Frontalorgan der Brachiopoden mit *NIa, b*); ferner das mediale Frontalorgan (Frontalorgan der Autoren). Schließlich rechnen wir ihm den Zentralkörper zu, der vielleicht als das übergeordnete Assoziationszentrum dieses ursprünglichen Gehirns aufzufassen ist.

Aus diesem Urhirn entstand mit Entwicklung einer neuen Sehsphäre (Komplexaugen) das sekundäre Hirn (optische Ganglien, Neuropile *IVa, b*). Beide Hirnteile haben nicht den Wert eines Segmentes, sondern sind prostomial.

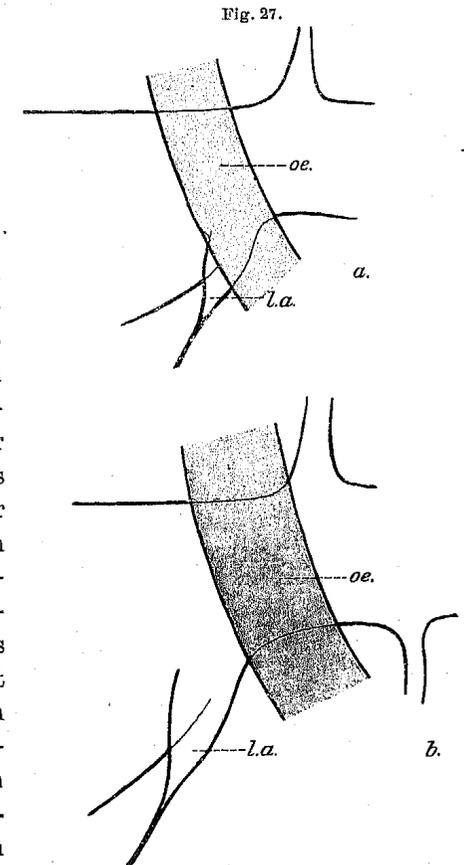
Die nächstfolgenden Teile aber beziehen wir auf Körpersegmente. Kein Zweifel besteht ja bezüglich der zweiten Antenne. Was aber die erste anbelangt, so glaube ich nebst dem, was KORSCHOLT-HEIDER anführen (Verwendung der ersten Antenne bei den niederen Krebsen), auch noch darauf hinweisen zu können, daß nebst der spezifischen Endigungsweise im Lob. olfactorius sich auch noch Elemente finden, die so zentral endigen, wie sonst periphere Sinneszellen in den Universalganglien des Bauchmarks. Wir erinnern uns, daß wir dies von GROBBENS primärer Borste anzunehmen uns berechtigt halten. Auch hatten wir auf der zweiten Antenne ähnliche Borsten auffinden können, deren Endigung ebenfalls in T-förmiger Aufteilung geschah. Ich glaube dies in folgender Weise interpretieren zu können. Die erste Antenne war ursprünglich eine Extremität, zu einem echten Segment gehörig, so wie die zweite Antenne. Als dem Kopf zunächst liegend erhielt sie später die Funktion eines spezifischen Sinnesorganes für Chemorezeption. In der Ontogenese würde dann diese phylogenetische Entwicklungsfolge noch nachklingen. Wir fassen dann aber die erste Antenne als eine ursprünglich postoral gelegene Extremität auf und hierzu würde auch stimmen, daß bei jungen Individuen (Textfig. 27) die Lobi der ersten Antenne relativ weiter hinten liegen, so daß sie fast zu beiden Seiten des Darmes erscheinen, was ebenfalls darauf hindeutet, daß

es sich um eine Verschiebung ursprünglich postoraler Anlagen handelt. Bei den höheren Krebsen greift die Verschiebung nun weiter auch noch auf die zweite Antenne.

Schließlich möchte ich noch auf eine Figur hinweisen, die LÜDERS von dem Gehirn von *Gigantocypris* mitteilt. Auch bei dieser Form finden sich die Neuropile der ersten Antenne so weit rückwärts ausgedehnt, daß sie fast auf den Anfang der Schlundkonnektive sich erstrecken.

Wenn wir also das Ganglion der ersten Antenne als ein „Universalganglion“ (RADL), d. i. als ein echtes, ursprünglich postoral gelegenes Körpersegmentganglion betrachten, so müssen wir sagen, daß sich in ihm entsprechend der Umbildung der Antenne zum Träger eines spezifischen Sinnesorganes ein „Spezialganglion“, eben der Lobus olfactorius mit seinen eigentümlichen glomeruli-ähnlichen Neuropildifferenzierungen etabliert hat. Für ein echtes Segmentganglion sind nicht nur die T-förmigen Aufteilungen der sensiblen Fasern charakteristisch, sondern vor allem auch der Umstand, daß alle Körpermuskeln des Segmentes von motorischen Zellen des zugehörigen Ganglions innerviert werden. Von solchen motorischen Zellen haben wir aber

bei der Schilderung des Ganglions der ersten Antenne nichts berichten können. Das liegt natürlich an der Ungunst des Objektes gerade für diese spezielle Frage. Bei den *Daphniden* ist die erste Antenne so klein, so rudimentär, daß die zugehörige Muskulatur sich leider einer genaueren Untersuchung im Methylenblaupräparat entzog. Schon deutlich ist der Muskel — es handelt sich vornehm-



