

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg.)

Das Centralnervensystem von *Carcinus Maenas*.

Ein anatomisch-physiologischer Versuch.

II. Theil.

(3. Mittheilung.)

Von

Albrecht Bethe.

Hierzu Tafel XVI und XVII.

Inhaltsübersicht.	Seite
Einiges über das Verhalten der Primitivfibrillen im Centralnervensystem von <i>Carcinus Maenas</i> . . .	382
Welche Rolle spielen die Primitivfibrillen bei den nervösen Vorgängen?	402
Ueber das Zustandekommen der einfachsten Reflexe	407
Die complicirten Reflexe	426
1. Der Gang	426
2. Der Aufbäumereflex	433
3. Der negative Phototropismus	434
4. Der Umdrehreflex.	434
5. Die Compensationsbewegungen.	437
6. Die Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Verticalaxe	441
Das Gehirn als reflexhemmendes Organ	443
Litteratur	450
Tafelerklärung	450

Einiges über das Verhalten der Primitivfibrillen im Centralnervensystem von *Carcinus Maenas*.

Durch die neue ausführliche Publication Apáthy's (1) ist unsre Kenntniss vom Aufbau der nervösen Substanz in ein neues Stadium getreten, denn es ist nicht gut denkbar, dass diese Untersuchung, wie die früheren Publicationen Apáthy's über die in den nervösen Organen enthaltenen Primitivfibrillen, mit Stillschweigen von Seiten der Anatomen und Physiologen übergangen wird, nachdem die der Arbeit zu Grunde liegenden Präparate im Laufe der letzten Jahre einer ganzen Reihe von

Fachleuten, so auch mir, vom Autor demonstriert worden sind. Was von manchen geahnt, und von vielen bestritten, wird uns hier auf einmal mit ungeahnter Deutlichkeit vor Augen geführt. Der Axencylinder und alle übrigen Theile des „Neurons“ haben aufgehört für uns eine anatomische Einheit zu sein, sie umschliessen eine variable Anzahl feiner und feinsten, durchaus individualisirter Fibrillen, welche sich mit der grössten Klarheit darstellen lassen. Ueber einige Einzelheiten im Verhalten der Neurofibrillen, wie es von Apáthy dargestellt wird, wird sich streiten lassen, ihre Existenz steht aber ausser allem Zweifel; sie kann nur von Leuten geleugnet werden, welche sich nicht überzeugen lassen wollen. Wenn sie sich nicht mit vielen der gebräuchlichen Methoden darstellen lassen, so liegt das an ihrem chemischen Character. Ich meine, wir sollten über die Zeit hinaus sein, wo man mit den einfachsten Hülfsmitteln alles erreichen will, und alles leugnet, was sich durch sie nicht erreichen lässt.

Die Zahl der Methoden, durch die sich die Darstellung der Primitivfibrillen erreichen lässt, ist immerhin beträchtlich. Diese Methoden sind so verschiedenartig, die mit ihnen dargestellten Fibrillen sind auf so weite Strecken zu verfolgen, mit einer solchen Klarheit und Schärfe zu sehen, dass der Gedanke, es seien Kunstprodukte lächerlich erscheinen muss. Dass die Primitivfibrillen keine zu Längsreihen angeordneten Körner sind, wie behauptet worden ist, geht aus der direkten Betrachtung der Präparate und aus dem physikalischen Verhalten (besonders bei Hirudineen) im gestreckten und ungestreckten Nerven (Apáthy) hervor.

Ich will hier wenigstens diejenigen Resultate Apáthy's (1) kurz wiedergeben, welche für die folgenden eigenen Untersuchungen von Wichtigkeit sind: Jede Nervenfasern und jeder Ast einer Nervenfasern enthält mindestens eine Primitivfibrille. Diese Fibrillen zeigen einen durchaus scharfen Contour und verlaufen in den nervösen Bahnen ununterbrochen als durchaus individualisirte Fasern bis zum peripheren Ende. (Alles dies und auch das Folgende bezieht sich hauptsächlich auf Hirudineen und Lumbricus.) Die Primitivfibrille oder die Primitivfibrillen einer Nervenfasern sind eingebettet in eine sich nicht oder nur schwach färbende homogene Substanz, die Perifibrillärschubstanz, welche von einem mehr oder weniger fasrigen, färbbaren Mantel umschlossen

wird. Diesen Mantel nennt A p á t h y die „Gliascheide“. (Ueber die Einzelheiten der Hüllen vergleiche das Original.)

Im gestreckten Nerv wie im contrahirten zeigt die „Gliascheide“ einen graden Verlauf, während die enthaltenen Fibrillen nur in ersterem Fall gerade sind und bei contrahirten Nerven eine mehr oder weniger starke Schlängelung zeigen. (A p á t h y schliesst hieran eine Erörterung, ob die Perifibrillärsubstanz flüssig oder fest sei — Seite 556 und folgende —, bei der er zu keinem bindenden Resultat kommt. Ich komme später darauf zurück.)

Die Primitivfibrillen der motorischen und sensiblen (receptorischen) Nervenfasern sind von einander zu unterscheiden. Die motorischen Fasern enthalten immer nur eine sehr starke Fibrille, welche sich im Muskel verzweigt und im Centralnervensystem direkt in eine Ganglienzelle zu verfolgen ist. Die receptorischen Fasern (sensorische Schläuche und sensorische Bündel) enthalten immer viele sehr viel dünnere Fibrillen, welche von den subepithelialen Sinneszellen herkommend sich zu diesen Bündeln sammeln. Im Centralnervensystem treten die Fibrillen der sensorischen Bündel und Schläuche in die Centrafasermasse und verzweigen sich hier; sie lösen sich in die Elementarfibrillen auf, aus denen nach A p á t h y die einzelnen Primitivfibrillen zusammengesetzt sind. Diese Elementarfibrillen gehen in der centralen Fasermasse der Ganglien (Punktsubstanz von L e y d i g, Neuropil von H i s) in ein Gitterwerk über, so dass eine direkte Continuität der Fibrillen besteht. Dieses Gitterwerk nennt A p á t h y das „diffuse Elementargitter“.

Aus dem „Elementargitter“ sammeln sich wieder stärkere Fibrillen, welche durch den Stielfortsatz der Ganglienzellen in den Zelleib eintreten. Hier bilden sie ausnahmslos unter Auflösung in feinere Fibrillen ein Gitterwerk, welches den Kern umgiebt, zu demselben aber sonst in keine Beziehung tritt. Es giebt nun Ganglienzellen, in denen das Fibrillengitter sich nur in einer Zone der Zelle ausdehnt, nämlich dicht an der Peripherie. Bei diesen enthält der Stielfortsatz nur dünnere Fibrillen; sie werden deshalb für sensorisch gehalten. Bei anderen Zellen bilden die aus dem Elementargitter stammenden Fibrillen ebenfalls ein Gitter an der Peripherie der Zelle, aber von diesem Gitter aus gehen Fasern radiär nach innen und gehen in ein zweites Gitter (Innengitter) über, das aus stärkeren

Fibrillen besteht, die sich dann alle zu einer starken Primitivfibrille vereinigen. Diese verlässt in der Mitte der dünnen Fasern verlaufend durch den Stielfortsatz die Zelle und ist entweder in ein Connectiv oder in eine motorische Nervenfasern zu verfolgen. (Taf. XVII, Fig. 2). Apáthy betrachtet daher diese Zellen für motorisch und nimmt an, dass die dünnen Fibrillen, welche das Aussennetz bilden und aus dem „diffusen Elementargitter“ stammen, cellulipetal, die starke Fibrille, welche sich aus dem Innennetz sammelt, cellulifugal ist.

Von den Methoden, welche Apáthy zur Darstellung der Primitivfibrillen angiebt, habe ich an *Carcinus Maenas* nur die Goldchloridmethode probirt, welche mir Herr Professor Apáthy bereits vor der Publication gütigst mittheilte. Leider habe ich mit derselben gar keine Resultate erzielt. Seine Mittheilungen brachten mich aber auf eine neue Methode, mit der ich im Stande war, wenigstens einiges über die Primitivfibrillen bei *Carcinus* herauszubringen. Mit der Ausarbeitung dieser Methode bin ich noch beschäftigt und hoffe sie noch zu einer grösseren Vollkommenheit zu bringen, als sie jetzt besitzt. Daher will ich hier nur kurz über ihre Natur berichten, indem ich mir vorbehalte, sie in der nächsten Zeit ausführlicher mitzutheilen: womit das Gewebe fixirt wird, ist ziemlich gleichgültig. Die Hauptsache ist, dass möglichst wenig Schrumpfungen und Coagulationen entstehen.

Bei *Hirudo* erwiesen sich Alkohol, Sublimat, Salpetersäure und Pikrinsäure als günstige Fixirungsmittel. Bei *Carcinus* ist es dagegen sehr schwer, eine Fixirung des Centralnervensystems zu finden, welche gute Resultate liefert. Sublimat und Alkohol geben schlechte Resultate, Chromsäure und Müller'sche Flüssigkeit sind noch unbrauchbarer. Am besten fixirt noch 5% Salpetersäure (24 Stunden), doch giebt es hier bei der Färbung fast immer störende Niederschläge. Dieser Uebelstand zeigt sich nicht bei Objecten, die mit concentrirter Pikrinsäurelösung (oder besser 5 Theile conc. Pikrinsäurelösung, 1 Theil conc. Lösung von pikrinsaurem Ammoniak) fixirt sind; die Fixirung steht aber an Gleichmässigkeit hinter der mit Salpetersäure zurück. Ausgehend von dem Gedanken, dass die färbbare Substanz der Primitivfibrillen eine Base sei, binde ich dieselbe nach dem Fixiren an Molybdänsäure und benutze diese angelagerte Molyb-

dänsäure (welche mit vielen basischen Farbstoffen unlösliche Verbindungen eingeht) zur Bindung eines basischen Farbstoffes, von denen sich Toluidinblau als der brauchbarste erwies. In derartigen Präparaten treten die Primitivfibrillen meist sehr deutlich dunkelviolet auf blassviolettem oder ungefärbtem Grunde hervor. Die Kerne färben sich wie bei nicht molybdänirten Präparaten dunkelblau. Die chromatischen Substanzen des Ganglienzellkörpers (Niessl'sche Granulae oder Schollen) färben sich bei dieser einfachen Färbung meist sehr dunkel und verhindern den Farbstoff sich an die in den Zellen enthaltenen Fibrillen anzulagern. Bei *Hirudo* und Wirbelthieren gelingt es, diese Granulae durch Behandlung mit Ammoniak und Salzsäure zu entfernen. Bei *Carcinus* ist mir eine vollständige Fortschaffung derselben nie gelungen, aber es konnte doch eine derartige Aufhellung bewerkstelligt werden, dass auch in den Ganglienzellen einiges von den Primitivfibrillen sichtbar wurde.

Die Perifibrillärsubstanz bleibt meist ganz ungefärbt oder nimmt eine ganz schwach violette Färbung an. Die „Gliascheiden“ Apáthy's sind in den besten Präparaten, d. h. in denjenigen, welche die Primitivfibrillen am deutlichsten zeigen, nur schwach gefärbt, oft so wenig, dass sie kaum noch erkannt werden können (Tafel XVI, Fig. 10). Im allgemeinen sind sie aber doch deutlich zu sehen (Fig. 3 u. 13). Manchmal färben sich die Scheiden einzelner Fasern innerhalb des Neuropils sogar sehr dunkel, so dass sie in dickeren Schnitten störend wirken (Tafel XVI, Fig. 13 a). Ob es nun gerechtfertigt ist, diesen Mantel der Nervenfasern mit dem Namen „Gliascheide“ zu belegen, scheint mir sehr zweifelhaft. Der Name „Glia“ ist bei den Wirbelthieren für eine ganz deutlich fibrilläre Substanz von ganz bestimmten Qualitäten und Lagebeziehungen eingeführt worden, Bedingungen, welche bei diesen Scheiden doch durchaus nicht erfüllt werden. Zwar giebt Apáthy an, dass diese Scheiden eine fibrilläre Structur haben und bisweilen habe ich dies auch an meinen Präparaten sehen können, sie ist aber jedenfalls sehr wenig deutlich, denn wäre sie es, so würde er sie in seinen Zeichnungen mehr zum Ausdruck gebracht haben. Die Gliafasern der Wirbelthiere sind aber gut individualisirte Fibrillen von recht bedeutender Stärke. Hauptsächlich dürfte aber der Unterschied zwischen diesen Scheiden und der Glia

der Wirbelthiere in den Lageverhältnissen bestehen, in welche sie zu den Nervenfasern und den Zellen treten. Ich meine, dass die „Gliascheiden“ Apáthy's mit der Glia der Wirbelthiere nachweislich nichts zu thun haben, man sollte deshalb auch nicht die von Apáthy angewandte Bezeichnung annehmen, welche nur zu Irrthümern führen und verwirren kann. Ich wähle daher für die „Gliascheide“ Apáthy's ein indifferenteres Wort und bezeichne sie als „Faserscheide“.

Sehr brauchbar erwies sich in manchen Fällen die vitale Methylenblaufärbung Ehrlich's zur Darstellung von Primitivfibrillen. Zunächst färben sich nach der Application des Farbstoffes einzelne Fasern mit feineren und feinsten Verzweigungen und schliesslich die zugehörigen Ganglienzellen in der bekannten electiven Weise fast ganz gleichmässig blau. Diese gleichmässig blaue, von den Hauptstämmen anfangende und allmählich auf die feineren Zweige übergehende Färbung wird mit der Zeit immer dunkler, bis schliesslich ein tiefes Dunkelblau erreicht wird. Wie bekannt ist, verblasst die Färbung dann aber wieder. In Folge dessen wird gewöhnlich fixirt, wenn möglichst viele Fasern den dunkelblauen Ton haben. Lässt man das Präparat noch länger an der Luft liegen und beobachtet es unter dem Mikroskop beim Ablassen, so bemerkt man sehr häufig, dass der Farbstoff nicht in derselben Weise verschwindet, in der er sichtbar geworden ist, sondern dass in der blasser werdenden Faser eine, mehrere oder viele tief dunkelblaue Fibrillen sichtbar werden. Dies kann in manchen Fällen soweit gehen, dass die Grenzen der zuerst gesehenen Faser ganz verschwinden und nur noch ein Bündel feiner Fibrillen übrig bleibt. Sie sind identisch mit den nach anderen Methoden darstellbaren Primitivfibrillen. Apáthy befindet sich also im Irrthum, wenn er angiebt, dass bei der Methylenblaufärbung nur unter Anwendung seiner Ammoniakmethode die Primitivfibrillen zur Differenzirung kommen. (Derartige nach dem frischen Object gezeichnete Fasern sind auf Tafel XVI in Fig. 17 *a* und *b* dargestellt.) Das gänzliche Ablassen tritt dann meist sehr schnell ein, so dass es nur selten gelingt, diese Präparate zu fixiren. Man findet aber häufig sowohl in Methylenblaupräparaten von *Carcinus* wie *Hirudo*, welche auf dem Höhepunkt der Färbung oder etwas später nach meiner Methode fixirt wurden (auch in solchen, welche mit pikrinsaurem Ammo-

nium fixirt sind [Dogiel]), die Primitivfibrillen schön differenzirt (Auch Simón (2) hat bei *Hirudo* gute Resultate in dieser Hinsicht mit meiner Methode erzielt.) Dies ist deswegen von grosser Wichtigkeit, weil man hier eine Nervenfasern und ihre Verästelungen bei der Durchsichtigkeit der Präparate (besonders bei Zertheilung in dicke Schnitte von 25—40 μ) auf weite Strecken gut differenzirt von allen übrigen mit den darin enthaltenen Primitivfibrillen verfolgen kann, so dass man sicher ist, eben nur eine Nervenfasern vor sich zu haben (Tafel XVI, Fig. 1, 1 a, 4, 5 und 16).

Das was sich primär mit Methylenblau tingirt, ist, wie man besonders deutlich aus nachgefärbten Schnitten ersehen kann, die Perifibrillärschubstanz. Derselben Ansicht ist auch Apáthy (1). Zunächst ist es wohl nur eine Tinction der äussersten Oberfläche, denn man findet besonders bei frühzeitig fixirten Präparaten eine dünnwandige blaue Röhre mit ungefärbtem oder ganz hellblauem Inneren. Wenn die Fasern aber die dunkelblaue Farbe angenommen haben, so sind sie durch und durch blau (sehr dünne Querschnitte zeigen keinen hellen Fleck in der Mitte der quergetroffenen Fasern), es ist also eine wirkliche Tinction der Perifibrillärschubstanz, keine Incrustation. Ich glaube nun, dass in diesen dunkelblauen Fasern bereits die Primitivfibrillen gefärbt sind, dass sie aber wegen der Dunkelheit der Perifibrillärschubstanz nicht sichtbar werden. Hierfür spricht, dass sie sich bei der Apáthy'schen Methode mit Ammoniak differenziren lassen, indem nämlich die Primitivfibrillen doch mehr gefärbt sind und deswegen durch das Ammoniak in der Hauptsache das Methylenblaupikrat der weniger gefärbten Perifibrillärschubstanz gespalten und ausgewaschen wird. (Anzunehmen, dass erst bei der Differenzirung die Primitivfibrillen den Farbstoff aufnehmen, wäre falsch, da sie sich dann auch am fixirten Objekt mit Methylenblau färben lassen müssten.) Auch bei der natürlichen Differenzirung der Primitivfibrillen in frischem Gewebe tritt diese deshalb nach meiner Meinung ein, weil sie stärker gefärbt sind und daher beim Ablassen den Farbstoff länger festhalten als die Perifibrillärschubstanz. Nebenbei mag die Primitivfibrille auch noch Farbstoff aufnehmen, während die Perifibrillärschubstanz sich schon entfärbt. — Die Fasern scheiden färben sich, soweit ich gesehen, mit Methylenblau nie.

Durch die Beobachtung frischer Methylenblaupräparate wird

nun auch eine Frage gelöst, welche Apáthy noch offen gelassen hat, nämlich die, ob die Perifibrillärsubstanz flüssig ist oder nicht. Wie bekannt, zeigen Methylenblaupräparate häufig perlschnurartige Nervenfasern. Zuerst von Allen (3) und dann auch von mir wurde angegeben, dass man direkt unter dem Mikroskop beobachten kann, dass diese Perlschnurformationen erst im Präparat entstehen, indem ursprünglich cylindrische Fasern und Faserzweige an einzelnen Stellen dünner werden und die hier schwindende Substanz zu Perlen zusammenfliesst (Taf. XVI, Fig. 17 *a* und *b* zwei Fasern vor dem Zusammenfliessen, a_1 und b_1 nach der Bildung von Perlen). Zwischen den einzelnen Perlen bleiben dünne fadenartige Verbindungen, welche oft zum Schluss zerreißen, so dass man nur noch eine Reihe von blauen Kugeln oder Ellipsoiden vor sich hat. (Wie von einzelnen Golgileuten immer noch den perlschnurartigen Nervenfasern und Dendriten eine physiologische Bedeutung zugeschrieben werden kann, ist unbegreiflich. Sie zeigen damit nur, dass sie die Methylenblaulitteratur ignorieren.) Allen sah dies Zusammenfliessen zu Perlen sogar an ungefärbten Fasern, so dass man nicht behaupten kann, das Methylenblau bringe diese Formationen hervor, sondern annehmen muss, dass es eine einfache Absterbeerscheinung ist.

Ich habe nun wiederholentlich den Vorgang der Perlschnurbildung in frischen Methylenblaupräparaten beobachtet, in denen die Abblassung bereits begonnen hatte und die Primitivfibrillen deutlich waren. In Fig. 17 auf Tafel XVI habe ich den Vorgang nach zwei Handskizzen dargestellt. Die eine Faser Fig. 17 *a* zeigte, als sie zur Beobachtung kam, bereits schwache Anschwellungen und in der hellgefärbten Perifibrillärsubstanz eine starke dunkelblaue Primitivfibrille. Bei der weiteren Beobachtung floss die Perifibrillärsubstanz an der Primitivfibrille als Achse entlang immer mehr zu den schon anfangs verdickten Stellen hin, bis schliesslich nur mehrere Klumpen von Perifibrillärsubstanz noch vorhanden waren, welche durch die Primitivfibrille zusammengehalten wurden (Fig. 17 a_1). Die Primitivfibrille war deutlich durch die Perlen hindurch zu verfolgen. Die andre Nervenfaser zeigte am Anfang eine cylindrische Form und eine scharfe Längsstreifung, hervorgerufen durch eine grosse Anzahl darin enthaltener Primitivfibrillen. Auch hier floss die Perifibrillärsubstanz zu einzelnen Klumpen zusammen, indem die

enthaltenen Primitivfibrillen sich an den dünner werdenden Stellen immer dichter aneinander legten, sodass sie schliesslich nur noch einen dunkelblauen, die Klumpen verbindenden Strang bildeten, während sie an den Zusammenflussstellen sich weiter von einander entfernten (Tafel XVI, Fig. 17 b_1). Hieraus geht mit Sicherheit hervor, dass die Perifibrillärsubstanz flüssig ist — vielleicht von öartiger Beschaffenheit, wie Apáthy meint, d. h. von solcher Beschaffenheit, dass sie sich mit der Lymphflüssigkeit nicht mischt — während die Primitivfibrillen mehr eine feste Consistenz haben und frei in der Perifibrillärsubstanz beweglich sind.