Relative Lage des Oesophagus und Lobus antennularis bei jungem Individuum (a) und bei adultem (b).

oe. = Oesophagus. la. = Lobus antennularis.

lich um einen Adduktor — bei *Simocephalus* oder bei *Moina* zu sehen. Leider standen mir lebende Exemplare zu der Zeit, als ich auf diese Verhältnisse achtete, nicht mehr zur Verfügung. Hingegen konnte ich mich an Copepoden — *Eucalanus* — davon überzeugen, daß die motorische Innervation aller Muskeln, die irgendwie mit der ersten Antenne etwas zu tun haben, von Zellen ausgeht, die das Neuropil der aus der ersten Antenne einstrahlenden Fasern umgeben. Ich bin überzeugt, daß auch bei den Phyllopoden das gleiche Verhältnis besteht.

Bevor wir jetzt die Cephalomere (GIESBRECHT) aufzählen, wie wir sie aus dem Studium des Gehirnes bei den *Daphniden* uns ableiten, ist noch eine Frage zu bereinigen. Es betrifft dieses jenes Ganglion, das wir unter dem zweiten Antennennerv fanden und von dem der Oberlippennerv ausgeht. Dieser Lippenring findet sich, wie erwähnt, nicht nur bei den Crustaceen, sondern auch in ganz ähnlicher Ausbildung bei den Tracheaten. Einige Theoretiker haben nun in neuerer Zeit auch dieses Ganglion bei den Insekten für ein segmentales erklärt, resp. die von ihm versorgten Gebiete — also vor allem die Oberlippe — für Teile eines separaten Segmentes gehalten. Betrachten wir die Dinge, wie sie sich bei unserer Form darbieten, so wird man wohl die Oberlippe schwerlich etwa für eine umgebildete Extremität halten wollen. Blicke also höchstens noch der Umstand, daß das Ganglion tatsächlich ein separates Gebilde darstellt. Aber wir brauchen uns nur zu erinnern, daß wir ja auch von den echten Körperganglien recht bedeutende Nervenäste zu dem Darm aufsteigen sahen; wenn wir weiter bedenken, daß dem Oesophagus und dem Mund ganz besondere Aufgaben obliegen, so wird es nicht unverständlich erscheinen, daß sich jener Teil des Ganglions, der auch sonst für den Darm bestimmt ist, entsprechend der besonderen Aufgabe separiert hat. Daß dem so ist und das Ganglion des Oberlippennerven nichtsdestoweniger eng zum Antennenganglion gehört, ersieht man daraus, daß bei den höheren Krebsen, wo bekanntlich das Antennenganglion zum Gehirn gezogen ist, nun auch der Labrofrontalnerv aus dem Gehirn seinen Ursprung nimmt.

Wir glauben demnach die Frage nach der Anzahl der Cephalomere der Crustaceen, beurteilt nach den Verhältnissen, wie sie sich bei niederen Krebsen finden, wie folgt beantworten zu können.

Es gibt fünf echte Segmente, die zur Bildung eines Kopfes verschmolzen sind. Jedem dieser Segmente sind ein Paar Extremitäten zugeteilt und nach diesen heißen die Segmente die: der beiden Maxillen, der Mandibel, der Antenne und der Antennule. Alle diese

Segmente waren ursprünglich postoral, etwa die Stufe der Protostraka; die Entwicklungsstufe der Entomostraka zeigt uns die Antennulen präoral, die entsprechenden Ganglien als „Deutocerebrum“ dem Gehirn angegliedert. Schließlich treten auch die Antennen vor den Mund; das Gehirn erhält ein „Tritocerebrum“, Stufe der Malakostraka (außerdem Ostrakoda und Branchiuren). Die weiter rostral gelegenen Teile gehören zum Prosoma und stehen den bisher genannten als den metasomatischen gegenüber. In diesem Teile suchen wir keine Extremitäten, wie auch der zugehörige Hirnteil keinem Körperganglion ohneweiters gleichzustellen ist.

Wir dürfen nun zum Schluß nicht verhehlen, daß das Studium der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Malakostraka zu einem anderen Resultat geführt hat. Wir denken hier vor allem an die Ansicht, die GIESBRECHT in der Neuauflage des LANGSchen Lehrbuches, welche soeben erschienen ist, entwickelt. Er beruft sich vor allem auf das eigentümliche Augensegment bei den Stomatopoden und erklärt, daß auch dieses als ein selbständiges Cephalomer anzusehen, dessen Extremitäten, wie schon ältere Autoren verlangten, in den Augenstielen zu suchen sei. In der Entwicklungsgeschichte sei ein später sich auflösendes Ganglion als das zugehörige Segmentalganglion zu deuten. Schließlich sollen im gleichen Sinne die bekannten Experimente von HERBST sprechen, die eine Vertretung des Augensegletes durch ein antennulaähnliches Gebilde dartun. GIESBRECHT nimmt demnach zwei präorale Segmente an, sagt aber, daß die entsprechenden Extremitäten (Präantennula und Antennula) nicht ohneweiters in eine Linie mit den übrigen postoralen Extremitäten zu stellen seien, sie sollen mit diesen nicht homolog, sondern homodynam sein. Diesen Segmenten kommt vor allem dadurch eine Sonderstellung zu, daß sie von jeher präoral lagen und nicht typische Extremitäten erzeugten, sondern Antennulen. Für uns erwächst hieraus die Verpflichtung, vor allem bei einer niederen Crustacee mit Augenstiel die Gehirnentwicklung genau zu untersuchen, um zu sehen ob sich wirklich für den Augenstiel ein separates Ganglion anlegt; ob vor allem vielleicht die motorischen Kerne der Augemuskelnerven auf ein solches Ganglion bezogen werden können, andererseits ob sich nicht genauere Befunde für eine Lageverschiebung der ersten Antenne finden.

Zusammenfassung.

Plan der Untersuchung war, das Nervensystem und speziell das Gehirn eines niederen Krebses mit den modernen spezifischen

Methoden durchzuarbeiten, um einerseits die tatsächlichen Verhältnisse bezüglich des Faserverlaufes, der Neuropilkerne etc. kennen zu lernen, andererseits aus der histologischen Analyse des Gehirnes Anhaltspunkte zu gewinnen für die morphologische Beurteilung desselben und der damit gegebenen Cephalomerie der Crustaceen überhaupt.

Als Objekte dienten Vertreter der Cladoceren. Angewendet wurde hauptsächlich die Methylenblau- und Alizarinmethode. Die Vermutung FISCHELS, daß Alizarin und Methylenblau bezüglich der Nervenfärbung in einem gewissen Gegensatz ständen, ist durch das Gelingen beider Methoden an *Daphniden* widerlegt.

Durch das Studium von Schnitten verschaffen wir uns vorerst eine Übersicht über die anatomischen Verhältnisse.

Das Bauchmark besteht aus zwei Konnektiven mit Ganglien und Kommissuren in jedem Segment. Die Konnektive umgreifen den Oesophagus und enthalten die Ganglien für die zweite Antenne. Präoral folgt das Gehirn, von dem die Nerven an die Antennulen und an die Sinnesorgane des Kopfes abgehen. Die Architektur des Gehirnes ist bedingt durch die Neuropile. Diese sind entweder Spezial- oder Universalganglien (= echte Segmentalganglien).

Der zentrale Apparat des Komplexauges besteht aus Spezialganglien. Das unpaare Ganglion enthält die Neurommatidien, in denen sich die Ommatidiennerven aufsplitteln; die erste fortschreitende Bahn führt in die paarigen Ganglien, die keine besondere Struktur aufweisen und von hier geht die zweite fortschreitende Bahn, die der bipolaren Zellen, in das Neuropil *IV*.

Der optische Apparat der Cladoceren ist gegenüber dem der Euphyllipoden reduziert; dieser aber im Vergleich mit dem der Malakostraken durch das Fehlen eines dritten Ganglions auf primitiver Stufe.

Dem Neuropil *IV* ist der motorische Kern für die Augenmuskeln zugehörig, bestehend aus unipolaren und bipolaren Zellen. Die Innervation ist eine Doppelinnervation mit diplotomischer Teilung. Den verschiedenen Zellformen der Doppelinnervation entsprechen wahrscheinlich auch verschiedene Funktionen der entsprechenden Fasern.

Scheitelsinnesorgan, Frontalorgan und Medianauge bilden einen zusammengehörigen Organkomplex des Vorderhirnes. Das erste hat seinen zentralen Sitz im Neuropil *I*. Die birnförmigen Zellen scheiden eine cuticulare Basalplatte ab, die sogenannten „lichtbrechenden Körper“ früherer Autoren; die Neurofibrillen enden

peripher in knötchenförmigen Auftreibungen. Der Zellbau gleicht dem der Retinazellen des Medianauges. Das Organ ist seinem Bau nach wahrscheinlich ein Lichtsinnesorgan.

Das Frontalorgan hat seine zentrale Aufsplitterung im Neuropil *II*. Es ist vielfach reduziert. Scheitelsinnes- und auch Frontalorgan lassen sich auf die Frontalorgane der Euphyllipoden beziehen. Sie stellen die letzten Reste eines uralten Organkomplexes dar, als dessen wichtigster Teil noch das Medianauge persistiert.

Das Medianauge ist bei *Daphniden* sehr reduziert und hat seinen zentralen Sitz im Neuropil *II*. In den drei Bechern des Auges sind nur wenig Zellen. Bei *Simocephalus* finden sich Anklänge an einen vierten Becher; in jedem liegt nur ein Zellpaar. Die Zellen zeigen hierbei dieselbe Form wie die des Frontal- oder Scheitelsinnesorganes.