Bei meiner Toluidinblaumethode färben sich ebenso wie bei der Methylenblaumethode die Primitivfibrillen sehr verschieden intensiv, so dass Fasern von gleicher Stärke das eine mal sehr dunkel erscheinen, in einer andern Faser sehr viel heller. Ich meine mit Apáthy, dass es sich hierbei um eine mehr oder minder starke Aneinanderlagerung der die Primitivfibrillen zusammensetzenden dünneren Fibrillen, der „Elementarfibrillen“, handelt, dass nämlich in den dunkelgefärbten sehr viel mehr Elementarfibrillen vereinigt sind als in den helleren von gleicher Dicke.

In den Ganglien selbst zeigen die Primitivfibrillen einer Nervenfasern fast immer einen parallelen und fast graden (selten etwas gewellten) Verlauf (Tafel XVI, Fig. 1 u. 1 a , Fig. 4, 5 und 16). In den peripheren Nerven und den Connectiven lässt sich dagegen immer das Verhalten der Primitivfibrillen demonstrieren, welches Apáthy für die Nerven und Connective der Hirudineen u. s. w. feststellte. Ist der Nerv in gespanntem Zustande fixirt, so treten die Faserscheiden gradlinig zu Tage und die enthaltenen Fibrillen zeigen ebenfalls einen graden oder schwach welligen Verlauf. Ist der Nerv aber in nicht gespanntem Zustande fixirt worden, so zeigen die Faserscheiden wie beim gestreckten Nerv resp. Connectiv grade Contouren, während die Primitivfibrillen mehr oder weniger geschlängelt sind (Taf. XVI, Fig. 6 u. 7¹⁾).

1) In den Tafeln ist die Wiedergabe der Primitivfibrillen dem Lithographen nicht ganz gelungen. Die Dickenverhältnisse entsprechen nicht meinen Zeichnungen und die Dunkelheit und scharfe Contourirung tritt gegen die der Präparate zurück, besonders in Fig. 1, 6, 10, 13 und 18 auf Tafel XVI.

Ein durchgreifender Unterschied, wie ihn A p á t h y bei Hirudineen zwischen den Primitivfibrillen der motorischen und receptorischen (sensiblen) Fasern feststellen konnte, lässt sich bei *Carcinus* nicht constatieren. Es kommen sowohl in receptorischen Nervenfasern sehr dicke Primitivfibrillen vor, welche oft nur in der Einzahl vorhanden sind, als auch in unzweifelhaft motorischen Fasern Bündel sehr feiner Fibrillen.

Das erstere tritt am deutlichsten in den Fasern des **Tegumentarius** hervor, welcher nach den physiologischen Experimenten, die ich anstellte (4. Seite 540), der einzige, rein receptorische Nerv von *Carcinus* ist. Hier findet man auf Querschnitten (Tafel XVI, Fig. 10) — und ebenso auf Längsschnitten — Nervenfasern, welche in Bezug auf die Primitivfibrillen ein ganz verschiedenes Aussehen zeigen. Die grössten Verschiedenheiten treten in den Fasern hervor, welche auf der Fig. 10 mit *a* u. *d* (resp. *e*) bezeichnet sind. In den *a*-Fasern findet sich innerhalb der Faserscheide ein Bündel feiner und wenig dunkel tingirter Fibrillen, welche entweder zu einem Cylinder zusammengelagert sind (*a*₁) oder eine mehr unregelmässige Figur bilden (*a*₂). Zwischen den einzelnen Fibrillen sind deutliche Lücken, welche mit ungefärbter oder blassgefärbter Perifibrillärsubstanz ausgefüllt sind. Zwischen Fibrillenbündel und Faserscheide liegt meist ein breiter Mantel von Perifibrillärsubstanz. In den *d*-Fasern dagegen findet sich nur eine (in den *e*-Fasern mehrere) sehr dunkle, scharf abgesetzte, dicke Primitivfibrille.

Die *d*-Fasern gleichen nun auffallend den motorischen Fasern von *Hirudo* (A p á t h y) und die *a*-Fasern den „sensorischen Bündeln“ (A p á t h y). Trotzdem behaupte ich auf Grund meiner physiologischen Untersuchung und des gleich zu erwähnenden, anatomischen Befundes, dass beide Faserarten die gleiche Bedeutung haben, dass sie beide centripetal leiten, dass beides receptorische Fasern sind.

Erstens kann man schon auf ein und demselben Querschnitt Zwischenstufen zwischen den *a*-Fasern und den *d*-Fasern finden. Zweitens nehmen die *d*-Fasern an Zahl immer mehr ab je weiter man die Querschnittsserie in das Gehirn hinein verfolgt, so dass in der Nähe der Neuropila tegumentarii nur noch dünne Fibrillen zu finden sind, während nach der Peripherie zu die *a*-Fasern immer mehr verschwinden, aber, soweit ich feststellen konnte,

nie ganz aufhören. (In Schnitten durch die peripheren Nerven, welche mehr als 1—2 mm vom Gehirn entfernt sind, gelang es mir nur sehr schlecht die Primitivfibrillen zu färben.) Drittens kann man auf Längsschnitten constatiren, dass sich die anfangs dünnen Primitivfibrillen nach der Peripherie zu immer dichter aneinander legen und schliesslich nur noch eine dicke Fibrille bilden. Viertens konnte auf Methylenblaupräparaten ein Zusammenhang von Tegumentariusfasern mit Ganglienzellen nicht festgestellt werden.

Bei den auf dem Querschnitt Taf. XVI, Fig. 10 mit *b* bezeichneten Fasern liegen die Primitivfibrillen schon dichter aneinander, in der *c*-Faser haben sie sich so dicht aneinander gelegt, dass sie nicht mehr voneinander unterschieden werden können, sondern zwei dicke aber noch nicht sehr dunkle Stränge bilden. Bei der vollkommenen Aneinanderlagerung, wie sie bei den *d*-Fasern stattgefunden hat, vereinigt sich die Färbungsenergie aller Fibrillen auf einen kleinsten Raum und daher erscheint hier die allein vorhandene Fibrille so ausserordentlich viel dunkler. Häufig vereinigen sich nun die aus der Centralsubstanz austretenden Primitivfibrillen nicht zu einer stärkeren Fibrille, sondern zu mehreren (*e*). In *f* findet sich eine Faser, in welcher die Vereinigung zu stärkeren Fibrillen an zwei Stellen bereits beendet ist, während an einer anderen Stelle noch ein Bündel feiner Fibrillen liegt.

Der **Opticus** ist, wie ich im physiologischen Theil nachgewiesen habe (4. S. 542) kein rein receptorischer Nerv. Er führt ausser photoreceptorischen und tangoreceptorischen Elementen auch motorische. Von den motorischen Elementen müssen wir, nach allem was wir wissen, annehmen, dass sie mit Ganglienzellen im Centralnervensystem zusammenhängen. Es konnten nun drei Arten von nervösen Elementen festgestellt werden, welche eine Faser durch den Opticus entsenden und mit centralen Ganglienzellen in Verbindung stehen. Es sind dies die Elemente o_1 , o_2 und o_3 (4. S. 474, Taf. XXVII, Fig. 1 o_1 und o_3 , Taf. XXIX, Fig. 1 o_2). Von diesen ist o_1 sicher kein motorisches Element. Von o_2 ist es ebenfalls nicht sehr wahrscheinlich, dagegen zeigt o_3 in der Art und Weise seiner Ausbreitung durchaus die Eigenschaften motorischer Elemente. (Ich werde dies später noch genauer beleuchten.) Nun ist die Zahl der Elemente

o_3 gegenüber den übrigen Opticuselementen gering und die Lage der peripheren Fasern im Opticus genau aus Methylenblau-Präparaten bekannt. Sie laufen nämlich immer im dorsalen Theil des Opticus. Ebenso laufen die peripheren Fasern der Elemente o_2 , welche ev. noch in Betracht kämen auf der dorsalen Seite. Man findet nun aber durch den ganzen Opticus verbreitet zahlreiche Nervenfasern, welche nur eine oder einige wenige sehr starke und dunkle Primitivfibrillen innerhalb der Faserscheide enthalten, Primitivfibrillen, welche den „motorischen“ von *Hirudo* sehr ähnlich sind in Bezug auf Dicke, Schärfe und Schlängelung (im nicht gedehnten Nerven). Taf. XVI, Fig. 3 stellt den ventralen Theil eines Querschnitts durch den Opticus dar, also grade des Theiles, in dem sicher keine Fasern vom Typus o_3 verlaufen. Der Nerv war nicht ganz gedehnt, so dass auf dem Querschnitt einige Fibrillen in seitlicher Neigung getroffen sind. Ausser Fasern mit einer oder mehreren dicken Fibrillen sieht man andere mit mehr oder weniger zahlreichen dünnen Fibrillen. Taf. XVI, Fig. 6 zeigt einen Längsschnitt durch denselben Theil eines nicht gespannten Opticus. Die Faserscheiden sind zum Theil deutlich zu sehen, die Perifibrillärsubstanz ist etwas tingirt, die in der Einzahl in jeder Faser verlaufenden Fibrillen sind stark geschlängelt. Diese dicken Primitivfibrillen gehören sicher photoreceptorischen Fasern an. Sie sind oft weit bis in das Gehirn zu verfolgen, wo sie sich zum Theil noch in dünnere, parallel verlaufende Fibrillen auflösen, zum Theil sich aber gleich bäumchenförmig verzweigen. Auch Fig. 17 stellt Opticusfasern dar. Im Tractus optico-globularis findet man stets dicht gedrängte mittelstarke, aber sehr scharfe Fibrillen.

Es gelang mir mehrmals die motorischen Elemente des Opticus (4. Taf. XXVII, Fig. 1 o_3) mit Methylenblau so darzustellen, dass der Fibrillenverlauf deutlich hervortrat. Das der Fig. 1 u. 1a (Taf. XVI) zu Grunde liegende Präparat stammt von einem Gehirn, welches nach der Fixirung ausser dem ganzen Verlauf der Elemente o_3 nur noch wenige andere Fasern in anderen Theilen des Gehirns tingirt zeigte, so dass eine Verwechslung der Fasern nicht möglich war. Schon auf dem Totalpräparat waren die Fibrillen zum Theil gut zu sehen. Ich zeichnete das Neuron in seinem ganzen Verlauf und zerlegte dann das Gehirn in 30 μ dicke Horizontalschnitte, um mit der Oel-

immersion an alle Theile gelangen zu können. Das Element o_3 fiel auf mehrere Schnitte. Zwei davon sind in Fig. 1 u. 1 a abgebildet und die Figuren sind so aneinander gelegt, wie sie nach der vorherigen Zeichnung des Totalpräparats aneinander gehörten. Der mittlere Theil ist schräg durchschnitten. Die Figuren sind daher so übereinander gelegt zu denken, dass die beiden * und die beiden † sich decken.

Der bereits im Opticus liegende Theil der peripheren Faser zeigt eine dicke Fibrille innerhalb der schwach gefärbten Perifibrillärsubstanz (Fig. 1). Diese löst sich unter Anschwellen der Nervenfasern schnell in eine grosse Anzahl sehr dünner und einiger dickerer Primitivfibrillen auf. (Vergleiche meine erste Mittheilung (4) Tafel XXVII, Fig. 1 o_3 . Doch sind die Seitenzweige etwas anders vertheilt als hier.) Von diesen Fibrillen zieht nun der grösste Theil in den regelmässig dicksten Theil des Neurons, welcher von dem Neuropilum optici anterius nach hinten zu den Antennenneuropilen u. s. w. läuft (Fig. 1 u. Fig. 1 $a:d$). Ein anderer Theil zieht in einen Seitenast der peripheren Faser (Fig. 1, $S A$). Ein dritter Theil zieht in horizontaler Richtung über den dicken Theil fort. Von hier aus zieht ein Theil der Fibrillen nach vorne in den Axenfortsatz der Ganglienzelle (diese ist hier nicht mit abgebildet worden, da die Primitivfibrillen in derselben nicht zu erkennen waren), während der Rest in horizontaler Richtung weiter läuft, um sich theilweise noch in derselben Gehirnhälfte zu verzweigen und dann in der gekreuzten Gehirnhälfte auszustrahlen (Fig. 1 $a:h$). Der Antheil von Primitivfibrillen, welcher von der Ganglienzelle aus in die periphere Faser tritt, ist also im Vergleich zu der Zahl der überhaupt eintretenden verschwindend klein.

Ausser den Primitivfibrillen, welche in die periphere Faser zu verfolgen sind, verlaufen aber noch eine grosse Menge anderer in diesem Neuron. So ziehen Fibrillen von dem Ast d in den Ast h und von beiden in den Axenfortsatz. Ebenso treten einige Fibrillen durch die kleinen Seitenzweige des Axenfortsatzes in diesen ein und ziehen der Ganglienzelle zu. Ein kleines Bündel zieht von dem Seitenfortsatz $S A$ zu dem dicken Ast d z. Th. vielleicht auch in den Fortsatz h . Die dicke Fibrillen r u. n in den Endästen des Seitenzweiges $S A$ (Tafel XVI, Fig. 1) treten

durch ein Zweigchen ein, durch ein andres wieder aus dem Neuron aus. Ebenso die Fibrille *m*, welche mit andren durch ein in die Tiefe gehendes Seitenästchen den Hauptzweig verlässt. (Die dunklen Punkte an den Enden von Fibrillen bedeuten, dass sie sich in die Tiefe senken. Thatsächlich markirt sich diese Erscheinung in dieser Weise auf den Präparaten [Apáthy].) Kurz: Ausser den Primitivfibrillen, welche von Seitenfortsätzen aus oder vom Axenfortsatz aus in die periphere Nervenfasern übergehen, giebt es noch eine Menge anderer in dem Neuron, welche beinahe auf allen möglichen Wegen die einzelnen Seitenzweige unter einander und z. Th. auch mit der zugehörigen Ganglienzelle verbinden. In dem peripheren Theil der peripheren Faser ist nur eine sehr starke Fibrille enthalten, welche aber aus einer sehr grossen Anzahl dickerer und besonders dünnerer Fibrillen durch Aneinanderlagerung, nicht durch Verschmelzung hervorgeht. Die bei den Hirudineen typischen motorischen Primitivfibrillen sind also in diesen motorischen Neuronen nicht in derselben Weise zu constatiren.

Der **Antennarius secundus** zeigt auf dem Querschnitt ein sehr ähnliches Bild wie der Tegumentarius (Taf. XVI, Fig. 18), trotzdem er ein gemischter Nerv ist. Auf demselben Querschnitt sieht man in den Nervenfasern die Primitivfibrillen in den verschiedensten Graden der Aneinanderlagerung. Man kann aber nicht constatiren, dass die Fasern, welche mit *a* und *b* bezeichnet sind, sensibel sind und die mit *d* bezeichneten motorisch. Es ist vielmehr sicher, dass unter den *a*- und *b*-Fasern motorische sind. Von den nervösen Elementen, welche nach den Methylenblauresultaten (4. S. 479) im *Antennarius secundus* enthalten sind, erfährt die eine Art von motorischen Elementen, nämlich die Elemente ant. II (4. Tafel XXVII Fig. 1), die Hauptverzweigungen dicht am Eintritt des Nerven in's Gehirn. Diese Verzweigungen variiren zwar etwas, sind aber doch so typisch, dass man diese Elemente in meinen Primitivfibrillenpräparaten oft gut erkennen kann. Auf dem in Fig. 7 (Taf. XVI) abgebildeten Längsschnitt durch den Eintritt des *Antennarius II* in's Gehirn sind zwei derartige Elemente vorhanden (*a* und *d*). Von diesen motorischen Fasern enthält *d* eine starke Primitiv-

fibrille von der Beschaffenheit und der Art der Verzweigung, wie sie für die motorischen Primitivfibrillen von *Hirudo* (Apáthy) charakteristisch sind. Die Faser α enthält aber in ihrem peripheren Theil ein lockeres, an einer Stelle sich sogar in drei Züge auflösendes Bündel ziemlich feiner Primitivfibrillen. Sie legen sich an der Stelle, wo der Nerv in's Gehirn eintritt (diese Stelle ist durch einen Pfeil bezeichnet) dichter aneinander, so dass der ganze Zug dunkler erscheint und die Fibrillen nicht sicher individualisirt zu verfolgen sind. Gleich darauf geht ein Seitenast ab (α_1), welcher höchst wahrscheinlich der zur Ganglienzelle hinziehende ist und deutlich mehrere Fibrillen enthält. Im weiteren Verlauf ist die Faserscheide nicht mehr zu erkennen; die Primitivfibrillen bleiben dicht aneinander gelagert und vertheilen sich auf die verschiedenen Aeste. Noch weniger dicht sind die einzelnen Fibrillen in der Faser desselben Typus aneinandergelagert, welche in Taf. XVII Fig. 1 abgebildet ist. Hier ist höchst wahrscheinlich der mit α bezeichnete Ast derjenige, welcher zur Ganglienzelle führt.

Von typischen motorischen Primitivfibrillen kann also bei diesem Thier nicht die Rede sein. Bei einem Thier sind die feineren Primitivfibrillen der motorischen Antennarius-Elemente häufiger dicht aneinandergelagert, so dass sie den Anschein typischer motorischer Primitivfibrillen erregen (Taf. XVI Fig. 7 *d*), bei anderen weniger (Tafel XVII Fig. 1). Es walten da (wie übrigens auch im Opticus) individuelle Verschiedenheiten.

Bei dem in Tafel XVII Fig. 1, aber auch in Tafel XVI Fig. 7 abgebildeten motorischen Antennariuselement ist dieselbe Thatsache zu constatiren, welche ich bereits bei den motorischen Opticuselementen beschrieben habe, dass nämlich nur ein Theil der Primitivfibrillen, welche in die periphere Faser treten, von dem Axenfortsatz der Ganglienzelle kommt, dass der bei weitem grössere Theil direct von den Seitenzweigen in die Faser eintritt. Ausserdem treten auch hier Primitivfibrillen durch einen Seitenfortsatz ein und durch einen andern wieder aus.

Der **Oculomotorius** zeigt in Bezug auf die Primitivfibrillen etwa dasselbe Verhalten wie der Antennarius II. Neben Nervenfasern mit einer starken Primitivfibrille sieht man ungefähr gleich viele Fasern mit einem Bündel feiner Fibrillen, trotzdem dieser Nerv vielleicht rein motorisch ist, auf jeden Fall aber nur sehr wenige receptorische Fasern führt.

Der **Antennarius I** ist, wie ich im ersten Theil dieser Arbeit (4. S. 470) beschrieben habe, in zwei Bündel zu trennen, von denen das eine von der Statocyste kommt, das andere von der Muskulatur und den übrigen Receptionsorganen der ersten Antenne. Das Statocysten-Bündel (4. S. 470 u. 478) findet seine centralen Endstätten im Globulüs und im Neuropilum Antennarii I laterale. Diese Fasern sind in Methylenblaupräparaten ziemlich dünn. Das andere Bündel verzweigt sich im Neuropilum Antennarii I mediale (z. Th. auch im unteren Theil des Neuropilum Antennarii I laterale).

In demjenigen Bündel von Nervenfasern, welches zum Globulus zieht, finden sich niemals ganz dicke Primitivfibrillen und eine Aneinanderlagerung der Primitivfibrillen im Verlauf der Faser findet nicht statt. Die Faserscheiden umschliessen immer eine grössere Anzahl von Fibrillen. Die Fibrillen der Fasern, welche zum Hemiglobulus anterior ziehen, sind etwas dünner, vor allem aber blässer als diejenigen der Fasern, welche in dem Hemiglobulus posterior sich verzweigen. Von den Nervenfasern der ersten Gattung sind einige auf Tafel XVI Fig. 9 abgebildet. Vor dem Eintritt des Nerven in das Gehirn sind die Fibrillen ziemlich dicht aneinander gelagert, sodass sie einzeln nicht deutlich verfolgt werden können, weichen aber centralwärts etwas vor den ersten Verzweigungen der Nervenfaser auseinander. (Die Faserscheiden sind in dem zu Grunde liegenden Präparat nicht sichtbar.) Da diese Primitivfibrillenbündel eine recht beträchtliche Dicke haben, auf jeden Fall aber viel dicker sind als die ihnen entsprechenden Fasern im Methylenblaupräparat, da auch bei anderen Nervenfasern häufig die durch Methylenblau dargestellten Nervenfasern sich dünner erwiesen als der Innenraum der Faserscheiden, wie er auf Schnittserien hervortritt, so bin ich zu der Ansicht gelangt, dass sich möglicher Weise bei der Methylenblaufärbung die Perifibrillärsubstanz besonders in den peripheren Fasern zusammenzieht. In dem anderen Stamm des Antennarius I findet man sehr dicke, sich dunkel und scharf tingirende Primitivfibrillen und dünnere, hellere Fibrillen (Taf. XVI Fig. 14). Bei den dicken kann man erkennen, dass sie sich noch innerhalb des Nervenstammes verzweigen (Fig. 14). Ob allein diese dicken Primitivfibrillen, oder ob auch ein Theil der dünneren motorischen Nervenfasern angehören, habe ich nicht entscheiden können.

In den **Schlundcommissuren** finde ich nur dünne Primitivfibrillen, welche zu dichten Bündeln zusammengefasst innerhalb je einer Faserscheide liegen. Auf Längsschnitten bieten die einzelnen Nervenfasern der Commissuren etwa ein Bild wie die Faser *c* auf Taf. XVI Fig. 7, nur dass die Fibrillenbündel häufig sehr viel dicker sind und auch aus mehr Fibrillen bestehen. Verfolgt man die Nervenfasern der Commissuren auf Längsschnitten in das Gehirn hinein, so findet man, dass an der Eintrittsstelle in's Gehirn und im unteren Zipfel die Faserscheiden schmaler werden und die Fibrillen sich in vielen Bündeln dichter aneinander legen, so dass sie den Anblick einer oder mehrerer einheitlicher, dicker Fibrillen bieten, welche dann natürlich auch dunkler gefärbt sind und schärfer hervortreten. Sehr deutlich tritt dies Verhalten auch auf Querschnitten hervor (Taf. XVI Fig. 13). [Der Schnitt stammt aus dem unteren Theil des Neuropilum Antennarii II posterius. Man sieht innerhalb der Faserscheiden Primitivfibrillen-Bündel in allen Stadien der Concentration. Drei lockere Bündel (*b*) scheinen beim Schneiden umgefallen zu sein, so dass man sie im Längsschnitt sieht. Zwischen den Nervenfaserbündeln, welche den Commissuren angehören, sieht man einzelne Fibrillen z. Th. verzweigt, welche dem Neuropil angehören]. Verfolgt man die Commissurfasern weiter in's Gehirn hinein, so sieht man, dass die festere Aneinanderlagerung der Fibrillen wieder verschwindet, dass die Fibrillen wieder zu lockeren Bündeln vereinigt sind, wie sie vereinzelt auch an der Eintrittsstelle in's Gehirn vorkommen (*a* Taf. XVI Fig. 13).

Aus allem diesem geht hervor, dass ein durchgehender Unterschied zwischen motorischen und „sensorischen“ Primitivfibrillen bei *Carcinus Maenas* nicht constatirt werden kann. Innerhalb der peripheren Nervenstämmen kommen dicke Primitivfibrillen vor, doch gehören sie nicht immer motorischen Fasern an, und es gibt motorische Fasern, welche zahlreiche dünne Fibrillen in ihrem ganzen Verlauf enthalten. Da grade an den Eintrittsstellen in das Centralorgan, also an den Stellen, wo die Nervenstämmen und die Commissuren am dünnsten sind, sich am häufigsten die Primitivfibrillen zu anscheinend einheitlichen Fasern zusammenlegen, sich aber häufig nach beiden Seiten hin wieder voneinander entfernen, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass die enge Aneinanderlagerung der feineren Fibrillen vorzugsweise

auf Raumersparniss zurückzuführen ist. (Ein ganz ähnliches Verhalten zeigt sich bei Wirbelthieren.) Andererseits bestätigen diese Thatsachen die Ansicht Apáthy's, dass überall, wo sich dünnere Primitivfibrillen zu dickeren vereinigen, keine Verschmelzung der Fibrillen stattfindet, sondern nur eine enge Aneinanderlagerung, dass also die dünnsten Fibrillen, die hypothetischen Elementarfibrillen, überall ihre Individualität bewahren.

Innerhalb der Centralsubstanz verlieren die Nervenfasern, soweit sich das feststellen lässt, bei der Auflösung in feinere Aeste ihre Faserscheiden. Die Primitivfibrillen ziehen, umgeben von einem mehr oder weniger dünnen Mantel von Perifibrillärsubstanz, weiter und scheinen auch diesen Mantel, wie auf Methylenblaupräparaten zu sehen ist, zu verlieren, wenn sie als einzelne Fibrillen in das Neuropilem austreten (Tafel XVI, Fig. 1, *n* und *v*). Wenn sich nun diese ausgetretenen Primitivfibrillen weiterhin T- oder Y-förmig verzweigen, so kann dies auch nur so aufgefasst werden (Apáthy), dass hier die in der stärkeren Primitivfibrille individualisirt enthaltenen, aber nicht getrennt sichtbaren feineren Primitiv- resp. Elementarfibrillen auseinander treten und sich nach verschiedenen Gegenden der Centralsubstanz hinbegeben (Tafel XVI, Fig. 1 *v*, Fig. 2 und Fig. 13). Einen directen Zusammenhang dieser feinsten Fibrillen von zwei Neuronen habe ich bei Carcinus nie constatiren können. Sie sind zu dünn, um auf weitere Strecken verfolgt zu werden. Bei Hirudo glaube ich mich aber aus verschiedenen, in einer späteren Arbeit auseinander zu setzenden Gründen davon überzeugt zu haben, dass ein **Continuitätszusammenhang** auf dem Wege der Primitivfibrillen zwischen den Neuronen, wie ihn Apáthy beschreibt, thatsächlich besteht. Ich halte mich daher für berechtigt, auch bei Carcinus und bei allen übrigen Thieren eine Continuität der nervösen Elemente, das Bestehen eines Elementargitters (Apathy) anzunehmen; ich muss aber der Auffassung Apathy's, dass dies Gitter diffus ist, entschieden entgegenreten. Ueber die Gründe später.

In den *Commissurelementen*, welche sich am besten auf Methylenblaupräparaten erkennen lassen, da hier die Primitivfibrillen auf weite Strecken verfolgt werden können, finde ich immer nur dünne Primitivfibrillen und zwar in sehr grosser Anzahl. Nur dort, wo die Fasern der Commissurelemente in das

Gehirn oder in das Bauchmark eintreten, lagern sich die Primitivfibrillen dicht aneinander, wie bereits erwähnt wurde. (Tafel XVI, Fig. 13. Fast alle Fasern, welche durch die Schlundcommissuren gehen, sind als zu Commissurelementen gehörig anzusehen.) — (Tafel XVI, Fig. 16, Fig. 4 und Fig. 5). Fig. 16 ist ein Commissurelement des Gehirns und entspricht dem Element c_{17} (4. Tafel XXIX, Fig. 1) und dem Element $aoan_2$ (5. Tafel XXXV, Fig. 1). Hier ist nur der Theil des Neurons abgebildet, wo der Axenfortsatz der Ganglienzelle in den nach hinten verlaufenden Hauptstamm und den grossen lateral laufenden Seitenstamm übergeht. In diesem Neuron laufen die meisten Primitivfibrillen vom Hauptstamm in den Axenfortsatz resp. in den Seitenstamm. Nur eine geringe Anzahl geht vom Seitenstamm in den Axenfortsatz.

Die Fig. 4 (Tafel XVI) stellt den Theil eines Elementes a_9 (4. Tafel XXV, Fig. 2) des Bauchmarks dar, welcher zwischen dem in das Scheerenganglion gehenden und dem in das erste Beinganglion gehenden Seitenast liegt. Es ziehen Primitivfibrillenzüge in allen erdenklichen Richtungen. Dasselbe Verhalten zeigt sich in dem Theil des Bauchmarkcommissurelements a_{12a} (4. Tafel XXV, Fig. 2), welcher in Tafel XVI, Fig. 5 abgebildet ist. Die meisten Primitivfibrillen gehen von dem in der Längscommissur verlaufenden Theil durch die in der Quercommissur des 2. Beinganglions verlaufende quere Faser auf die gekreuzte Bauchmarkseite; andere ziehen in der Längsrichtung, noch andere treten durch den in das 1. Beinganglion ziehenden Ast in den longitudinalen Hauptstamm. Ein ähnliches Verhalten wurde in allen anderen Commissurelementen gefunden, welche ich in Methylenblaupräparaten differenzirt sah. (Das sind die in der ersten Mittheilung (4) beschriebenen Elemente c_3 , c_4 , c_{22} und c_{24} .) Wir sehen also, dass in den Commissurelementen ähnlich wie in den motorischen Neuronen des Opticus und des Antennarius II die Primitivfibrillen in den verschiedensten Richtungen ziehen, die verschiedensten Theile des Neurons miteinander verbinden und dass nur eine geringe Zahl aller Fibrillen in der Richtung zur Ganglienzelle läuft. Da man ferner feststellen kann, dass im Axenfortsatz aller Ganglienzellen viel weniger Primitivfibrillen enthalten sind, als in den übrigen Theilen des Neurons zusammengekommen, so muss man annehmen, dass nur ein geringer Theil aller Primitivfibrillen in ihrem Verlauf einmal durch eine Ganglienzelle gegangen sind.

In den *Ganglienzellen* habe ich auf Methylenblaupräparaten nie etwas von Primitivfibrillen sehen können. Sie sind meist, wenn überhaupt gefärbt, ganz dunkel. Mit meinen Primitivfibrillenmethoden wird auch in der Regel nicht allzuviel erreicht. Man kann feststellen, dass in den Ganglienzellen aller Gattungen Primitivfibrillen enthalten sind, man kann auch feststellen, dass die durch den Axenfortsatz in die Zellen eintretenden Fibrillen in denselben ein Netz bilden; aber mit der Vollständigkeit, wie es bei *Hirudo* gelingt, habe ich die Netze in den Zellen nie darstellen können. Die Ganglienzellen von *Carcinus* enthalten (wie die der meisten Thiere) einen mehr oder weniger in der Mitte liegenden Kern mit schwachem Chromatingerüst und einem (bisweilen zwei) sehr dunkel tingirbaren Nucleolus, der der Kernmembran meist anliegt und abgeplattet ist. Um den Kern herum zeigt das Protoplasma der Zelle gewöhnlich einen nicht oder nur schwach färbbaren, also hellen Hof. Der übrige Theil des Protoplasmas bis zur Peripherie der Zelle hin färbt sich in der Regel sehr dunkel infolge einer grossen Menge chromatischer Einlagerungen (Nisl'sche Schollen). Diesen Theil nenne ich, dem Beispiel Apáthy's folgend, die „chromatische Zone“. Sie besteht aus einzelnen kleinen dunkel tingirbaren Körnchen, welche mehr oder weniger wabenartig angeordnet sind, sodass zwischen ihnen hellere Höfe (Vacuolen) frei bleiben (Tafel XVI, Fig. 11 und 15). (Die kleinen Ganglienzellen des Gehirns, die *Cellulae globuli anteriores* und *posteriores* enthalten nur wenig oder gar kein Chromatin im Zelleib.) In den meisten Primitivfibrillenpräparaten trifft man nun viele Zellen, bei denen in den granulirten Vacuolenwänden sehr scharfe Fibrillen hervortreten (Tafel XVI, Fig. 15). Sie sind aber immer nur auf kurze Strecken zu verfolgen und sehr selten wird eine Verästelung von ihnen bemerkt. Warum sie sich in der Regel nur auf so kurze Strecken färben, ist mir ganz räthselhaft. In Fig. 11 ist eine Ganglienzelle abgebildet, bei welcher vier Primitivfibrillen aus dem Axenfortsatz in den Zelleib hinein zu verfolgen sind. Hier verlaufen sie innerhalb der chromatischen Zone und zwar immer in der Wand der Vacuolen und gehen unter einander netzförmige Verbindungen ein. Es scheint mir, als ob in den meisten Zellen dieses Typus nur die queren Verbindungen (siehe Fig. 15) der meridional verlaufenden Fibrillen ge-

färbt werden, während die Meridianfasern selbst ungefärbt bleiben. In anderen Zellen (Tafel XVI, Fig. 8) sieht man Fibrillen in zwei Kreisen um den Kern herum liegen, der eine liegt dem Kern nahe, an der inneren Grenze der chromatischen Zone, der andere ganz an der Peripherie der Zelle. Zwischen beiden Kreisen sieht man radiale Verbindungsfibrillen verlaufen. Es ist möglich, dass diese Zellen, wenn alle Fibrillen gefärbt wären, dem Typus *k*, welchen Apáthy bei Hirudineen beschrieben hat, gleichen würden. Ich bilde zum Vergleich eine Zelle dieses Typus, welche sich in einem meiner Hirudopräparate findet, in Tafel XVII, Fig. 2 ab. Das was das deutliche Hervortreten der Primitivfibrillen durch seine dunkle Eigenfärbung und das Zustandekommen einer guten Fibrillenfärbung in den Zellen durch das Ansichreissen des meisten Farbstoffes verhindert, ist die chromatische Substanz des Zelleibes. Man findet nun nicht so sehr selten Zellen, welche gar keine chromatische Substanz enthalten, offenbar Zellen, welche im Absterben waren oder sogar schon tot waren, als das Gewebe fixirt wurde, da in diesen Zellen auch der Zellkern undeutlich und geschrumpft ist. In diesen findet man nun regelmässig ein sehr deutliches Fibrillennetz (Tafel XVI, Fig. 12). Man mag mir einwenden, dass dies eben keine normalen Zellen sind und daher die Gefahr des Kunstproductes nahe liegt. Ich halte es aber doch für sehr unwahrscheinlich, dass sich hier ein Kunstproduct bilden sollte, das in anderen toten Zellen nicht auftritt, ein Kunstproduct, das genau dem gleicht, was man in normalen Ganglienzellen anderer Thiere (*Hirudo*, *Lumbricus* u. s. w.) darstellen kann.

Welche Rolle spielen die Primitivfibrillen bei den nervösen Vorgängen?

Apáthy zieht aus der Thatsache, dass alle Nervenfasern individualisirte Primitivfibrillen enthalten, dass dieselben in die Sinneszellen eintreten und sich innerhalb der Muskelfasern und aller anderen innervirten Zellen verzweigen und schliesslich in den Ganglienzellen ganz charakteristische Gitter bilden, den Schluss, dass diese fibrillären Elemente das leitende Element im Nervensystem sind. Aus dem Verhalten dieser Fibrillen zu den Ganglienzellen folgert er in Uebereinstimmung mit der Lehre von den centralen Qualitäten der Ganglienzelle, wie sie jetzt gang und

gäbe ist, dass die Ganglienzellen das eigentliche Centralorgan seien, dass in ihnen der Reflexbogen zu Stande käme, dass in ihnen der Nervenstrom erzeugt werde. Er sieht die Ganglienzelle an als ein Kraftdepot, welches in die Leitungsbahn der Nervenfasern eingeschaltet ist „wie die einzelnen stromerzeugenden Elemente der elektrischen Batterie in den ununterbrochen leitenden Verlauf der Telegraphendrähte“ (1. Seite 507). „Die Ganglienzellen produciren das was geleitet werden soll . . .“ „Die Ganglienzellen erzeugen aber nicht nur einen constanten Strom, den Tonus, sondern sie reagiren auch auf die Perception der durch äussere Einflüsse, die Reize, verursachten Aenderungen des Tonus mit quantitativen, vielleicht auch qualitativen weiteren Aenderungen desselben.“

Ich bin nun zwar davon überzeugt, dass die Primitivfibrillen wirklich das leitende Element im Nervensystem sind, bin mir aber vollkommen klar darüber, dass anatomische Thatsachen keine bindenden Schlüsse auf eine Function zulassen. Die Function eines Organs kann aus anatomischen Befunden wohl wahrscheinlich gemacht, aber niemals bewiesen werden. Der einzige Weg, auf dem die Function eines Organs sicher gestellt werden kann, ist das physiologische Experiment und das ist hier unmöglich, denn es wird auch dem geschicktesten Operator niemals gelingen, die Primitivfibrillen einer Nervenfaser zu durchschneiden, ohne die ganze Faser zu zerstören. Einen gewissen Aufschluss darüber, ob die Primitivfibrillen das leitende Element sind oder nicht, giebt mein Experiment der totalen Isolirung eines Neuropilstückes von den zugehörigen Ganglienzellen (4. Seite 629). Es ist absolut nicht beweisend, aber es macht doch die leitende Natur der Primitivfibrillen wahrscheinlicher. Zugleich ist es geeignet, die zweite Behauptung *Apáthy's*, welche sich mit der allgemeinen Anschauung deckt, dass nämlich die Ganglienzellen das eigentliche Centralorgan sind, zu entkräften.

Ich will das Experiment kurz wiederholen: Durchschneidet man den Nerv der zweiten Antenne am Austritt aus dem Gehirn, so wird sie vollkommen gelähmt. Sie hängt schlaff herab und wird auf keinen normalen Reiz bewegt. (Nur bei sehr kräftigem Drücken oder bei electrischer Reizung treten idiomuskuläre Zuckungen auf, wie ja auch nicht anders zu erwarten ist.)

Reinigt man bei einem Thier die Neuropile der zweiten Antenne von allen ansitzenden Ganglienzellen und trennt sie vom übrigen Nervensystem durch einen Cirkulärschnitt und Durchschneidung der Schlundcommissur ab, so dass jetzt der Nerv der zweiten Antenne nur noch mit seinen der Ganglienzellen *total entbehrenden* Endstätten (Neuropilum Antennarii II mediale, laterale und posterius) zusammenhängt, dann behält die zweite Antenne ihren Tonus und ihre Reflexerregbarkeit. Sie hängt nicht schlaff herab, sondern wird steif in der normalen Lage gehalten. Auf Reiz wird sie eingeklappt und nachher wieder beim Aufhören des Reizes vorgestreckt. Es geht daraus mit Sicherheit hervor, dass die Ganglienzellen zum Zustandekommen von Reflexen nicht nothwendig sind, dass entweder der Reflexbogen überhaupt nicht durch die Ganglienzelle geht oder wenigstens nicht hindurch zu gehen braucht. Ferner geht daraus hervor, dass die Ganglienzelle mit dem Tonus der Muskeln nichts zu thun hat, dass der dauernde Einfluss, den das Centralnervensystem auf die Muskulatur ausübt, indem er sie in Spannung erhält, nicht in den Ganglienzellen erzeugt wird.

Der Antennarius II enthält centripetale (receptorische Fasern) und centrifugale, motorische Fasern. Wir sind durch dies Experiment gezwungen, anzunehmen, dass der Reiz, welcher durch die unbeschädigten receptorischen Elemente dem Neuropil zugeführt wird, direct, ohne durch die Ganglienzellen der motorischen Elemente zu gehen, auf die peripheren motorischen Fasern übergeleitet werden kann. Da es nun Primitivfibrillen d. h. individuell zu verfolgende Fasern giebt, welche vom Neuropil direct in die peripheren motorischen Fasern einströmen, ohne die Ganglienzellen zu passiren, so ist es wahrscheinlich, dass der Reflex auf dieser darstellbaren Bahn geht, mit andern Worten, es ist wahrscheinlich, dass die Primitivfibrillen das leitende Element des Nervensystems sind. (Siehe das Schema Tafel XVII, Fig. 3.) Man könnte hiergegen immer

einwenden, dass ja auch die homogene Perifibrillärsubstanz, welche die Primitivfibrillen begleitet, das leitende Element sein könnte. Dies ist aber ebenso unwahrscheinlich, als wenn ein Mensch, der von Electricität nichts weiss, das homogene Zwischenmedium der in einen electrischen Kabel verlaufenden Drähte für das leitende Element ansehen wollte. Es spricht aber auch der anatomische Befund dagegen. Wie ich vorher angegeben, lässt es sich nicht nachweisen, dass die Perifibrillärsubstanz die Primitivfibrillen auf allen ihren Wegen begleitet (auch Apáthy); es scheint vielmehr so, als ob der perifibrilläre Mantel dort aufhört, wo die Primitivfibrillen in das Neuropil zur Bildung des Elementargitters austreten (Tafel XVI, Fig. 1 o und n).

Der Weg, auf dem der Reiz von einer receptorischen auf eine motorische Primitivfibrille übergeht ist, wie für mich ganz feststeht, ein continuirlicher. Die Primitivfibrillen der receptorischen Nervenfasern lösen sich im Neuropil in ihre Elementarfibrillen auf, und diese gehen continuirlich in Primitivfibrillen der motorischen Elemente (und auch der Commissurelemente) über. Hierbei muss es zu der Bildung eigentlicher Netze oder Gitter kommen (siehe das Schema Tafel XVII, Figur 3), so dass im Grunde alle Elemente des Nervensystems in einem continuirlichen Zusammenhang stehen. — Mit dieser Annahme fällt der Begriff des Neurons, der nervösen Einheit, welche gegen alle anderen nervösen Elemente isolirt abgesetzt sein soll. Diese Hypothese der gegeneinander isolirten Neurone wurde aufgebaut, weil man auf Grund der Golgi'schen Methode erkannte, dass die ursprünglich angenommenen breiten protoplasmatischen Brücken zwischen den Ganglienzellausläufern nicht existirten. Aber eben diese Methode gibt auch nur unvollkommene Bilder; sie vermag nur die äusseren Hüllen der wahrscheinlich leitenden Substanz, nicht sie selbst darzustellen. Die mit ihr gewonnenen Resultate müssen corrigirt werden auf Grund dessen, was mit den Methoden Apáthy's und der meinigen erreicht werden kann; die Neurontheorie muss der Continuitätstheorie wieder weichen. Ich behalte aber im folgenden das Wort Neuron bei, weil man eine Bezeichnung für das haben muss, was mit einer Ganglienzelle in leicht sichtbarem Zusammenhang steht. Vom Axencylinder und den dickern Protoplasmafortsätzen kann man erkennen, sie gehören zum Ausbreitungsgebiet

dieser oder jener Ganglienzelle; dort wo sie sich aber in die feinsten Zweige auflösen, ist nicht zu entscheiden, welcher Theil zu dieser, welcher Theil zu jener Ganglienzelle gehört. Man weiss nicht, wo das eine Neuron aufhört, wo das andere anfängt. Zwischen den einzelnen Neuronen existirt also nach dieser neuen Formulirung ein intermediäres Gebiet, welches weder zu dem einen, noch zum andern gerechnet werden kann; es ist das Elementargitter.