Die Antennule (erste Antenne) zeigt zweierlei Sinnesapparate. Die „primäre Borste“ (GROBEN) mit einer bipolaren Sinnesnervenzelle und wahrscheinlich T-förmiger Teilung des zentripetalen Fortsatzes, eine zentrale Endigungsweise, wie sie die tangorezeptorischen Elemente der Extremitäten in den echten Körpersegmentalganglien zeigen. Der zweite Apparat sind die der Chemorezeption dienenden Riechkolben (Ästhetasken) mit ebenfalls je einer bipolaren Sinnesnervenzelle, die zentrale Endigung erfolgt aber in knäuel-förmiger Aufsplitterung in ein Spezialganglion (Lob. olfact. *NV*). Die motorische Innervation der Antennula ließ sich bei *Daphnia* wegen der Kleinheit der muskulären Apparate nicht aufdecken. Die periphere Endigung der Fasern in den Ästhetasken erfolgt in Form einer Art Endnetzes.

Die Antenne (zweite Antenne) hat ihre Neuropile motorischer Natur an den Schlundkonnektiven *NVI*. Die motorischen Zellen gehören verschiedenen Typen an und entsenden ihre Fasern in zwei Nerven zu den Muskeln der Antenne. Der erste Nerv — der größere zugleich — enthält auch die sensiblen Fasern, die teils von den gefiederten Borsten, teils von kleinen blassen Sinnesborsten kommen. Die ersteren Fasern bilden ein starkes Bündel, das sich in das Neuropil *IV* begibt. Die letzteren bilden T-förmige Teilungen und senden die rostralen Äste gegen das Neuropil *II*. Die Kommissur der Ganglien findet sich hinter dem Oesophagus.

Alle bisher genannten Neuropile (*I, II, IV, V, VI*) haben eine klare Beziehung zu Sinnesorganen oder Anhängen des Kopfes. Untereinander sind sie durch verschiedene Assoziationsapparate in Verbindung gesetzt. Durch diese ist auch jenes Neuropil, das einen

direkten Zusammenhang mit äußeren Organen nicht aufweist, das Neuropil *III* (der sogenannte Zentralkörper), in den Betrieb des ganzen Gehirns eingegliedert. Neuropil *III* stellt wahrscheinlich das übergeordnete Assoziationszentrum jenes Gehirnteiles dar, den wir als den primären betrachten.

Die Nerven für die Extremitäten gehen von Bauchstrangganglien aus. Es finden sich neben den motorischen Innervationen in den Füßen noch ein System bipolarer Sinnesnervenzellen den zahlreichen Borsten zugeordnet und außerdem ein diffuser Hautplexus, in welchen Zellen eingeschaltet sind.

In das letzte Ganglion münden die zentripetalen Fasern des sogenannten Schwanzborstenganglions. Die Fasern enden aber wahrscheinlich nicht hier, sondern ziehen durch das ganze Bauchmark bis in das Neuropil *IV*. Mit dem Schwanzborstenganglion hängen noch einige Zellen der dorsalen Wand des Analsegmentes zusammen.

Das Nervensystem des Darmes gliedert sich in das des Oesophagus, des Enddarmes und des Mitteldarmes. Das erste besteht aus dem Lippenring, einem Plexus in der Oberlippe, den Nerven an den Dilatores des Oesophagus; wahrscheinlich ist für ringförmige Constrictores noch ein besonderer Plexus mit eingeschalteten Zellen vorhanden. Der Enddarm zeigt einen dichten Zellplexus aus multipolaren Elementen, die an die Constrictores einen Terminalplexus abgeben. Der Mitteldarm wird von einem Plexus umspinnen, der mit dem Enddarmplexus zusammenhängt, andererseits mindestens aus den drei hinteren Bauchganglien metamere Äste aufnimmt und einen dickeren Längsnerven erkennen läßt, der zwischen dem ersten und zweiten Antennennerven (der zweiten Antenne) entspringt. Er gibt Äste an das Herz und an die Schalenduplikaturen ab. Zelluläre Elemente fanden sich im Plexus des Mitteldarmes und dem der Haut nicht.

Das bewegliche Komplexauge der Cladoceren (*Daphniden*) sucht zum Licht eine bestimmte Stellung einzuhalten. Dieser Reflex hat sein anatomisches Substrat in dem histologischen Bau des Neuropil *IV*. Andererseits wird auch die Antenne (zweite) vom Auge aus beeinflußt, und zwar, wie Versuche wahrscheinlich machen, nicht direkt, sondern durch die geänderten Innervationsbedingungen der Augenmuskeln. Auch dieser physiologische Zusammenhang findet im Neuropil *IV* (hinterer Teil desselben) seine Grundlage. Die gefiederten Borsten der Antenne (zweiten) und des Analsegmentes haben neben mechanischer Funktion auch Motosensibilität zu vermitteln, d. h. die zugehörigen bipolaren Zellen sprechen auf Be-

wegungen des Körpers resp. der Teile desselben an. Diese Borsten stehen daher im Dienste der Regulation der Lokomotion. Die sensiblen Apparate dieser Borsten haben im Neuropil *IV* ihre hauptsächlichste Endigung. Aus alledem schließen wir, daß das Neuropil *IV* vor allem ein Regulationszentrum für die Körperbewegung enthält, in welchem Sinne sich auch einige Exstirpationsversuche interpretieren lassen.