Dieses Gitter ist nun aber sicher nicht, wie Apáthy annimmt, diffus. Wäre es diffus, so wäre jede Möglichkeit der Erklärung nervöser Processe unmöglich, und die isolirte Leitung der Nervenströme zum Centralorgan hin und vom Centralorgan fort wäre ganz unnöthig, wenn doch alles im Centralorgan diffus durcheinander gemischt würde. Wäre es diffus, so würde aber auch das Nervensystem ganz anders aussehen. Wie wir annehmen dürfen, wählt die Natur in der Regel die einfachsten Mittel. Um alles diffus durcheinander zu mischen, denn nur das könnte der Zweck eines diffusen Elementargitters sein, brauchten sich die Primitivfibrillen nur gleich beim Eintritt in die Centralsubstanz in ein diffuses Elementargitter aufzulösen. Dies thun sie aber nicht. Sie laufen zu ganz bestimmten Stellen, um erst an diesen sich zu verzweigen. — Die Bahn, in der die Primitivfibrillen verlaufen, sind die Nervenfasern, und ein Blick auf meine Tafeln (z. B. Tafel XXVII im ersten Theil dieser Arbeit [4]) genügt, um zu zeigen, dass sich die Nervenfasern nur an ganz bestimmten Stellen auffasern, dass also auch die Primitivfibrillen dieser Fasern nur an diesen Stellen in's Neuropil austreten und nur mit den Primitivfibrillen derjenigen Neurone in directe Continuität treten können, welche sich in derselben Gegend verzweigen. Es ist also unmöglich, dass das Elementargitter diffus ist.

Wenn wir annehmen, dass die Primitivfibrillen das leitende Element sind — und die Annahme ist berechtigt —, so müssen wir jedes Neuron als ein ganz complicirtes Gebilde ansehen, als ein Kabel, welches eine Menge von Leitungsbahnen enthält, die die verschiedensten Punkte des Centralnervensystems mit einander verbinden, die in den verschiedensten Richtungen leiten. Wir müssen aufhören, das Neuron als eine physiologische Einheit zu betrachten, müssen zugeben, dass ein und dasselbe Neuron

vieler Thätigkeiten fähig ist, je nachdem welche Fibrillenbahn in Function tritt. (So kann z. B. eine Fibrille eines motorischen Neurons in Thätigkeit sein, ohne dass ein motorischer Effect im peripheren Gebiet dieses Neurons entsteht. Siehe die Fibrille *r* in Tafel XVI, Fig. 1.) Zwar kenne ich den Verlauf des leitenden Elements, der Fibrillen, nur in einigen wenigen Neuronen und auch hier immer nur theilweise; trotzdem glaube ich auf Grund der Kenntnisse, die ich von ihnen besitze, Schlüsse ziehen zu dürfen, da ich die Bahnen, in denen sie laufen, kenne und weiss, dass überall da, wo ich sie in ihren Bahnen (den Nervenfasern und ihren Verzweigungen) differenziren konnte, Fibrillen alle Haupttheile des Neurons mit einander verbinden. Ich darf daher annehmen, dass in einem motorischen Neuron von allen grösseren Zweigen Fibrillen zum Muskel, zur Ganglienzelle und zu anderen Seitenzweigen führen, dass in einem Commissurelement alle Punkte, an denen es sich verzweigt, auch unter einander durch Primitivfibrillen verbunden sind.

Ueber das Zustandekommen der einfachsten Reflexe.

Man hat sich früher das Zustandekommen von Reflexen in der Weise vorgestellt, dass der Reiz, welcher von der Peripherie dem Centralorgan durch centripetale Fasern zugeleitet wird, in der Centralsubstanz auf breiten continuirlichen Bahnen in die motorischen Elemente übertritt und zum Muskel weitergeleitet die Reflexbewegung hervorruft. Erst später kam dann die Ansicht auf, dass die Ganglienzelle der Ort sei, wo der zugeleitete Reiz durch eine Zustandsänderung den motorischen Impuls hervorriefe. Nur wenige Forscher, besonders Schiff, haben bis in die neueste Zeit die centrale Function der Ganglienzellen geleugnet. Durch die neueren Methoden, besonders durch die Golgi'sche Schwarzfärbung und die Ehrlich'sche Methylenblaumethode, gelangte man zu der Ansicht, dass eine Continuität der Nervelemente, wie sie früher angenommen wurde, nicht bestände. Man fand, dass die Ausläufer der Ganglienzellen, die Dendriten sich in feine und feinste Aeste auflösen, ebenso wie die Axenfortsätze, konnte aber einen directen Zusammenhang dieser feinsten Zweige unter einander nicht feststellen. Da man nun oft die feinen Zweige mit kleinen Knöpfchen endigen sah, kam man zu der Hypothese, dass der ganze Ausläufercomplex einer Ganglienzelle ein isolirtes Gebilde dar-

stellte (Neuron) und dass die Neurone zueinander nur in soweit in Beziehung träten, als die kleinen Endknöpfe sich direct an einander legten. Zwischen diesen Knöpfen sollte der Nervenstrom überspringen. Dieser Berührungs- oder Contiguitätstheorie hatte auch ich mich angeschlossen, stellte aber die Behauptung auf, dass bei den niedrigen Thieren das Nervensystem in Form weitmaschiger Netze mit continuirlichen, breiten Verbindungen der Ganglienzellen aufträte und dass diese Netze bei den höheren Thieren neben dem System der isolirten Neurone in bestimmten Organen fortbestände (6). (Derartige Netze waren schon von andern bei Wirbelthieren und Wirbellosen beobachtet und sind in neuester Zeit von Holmgren und Apáthy (1) beschrieben worden.) Es fehlte aber nicht an solchen, die auch für die feinen Verzweigungen im Centralnervensystem der höheren Thiere an der Continuität festhielten (Apáthy, Dogiel). Von Anatomen und Physiologen (siehe Exner [7]) wurde aber die Ganglienzelle als der Mittelpunkt aller nervösen Vorgänge angenommen, ja die centrale Function der Ganglienzelle, des kerntragenden Theils des Neurons, als ausser allem Zweifel stehend betrachtet. Durch mein Experiment der Ausschaltung der Ganglienzellen ist erwiesen, dass ihnen diese Wichtigkeit nicht zukommt, und nach den Resultaten von Apáthy und mir scheint es höchst wahrscheinlich, dass auch im Centralnervensystem der höheren Thiere die Neurone per continuitatem auf dem Wege der Primitivfibrillen miteinander verbunden sind.

Wir müssen also zusehen, wie wir ohne Rücksicht auf den Deus ex machina den Zellkern nur aus den Thatsachen, die über das wahrscheinlich allein leitende Element des Nervensystems, die Primitivfibrillen vorliegen, die Reflexvorgänge erklären können:

Als die phylogenetisch älteste Form des Nervensystems müssen wir die Nervennetze ansehen, wie wir sie bei Ctenophoren (6), Medusen, Actinien (Hertwig) im Darm (Pondobdella [1]) und der Haut von Würmern (Sagitta, Hertwig), in der Haut von Crustaceen (ich) und Raupen (Holmgren), in der Haut und an den Gefässen der Wirbelthiere (Dogiel, ich Timofeef) vorfinden. Die Ganglienzellen sind hier pluripolar und sind durch breite protoplasmatische Brücken, welche der Seitenzweige fast entbehren, verbunden und zwar so, dass immer die zunächst liegenden miteinander in Continuität stehen. In

dieses Netz gehen vermuthlich an allen Stellen (im Froschgaumen konnte ich dies nachweisen) von der Peripherie kommende (receptorische) Fasern hinein, während motorische das Netz verlassen. Bei diesen Netzen fehlt das Neuropil und die langen Fasern, welche entfernte Punkte des Nervensystems miteinander verbinden. Alle Reize müssen, um an einen entfernten Ort zu kommen, das ganze Netz mit all seinen Zellen durchlaufen. Für das Nervenetz im Darm von *Pondobdella*, welches aber jedenfalls schon vom Grundtypus dieser Netze abweicht und einen höheren Grad von Differenzirung zeigt, ist der Verlauf der Primitivfibrillen durch die schöne Untersuchung *Apathy's* (1) bekannt geworden. Die Stellen, an denen nun hier die Primitivfibrillen, welche von verschiedenen Seiten her kommen, miteinander in Verbindung treten, liegen vorzugsweise in den Zellen, indem hier perinucleäre Fibrillengitter gebildet werden. Da sie nur hier in Verbindung treten, so kann auch nur hier der Reiz, welcher durch eine receptorische Primitivfibrille in das Nervenetz hineingebracht wird, auf motorische Fibrillen übergehen, es muss also in diesen perinucleären Netzen der Reflexbogen zu Stande kommen. (Eine Betheiligung des Zellkerns ist dabei als unbewiesen zurückzuweisen. Er bildet nur den Mittelpunkt des Fibrillengitters, weil er im Centrum der Zelle liegt und die Fibrillen durch die protoplasmatischen Brücken von mehreren Seiten in die Zellen eintreten.) Die Zellen entsprechen hier der Summe von Ganglienzellen und Neuropil beim Centralnervensystem der höheren Thiere, die Verbindungsbrücken entsprechen den Nerven und Commissurfasern, es muss also alles, was beim höher entwickelten Nervensystem sich in Ganglienzelle und Neuropil abspielt, in dem Zellgitter vor sich gehen. (Siehe das Schema Taf. XVII Fig. 4.) Ein solches Netz kann nun, da die receptorischen Primitivfibrillen, welche in das Netz eintreten, in der nächst gelegenen Zelle sich im perinucleären Gitter aufsplintern, eventuell auch noch bis zur nächsten Zelle verlaufen (die blauen Fibrillen im Schema), und da dasselbe von den motorischen Primitivfibrillen gilt, nur ganz diffuse Reflexe vermitteln. Ein Reiz, der z. B. durch die receptorische Fibrille *r* des Schemas in das Nervenetz tritt, wird am meisten den Muskel *m*, weniger stark den Muskel *m*₁ und am wenigsten den Muskel *m*₂ erregen, da zu diesen hin der Reiz nur nach Durchwanderung mehrerer Gitter gelangt. Zwar kom-

men, wie A p á t h y gezeigt hat, Fibrillen vor, welche des Gitter einer Zelle meiden und zur nächsten oder übernächsten Zelle gehen, aber einmal können auf diese Weise locale Reflexe an einem ganz entfernten Ort doch nicht stattfinden und dann glaube ich, dass das von ihm beschriebene nicht mehr das einfachste Stadium des Nervennetzes ist. Für diffuse Reflexe (peristaltische Bewegungen, Gefässcontractionen u. s. w.) ist diese Art des Nervensystems sicher sehr zweckmässig, den Anforderungen aber, die bei complicirteren Reflexvorgängen gestellt werden, kann es nicht genügen.

Damit auch lokale Reflexe und die verschiedenartigsten Combinationen, wie wir sie von höheren Thieren kennen, zu Stande kommen konnten, mussten die Primitivfibrillen von einer Stelle zu den verschiedensten Punkten des Nervensystems gelangen können, um die Möglichkeit zu haben sich in den mannigfaltigsten Combinationen miteinander zu verbinden. So entstanden die langen Bahnen und die weit ausgedehnten Verzweigungen der einzelnen Nervenfasern mit gleichzeitiger Vertheilung der von einem Punkte kommenden (Receptionsorgane) oder zu einem Punkte gehenden (Muskeln) Primitivfibrillen. Die Gitterbildung der Primitivfibrillen, d. h. die Stellen, wo die Primitivfibrillen einer receptorischen Bahn in eine motorische Bahn continuirlich übergehen, konnte in den Ganglienzellen lokalisiert bleiben, sie konnte aber auch aus ihnen herausverlegt werden. Mit der zunehmenden Complication der Lebenserscheinungen und somit des Nervensystems wurden die Ganglienzellen immer mehr auf einzelne Punkte concentrirt und die Wege, welche die Primitivfibrillen zurückzulegen hatten, um in die Ganglienzellen zu gelangen, wurden immer grösser. Daher kam es im Verlauf der Phylogenie, dass sich auch an andern Punkten als in den Ganglienzellen Fibrillengitter ausbildeten, dass die Stellen des Reflexbogens aus der Ganglienzelle herausverlegt wurden. So entstand das Neuropil, das freie (aber nicht diffuse) Elementargitter in der Centralsubstanz des Nervensystems. Bei der bekannten Zähigkeit, mit der altererbte Formverhältnisse in der Thierreihe bewahrt werden, ist es nicht zu verwundern, dass nicht mit einemmal das Elementargitter, das wir bei den Nervennetzen allein in den Zellen fanden, aus den Ganglienzellen herausverlegt wird, sondern, dass wir diesen Process der Verlegung bei den verschiedenen Thieren auf den

verschiedensten Entwicklungsstufen treffen. So finden wir im Centralnervensystem der Würmer die Masse des Neuropils im Vergleich zur Masse der Ganglienzellen sehr klein. Die Ganglienzellen enthalten sehr reichliche Fibrillennetze und fast alle Primitivfibrillen, welche zu Muskeln führen (motorische Primitivfibrillen *Apáthy's*), sammeln sich aus Zellgittern [*Pontobdella*, *Lumbricus* (*Apáthy*), *Hirudo* (*Apáthy*, ich)]. Bei Crustaceen tritt die Masse der Ganglienzellen weit hinter der des Neuropils zurück. Das Elementargitter ist sehr dicht, nur wenig Primitivfibrillen treten in die Ganglienzellen ein und bilden hier Gitter; bei weitem die meisten aller Primitivfibrillen der peripheren motorischen Nervenfasern (und auch der Commissurelemente) sammeln sich aus dem Elementargitter, ohne in ihrem Verlauf Zellen zu passiren. Bei Wirbelthieren ist die Masse des Neuropils gegenüber der der Ganglienzellen noch grösser. Hier liegen die Verhältnisse aber insofern anders als bei den vorher erwähnten Thieren als die Ganglienzellen multipolar sind und inmitten des Neuropils liegen, so dass sie meist in der Bahn der Primitivfibrillen liegen, also als Durchgangspunkt dienen. Soweit ich sehe, ist hier aber die Verlagerung des Fibrillengitters fast vollkommen durchgeführt, indem wenigstens in den motorischen Ganglienzellen und den Zellen der Grosshirnrinde überhaupt keine Fibrillengitter zu existiren scheinen. (Bei den Nervennetzen und dem Centralnervensystem der Hirudinen würde also das Experiment der Ausschaltung des kerntragenden Theils eine vollkommene Lähmung ergeben müssen, weil alle oder die meisten Primitivfibrillen sich in diesen Theilen miteinander verbinden, bei den Wirbelthieren, weil die Ganglienzellen Durchgangspunkt fast aller Fibrillen sind.)

Carcinus steht also auf einer ziemlich hohen Stufe; da aber noch ein immerhin erheblicher Theil der Fibrillen innerhalb der Ganglienzellen ineinander übergeht, so muss untersucht werden, welche derjenigen einfacheren Functionen, welche das Nervensystem ausübt, im Elementargitter des Neuropils, welche im Fibrillengitter der Ganglienzellen lokalisiert sind.

Wir wissen, dass das Nervensystem in Bezug auf die Muskulatur einer Extremität folgende Einflüsse ausübt, welche nach Durchschneidung des peripheren Nerven fortfallen. (Ich fasse hier gleich den speziellen Fall der 2ten Antenne von *Carcinus* in's Auge; doch gilt das Folgende ja auch ganz im allgemeinen für alle antagonistisch bewegten Organe):

1. Die Muskulatur steht unter einem dauernden Tonus, d. h. die Antagonisten werden in einer gleichmässigen, coordinirten Spannung erhalten, so dass die Extremität nicht schlaff herabhängt.

2. Auf gewisse Reize hin, welche an der Peripherie angesetzt werden, tritt eine Reflexbewegung ein (in unserm Fall eine Krümmung oder Einklappung der 2ten Antenne), bei welcher die Flectoren das bewegende Organ sind.

3. Beim Aufhören des Reizes tritt eine *Restitutio ad integrum* ein, indem die Extensoren die Extremität (die 2te Antenne) wieder in die vorherige Ruhelage zurückbringen.

4. Bei der Flexion und bei der Extension wird der Tonus der jeweiligen Antagonisten ganz oder bis zu einem gewissen Grade aufgehoben, d. h. die Wirkungen der antagonistisch arbeitenden Muskeln wird vom Centralorgan aus coordinirt. (Ganz sicher findet ein Erschlaffen statt, wenn der eine Muskel sich eben contrahirt hat und nun der Antagonist in Thätigkeit tritt. Die Extension wäre sogar ohne ein Erschlaffen der Flectoren ganz unmöglich; da die Flectoren kräftiger sind als die Extensoren (im gegebenen Fall). Ich glaube aber, dass es auch bei der Bewegung aus der Ruhelage angenommen werden muss. Wir wissen zwar, dass bei vielen antagonistischen Bewegungen ein mässigendes Eingreifen der Extensoren bei der Flection und der Flectoren bei der Extension eintritt. Diese Untersuchungen beziehen sich aber alle auf höhere Thiere und wir wissen nicht, in wie weit dies auch für niedere Thiere, speziell *Carcinus* in Betracht kommt. Bei einigen Organen muss dies wohl sicher angenommen werden, speziell bei den Bewegungen der Beine, ob aber auch bei der 2ten Antenne, das steht dahin).

5. Es tritt nicht bei jedem Reiz eine Reflexaction ein, der Reiz muss vielmehr eine gewisse Stärke haben; es existirt eine Reflexschwelle. Der Schwellenwerth kann schwanken bei verschiedenen Individuen derselben Art und beim selben Thier je nach Ernährungszustand, Temperatur u. s. w. Die Reflexaction ist bei verschieden starken Reizen verschieden gross; es besteht also in bestimmten Grenzen eine Proportion zwischen Reizstärke und Reflexgrösse. Wird ein Reflex oftmals hintereinander wiederholt, so erhöht sich die Reflexschwelle; es ist ein grösserer Reiz nöthig um den Reflex auszulösen als anfangs und

die Ausschläge werden geringer (Ermüdung). Bei wiederholter Anwendung eines subnormalen Reizes (der an und für sich als Einzelreiz noch keinen Effect hervorbringt) kann eine Reflexaction entstehen (Summation der Reize).

6. Die Reflexaction kann vom Centralorgan aus und durch Ansetzung von Reizen an anderen Körperstellen gehemmt werden.

Bei meinem Experiment der Ausschaltung aller Ganglienzellen, welche an den Neuropilen der 2ten Antenne sitzen, zeigte sich nun 1—4 unverändert; die Antenne zeigte Tonus, auf Reiz trat eine wohlgeordnete Reflexbewegung ein und beim Nachlassen des Reizes die Rückbewegung zur Ruhestellung. Auch eine Reflexschwelle war noch vorhanden, doch lag sie tiefer als beim normalen Thier; die Reflexerregbarkeit war erhöht. Auch bestand noch eine Proportion zwischen Reizstärke und Reflexgrösse, nur dass die grösseren Reflexactionen, z. B. das mehrmals Hintereinanderauftreten des Reflexes auf einen Reiz hin, bei geringerem Reiz eintrat, als beim normalen Thier. Da nun bei einer so eingreifenden Operation eher eine Erhöhung der Reflexschwelle zu erwarten ist, als eine Erniedrigung, so ist man vielleicht berechtigt diese Erhöhung der Reflexerregbarkeit auf Rechnung des Fortfalls der Ganglienzellen zu setzen. Man kann also sagen — ohne dass dies aber bewiesen ist —, dass das Primitivfibrillengitter in den motorischen Ganglienzellen von *Carcinus* eine reflexhemmende Function ausübt. (Zuleitungen von andern Theilen des Gehirns, welche bei der Operation durchschnitten werden, kann diese Reflexhemmung nicht zugeschrieben werden, da bei derselben Isolirung der Neuropile ohne Fortnahme der Ganglienzellen (4. Seite 635) eine Erhöhung der Reflexerregbarkeit nicht constatirt werden kann). Bei oftmals wiederholtem Reiz tritt wie normal Ermüdung ein (Erhöhung der Reflexschwelle) und eine Summation subnormaler Reize war deutlich zu constatiren. Es sind also fast alle Functionen, welche das Nervensystem in Bezug auf den Muskelapparat ausübt, bei *Carcinus* ohne den Kern tragenden Theil des Neurons und ohne das Fibrillengitter der Ganglienzellen möglich. (Es soll nicht behauptet werden, dass es nun festgestellt sei, dass der Ganglienzelle an sich und ihrem Kern gar keine Rolle beim Zustandekommen der nervösen Vorgänge zukommt. So lange es aber nicht experimentell

bewiesen wird, dass sie eine Rolle spielen, so lange wird man versuchen müssen alle nervösen Vorgänge ohne sie zu erklären.)

Ehe ich nun versuche, diese Functionen aus dem Verhalten der Primitivfibrillen zu erklären, muss ich untersuchen, ob alle diese Vorgänge sich allein im Bereich der motorischen und receptorischen Bahnen abspielen, oder ob dabei auch Commissurelemente, wie man gewöhnlich annimmt, eine Rolle spielen.

Wie ich im ersten Theil dieser Arbeit (4. Seite 629 und 633) gezeigt habe, hört nach Fortnahme der Ganglienzellen motorischer Neurone die Reflexerregbarkeit am dritten, spätestens am vierten Tage auf. Ich glaube bewiesen zu haben (4. Seite 635), dass dies allein auf die Fortnahme der Ganglienzellen zu beziehen ist, indem ich annehme, dass die Ganglienzelle (und hierin wahrscheinlich der Kern) einen trophischen Einfluss auf das ganze Neuron ausübt, so dass die Function der übrigen Theile des Neurons die Fortnahme der Ganglienzelle nur kurze Zeit überdauern kann. Diese Ansicht von der hauptsächlich trophischen Function der Ganglienzellen wurde gestützt durch das Experiment an den *Cellulae superiores mediales*, nach deren Fortnahme zunächst eine Aenderung im Verhalten des Thieres nicht zu constatiren ist, nach etwa 2 Tagen aber schnell eintritt. Da diese Zellen in der überwiegenden Mehrzahl Commissurelementen angehören, so lernen wir aus diesem Versuch, dass auch die Commissurelemente nur noch kurze Zeit functioniren können, nachdem sie der Zellen beraubt sind, dass sogar diese Zeit im Durchschnitt kürzer ist als bei motorischen Neuronen. Es gibt nun — soweit mir bekannt ist, und ich glaube diese Gegend sehr gut zu kennen — in den Neuropilen der 2ten Antenne keine Commissurelemente, welche sich nur auf dieses Gebiet beschränken. Es strahlen von vielen Seiten Commissurelemente in diese Neuropile ein, aber ihre Zellen liegen meist weit ab. Nur die Zellen der Commissurelemente cz_1 und vielleicht derjenigen von c_{11} (4. Tafel XXIX und Tafel XXVII) liegen in den benachbarten Ganglienzellpolstern. Von diesen kann cz_1 gar nicht in Betracht kommen, da es sich nur in einem der Neuropile verzweigt. C_{11} verzweigt sich dagegen im Neuropilum Antennarii II laterale und mediale. Da es sich aber auch in den medialen Oculomotorius-Neuropilen aufsplittert und in den Antennen-Neuropilen nur Verbindungen

herstellt, die ohnehin schon durch die Verzweigungen der motorischen Elemente selbst geschaffen werden, so glaube ich, auch diesem Element keine Bedeutung beim Zustandekommen der einfachen Antennenreflexe, um die es sich hier handelt, zuschreiben zu müssen. Schliesslich liegt die Zelle dieser Elemente wahrscheinlich im vordersten Theil der *Cellulae inferiores mediales*, welche bei der Isolirung der Antennen-Neuropile ohne Fortnahme der Ganglienzellen nicht mit am isolirten Stück bleiben. Da nun bei dieser Operation (4. Seite 635) die Reflexe der 2ten Antenne bis zum 7. Tage nach der Operation (und wahrscheinlich noch länger) bestehen bleiben, in dieser Zeit aber alle von ihren Zellen getrennten Commissurelemente längst ihre Function verloren haben müssen, so glaube ich bestimmt, die vorhin erwähnten Functionen der Centralsubstanz, soweit sie den Muskelapparat angehen, allein in die motorischen und receptorischen Bahnen verlegen zu müssen.

Ich habe in dem Schema Taf. XVII Fig. 3 alles das, was ich über den Verlauf dieser Bahnen, soweit es die Primitivfibrillen angeht, weiss, und was ich aus Vergleich mit den Resultaten an andern Stellen des Nervensystems von *Carcinus* und *Hirudo* folgern muss, zusammengestellt. Blau sind diejenigen Primitivfibrillen gezeichnet, welche von den Receptionshaaren der Körperoberfläche kommend zum Centralorgan hingehen, roth die Primitivfibrillen, die zum Muskel gehen, die also in irgend einem Sinne motorisch sind, schwarz die übrigen. Auf der rechten Seite ist ein Receptionshaar I mit dem Kern der darunter gelegenen Receptionszelle (Sinnesnervenzelle) eingezeichnet, welches der 2ten Antenne angehören soll. Ich weiss, dass die receptorischen Nervenfasern der 2ten Antenne sich an einem ganz bestimmten Ort, dem *Neuropilum Antennarii II posterius*, vereinigen. (4. Taf. XXVI ant. I.) Hier werden also auch die in der Faser enthaltenen zahlreichen Primitivfibrillen (von denen es ganz gleich ist, ob sie alle von einer Receptionszelle, oder, wie *Apáthy* für Hirudineen nachgewiesen hat, von vielen herkommen) sich in ihre Elementarfibrillen auflösen (Taf. XVII Fig. 3 *N. a. p.*). An zwei andern circumscribten Stellen verzweigen sich die Receptionsfasern, welche durch den *Tegumentarius* von der Haut des Kopfes kommend in's Gehirn treten. (Im Schema Fig. 3 links. Receptionshaar II. *N. t.* [*Neuropilum tegumentarii*]).

Der 2te Antennennerv führt, wie ich gezeigt habe (4. Seite 479), zwei Arten von motorischen Elementen. Bei der einen (4. Taf. XXVII Fig. 1, Taf. XXVIII und Taf. XXIX Fig. 7 und 8 ant. II) gehören die Zellen zu den Cellulae angulares, bei den andern (Taf. XXVI, Taf. XXVII Fig. 1 u. Taf. XXIX Fig. 7 und 8 ant. III) zu den Cellulae inferiores mediales. Wie aus dem Versuch der Fortnahme der Cellulae angulares (4. Seite 333) hervorgeht, stehen die Elemente ant. II der Flexion der Antenne vor, die Elemente ant. III der Extension. Bei beiden Nervelementen konnte gezeigt werden, dass sie sich erstens sehr stark in einem für jede Art charakteristischen Neuropilkern, dem Neuropilum Antennarii II laterale und mediale verzweigen (im Schema Taf. XVII Fig. 3 *N. a. l.* und *N. a. m.*), sowohl jedes in seinem eignen, als auch in dem des andern. Die Flectorenelemente geben nun starke Verzweigungen in das receptorische Antennen-Neuropil (*N. a. p.*) und in die beiden Tegumentarius-Neuropile (*N. t.*). Von den Extensorenelementen ist nur nachzuweisen, dass sie Fasern gegen die Tegumentarius-Neuropile senden, aber nicht, dass sie sich auch in dem receptorischen Antennen-Neuropil verzweigen. Doch ist anzunehmen, dass auch eine derartige Verbindung besteht, wenn man in Betracht zieht, dass andere Extensorenelemente (Oculomotoriuselement *ocm*₁ [4.] Tafel XXVI) sich in allen möglichen receptorischen Neuropilen verzweigen. Von den Flectorenelementen ist es nun erwiesen (Taf. XXVII Fig. 1), dass Primitivfibrillen in allen möglichen Richtungen die periphere Faser, die Ganglienzelle und die grösseren Zweige miteinander verbinden. Dasselbe muss für die Extensoren angenommen werden und dem entsprechend ist das Schema gezeichnet. (Wahrscheinlich ist aber der Fibrillenverlauf noch ein viel mannigfaltigerer.)

(Die Ganglienzellen lasse ich vorläufig ganz aus dem Spiel, da, wie erwähnt, die Neuropile auch ohne sie functioniren). Der *Tonus* der Muskeln geht verloren, wenn der periphere Nerv durchgeschnitten wird. Man könnte daher sagen, dass ein beständiger Reiz von den Receptionszellen dem Gehirn zugeführt und durch das Elementargitter *N. a. p.*, welches continuirlich in Primitivfibrillen der Flectoren und Extensoren (?) übergeht, auf die Muskeln durch die Fibrillen *a* und *a*₁ übertragen wird. Es ist hiergegen aber einzuwenden, dass bei dieser Annahme auch eine Herabsetzung des Muskeltonus eintreten müsste, wenn man den

Tegumentarius durchschneidet, da seine Rezeptionszellen in eben so innigem Zusammenhang mit den Antennenmuskeln durch die Primitivfibrillen d und d_1 stehen, wie jene. Ich habe etwas derartiges aber bisher nicht nachweisen können. (Es ist diese Auffassung aber durchaus nicht ganz von der Hand zu weisen.) Wir müssen also vorläufig annehmen, dass der Tonus im Neuropil oder im Elementargitter durch irgend einen uns unbekannten kontinuierlichen Reiz erzeugt wird, und da der Tonus coordinirt ist, d. h. da die Extensoren und Flectoren unter gleichem Tonus stehen, so ist anzunehmen, dass dieser kontinuierliche Reiz an einer Stelle ausgeübt wird, wo die Primitivfibrillen der Flectorenelemente und der Extensorenelemente in inniger Verbindung stehen; dies ist aber nur der Fall im Neuropilum Antennarii II mediale und laterale (Im Schema Taf. XVII Fig. 3. *N. a. m.* und *N. a. l.*)

Beim *Reflexvorgang*, der, wie ich gezeigt habe, auch ohne Ganglienzellen noch coordinirt vor sich geht, muss die durch den äusseren Reiz hervorgerufene und durch die im Schema blauen Primitivfibrillen dem Neuropil zugeleitete Zustandsänderung zweierlei hervorrufen: Einmal muss sie Primitivfibrillen der Flectoren so erregen, dass sie die Flectoren zur Contraction bringen, und andererseits muss sie den Tonus der Extensoren herabsetzen. Das erste wird auf dem nächsten kontinuierlichen Weg, nämlich durch die a -Fibrillen, geschehen. Das zweite könnte durch die a_1 -Fibrille vermittelt werden oder, da deren Existenz ja nicht sicher feststeht, durch die schwarze e -Fibrille, das Elementargitter *N. a. l.* und die c_1 -Faser. Da der Effect, den die Reizung auf die Flectoren und Extensoren ausübt, diametral entgegengesetzt ist, indem sie bei den einen Contraction, bei den andern Erschlaffung oder wenigstens nur ganz geringe und stetig abnehmende Contractionsgrade hervorbringt, muss man annehmen, dass entweder die Primitivfibrillen, durch die dieser Effect hervorgebracht wird, sich qualitativ voneinander unterscheiden, oder dass die Beziehungen, in die die in Function tretenden Primitivfibrillen zu den Muskelfasern treten, ganz verschieden sind. Dies letztere scheint mir wahrscheinlicher.

Es wird im Allgemeinen angenommen, dass beim Reflexvorgang im Centralnervensystem eine neue Kraft hinzutritt, oder wenigstens, dass die zugeleitete Kraft umgewerthet wird, indem man behauptet, dass in den motorischen Ganglienzellen

durch den auf der sensiblen Bahn eintretenden Reiz ein qualitativ anderer (und auch stärkerer) Strom, der motorische Impuls, erzeugt und centrifugal zum Muskel fortgeleitet wird. Dass dies in der Ganglienzelle nicht geschehen kann, habe ich durch mein Isolationsexperiment erwiesen; ich glaube aber, dass überhaupt die Annahme eines neu auftretenden, qualitativ vom zugeleiteten verschiedenen Stromes unnöthig ist. Wir wissen, dass durch kleine Anstösse ausserordentlich grosse Kraftmengen ausgelöst werden können, dass durch ein kleines galvanisches Element eine grosse Menge Dynamit zur Explosion, durch den Flügelschlag einer Krähe eine mächtige Lawine zum Rollen gebracht werden kann. Warum sollen wir annehmen, dass im Centralnervensystem die kleine Energiemenge, welche durch einen receptorischen Nerv zugeführt wird, hier eine grössere Energie auslöst, die dann ihrerseits erst den Muskel in Thätigkeit setzt? Da gar keine Veranlassung vorliegt anzunehmen, dass im Elementargitter eine neue Kraft auftritt und die eintretende Kraft umgewerthet wird, so ist es viel wahrscheinlicher, dass die geringe Energiemenge, welche durch receptorische Fasern der Centralsubstanz zugeführt wird, im Elementargitter sich auf motorische Elemente vertheilt, durch diese den Muskeln zugeführt wird und erst hier, bis wohin sie qualitativ unverändert gelangt, die grosse Energie der Muskelcontraction auslöst.

Beim Aufhören des Reizes oder mehr oder weniger später findet eine *Restitutio ad integrum* statt, die *Flectoren* erschlaffen ganz oder fast ganz, und die *Extensoren* treten in Action. Die Extremität (hier die Antenne) gelangt wieder in die Ruhestellung. Wodurch wird dies ausgelöst? Ich glaube allein durch das Aufhören des Reizes. Das Aufhören eines Druckes auf die Receptions-haare, einer Belichtung des Auges u. s. w. muss genau so als Reiz wirken (was ja auch bekannt ist), wie die Unterbrechung eines constanten Stromes; und ebenso wie etwa das Loslassen des Gummiballes bei einem photographischen Objectivverschluss das Umgekehrte bewirkt, wie das Zusammendrücken desselben, so wird auch hier der Effect des Reizaufhörens umgekehrt wie der des Reizes selbst sein. Es werden die entgegengesetzten Primitivfibrillen in Action treten wie vorher. Statt der α -Fasern der *Flectoren* die

c-Fasern, statt der c_1 -Fasern der Extensoren etwa die h_1 -Fasern. (Ich muss hier übrigens, um Irrthümer zu vermeiden, bemerken, dass ich weit entfernt bin zu behaupten, dass die Vorgänge sich thatsächlich in dieser Weise und auf den gekennzeichneten Wegen abspielen. Ich will nur zeigen, wie sie sich auf Grundlage der Primitivfibrillen abspielen können. In Wirklichkeit ist ja die Mannigfaltigkeit der Fibrillenverbindungen viel grösser und damit wohl auch die Art und Weise des Functionirens viel complicirter.) Nur bei den Flectoren habe ich zwei Elemente gezeichnet um zu zeigen, (was auch sicher der Fall ist), dass sie im Neuropilum Antennarii II laterale (N. a. l.) (wie die Extensoren im Neuropilum Antennarii II mediale) unter einander in Verbindung stehen. Hier kommt es jedenfalls zu Stande, dass die motorischen Neurone einer Gattung unter einander in Coordination treten.

Die *Reflexschwelle* verlege ich in die receptorischen Neuropile, indem ich hier besondere Widerstände im Elementargitter nicht für unmöglich halte, aber auch sonst in den ganzen Weg von der Receptionsstelle zum Muskel. Bei jeder Kraft, welche fortgeleitet wird, geht auf dem Wege etwas verloren, je nach den Verhältnissen der Umgebung und den inneren Verhältnissen des Leiters mehr oder weniger (Schwanken in der Höhe der Reflexschwelle bei ein und demselben Thier und mehreren Exemplaren). Wenn der Reiz also sehr gering ist, so gelangt er gar nicht bis zum Ziel, dem Muskel, oder trifft hier so schwach ein, dass er ihn nicht mehr erregen kann. Im Elementargitter wird aber nun die Kraftmenge, welche durch die receptorischen Primitivfibrillen zugeleitet wird, nicht nur auf eine einzelne motorische Bahn übergeleitet, sondern sie vertheilt sich mit der Auflösung in Elementarfibrillen auf die motorischen Neurone der verschiedensten Systeme und auch auf Commissurelemente. Vermuthlich werden nun die Elementarfibrillenübergänge zu den motorischen Bahnen hin (sei es direct oder nach Durchwanderung von Commissurelementen), deren Muskeln auf äussere Reize sehr leicht reagiren, deren Schwellenwerth also niedrig ist (wie z. B. die ersten Antennen), sehr viel zahlreicher sein, als zu den träger reagirenden. Wie ich schon anfangs angegeben, halte ich es aber für wahrscheinlich, dass auch die Fibrillengitter in den Ganglienzellen hierbei eine Rolle spielen, indem durch die Fibrillen f des Schemas (Taf. XVII, Fig. 3) recep-

torische Reize zu den Zellen gelangen, hier auf die *g*-Fibrillen übergeleitet werden, welche dann im Muskel eine contractions-hemmende Wirkung hervorrufen.

Da die Primitivfibrillen eine organische Substanz sind und bei der Thätigkeit, d. h. wenn sie Reize leiten, sich abbrauchen müssen, so ist es nicht wunderbar, dass nach oftmaliger Reizung eine Verschlechterung der Leitung, eine Erhöhung der Reflexschwelle, eine Ermüdung eintritt, und dass sie sich bei der Ruhe wieder erholen, indem die verbrauchten Stoffe durch das Blut fortgewaschen und neue Stoffe aufgenommen werden. — Wie ich gezeigt, ist auch die Summirung der Reize, für welche Erscheinung man in erster Linie immer die Ganglienzellen in Anspruch genommen hat, noch möglich nach Ausschaltung der Ganglienzellen. Wir müssen uns also vorstellen, dass auch sie allein im Bereich der Primitivfibrillen zu Stande kommt, ohne dass ein Sammeldepot für die einzelnen Reize besteht. Wir werden annehmen müssen, dass der erste Reiz den Weg bis zu einem gewissen Punkt bahnt, so dass der zweite den Weg mit weniger Kraftverlust durchläuft, und schliesslich der dritte oder vierte mit genügender Energie zum Muskel gelangt.

In ähnlicher Weise haben wir uns das Zustandekommen der einfachen Reflexe an anderen Orten des Nervensystems vorzustellen. Ehe ich auf diese näher eingehe, muss ich auseinandersetzen, welche Neurone ich für motorisch, welche für receptorisch, welche für verbindende (Commissurelemente) halte. Diejenigen Elemente, welche bestimmt von der Peripherie her Reize dem Nervensystem zuführen, sind zunächst die schon betrachteten Fasern des Tegumentarius, ein Theil der Fasern des Antennarius secundus, die Fasern des Otocystenbündels des Antennarius I (4. Taf. XXVII *an*, *an*₂ und *an*₃) und die sich T-förmig im Bauchmark verzweigenden Elemente (4. Taf. XXV *s*₁). Für sie ist typisch, dass sie mit keinen Ganglienzellen des Centralnervensystems in directer (grober) Verbindung stehen, und dass sie alle nur in einem ganz beschränkten Gebiet des Neuropils sich aufzweigen, dass sie nicht zu den motorischen Neuronen hingehen, sondern, dass die motorischen Neurone Verzweigungen in ihr Verzweigungsgebiet senden. Die Verzweigungen der receptorischen Fasern sind also immer auf ein Neuropil eines Ganglions (oder mehrerer Ganglien bei dem receptorischen Bauchmark-

elemente s_1) beschränkt; sie lösen sich an diesen Stellen in viele und feine Zweige auf, ohne stärkere Aeste abzugeben (wie unvollkommen gefärbte motorische oder Commissurelemente immer thun). Dies Verhalten ist so typisch, dass es als diagnostisches Mittel gelten darf. — Es fehlen noch diejenigen receptorischen Elemente, welche von den tangoreceptorischen Endorganen der ersten Antenne und des Augenstiels kommen. Aus dem anatomischen Befund der Präparation geht für die ersteren hervor, dass sie in dem einen (nicht von der Statocyste kommenden) Bündel des Antennarius I verlaufen müssen, für die letzteren lässt sich durch die Nervendurchschneidungsversuche (4. Seite 540) zeigen, dass sie zum grössten Theil, wenn nicht alle, im Opticus enthalten sind. Mit dem erwähnten Bündel des Antennarius I treten nun Fasern in's Gehirn, welche sich inmitten des Neuropilum Antennarii I mediale schnell in feine Zweige auflösen und mit keinen Ganglienzellen in demonstrirbare Verbindung treten (4. Taf. XXVII an_4 . An einer Stelle steht hier fälschlich an_5 statt an_4). Ich halte also diese für die receptorischen Elemente der ersten Antenne.

Beim Opticus ist es bei der grossen Anzahl von Fasern, welche sich in so verschiedener Weise im Gehirn verzweigen, schwieriger zu entscheiden, welche der Tangoreception dienen. Wie bekannt und besonders durch die schöne Untersuchung von Parker (8) erwiesen ist, gehen die Fasern der Retina nicht direct zum Gehirn, sondern passiren erst im Augenstiel drei Ganglien, d. h. die Eindrücke, welche die Retina empfängt, werden bereits hier nach bestimmten Principien geordnet. In Folge dessen sind die Opticusfasern keine eigentlichen Receptionsfasern, sondern es sind Ausläufer von Commissurelementen. So verzweigen sie sich denn auch ganz nach Art dieser, sie treten in Beziehung zu mehreren Neuropilen. Nur einige wenige dieser, nicht mit im Gehirn gelegenen Zellen in Verbindung stehenden Fasern verzweigen sich nach Art receptorischer Elemente, das sind die Fasern o_8 und o_{19} (4. Taf. XXVI) und o^7 (Taf. XXVIII). Da diese letzteren nur in geringer Anzahl vorhanden zu sein scheinen und sich in einer Gegend verzweigen, in welche, so weit es nachzuweisen war, keine Zweige motorischer Elemente gehen, so bleibt nur o_8 und o_{19} für diejenigen übrig, welche die Berührungsreize vom Augenstiel dem Gehirn zuleiten.