Die Bewegung des Darmes ist im Oesophagus eine Peristaltik; im übrigen Darmteil eine Antiperistaltik. Letztere, so weit sie sich auf den hinteren Darmteil bezieht, ist unabhängig vom Bauchmark und wird durch einen autonomen Plexus geleitet.

Das landläufige Einteilungsschema für das Arthropodengehirn in Proto-, Deuto- und Tritocerebrum läßt sich auch auf das Gehirn der Cladoceren anwenden, nur muß man eine genauere Fassung des Begriffes Protocerebrum vornehmen, insofern man im Sinne von HATSCHKE und GROBEN das Protocerebrum in einen primären und sekundären Anteil zu zerlegen hat. Dieses erweiterte Schema gilt auch für die Malakostraken, nur ist hier der primäre Anteil fast ganz unterdrückt gegenüber dem sekundären, der eine größere Anzahl neuer Neuropildifferenzierungen erhält. Bei den Cladoceren gliedert sich daher das Gehirn in:

Protocerebrum: α) primär: *NIa, b, NII* u. *NIII* (?).

β) sekundär: *NIVa, b* + opt. Gangl.

Deutocerebrum: *NVa, b*.

Tritocerebrum: *NVI 1, 2*.

Diese Einteilung ist aber nur eine topographische; morphologisch sind die einzelnen Teile nicht gleichwertig. Trito- und Deutocerebrum betrachten wir als Neuromere, d. i. als echte Bauchmarkganglien, die an einen präoral gelegenen Teil herangerückt sind. Dieser präorale Teil war ursprünglich gebildet durch das primäre Protocerebrum; später mit dem Entstehen der neuen Sehsphäre der Komplexaugen entwickelte sich noch das sekundäre Protocerebrum. Auch das Protocerebrum als ein Neuromer anzusehen, liegt in den Verhältnissen bei den Cladoceren kein Grund vor. Die Neuromerie spiegelt die Metamerie des Kopfes wider. An diesem halten wir demnach das Antennen- und das Antennulensegment für echte, ehemals postorale Segmente. Das Augensegment ist mit den Körpersegmenten nicht zu vergleichen.

Zum Schluß komme ich der angenehmen Pflicht nach, meinem hochverehrten Chef, Herrn Univ.-Prof. Dr. C. J. CORI für die vielen

Ratschläge und die Einräumung der nötigen Arbeitszeit aufs herzlichste zu danken.

Triest, 20. Juni 1913.

K. k. zoolog. Station.

Nachschrift.

Vorliegende Arbeit war schon in Druck gegeben, als eine Arbeit über unseren Gegenstand in der Jenaischen Zeitschrift, Bd. 50, H. 4 (1913) erschien, mit der wir uns noch nachträglich auseinandersetzen müssen. KURT KLOTZSCHE wollte ursprünglich vergleichend das Medianauge der Cladoceren untersuchen, stieß auf große technische Schwierigkeiten und beschränkte sich auf Behandlung des günstigsten Objektes, der *Daphnia magna*. Was er in fast 3jähriger Arbeit noch an anderen Organsystemen fand, teilt er zugleich mit.

Uns interessieren seine Ausführungen über das Nebenaugenauge, die Frontal- und Nackensinnesorgane und die Tastantenne.

Bezüglich des Nebenauges kommt er auf Grund von Schnittserien zu dem Schluß, daß es aus 4 Pigmentbecherocellen aufgebaut sei, von denen einer nach vorn oben, einer vertikal abwärts und zwei je nach den beiden Seiten gerichtet sind. Am *Daphnia*-Auge konnte ich die Vierzahl der Becher nicht finden, wohl aber nahm ich diese Zahl für *Simocephalus* in Anspruch. Überhaupt waren die Ergebnisse der Vitalfärbung bezüglich des Nebenauges nicht günstig. Doch einen Punkt müssen wir noch erwähnen: er betrifft die Form der Zellen. Während ich die gefärbten Zellen kugelig fand, so wie sie auch bei RETZIUS bei GOLGI-Behandlung erscheinen, sind sie in den Bildern von KLOTZSCHE und auch schon bei CLAUS von prismatischer Gestalt. Der Grund für dieses verschiedene Verhalten ist mir nicht klar. Der Autor macht ferner das Vorhandensein von Stiftochenräumen an den Sehzellen wahrscheinlich. Über die Existenz von Linsen will er sich nicht bestimmt äußern. Schließlich zeigt der Verfasser, daß zwischen dem Grad der Ausbildung des Nebenauges und des Komplexauges ein inneres Verhältnis besteht.