Für die motorischen Elemente müssen wir die Forderung

aufstellen, dass sie mit Zellen im Centralorgan zusammenhängen, dass sich ihre Verzweigungen auf mehrere Neuropile erstrecken, und dass sie durch einen peripheren Nerv eine Faser entsenden. Dies geht einmal aus der Form derjenigen Elemente hervor, welche Allen (3) direct zu Muskeln verfolgen konnte. Zweitens spricht mein Experiment der Fortnahme der *Cellulae angulares* (4. II. Seite 633) dafür. Die Axenfortsätze dieser Zellen verhalten sich alle in der gleichen Weise, sie verzweigen sich in mehreren Neuropilen (4. Taf. XXVII, Fig. 1 und Taf. XXVIII, ant. II) und geben je eine periphere Faser in den *Antennarius II.* Nach Fortnahme dieser Zellen erlischt nach einigen Tagen die Function der *Flectoren* der 2ten Antenne, die zugehörigen Elemente müssen also motorisch sein. Drittens muss es daraus gefolgert werden, dass der *Oculomotorius*, welcher wahrscheinlich rein motorisch ist, nur Elemente von den erwähnten Qualitäten führt. Ausser der Erfüllung dieser anatomischen Forderungen muss aber noch der physiologische Nachweis geführt werden, dass derjenige Nerv, durch den die periphere Faser das Centralnervensystem verlässt, wirklich motorische Qualitäten enthält, d. h. es muss gezeigt werden, dass nach seiner Durchschneidung eine Lähmung, und auf Reizung seines peripheren Stumpfes ein motorischer Effect in seinem Ausbreitungsgebiet eintritt. Danach sind alle diejenigen Elemente, welche ich in den Tafeln der ersten Mittheilung (4. Taf. XXV—XXIX) roth gezeichnet habe, motorisch; zweifelhaft ist es nur von dem Bauchmarkelement m_4 (4. Taf. XXV, Fig. 2), weil es sich nachweislich nur in einem Neuropil verzweigt und von dem (lediglich aus technischen Rücksichten roth gezeichneten) Gehirnelement m (4. Taf. XXVI), da die periphere Faser in eine Commissur und nicht in einen peripheren Nerv tritt. Dagegen muss das Element o_3 (4. Taf. XXVII, Fig. 1) sicher als ein motorisches Element angesehen werden, weil es als einziges von allen Opticuselementen die erwähnten anatomischen Forderungen erfüllt, die motorische Qualität des Opticus aber durch das physiologische Experiment sicher gestellt ist (4. Seite 542).

Die einfachen Reflexe der 2ten Antenne wurden bereits als Paradigma besprochen. Hier ist nur noch wenig hinzuzufügen. Ein Reflex der 2ten Antenne tritt bei geringeren Reizen nur ein (4. S. 493) auf Berührung der Antenne selbst und der Kopfhaut und zwar immer nur einseitig. In Uebereinstimmung damit finden wir

nur directe Verbindungen der motorischen Elemente mit dem receptorischen Neuropil der zweiten Antenne und der Kopfhaut der gleichen Seite (4. Taf. XXVI und XXVII). Eine Coordination zwischen den Bewegungen beider zweiten Antennen existirt nicht, daher auch keine directe Verbindung der motorischen Neurone beider Seiten.

Von den motorischen Elementen der ersten Antenne ist mir nur eine Art genauer bekannt geworden und diese auch nicht vollständig (4. Taf. XXVIII *an*₅). Jedenfalls existirt aber noch eine andere Art mit Zellen im seitlichen unteren Zelllager. Die Elemente *an*₅ sind jedenfalls die Flectoren, da bei der Längsspaltung des Gehirns (4. II. S. 612 und folgende) immer nur eine Schädigung der Flectoren der ersten Antenne gefunden wurde, woraus gefolgert werden muss, dass das Flectoren-Neuropil in der Nähe der Mittellinie liegt. Reflexe treten hier auf viele Reize ein, der Weg derselben kann aber nur für wenige demonstirt werden. (Berühren der Antenne selbst: Reflexbogen im Neuropilum Antennarii I mediale. Berühren der Kopfhaut: Reflexbogen im Neuropilum tegumentarii inferius. 4. Tafel XXVIII). Beziehungen in den Bewegungen der ersten Antenne zu den Statocysten existiren nicht, und so ist auch eine Verbindung mit den Statocysten-Neuropilen (4. Taf. XXVIII) nicht nachweisbar.

Einfache Reflexe der Augen. Sie bestehen in der Einklappung und der Vorstreckung des Augenstiels durch die Flectoren und Extensoren. Diese Bewegungen fallen fort nach Durchschneidung des Oculomotorius; es müssen also in diesem die betreffenden motorischen Elemente gesucht werden. Ich habe in diesem Nerven zwei Arten von motorischen Elementen darstellen können (4. *ocm*₁ und *ocm*₂ Taf. XXVI u. Taf. XXVII, Fig. 1 u. 2). *ocm*₁ hat seine Zelle im seitlichen, unteren Zelllager und verzweigt sich mehr lateral, besonderes im Neuropilum oculomotorii laterale, *ocm*₂ verläuft zur Mitte, verbreitet sich hier hauptsächlich im Neuropilum oculomotorii mediale und steht mit Zellen der Cellulae inferiores mediales (?) in Verbindung. Ich habe nun gezeigt, dass den Elementen *ocm*₂ die flectorische Function zukommt, den Elementen *ocm*₁ die extensorische (4. II. S. 621). Bei den Augenbewegungen ist eine Correlation zwischen beiden Seiten offenbar. So sehen wir denn auch innige Verbindungen der motorischen Neurone beider Seiten besonders bei den

Flectoren. (Ich komme später darauf zurück.) Als Punkt, wo die Correlation der einzelnen Flectorenelemente untereinander und der einzelnen Extensorenelemente untereinander stattfindet, nehme ich das Neuropilum oculomotorii mediale und laterale an. Verbindungen zwischen beiden Arten, durch die die Entspannung der Extensoren bei der Beugung und der Flectoren bei der Ausstreckung vermittelt wird, konnten mit Sicherheit nur an einer Stelle demonstriert werden (Taf. XXVIII, Fig. 2).

Reflexe der Augen finden statt:

1. Auf leichten Reiz des Augenstiels einseitig, bei starkem beiderseits. Zuleitende Fasern o_{19} und o_8 . Der Reflexbogen ist hier leicht ersichtlich. Der Reflex des gekreuzten Auges tritt später und bei stärkerem Reiz ein; es muss daher angenommen werden, dass die Primitivfibrillenleitungen zu den Verzweigungen der motorischen Elemente im gleichseitigen Neuropil zahlreicher sind als im gekreuzten (4. Taf. XXVI).

2. Auf Lichtreiz. Zum Zustandekommen dieses Reflexes können alle diejenigen Opticuselemente in Anspruch genommen werden, welche sich im Neuropilum optici anterius superius verzweigen und die Opticuselemente o_{18} und o_{21} , welche sich im Neuropilum oculomotorii mediale verzweigen.

3. Auf Reiz der ersten Antenne. Hier ist nur eine Verbindung der Extensoren mit dem Neuropilum Ant. I, med. zu constatiren (Taf. XXVII, Fig. 2).

4. Auf Reiz der zweiten Antenne. Verbindungen der Flectorenelemente und der Extensorenelemente mit dem Neuropilum Ant. II, posterius (Taf. XXVII, Fig. 2 u. Taf. XXVI).

5. Auf Reiz der Kopfhaut. Verbindungen der Flectorenelemente mit dem Neuropilum tegumentarii superius aber auch mit den Tegumenteriusfasern, welche sich im Neuropilum oculomotorii mediale aufsplitteln (Taf. XXVII, Fig. 2). Verbindungen der Extensorenelemente mit dem Neuropilum tegumentarii (Taf. XXVI).

Hier noch eine zoologische Nebenbemerkung: Das Auge verhält sich in Bezug auf die motorische Innervierung genau wie eine Extremität. Der motorische Nerv findet seine Hauptendstätten in zwei gut abgesetzten Neuropilen, einem lateralen und einem medialen. Ihnen gehört ein laterales und ein mediales Zellpaket zu u. s. w. Ich glaube daher, dass dieser Befund ein wichtiger Beweis dafür ist, dass die gestiel-

ten Augen der Arthropoden einem Extremitätenpaar entsprechen.

Einfache Reflexe der Thoraxextremitäten. Ich meine hier zunächst nur die Anziehung eines Beines und wieder Streckung auf Reiz des Beines selbst oder eines mehr entfernten. Um über die Reflexe der Bauchmarksorgane Näheres herauszubekommen, unternahm ich eine Untersuchung an *Astacus fluviatilis* und an anderen Arthropoden, da hier dem Bauchmark operativ besser beizukommen war, als bei *Carcinus*. Die Resultate dieser Untersuchung habe ich in einer eigenen Arbeit (Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden [9]) publicirt. Aus dieser Untersuchung geht hervor, dass jede Ganglienhälfte Centrum für die Flexion und Extension der zugehörigen Extremität ist und dass der einfachste Reflex, die Anziehung der Extremität auf Reiz derselben und das nachherige wieder Ausstrecken ebenfalls dort zu Stande kommt. (Dies wird in gewissen Grenzen durch die Versuche am Bauchmark von *Carcinus* [4. Seite 637] bestätigt.) Wir finden anatomisch, dass in jeder Ganglienhälfte mindestens zwei Arten von motorischen Elementen vorhanden sind (4. Tafel XXV, Fig. 3, m_1 u. m_2), von denen wir die eine für flectorisch, die andere für extensorisch halten mögen, wir finden ferner, dass in jedes Ganglion receptorische Fasern (s_1) eintreten, welche sich rein einseitig in engumgrenzten Neuropilen verzweigen. Nach dem Vorhergesagten ist also die Art und Weise des Zustandekommens dieser Reflexe leicht verständlich.

Ich konnte nun bei *Astacus* zeigen, dass nach Durchschneidung der Quercommissur eines Ganglions bei Reiz irgend einer Extremität alle Beine mit einer Bewegung antworteten mit Ausnahme desjenigen gekreuzten Beines, dessen Quercommissur durchschnitten war. Ich zog hieraus folgenden Schluss (9):

„Die Quercommissuren eines jeden Ganglions sind der einzige Weg, auf dem ein Reiz von der Reizseite auf die andere übertragen werden kann.“

Es stimmt dies mit der anatomischen Untersuchung gut überein. Die Reize, welche von der Peripherie zugeleitet werden, werden im Bauchmark rein einseitig durch die receptorischen Fasern fortgeleitet (4. Tafel XXV, Fig. 3 s_1). Da jedes motorische Neuron nur durch die quere Commissur desselben Ganglions

einen Ast auf die gekreuzte Seite in das receptorische Neuropil sendet (4. Tafel XXV, Fig. 3, m_1 und m_2), so muss die Möglichkeit der Reizübertragung bei Eintritt des Reizes auf der gekreuzten Seite nach Durchschneidung der queren Commissur ausgeschlossen sein. Wir sehen, dass die vielen vorhandenen Commissurelemente, welche mit Umgehung der durchschnittenen Quercommissur eine Verbindung herstellen könnten, nicht im Stande sind, dies zu thun.

Was ich bisher besprochen, sind einfache Reflexe, d. h. Reflexe, welche wir uns allein auf der receptorisch-motorischen Bahn zu Stande kommend vorstellen können und, wie ich beim Paradigma: der 2. Antenne, gezeigt habe, vorstellen müssen. Vielleicht gehören hierhin auch noch ein Theil der Putz- und Abwehrbewegungen, vor allem aber der Reflex der Autonomie, auf die ich nicht weiter eingehen will. Bei allen übrigen Reflexen führen entweder eine ganze Anzahl von Extremitäten unter einander coordinirte Bewegungen aus, oder die Reflexe werden von Organen ausgeführt, welche mit dem Reizorte in keiner directen receptorisch-motorischen Verbindung stehen. Für diese complicirten Reflexe muss die Vermittlung von Commissurelementen, die ich in grosser Anzahl im Gehirn und Bauchmark auffand, in Anspruch genommen werden. Welche in jedem Fall in Function treten, lässt sich zum Theil aus den Resultaten der von mir ausgeführten Operationen erschliessen. Die Commissurelemente spielen dabei aber nach meiner Ansicht keine besonders hochstehende Rolle. Sie thun weiter nichts, als dass sie die Reize, welche auf einer oder mehreren receptorischen Bahnen zugeleitet werden, umgruppiren und auf die verschiedenen motorischen Bahnen vertheilen.

Die complicirten Reflexe.

1. Der Gang.

Ich habe ausführlich beschrieben, dass das normale Thier meistentheils rein seitlich geht, und dass ihm hierzu vier verschiedene Gangarten zur Verfügung stehen, dass daneben aber auch noch bisweilen der Gang der Makruren, nämlich Vorwärts- oder Rückwärtsgang, vorübergehend beobachtet wird (4. Seite 500). Nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren fällt die Möglichkeit des Seitenganges ganz fort (4. II. Seite 593), dagegen

bleibt der Vorwärtsgang bestehen, wird aber durch den Eintritt verschiedener anderer Complicationen, auf die ich später eingehen werde, stark beeinträchtigt. Jedenfalls konnte aber mit Sicherheit gezeigt werden, dass der Vorwärtsgang noch ausführbar ist, während vom eigentlichen Brachyurengang, dem Seitwärtsgang, jede Spur fehlt. Bei den makruren Decapoden, den ich untersuchte, nämlich bei *Astacus fluviatilis*, wird der hauptsächlich ausgeführte Vorwärts- und Rückwärtsgang zwar nach Ausschaltung des Gehirns verändert, aber er wird noch in deutlicher Weise ausgeführt (9. Seite 461). Durchschneidet man bei diesem Thier eine Schlundcommissur, so ist es im Stande noch gerade vorwärts zu gehen, ebenso wie alle andern Arthropoden, bei denen die Ortsveränderung in der Längsaxe des Körpers geschieht (9. Seite 467). Es kommt daneben ein mehr oder weniger hoher Grad von Kreisgang nach der gesunden Seite vor, aber dieser ist, wie ich zeigen konnte, nicht eine nothwendige Folge der Operation und ist, wo er auftritt, auf die fehlende Hemmung der Beine der operirten Seite vom Gehirn her zurückzuführen (9. Seite 541). Anders ist es bei *Carcinus*: Durchtrennt man hier die Schlundcommissur einer Seite, so tritt immer Kreisgang ein und zwar immer im selben Sinne (bei Operation links im Sinne des Uhrzeigers, bei Operation rechts im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers). Die Beine der operirten Seite sind ganz unfähig seitwärts zu schreiten, sie arbeiten immer vorwärts. Der Kreisgang kann hier nicht auf eine verlorengegangene Hemmung der einen Beinseite bezogen werden; wir haben es vielmehr mit einer richtigen Zwangsbewegung zu thun.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass im Bauchmark der Brachyuren dieselben Gangcoordinationen localisirt sind, welche sich bei den in der Längsaxe des Körpers sich bewegenden Arthropoden, speciell bei ihren Vorfahren, den Makruren, dort finden, und dass das, was die Brachyuren vor ihnen voraus haben, was sie neu hinzuerworben haben, nämlich der Seitwärtsgang, im Gehirn zu Stande kommt.

Ich habe nun gefunden, dass der Vorwärtsgang, welcher nach Fortnahme des Gehirns bei *Carcinus* noch fortbesteht, ebenso wie bei *Astacus* vollkommen verschwindet, wenn man die Beinganglien von den Mundganglien trennt (4. II. Seite 637 und 9. Seite 471). Es geht hieraus hervor, dass die Gangcoordinationen

(soweit sie den Vorwärtsgang angehen) in den Mundganglien zu Stande kommen. Hier liegen in der That eine grosse Anzahl complicirter Commissurelemente (4. Tafel XXV, Fig. 2 u. 3), und diesen müssen wir wenigstens zum Theil diese Rolle zuschreiben. Es liegen auch in den Beinganglien eine Anzahl von Commissurelementen, und diese mögen beim Zustandekommen von Gangreflexen mit thätig sein; sie sind aber nicht fähig, sie allein zu bewerkstelligen. — Nach einseitiger Durchschneidung der Längscommissuren zwischen zwei Beinganglien (9. Seite 475 und 4. Seite 638) betheiligen sich die auf dieser Seite hinter der Durchschneidungsstelle gelegenen Extremitäten am Gange nicht, während die Beine der gesunden Seite sich in unveränderter Weise bethätigen. Nach Durchschneidung einer oder mehrerer Quervercommissuren von Beinganglien (9. Seite 477 und 4. V. Seite 638) ist der Gangmodus kaum verändert. Es muss daraus gefolgert werden, dass die coordinirten Gangimpulse vom Centrum, den Mundganglien, aus rein einseitig zu den Beinganglien geleitet werden, dass nicht die Quervercommissuren der Beinganglien die Gangimpulse auf die gekreuzte Seite leiten können, und dass die Coordination zwischen rechts und links ganz oder wenigstens in der Hauptsache schon in den Mundganglien zu Stande kommt. (Beziehungsweise im Gehirn beim Seitwärtsgang.)

Wir haben gesehen, dass bei der Durchschneidung einer Schlundcommissur in Bezug auf den Bewegungsapparat vier Veränderungen zu Stande kommen, nämlich auf der operirten Seite 1) eine Schwächung der Muskulatur, 2) ein Ueberwiegen der Flectoren über die Extensoren, 3) die Unmöglichkeit des Seitwärtsganges und alleiniges Fortbestehen des Vorwärtsganges (in Folge dessen Kreisgang) und 4) auf der gekreuzten Seite eine Vermehrung und Verkleinerung der Schritte beim Gang nach der operirten Seite (4. II. Seite 602). Die Ursache dieser Veränderungen kann durch die Operationen am Gehirn auf den Fortfall der nervösen Verbindungen mit bestimmten Theilen desselben zurückgeführt werden.

1. Die Schwächung der Muskulatur der operirten Seite findet, wenn auch nicht in so hohem Maasse, statt, wenn man die Statocyste (Otocyste) derselben Seite (bei unversehrter Commissur) extirpirt hat (4. S. 533). Es ist wahrscheinlich, dass zu der

Herabsetzung, welche die Fortnahme dieses peripheren Receptionsorgans schafft, noch im Centralorgan etwas hinzukommt. Da die Exstirpation des einen Globulus, welcher die eine centrale Endstätte der Statocysten-Fasern ist, keine Herabsetzung der Muskelkraft hervorruft, so muss die andere Endstätte, das Neuropilum Antennarii I laterale (4. Taf. XXVIII, Nr. Ant. I lat. und diese Arbeit Schema Taf. XVII, Fig. 5) dafür in Anspruch genommen werden. Der dauernde Reiz, den wir im Sinne Ewald's (10) von der Statocyste ausgehend annehmen müssen, wird durch die Fasern an_3 dem Gehirn zugeleitet und durch die einzigen von hier zum Bauchmark ziehenden Fasern cz_3 auf die Beinganglien und direct oder indirect auf die Beinmuskulatur übertragen (Taf. XVII, Fig. 5 roth ———). Dynamisch bietet dieser Ausfall an Muskelkraft der Erklärung grosse Schwierigkeiten, da man nicht gut einsehen kann, wie der Ausfall eines continuirlich erfolgenden Reizes mit einem Schlage die Wirkung der Muskeln schädigen kann.