Mehr berührt werden unsere obigen Mitteilungen durch das, was KLOTZSCHE über die Frontal- und Nackensinnesorgane (Scheitelsinnesorgan) berichtet.

Er findet auf seinen Schnitten die zwei Endzellen des Frontalorgans und ihre beiden ganz aneinander liegenden Nerven (Fasern), die vom vorderen Teil des Nebenauges abgehen. Ich konnte an meiner *Daphnia*-Form das Frontalorgan in dieser Form nicht auf-

finden, wohl aber bei *Simocephalus*. Da aber hier die Fasern nicht vom Nebenaugenauge selbst, sondern unmittelbar vom Gehirn abgehen, sieht man zwei getrennte Fasern nach vorne verlaufen. Dies erinnert sehr an das Verhältnis bei den Copepoden, wo auch die Frontalnerven, je einer rechts und links am Gehirn entspringen, dann aber sich mit dem Nerv des Medianauges äußerlich zusammenlegen, so z. B. bei *Eucalanus*. Fehlt hingegen das Medianauge, wie bei *Haloptilus longicornis*, so sind die Frontalnerven stets getrennt. Die Unpaarigkeit des Organs bei *Daphnia magna* ist dann vielleicht nur eine scheinbare. Nebst diesem Frontalorgan, unserem medialen, unterscheidet KLOTZSCHE noch ein „Frontalorgan im weiteren Sinne“, einen kompakten Zellkomplex in der Stirnregion von *Daphnia magna*. Eine nervöse Verbindung hat er für diese Zellen nicht gefunden, wohl aber möchte er sie annehmen.

Von den Zellen des Nackensinnesorgans sagt er, daß sie meist ein gelapptes, amöbenartiges Aussehen besitzen; der Kern ist selten ganz rund. Vakuolen sind für die Zellen sehr charakteristisch; bisweilen fand er diese mit einem Sekret erfüllt, das hinsichtlich seiner Farbreaktion stark dem Chitin gleich. Die Matrixzellen oberhalb der Organzellen sind stark abgeplattet und durch Fortsätze mit den letzteren verbunden. Dem ganzen Habitus nach hält daher der Autor die Zellen für Drüsenzellen, deren Bestimmung es offenbar ist, die Matrixzellen bei Bedarf mit Sekret zu versorgen. Diese Drüsen stellen also vielleicht eine Art Reservoir dar, von dem aus Stoffe, welche für die Cuticulabildung von Bedeutung sind, in die Leibeshöhlenflüssigkeit übertreten. Eine gleiche physiologische Funktion wird auch den „Frontalorganen im weiteren Sinne“ zugeschrieben.

KLOTZSCHE folgt der Anschauung HÉROUARDS, der ebenfalls die Organe für eine Art Drüsen erklärt hat. Wir nehmen sie, dem Beispiel der meisten übrigen Untersucher folgend, als Sinnesorgane in Anspruch und machen gegen KLOTZSCHE folgendes geltend.

Die Zellen waren an meiner *Daphnia* in vivo nie gelappt oder amöbenartig; wohl aber stellte sich die Formänderung häufig nach Behandlung mit Reagentien ein (mit Hämatoxylin gefärbte Totopräparate). Daher halte ich diese Gestalt für ein Kunstprodukt und rechne dahin auch die Fortsätze zwischen ihnen und den Matrixzellen, falls es sich hierbei nicht um fibrilläre Stützstrukturen handelt. Was spricht dann eigentlich für eine Drüsenzelle? Die Vakuolen und das chitinartige Sekret? Falls die ersteren nicht artifizial sind — sie fehlen auf einer Abbildung, wo die Zellen kom-

pakt sind und finden sich scheinbar nur in den „gelappten“ Zellen — bieten sie für uns keine Schwierigkeit, denn der Autor hebt für die Zellen des Nebenauges — und wir vermuten ja gerade eine Beziehung zu den Medianaugen — hervor, daß reduzierte Formen „Vakuolen“ enthalten, als Degenerationszeichen gewissermaßen. Bezüglich des chitinartigen Sekretes aber möchte ich vermuten, daß es sich hierbei um einen Rest der oben zwischen den beiden Zellen gelegenen Basalplatte handle. Diese stark lichtbrechenden Gebilde machen ja auch schon in vivo den Eindruck von „cuticularen“ Stäben. Von diesen so charakteristischen Gebilden scheint aber bei der von KLOTZSCHE untersuchten Form schon nicht mehr viel vorhanden zu sein. Was spricht also für eine Drüse? Ein klares Merkmal (Ausführungsgang) ist nicht vorhanden, die Indizien, wie Lage an der Matrix, Vakuolen und chitinartiges Sekret, bereiten unserer Anschauung keine Schwierigkeit.

Was spricht nun für ein Sinnesorgan? Vor allem die Innervation, sowohl ihrer Stärke als auch ihrer Art nach. Es wäre auffällig, wenn eine Drüse eine so starke Nervenversorgung besäße, wo doch z. B. die gewiß nicht kleinen Drüsen in der Oberlippe nur von feinen Fasern des dort liegenden Plexus innerviert werden. Aber vor allem die Beziehung der Zelle zur Nervenfasern — es geht der Zelleib direkt in diese Faser über — spricht für eine Sinnesnervenzelle. Noch mehr deutet in derselben Richtung der Verlauf der Fibrillen in der Zelle selbst; in einer Drüsenzelle würde man eher ein Fibrillengitter zu erwarten haben. Meine Schilderung der betreffenden Dinge ist aber auch schon durch eine Abbildung bei FISCHER beglaubigt. Offenbar ist das eigenartige kegelförmige Gebilde, das er beschreibt, nichts anderes als der Komplex zweier eng aneinander stoßender Endzellen. Das Alizarinkorn in der Mitte unserer Basalplatte — durch Alizarin bis tief schwarz färbbar — sein Fibrillenbäumchen, das etwas schematisch dargestellte Eintreten der Fibrillen und die Granula, die er rings im Kreis um das zentrale Gebilde herum findet, sind wohl die Knötchen, in denen wir die Fibrillen endigen sahen. Dieser ganze nervöse Apparat spricht für ein Sinnesorgan.

Ferner, wenn die Zellen Drüsen wären, müßten die Fasern effektorische Axone sein, deren Zellen im Gehirn zu suchen sind. Nun konnten wir aber zeigen, daß die Fasern im Neuropil endigen, ohne weiteren Zusammenhang mit einer Zelle. Das heißt aber, daß die fraglichen Zellen des Scheitelsinnesorganes nicht nur keine Drüsenzellen, sondern auch keine Sinneszellen (Anaxone), sondern

eben Sinnesnervenzellen sind. Will man mit der Launenhaftigkeit der Methylenblaumethode entgegnen, so weise ich einerseits darauf hin, daß ich mit dieser Methode ohne weiteres die motorischen Kerne z. B. des gewiß zarten Augenmuskelnerven aufweisen konnte; andererseits aber in den vielen gelungenen Präparaten die betreffenden Fasern immer eine Aufspaltung zeigten, wie sie Endzweige einer Faser besitzen, indem das Kaliber der Faser gegen das Zentrum zu an Dicke abnahm.

In zweiter Linie führen wir vergleichend-anatomische Argumente an. Es kann wohl keinem Zweifel unterworfen sein, daß die Frontalorgane der Branchiopoden und der Cladoceren aufeinander bezogen werden müssen; an der nervösen Natur der ersteren ist aber nach den Arbeiten von NOWIKOFF nicht zu zweifeln.

Gegenüber der Anschauung von KLOTZSCHE halten wir demnach daran fest, daß Frontal- und Scheitelsinnesorgane (mediale und laterale Frontalorgane) Sinnesorgane resp. Rudimente solcher darstellen, und zwar solche, die wahrscheinlich auf Lichtperzeption bezogen werden müssen.

Bezüglich der Antennule interessiert uns besonders eine Angabe hinsichtlich der Fibrillenversorgung der Aesthetasken (LEYDIGSCHE Cuticularfäden). Wir fanden als nervösen Endapparat ein Fibrillennetz, in das eine Fibrille einzuführen schien, während eine andere hinausführte; aber diese Fibrillen in der Basis der Aesthetasken oder gar in der peripheren Faser der Sinnesnervenzellen zu beobachten, war uns nicht gelungen; gerade aber an diesen Stellen vermochte KLOTZSCHE die zwei Fibrillen nachzuweisen, während er von der Endigung nichts weiter erwähnt. Durch dieses Zusammenstimmen der Befunde ist aber auch noch gezeigt, daß die Innervation cuticularer Hautgebilde bei Crustaceen wahrscheinlich auch in anderen Fällen nicht so einfach erfolgt, wie sie meistens angegeben wird.

Zum Schlusse erwähnt KLOTZSCHE noch eine „Nebentastborste“ an der Antennule. Es handelt sich hierbei offenbar um das, was wir als GROBBENS Primärborste angeführt haben.

Literaturverzeichnis.