2. u. 3. Das Ueberwiegen der Flectoren über die Extensoren und der Fortfall des Seitwärtsganges (bei Durchschneidung einer Commissur auf derselben Seite, bei Durchschneidung beider Commissuren auf beiden Seiten) konnte auf ein und denselben Theil des Gehirns zurückgeführt werden. Nach Abtragung der gesammten Cellulae superiores mediales tritt immer starke Krümmung der Beine ein. Der Seitwärtsgang wird unmöglich, und nur Vorwärtsgang ist ausführbar (4. II. S. 625). Es geht hieraus hervor, dass irgend welche Zellen dieses Zellpolsters hierbei eine Rolle spielen. Bei einseitiger Abtragung der Zellen traten die Erscheinungen nur in der gleichen Thoraxhälfte auf, genau wie bei der Durchschneidung der Schlundcommissur dieser Seite (4. II. S. 627). Hier liess sich deutlich nachweisen — was bei der Fortnahme auf beiden Seiten wegen der lang andauernden allgemeinen Gehirnerscheinungen nicht möglich war —, dass der Fortnahme der Ganglienzellen die Krümmung der Beine und der Kreisgang nicht direct folgt, sondern dass sie erst im Laufe des zweiten und dritten Tages nach der Operation allmählich auftreten. Es geht daraus hervor, dass nicht in den Ganglienzellen die nach ihrer Fortnahme ausfallenden Correlationen zu Stande kommen, sondern in andern Theilen der betreffenden Neurone, welche noch einige Zeit, aber nicht auf die Dauer ohne die Zellen

functioniren können. Da nun schon ein kleiner, querer Schnitt mit einem kleinen Messerchen in das Neuropilum optici anterius superius genügt, um dieselben Erscheinungen sofort hervorzurufen (eine Operation, die ich noch nicht beschrieben habe), so müssen in diesem Neuropil für die postulirten Commissurelemente wichtige Verzweigungen liegen. Die Fortnahme der Globuli, wenn sie gut ausgeführt ist, hat keine ähnlichen Erscheinungen zur Folge, sie haben also mit diesen Correlationen nichts zu thun (4. II. S. 622). Auch nach Spaltung des Gehirns treten keine Folgen der bezeichneten Art auf (4. II. Seite 612 und folgende). Hieraus geht hervor, dass zum Zustandekommen der Coordinationen des Seitwärtsganges und der richtigen Beinhaltung eine quere Verbindung beider Seiten der Theile, in denen sie nachweislich zu Stande kommen, nicht nothwendig ist. Die Commissurelemente, welche diesen Correlationen vorstehen, müssen also rein einseitig im Gehirn sich ausbreiten, müssen sich im Neuropilum optici anterius superius verzweigen und ihre Zellen unter den Cellulae superiores mediales liegen haben. Ob sie continuirlich durch das ganze Gehirn laufen oder noch eine Aufspaltung erfahren, kann nicht festgestellt werden; daher können dieser Function sowohl die Elemente cz_3 wie die Elemente c_{17} (4. Taf. XXIX) diese letzteren dann in Verbindung mit den Elementen cb_5 (4. Taf. XXVII), oder andere bisher nicht dargestellte Commissurelemente vorstehen. (Siehe die gewellten rothen Neurone im Schema Tafel XVII, Fig. 5). Da der Seitwärtsgang sowohl vom Kopf her (z. B. durch Belichtung) als auch vom Thorax her eingeleitet und beeinflusst werden kann, so muss das zum Seitwärtsgang nothwendige Neuropilum optici anterius superius Zuleitungen von den Augen (welche in genügender Menge bekannt sind) und vom Thorax erhalten.

4. Die Vermehrung der Schritte auf einer Seite beim Seitwärtsgang (resp. Kreisgang) nach der anderen Seite kann ausser durch Durchschneidung einer Schlundcommissur noch auf zwei Arten in ganz derselben Weise erzeugt werden, durch Exstirpation der Statocyste und durch Exstirpation des Globulus derselben Seite (also Gangincoordination auf der linken Seite bei Rechtsgang ist zu erzeugen durch Durchschneidung der rechten Schlundcommissur (4. II. Seite 607), Fortnahme der rechten Statocyste (4. S. 531) oder Exstirpation des rechten Globulus (4. II.

S. 623)). Beim Gang nach der operirten Seite arbeiten beide Beinseiten normal und coordinirt. — Bei Fortnahme beider Statocysten oder beider Globuli tritt die Gangincoordination auf beiden Seiten ein, eine Vermehrung der Schritte bei Rechtsgang auf der linken, bei Linksgang auf der rechten Seite. Es wird daraus geschlossen, dass die Beine der vorangehenden Seite den Takt angeben, da sie unter allen Umständen normale Schritte machen, während zur coordinirten Theilnahme der folgenden (schiebenden) Beine die Statocyste der vorangehenden Seite nothwendig ist. Der Einfluss, den die Statocyste hier beim Gang ausübt, wird zum Theil im Globulus verarbeitet (da die Exstirpation eines Globulus die gleiche Wirkung hat, wie die Fortnahme der gleichseitigen Statocyste), sicher aber auch noch in einem Theil der gekreuzten Gehirnseite, da die Spaltung des Gehirns von vorne bis zum Mittelloch genau denselben Effect hat, wie die Fortnahme beider Globuli oder beider Statocysten. Dieser Theil der gekreuzten Gehirnseite (der andere Globulus kann es nicht sein, da sonst nach Fortnahme eines Globulus beiderseits die Gangincoordination auftreten müsste) muss also mit dem Globulus durch Fasern verbunden sein, welche in den vorderen queren Gehirncommissuren verlaufen. Ueber seine Lage wissen wir sonst nichts. — Um es nochmal zusammenzufassen: Zum Zustandekommen der Correlation in der Schrittzahl beim Gang nach rechts ist das Zusammenarbeiten der rechten Statocyste, des rechten Globulus und eines Theils der linken Gehirnhälfte, welcher mit dem rechten Globulus durch eine quere, vor dem Mittelloch verlaufende Commissur verbunden ist, aber nicht der Globulus der anderen Seite ist, nothwendig; das Product dieser drei Organe wird den linken Beinganglien durch die rechte Schlundcommissur zugeleitet. (Ich erinnere hier daran, dass bei rechtsdurchschnittener Schlundcommissur eine Incoordination in der Zahl der rechten Schritte bei Linksgang nicht auftritt, aber hervorgerufen werden kann durch Exstirpation der linken Otocyste.) Diese Coordination in der Schrittzahl, welche man so gern einfach in die queren Commissuren der Beinganglien verlegen möchte, kommt also auf einem ganz complicirten Wege zu Stande. Wir müssen uns vorstellen, dass durch die ruckweise Bewegung des Körpers bei jedem Schritt der vorangehenden Beinseite, welche ja den Takt angibt, eine Zustandsänderung in der gleichseitigen Statocyste zu

Stande kommt, dass diese dem Globulus durch die Fasern an_1 oder an_2 (4. Taf. XXVIII) zugeleitet wird, hier im Verein mit einem Theil der gekreuzten Gehirnhälfte verarbeitet wird und schliesslich durch die Commissur der vorangehenden Seite zu den gekreuzten Beinganglien gelangt.

Sonderbar ist es nun, dass der motorische Effect des Ganges auf die Augenbewegungen ganz anderen Bedingungen sein Zustandekommen verdankt. Die Augen stellen sich bei eintretendem Gang immer in der Gangrichtung ein. Nach jedem Schritt bewegen sie sich etwas zur Normalstellung zurück und schlagen schnell am Anfang des neuen Schrittes wieder zur extremsten Seitenstellung (4. Seite 499). Nach dem Vorhergehenden wäre es nun wahrscheinlich gewesen, dass auch hierbei die Statocysten die vermittelnde Rolle spielen, vielleicht noch die Photoreception. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Weder Fortnahme der Statocysten, noch Schwärzung der Augen, noch beides zusammen schädigt die Augenbewegungen beim Laufen. Auch Fortnahme der Globuli und Längsspaltung des Gehirns führt keine Veränderung herbei. Dagegen lässt sich nachweisen, dass nach Durchschneidung einer Schlundcommissur diese Augenbewegungen auf beiden Seiten herabgesetzt sind, besonders aber auf der Durchschneidungsseite. Hieraus muss gefolgert werden, dass bei jedem Schritt ein Reiz von den Beinganglien zum Gehirn geleitet wird und hier die Augenbewegungen auslöst. Da die Bewegung des Auges auf der Durchschneidungsseite nicht ganz erlischt, so muss angenommen werden, dass diese Zuleitung entweder von dem zuleitenden Element direct oder durch Vermittelung anderer Elemente auf diese Seite übertragen wird. Dies wird dadurch bestätigt, dass bei Thieren, denen das Gehirn gespalten und die eine Schlundcommissur durchschnitten ist, nur Bewegung des Auges auf der intakten Seite beim Laufen eintritt. Da nach alleiniger Längsspaltung des Gehirns ein Ausfall nicht constatirt werden konnte, so muss angenommen werden, dass bei jedem Schritt von beiden Seiten her ein Reiz auf das Gehirn übertragen wird, und dass die quere Verbindung, die eben angenommen wurde, zum vollständigen Zustandekommen dieser Augenbewegungen nicht nothwendig ist. Den gestellten anatomischen Bedingungen entspricht das Element cz_5 (4. Tafel XXVII) (Schema Fig. 5, Tafel XVII), welches sich wenigstens in den Neuropilen,

in denen sich die Extensorenelemente der Augen verzweigen, reichlich aufsplittert. (Ein Beweis, dass es dieser Function vorsteht, kann natürlich nicht erbracht werden.)

2. Der Aufbäumreflex.

Wir haben gesehen, dass dieser Reflex noch auftritt, wenn die Schlundcommissuren durchschnitten sind (4. II. 594). Er zeigt danach dieselben Veränderungen wie der Gang, die Ruhelage und der Starrkrampfreflex; die Vollkommenheit ist gestört durch das Ueberwiegen der Beuger über die Strecker und durch die Schwäche der Muskulatur. Sein eigentlicher centraler Sitz ist jedenfalls aber das Bauchmark. Wie ich gezeigt habe, ist er ebenso wie der Gang, mit dem er in engem Zusammenhang steht, nicht nur vom Thorax, sondern auch durch Reize der Gehirngorgane auszulösen, besonders durch Lichtreiz. Wie bei mechanischer Reizung tritt er symmetrisch auf, wenn der Reiz auf beiden Seiten und in gleicher Stärke angesetzt wird, d. h. wenn beide Augen durch den Lichtreiz gleich stark getroffen werden, unsymmetrisch, wenn nur eine Seite gereizt wird, hier also nur ein Auge oder das eine Auge stärker als das andere betroffen wird. Das unsymmetrische Aufbäumen geht dabei meist Hand in Hand mit Flucht nach der ungereizten oder weniger gereizten Seite (4. Seite 508). Aus Versuchen, bei denen ein Auge verklebt wird, ging nun hervor, dass es sich bei diesem Aufbäumen auf photischen Reiz nicht um eine Perception der Lage, der Entfernung und der Bewegungsrichtung des bewegten Gegenstandes handelt, sondern eben nur darum, ob beide Augen oder ob das rechte oder linke vom Reiz betroffen wird. Es handelt sich also nur um die Zuleitung eines einfachsten Lichtreizes von gewisser Grösse. Bei Thieren, denen eine Schlundcommissur (die rechte) durchschnitten ist, tritt immer nur unsymmetrisches Aufbäumen ein (links stärker als rechts). Es konnte nun gezeigt werden (4. II. Seite 610), dass der volle Effect auf Lichtreiz eintritt bei photischer Reizung des linken Auges, dass dagegen bei demselben Reiz des rechten Auges nur ein geringer Reflex eintritt. Daraus muss gefolgert werden, dass der Lichtreiz durch Fasern auf das Bauchmark übertragen wird; welche von jedem Auge durch die gleichseitige und durch die ungleichseitige Schlundcommissur zum Bauchmark ziehen und, dass die gleich-

seitigen Fasern im Stande sind, den vollen Effect auszulösen, während die im Gehirn gekreuzten nur eine accessorische Bedeutung haben. Derartige direct vom Opticus durch die Schlundcommissuren in's Bauchmark ziehende Fasern sind nun thatsächlich darstellbar und ich glaube, dass man ihnen die bezeichnete Function zuschreiben darf (4. Tafel XXVIII, o_5 und o_6 , Schema Tafel XVII, Fig. 6, o_5 und o_6).

3. Der negative Phototropismus.

Der negative Phototropismus verschwindet 1) nach Schwärzung der Augen, 2) nach Herausnahme beider Globuli, aber auch schon fast vollständig nach Herausnahme eines Globulus, 3) nach Längsspaltung des Gehirns von vorne bis zum Mittelloch, 4) nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren (bei Durchschneidung einer erfährt er nur eine geringe Einbusse). (4. Seite 520, 4. II. Seite 622, Seite 617.) (Ein Verschwinden des negativen Phototropismus war auch bei *Astacus* und *Hydrophilus* durch Längsspaltung des Gehirns hervorzurufen [9. S. 465 und S. 522].) Ich glaube, dass der Weg, auf dem der negative Phototropismus zu Stande kommt, durch diese und die anatomischen Daten deutlich zu Tage tritt. Von jedem Opticus zieht nämlich ein starkes Faserbündel vor dem Mittelloch auf die gekreuzte Seite und hier in den Globulus (*Tractus optico-globularis*, 4. Tafel XXVI, Fig. 2 und Tafel XXIX, Fig. 2—5). Vom Globulus geht eine reichliche Faserbindung zum Bauchmark (*Tractus globulo-commissuralis* Tafel XXVI, Fig. 2). (Siehe die punctirten Fasern im Schema Tafel XVII, Fig. 6). Die Lichtreize werden also auf den gekreuzten Globulus übertragen, hier auf andere Fasern vertheilt und dem Bauchmark zugeleitet, wo dann die Beinganglien und die ganzen übrigen zum Bewegungsapparat gehörigen Theile des Nervensystems und weiterhin die Bewegungsapparate selbst in der Weise angeregt werden, dass sie von der Reizquelle (dem Licht) fort, den reizloseren Stellen (dem Schatten) zustreben. (Ich will übrigens nicht behaupten, dass der *Tractus optico-globularis* nur diesen Reflex vermittelt.)

4. Der Umdrehreflex.

Carcinus hat zwei Möglichkeiten sich aus der Rückenlage in die Bauchlage zurückzubringen; er kann sich über das Ab-

domen (und das ist beim normalen Thier das Uebliche) und über den Kopf umdrehen (4. S. 513). Die Ausführbarkeit dieses Reflexes in seinen beiden Formen ist ganz in den nervösen Organen des Bauchmarks gelegen (4. II. S. 594). Wir haben aber gesehen, dass durch verschiedene Operationen der Umdrehreflex in gewisser Weise beeinflusst werden konnte. Beim normalen Thier ist zum Zustandekommen des Umdrehreflexes dreierlei nöthig: 1) Der Körper muss auf der Ventralseite die Berührung mit dem Boden verloren haben, 2) die Dorsalseite des Thieres muss in Contact mit festen Gegenständen sein, 3) der Rücken muss dem Mittelpunkt der Erde zugewandt sein.

Bei einem Thier, dem beide Schlundcommissuren durchschnitten sind, ist zum Zustandekommen der Umdrehreflexe nur noch die Bedingung 1 und 2 zu erfüllen, die Bedingung 3 fällt fort. Hält man das Thier in Bauchlage vom Boden entfernt und legt ein Brettchen auf den Rücken, so werden die beiden letzten Beine reflectorisch auf den Rücken gelegt und machen auch Umdrehbewegungen (4. II. Seite 595). Dasselbe Phänomen finden wir bei Thieren, denen beide Otocysten fehlen, bei solchen, denen beide Globuli extirpirt sind, und schliesslich bisweilen bei Thieren, denen das Gehirn von hinten bis zum Mittelloch gespalten ist (4. Seite 524, 4. II. Seite 624 und Seite 620). Nach Exstirpation eines Globulus oder einer Statocyste tritt die Erscheinung nur auf einer und zwar der gleichen Seite ein. Da die Statocyste der peripherste Ort ist, von dem aus der Effect hervorgebracht werden kann, so ist er ihrem Ausfall allein zuzuschreiben. Die Beziehungen, welche zwischen dem Thier und der Anziehungskraft der Erde bestehen, finden hauptsächlich in den Statocysten statt, und nimmt man diese Organe fort, so verhält sich das Thier fast so, als ob es überhaupt keine nervösen Beziehungen zur Erde besässe. Es werden daher die Beine zur Umdrehstellung auf den Rücken gelegt, wenn nur die beiden anderen Bedingungen erfüllt werden, auch dann wenn das Thier sich in Bauchlage befindet, eine Umdrehung also nicht nöthig ist. Der Reiz, den die Anziehungskraft der Erde auf die Statocysten ausübt, wird zu zwei centralen Stationen fortgeleitet, zum Globulus und zum Neuropilum Antennarii I laterale; aber nur von der einen, dem Globulus, wird er zum Bauchmark und zwar durch die gleichseitige Schlundcommissur fortgeleitet, da die Fortnahme

dieses dieselbe Erscheinung hervorruft, wie Exstirpation der gleichseitigen Statocyste. (Dass auch das Neuropilum Antennarii I laterale Fasern von der Statocyste erhält, welche derartige Reize vermitteln, wird bei den Compensationsbewegungen bewiesen werden.) Bei dem ganzen Vorgang sind aber auch noch quere Fasern des Gehirns von Bedeutung, welche in den Quercommissuren hinter dem Mittelloch verlaufen. Ob sie beide Globuli miteinander verbinden oder jeden Globulus mit einem anderen Theil der gekreuzten Gehirnseite, bleibt dahin gestellt. (Die Elemente, welche bei dieser Leitung in Betracht kommen können, sind im Schema Tafel XVII, Fig. 7 auf der linken Seite zusammengestellt und zwar sind sie glatt ausgezogen.)

Ein normales Thier dreht sich aus der Rückenlage zur Bauchlage gewöhnlich über das Abdomen um, nur selten über den Kopf. Ein Thier, dem die Otocysten beide fehlen, dreht sich in der Regel über den Kopf um und fällt dabei gewöhnlich (besonders auf glatten Flächen) wieder hinten über, wenn es die Bauchlage erreicht hat. (Bei normalen Thieren geschieht dies nicht.) Für diese Bevorzugung der Umdrehung über den Kopf weiss ich keine Erklärung, doch kenne ich eine zweite Operation nach der sie ebenfalls auftritt, nämlich nach Spaltung des Gehirns in der Mittellinie von vorn bis zum Mittelloch (4. II. S. 619). Die so operirten Thiere zeigen aber nicht das häufige Hintenüberfallen nach beendeter Umdrehung, welche ohne Zweifel auf eine mangelnde Coordination der Bewegungen zurückzuführen ist. (Derartige Aenderungen der Bewegungscoordination nach Fortnahme statischer Apparate sind zuerst von Ewald genauer studirt worden [10].) Da dasselbe nach Durchschneidung der Quercommissuren hinter dem Mittelloch und nach Exstirpation der Globuli nicht auftritt, so muss gefolgert werden, dass diese Correlationen, welche von der Statocyste ausgehen, die zweite Station der Statocystennerven, das Neuropilum Antennarii I laterale passiren und von hier aus ungekreuzt direct auf das Bauchmark übertragen werden. Ich nehme dafür die Fasern an_3 und die Commissurelemente cz_3 (4. Tafel XXVIII) in Anspruch (siehe im Schema Tafel XVII, Fig. 7 rechts). Die Elemente cz_3 nahm ich schon für die Leitung des Statocystentonus beim Gang in Anspruch. Hier handelt es sich ja um nichts anderes. Nach dem, was wir von den Primitivfibrillen wissen, können wir aber sehr

wohl ein und dasselbe Element für mehrere Functionen in Anspruch nehmen, da es ja nichts weiter als ein Leitungskabel ist.

Die Bevorzugung des Umdrehens über den Kopf, auf die ich nach diesem Excurs zurückkomme, tritt nicht auf nach Fortnahme der Globuli. Sie muss also wohl zu Stande kommen durch den Fortfall von Statocystenreizen, welche dem Neuropilum Antennarii I laterale durch die Fasern an_3 (Schema Tafel XVII, Fig. 7) zugeleitet werden und von hier durch quere Commissuren, welche vor dem Mittelloch liegen, auf gekreuzte, vordere Theile des Gehirns übertragen werden. Die Elemente c_{13} (4. Tafel XXVII und Schema Tafel XVII, Fig. 7 gestrichelt) mögen hierbei eine Rolle spielen.

5. Die Compensationsbewegungen der Augen.

Bei diesen Bewegungen (4. Seite 497) spielen ausser den Flectoren und Extensoren des Augenstiels, deren Nervenfasern im Oculomotorius laufen, auch die Heber und Senker eine Rolle, welche vom Opticus aus innervirt werden (4. Seite 540) und zwar durch die Elemente o_3 (Tafel XXVII) (vergleiche Seite 422). (Die Heber und Senker des Auges, d. h. die Muskeln, welche das Auge dorsalwärts und ventralwärts bewegen, spielen natürlich auch bei den auf Seite 424 beschriebenen einfachen Reflexen eine Rolle. Es geht dies schon aus der anatomischen Thatsache hervor, dass sich ihre nervösen Elemente in all den receptorischen Neuropilen verzweigen, von deren peripherem Endpunkt aus eine Reaction der Augen hervorgerufen werden kann. Ich habe sie aber dort nicht weiter berücksichtigen zu müssen geglaubt, weil sie einerseits bei diesen Processen nur eine untergeordnete Rolle spielen und andererseits ihre Mitberücksichtigung die Darstellung zu sehr complicirt hätte.) Wir haben nun gefunden, dass die Compensationsbewegungen der Augen hauptsächlich von den Statocysten abhängig sind, da sie fast vollkommen nach deren Fortnahme verschwinden (4. Seite 522). Dass wir es hier mit einer Wirkung der Statocyste zu thun haben, welche allein durch die Anziehungskraft der Erde hervorgerufen wird, habe ich schon anfangs bewiesen (4. Seite 528 und folgende). Ausser den Statocysten ist aber auch den Augen selbst, insofern sie photorecipiren, eine Bedeutung beim Zustandekommen der Compensationsbewegungen zuzumessen (4. Seite 522). Schliesslich spielt noch ein

dritter Factor eine Rolle, auf den ich später komme. Da nach der Fortnahme der einen centralen Endstätte der Statocystenfasern, nämlich der Globuli, die Compensationsbewegungen nicht fortfallen, auch nicht geschwächt werden, so muss gefolgert werden, dass die hier wirkenden Einflüsse der Statocyste zu der anderen Endstätte der Statocystennerven, dem Neuropilum Antennarii I laterale geleitet werden (4. II. Seite 623).