- ALEXANDROWICZ J. ST., Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen. Jenasche Z. f. Naturw., Bd. 45, 1909.
- BERGER E., Untersuchungen über den feineren Bau des Gehirnes und der Retina der Arthropoden. Arb. zool. Inst., Wien 1878.
- BETHE A., Das Zentralnervensystem von *Carcinus maenas*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44, 50, 51, 1895—1897, 1898.
- CARLTON, The brain and optic ganglion of *Leptodora hyalina*. Anat. Anzeiger, Bd. 13, 1897.
- CLAUS C., Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden etc. Z. f. wiss. Zool., Bd. 27, 1876.
- Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. zoolog. Inst. Wien, Bd. 6, 1886.
- Das Medianauge der Crustaceen. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 9, 1891.
- CUNNINGTON H. A., Studien an einer Daphnide, *Simocephalus sima*. Jenasche Z. f. Naturw., Bd. 27, 1903.
- EWALD T. WOLFGANG, Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren. Biol. Zentralbl., 30, 1910.
- FISCHEL A., Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren. Internat. Revue d. g. Hydrob. etc., Bd. 1, 1908.
- Zur Anatomie des Nervensystems der Entomostraken. Zool. Anz., Bd. 33, 1908.
- GIESBRECHT W., Handbuch d. Morphol. von LANG (Crustaceen), II. Aufl., 1913.
- GOODRICH EDW., Relation of Arthropod head to Annelid Prostomium. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. 40, 1898.
- GROBEN K., Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectoris*. Arb. zool. Inst., Wien, Bd. 2, 1879.
- Die Entwicklung von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir. Arb. zool. Inst., Bd. 3, 1801.
- HATSCHKE B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenasche Zeitschrift f. Naturw., Bd. 9, 1877.
- HEYMONS R., Die Entwicklungsgeschichte der Skolopender. Zoologica, H. 33, 1901.
- KORSCHULT-HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1890.
- KRIEGER, Über das Zentralnervensystem des Flußkrebse. Z. f. wiss. Zool., Bd. 33, 1880.
- LEYDIG F., Naturgeschichte der Daphniden, 1860.
- MILTZ O., Das Auge der Polyphemiden. Zoologica, H. 28, 1899.
- MOROFF TH., Cyto-histogenetische Studien. Zool. Jahrb., Anat. Ontog., Bd. 34, 1912.
- NOWIKOFF M., Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis* L. Z. f. wiss. Zool., Bd. 78, 1905.

- NOWIKOFF M., Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Z. f. wiss. Zool., Bd. 79, 1905.
- Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von *Artemia salina*. Z. f. wiss. Zool., Bd. 81, 1906.
- RÄDL EM., Neue Lehre vom zentralen Nervensystem. Leipzig 1912.
- RATH O. VOM, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Z. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1896.
- RETZIUS GUST., Zur Kenntnis des Nervensystems der Daphniden. Biol. Untersuch., N. F., 13, 1906.
- SAMASSA P., Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Cladoceren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 38, 1892.
- SPENCER W. K., Zur Morphologie des Zentralnervensystems der Phyllopoden. Z. f. wiss. Zool., Bd. 71, 1902.
- VIALLANES M. H., Etudes histol. et organolog. sur les Centres nerv. et les organes des sens. Annal. sc. nat., série 7, 14, 1893.
- WOLTERECK R., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sog. Schwebefortsätze pelagischer Cladoceren. Zoologica, H. 67 II, 1913.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Gehirn von der ventralen Seite (Kombinationsbild).

Fig. 2. Gehirn von der Seite (Kombinationsbild). Die motorischen Elemente sind in roter, die sensiblen in blauer, die Assoziations-elemente in schwarzer Farbe eingezeichnet.

- og_1 = erstes optisches } Ganglion.
 og_2 = zweites optisches }
 NIa, b = die beiden ventrolateralen Pileme für das Scheitelsinnesorgan.
 NII = zentrales Pilem für das Medianauge.
 $NIII$ = sogenannter Zentralkörper; Assoziationszentrum des ancestralen Vorderhirns.
 $NIVa, b$ = die beiden dorsolateralen Neuropile (sekundäres Gehirn).
 NVa, b = Neuropile der ersten Antennen (Lob. olfact.).
 NVI_1 } = Neuropile der zweiten Antenne.
 NVI_2 }
 of = optische Faserbündel.
 D = Nerv zum Scheitelsinnesorgan.
 fr = Frontalorgan.
 md = Medianauge.
 A_1 = Nerv der ersten Antenne.
 A_2 } = großer und kleiner Nerv der zweiten Antenne.
 a_2 }
 ob = Ganglion des Lippennerven.

Fig. 3. Medianauge mit Methylenblau gefärbt. (Obj. 7, Oc. 4.)

Fig. 4. Ein Zellenpaar des Scheitelsinnesorgans. Die Endigung der Neurofibrillen in kleinen Knötchen. (Obj. 7, Oc. 4.)

Fig. 5. Eine blasse Sinnesborste von der zweiten Antenne mit zugehöriger Sinnesnervenzelle und austretender Neurofibrille; Matrixzellen der Borste. (Immers. $\frac{1}{12}$, Comp. Oc. 8.)

Tafel II.

- Fig. 1. Die optischen Ganglien (von der Seite; Kombinationsbild). In roter Farbe die einstrahlenden optischen Fasern; schwarz die intraganglionären Assoziationszellen (Lokalzellen); blau die Zellen der fortschreitenden Bahn.
- Fig. 2. Frontalorgan und Neuropil I (*Daphnia* von Triest). (Obj. 7, Oc. 4.)
- Fig. 3. Medianauge und Frontalorgan von *Simocephalus vetulus* (Methylenblau). (Obj. 7, Oc. 4.)
- Fig. 4. Nerven der zweiten Antenne; rot die motorischen Anteile; blau die sensiblen Portionen.

A_2 = der große, vordere Nerv.

a_2 = der kleine, hintere Nerv. — (Kombinationsbild.)