Ich habe in dem Schema (Taf. XVII, Fig. 8) die motorischen Elemente der Augenbewegung, die Elemente der Statocystennerven, einige photoreceptorische Elemente und drei Commissurelemente c_{12} , c_{13} und cb_{10} zusammengestellt. Um alles in einer Figur darstellen zu können, habe ich die sich deckenden Neuropila optici anteriora superiora, medialis und inferiora hinter einander, das Neuropilum oculomotorii laterale, das von dem in der Figur fortgelassenen Neuropilum optici posterius überdeckt wird, neben das Neuropilum optici mediale gezeichnet. Der Globulus ist verkleinert und zur Seite gerückt, so dass das Neuropilum Antennarii I laterale zu sehen ist. Ocm_1 (roth gestrichelt) ist ein Extensorenelement, ocm_2 (roth punktirt) ein Flectorenelement, o_3 ein Element eines Hebers oder Senkers des Auges. (Die Verzweigungen der Elemente halten sich an die Resultate der anatomischen Untersuchung.)

Diese drei Arten motorischer Elemente stehen an verschiedenen Stellen mit einander in Connex. Alle haben Beziehungen zu photoreceptorischen Opticuselementen (o_{12} , o_{11} , o_{10} , o_{15} , o_7 , und o_{21}). Das Element ocm_1 und o_3 stehen direct mit dem Neuropilum Antennarii I laterale, dem Endpunkt der in Betracht kommenden Statocystenfasern, in Verbindung, die Flectorenelemente ocm_2 durch Vermittlung des (rechts gezeichneten) Commissurelements c_{12} (schwarz punktirt). Alle drei Elemente entsenden quere Fasern auf die gekreuzte Seite, so dass sie auch mit dieser in Verbindung stehen. Trotzdem nun alle Verbindungen vorhanden sind, welche für die Erklärung der Compensationsbewegungen nothwendig gefordert werden müssen, so sind doch diese Augenbewegungen allein auf dem Wege der receptorisch-motorischen Bahnen nicht möglich. — Die Durchschneidung der queren Verbindung der Flectorenelemente schädigt das Zustandekommen der Compensationsbewegungen sehr wenig (4. II. S. 620). Man wird daher gewiss annehmen dürfen, dass auch

die Durchschneidung der queren Aeste der Extensoren- und Heber-elemente, welche vor dem Mittelloch liegen, keinen allzugrossen Effect auf das Zustandekommen der Compensationsbewegungen ausüben wird. Trotzdem findet ein vollkommenes Verschwinden der Compensationsbewegungen statt, wenn man das Gehirn von vorne bis zum Mittelloch spaltet. Dass quere Verbindungen im Gehirn bei diesem Reflex eine grosse Rolle spielen, das war schon daraus zu erwarten, dass die Fortnahme einer Statocyste hauptsächlich das gekreuzte Auge in seinen Compensationsbewegungen schädigt. Da es gekreuzte Statocystenfasern nicht giebt, oder wenigstens sicher nicht in grösserer Anzahl, so mussten andere Elemente hierbei eine Rolle spielen. Diese müssen sich nun 1) im Neuropilum Antennarii I laterale, 2) in Neuropilen, in denen Opticusfasern sich aufsplintern, und 3) in Neuropilen, in die Aeste der drei Arten von motorischen Elementen der Augenmuskeln gehen, verzweigen. Diesen Bedingungen entsprechen die Elemente c_{13} (4. Taf. XXVIII und Schema Taf. XVII, Fig. 8). Ueber die Lage der Zellen dieser Elemente konnte etwas Genaueres nicht eruirt werden. Möglicherweise liegen sie unter den Cellulae superiores mediales und werden durch einen der Aeste, welche in das Neuropilum optici mediale gehen, mit solchen verbunden (s. im Schema Taf. XVII, Fig. 8 rechts). Thatsächlich kann demonstriert werden, dass zu diesem Neuropil Ausläufer von Zellen des vorderen Zelllagers hingehen. Sicher ist es aber absolut nicht, dass hier die Zellen der Elemente c_{13} liegen. Da nun nach Fortnahme des vorderen Ganglienzellpolsters, auf einer Seite oder auf beiden Seiten, die Compensationsbewegungen gleich nach der Operation noch zu Stande kommen können, dann aber verschwinden (4. II. Seite 627), so müssen hier Ganglienzellen von Elementen liegen, welche bei diesen Augenbewegungen eine *conditio sine qua non* sind. Es mögen dies die Elemente c_{13} sein — und ich nehme dies der Einfachheit halber an — aber, wie gesagt, bewiesen ist es nicht.

Wie ich anfangs gesagt, spielt nun ausser Einflüssen der Statocysten und der Augen noch ein dritter Factor eine Rolle beim Zustandekommen der Compensationsbewegungen, wenn dieselbe auch nur sehr gering sein mag: Nach Fortnahme beider Statocysten und Schwärzung beider Corneae war bei einigen Thieren noch eine geringe Compensationsbewegung zu constatiren

(4. Seite 522). Nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren stehen die Augen in Bauchlage nicht normal, sondern sind der Mittellinie mehr genähert und steiler aufgerichtet (4. II. Seite 591). Dem entsprechend sind auch bei Verlagerung der Axe des Thieres zum Horizont die Compensationsbewegungen verändert. Nach Durchschneidung einer Schlundcommissur vertheilen sich diese beiden Aenderungen der normalen Augenstellung auf beide Augen (4. II. Seite 603). Das rechte Auge (bei rechts durchschnittener Commissur) steht mehr der Mittellinie genähert, das linke ist steiler aufgerichtet. (Diese Fehler in der Augenstellung sind bei allen Compensationsstellungen wieder zu finden.) Es entspricht diese Stellungsänderung der Augen etwa der Compensationsstellung, welche die Augen einnehmen, wenn ein normales Thier links und hinten höher liegt, als rechts und vorne. — Wenn ein Thier horizontal liegt, so sind die Druckwirkungen an den Einsatzen der Beine und die Druck- und Zugwirkungen in den Gelenken (letzteres auch bei suspendirter horizontaler Lage) auf beiden Seiten gleich. Wird die Lage der Körperaxe zum Horizont verändert, so werden die bezeichneten Einwirkungen unsymmetrisch. Da die Reize, welche damit Hand in Hand gehen, sicher zur Reception gelangen, so sind auch auf diese Weise die Bedingungen eines absoluten aber gewiss nicht sehr feinen Gleichgewichtsorganes gegeben. Dieser Gedankengang ist ja bereits mehrfach ausgesprochen worden. Ich glaube nun, dass diese Reize auch zum Gehirn gelangen und hier die Rolle des dritten Factors bei den Compensationsbewegungen der Augen spielen. Sie fallen für die eine Seite nach Durchschneidung einer Commissur fort. Bei horizontaler Lage des Thieres deckt sich dann der Reizungsstand, welcher vom Bauchmark her dem Gehirn zugeführt wird, etwa mit dem einer links höheren Lage und so, meine ich, kommt die dauernd veränderte Augenstellung bei Thieren mit einer durchschnittenen Commissur zu Stande. Die Elemente, welche diese Zuleitungen vom Bauchmark bewirken, müssen, um auf die Compensationsbewegungen einwirken zu können, in innige Verbindung mit den Gebieten treten, in welchen diese zu Stande kommen. Diese Bedingung erfüllt das Element cb_{10} in vollem Maasse (Schema Taf. XVII, Fig. 8), indem es sich weitläufig im Neuropilum optici inferius verzweigt und auf beiden Seiten mit dem Element c_{13} , dem ich den Hauptan-

theil an den Compensationsbewegungen zuschreibe, in vielfache Verbindungen tritt.

Da jeder Lage des Körpers im Raum eine bestimmte Stellung der Augen zukommt, welche dauernd eingehalten und nach Unterbrechung der Augenstellung (durch Einziehung auf Reiz hin) immer wieder eingenommen wird, so muss angenommen werden, dass ein dauernder coordinirter Reiz auf die Augenmuskeln ausgeübt wird. Diesem Zweck mögen die directen Verbindungen der motorischen Neurone der Augenmuskeln mit den Neuropila Antennarii I lateralia dienen (siehe das Schema). Wird die Lage des Körpers verändert, so wird der Erregungszustand der in Betracht kommenden receptorischen Primitivfibrillen geändert, nämlich der Primitivfibrillen von Opticusfasern, Statocystenfasern und der Elemente cb_{10} . Diese Aenderung des Erregungszustandes wird durch die Elemente c_{13} gesammelt, geordnet und den verschiedenen motorischen Neuronen zugeleitet. (Um zu wissen, auf welchen der zu Gebote stehenden Wegen dies geschieht, müsste der Verlauf der Primitivfibrillen in all diesen Fasersystemen bekannt sein.)

6. Die Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalaxe.

Bei der Rotation eines *Carcinus* um seine Vertikalaxe bewegen sich die Augen der Drehrichtung entgegen bis zur äusserst möglichen Stellung, schlagen dann etwas gegen die Normalstellung zurück und gehen wieder zur äussersten Stellung über. So entsteht ein kleinschlägiger Correctionsnystagmus (4. Seite 499). Die Muskeln, die dies hervorbringen, sind hauptsächlich die Flectoren und Extensoren der Augen, aber auch die Heber und Senker werden eine Rolle dabei spielen. Bei der Rotation des Thieres wird eine Verlagerung seiner Axe zum Horizont nicht bewirkt. Es sind aus diesen und andern Gründen die Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalaxe durchaus von den Compensationsbewegungen der Augen zu trennen. Die receptorischen Organe, welche beide Phaenome vermitteln, sind dieselben, aber die Reizqualitäten, welche durch sie zum Centralnervensystem gelangen, sind sicher verschieden.

Die Ausschläge der Augen bei passiver Rotation sind vermindert 1) nach Schwärzung der Corneae, 2) nach Fortnahme beider Statocysten und 3) nach Durchschneidung beider Schlundcom-

missuren (4. Seite 521 u. 523, 4. II. Seite 592). Sie verschwinden ganz 1) nach Schwärzung der Corneae und Herausnahme der Statocysten, 2) nach Herausnahme der Statocysten und Durchschneidung beider Schlundcommissuren und werden sehr stark herabgesetzt nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren und Schwärzung der Corneae. Nach Durchschneidung einer Schlundcommissur macht das gleichseitige Auge kleinere Ausschläge als das gekreuzte. Es geht hieraus hervor, dass drei Factoren zusammenkommen müssen, damit die normalen Bewegungen zu Stande kommen können: Photische Reize, Reize, die durch die Statocysten vermittelt werden und Reize, die vom Bauchmark zugeleitet werden, ganz wie bei den Compensationsbewegungen, nur dass hier die photischen und die Bauchmarkreize eine grössere Rolle spielen. Auch der centrale Endpunkt der in Betracht kommenden Statocystenfasern ist der gleiche (nämlich das Neuropilum Antennarii I laterale). Nach Fortnahme der Globuli werden die Augenbewegungen bei passiver Rotation nicht verändert, (4. II. Seite 623), und die quere Verbindung beider Gehirnhälften durch die vor dem Mittelloch gelegenen Commissuren ist hier wie dort absolute Bedingung. Trotzdem behaupte ich, dass die Reize, welche diese Bewegungen zu Stande bringen, andere sind, als bei den Compensationsbewegungen. Für die Statocysten habe ich Beweise beigebracht, dass ihre Wirkung bei den Compensationsbewegungen durch Beeinflussung von Seiten der Anziehungskraft der Erde hervorgerufen wird, während sie bei den Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalaxe auf Remanenzbewegung beruht. Die vom Bauchmark kommenden Reize können hier nicht durch einen unsymmetrischen Zug an den Beinen hervorgerufen werden, da die Gleichgewichtslage des Thieres gar nicht geändert wird, sondern nur durch den auf beiden Seiten gleichmässigen aber verschieden gerichteten Zug, der durch die Centrifugalkraft auf die Beine und Gelenke beider Seiten ausgeübt wird. Für das Zustandekommen dieser Bewegungen können dieselben grob anatomischen Bahnen d. h. dieselben Nervenfasern in Anspruch genommen werden, wie bei den Compensationsbewegungen, so dass das Schema Taf. XVII, Fig. 8 auch für diese gilt. Die in diesen Bahnen in Action tretenden Primitivfibrillen dürften allerdings andere sein.

Das Gehirn als Reflex hemmendes Organ.

Durch die in den vorhergehenden Mittheilungen beschriebenen Versuche an *Carcinus* und meine vergleichenden Studien am Centralnervensystem anderer Arthropoden (9) glaube ich erwiesen zu haben, dass im Gehirn dieser Thiere unter anderem ein Reflex hemmendes Organ zu sehen ist. Das leichte Eintreten der Reflexe und ihr langes Andauern, das nach Durchschneidung der Schlundcommissuren auftritt, legt beredtes Zeugniß dafür ab. Ich erinnere an die erhöhte Reflexerregbarkeit bei so operirten *Carcini*, *Astaci* und *Hydrophili*, an die fast unausgesetzt ausgeführten Gang-, Reinigungs- und Fütterbewegungen dieser Thiere, an das Ueberfüllen des Magens mit Nahrung und die ungehemmte Ausführung der Copulation bei *Carcinus* (4. II. Seite 596 u. 598). Es treten Reflexe bei subnormalen Reizen ein und Reflexe auf einen einfachen Reiz, welche beim normalen Thier mehrerer, verschiedener Reize zur Auslösung bedürfen (Fütterbewegungen, Copulation). Bei *Carcinus* gelang es, die Orte des Gehirns, wo wenigstens die meisten Hemmungen zu Stande kommen, zu lokalisiren. Es sind dies die Globuli (4. II. Seite 624). Da schon nach Fortnahme eines Globulus deutlicher Hemmungsmangel auftritt, so ist anzunehmen, dass das Zusammenarbeiten beider Globuli bei den Hemmungsprocessen unumgänglich nöthig ist. Es geht dies auch daraus hervor, dass bei Spaltung des Gehirns von vorne bis zum Mittelloch, wodurch die queren Commissuren zwischen beiden Globuli durchschnitten werden, erhöhte Reflexerregbarkeit und andere Zeichen mangelnder Hemmung auftreten (4. II. Seite 618). Zum Theil kann der Hemmungsantheil auf den Fortfall hemmender Reize zurückgeführt werden, zum Theil wird die Hemmung aber auf complicirtere Vorgänge zurückzuführen sein. — Das Licht übt auf normale Thiere ohne Zweifel einen hemmenden Einfluss aus. Sie sitzen bei Tage still in einer möglichst dunklen Ecke, wenn sich nicht gerade eine Jagdgelegenheit auf *Palaemon* bietet. Beim Dunkelwerden kommen sie dann aus ihren Verstecken heraus und unternehmen grosse Wanderungen. Da nun ein starkes Faserbündel von jedem Opticus durch eine quere, vor dem Mittelloch gelegene Commissur zum gekreuzten Globulus geht (*Tractus optico globularis*), so ist wohl anzunehmen, dass das ewige Herumwandern und Klettern der Thiere, denen die Glo-

buli entfernt sind, oder das Gehirn bis zum Mittelloch gespalten ist, hauptsächlich auf den Fortfall der Hemmung durch das Licht zurückzuführen ist.

Zum Zustandekommen der Umklammerung und der Copulation ist bei einem normalen Männchen mehrerlei nothwendig: Einmal ein Gegenstand von einer gewissen Grösse, der bei der Berührung mit der Bauchseite bestimmte mechanische Reize ausübt; dieser Gegenstand muss ein Carcinus sein, muss weiblichen Geschlechtes und eben gehäutet sein. Diese letzten drei Qualitäten werden wahrscheinlich alle durch einen Reiz erfüllt, nämlich durch einen chemischen Reizstoff, welcher nur von weiblichen, eben gehäuteten Carcini ausgeht (die Beweise dafür 4. Seite 519). (Selten sieht man ein Männchen auf dem Rücken eines anderen sitzen, wobei das obere das untere mit einem oder mehreren Beinen umklammert hält. Hier ist zweifelhaft, ob dies überhaupt mit Copulation irgend etwas zu thun hat.) Thiere, denen beide Commissuren durchschnitten, das Gehirn gespalten oder die Globuli entfernt sind, sieht man nun sehr häufig Männchen, ungehäutete Weibchen oder Steine resp. Holzstücke von der Grösse eines Carcinus in der schönsten Weise umklammern und versuchen, die Copulation damit vorzunehmen. Es genügt bei diesen Thieren also zum Zustandekommen des Umklammerungsreflexes der mechanische Reiz, den ein Gegenstand von Carcinusgrösse auslöst. Giebt man ihnen ein eben gehäutetes Weibchen, so stürzen sie sich sofort darauf los (beim Commissurlosen kann allerdings von einem Darauflostürzen kaum die Rede sein) unter Aufgebung ihres Holzstückes oder, was es war, und vollziehen mit ihm die Copulation. Sie sind also noch sehr für den zweiten für das normale Thier nothwendigen Reiz, den chemischen Stoff, empfänglich, aber sie beantworten schon den einfachen Berührungsreiz mit dem Umklammerungsreflex, sie entbehren also einer Hemmung. (Es soll mir nicht jemand kommen und behaupten, diese Thiere litten nur an Gedächtnisschwäche und erinnerten sich erst der zur Copulation allein geeigneten gehäuteten Weibchen, wenn sie in ihre Nähe kommen!)

Durch die Hemmungen, welche das Gehirn ausübt, gewinnt das Verhalten der Thiere das Zweckmässige. Diese Zweckmässigkeit ist tief in ihre Natur eingepflanzt, in einer langen phylogenetischen Entwicklungsreihe erworben und von Eltern auf

Kinder vererbt. Sie wird nicht im Laufe des individuellen Lebens etwa durch Erfahrungen erworben, sie ist kein Verdienst des einzelnen Thieres, sondern wird jedem Exemplar bereits im Ei in potentia mitgegeben; sie ist bei allen Thieren die gleiche, ist beim jüngsten Individuum, das eben seine Entwicklung beendet, dieselbe wie beim greisen *Carcinus*. Es soll nun keineswegs damit gesagt werden, dass alle zweckmässigen Reflexe im Gehirn zu Stande kommen; denn es kann Niemandem zweifelhaft erscheinen, dass die Vertheidigung, die ein commissurloses Thier beim Festhalten eines Beines zeigt, die Aufnahme von Nahrung u. s. w. zweckmässig sind. Es sind also schon im Bauchmark allein nervöse Verbindungen vorhanden, welche für das Thier von der grössten Bedeutung sind; aber im Kampf um's Dasein, in der freien Natur ist das Thier ohne Gehirn weit unterlegen, es muss bald sein Ende finden, weil ihm eine Menge von zweckmässigen Reflexen, die erst im Gehirn zu Stande kommen, fehlen.

Es ist nun noch die Frage zu entscheiden, ob diesen Thieren unter Anwendung des am Anfang dieser Untersuchung (4. Seite 486 und folgende) aufgestellten Maassstabes psychische Qualitäten zukommen, oder ob sie reine Reflexmaschinen sind. Ich behaupte auf das bestimmteste das letztere. Bei den vielen normalen Thieren, die ich untersuchte und von denen ich einzelne durch Wochen beobachtet habe, konnte ich nie etwas feststellen, was man mit Fug und Recht als Lernen bezeichnen könnte. Es könnte vielleicht jemand das Benutzen andrer Extremitäten bei der Umdrehung als der eigentlichen Umdrehbeine nach Verlust dieser als gelernt zu bezeichnen belieben (4. Seite 513). Wie ich schon angedeutet, wäre dies aber wohl sicher nicht richtig. Wir müssen vielmehr das Zustandekommen der Umdrehung unter den veränderten Bedingungen als eine Anpassung ansehen, die jedem *Carcinus* bereits im Ei mitgegeben ist, etwa wie das Vermögen ein abgeschnittenes Bein zu regeneriren. Denn: Bei allen Thieren, bei denen diese oder jene bei der Umdrehung thätigen Beine abgeschnitten werden, treten die gleichen Ersatzerscheinungen auf und zwar gleich nach der Operation in derselben Vollkommenheit wie nach Wochen. (Auch beim Thier mit durchschnittener Schlundcommissur wurden diese Ersatzerscheinungen constatirt). Selbst dann, wenn die Thiere sich mit Hülfe andrer Beine einige Tage oder Wochen nach Fortnahme der eigentlichen Umdreh-

beine besser umdrehen könnten als am ersten Tage, so wäre damit für ein Lernvermögen nichts bewiesen. Es hiesse das weiter nichts, als dass prädisponirte Bahnen, die bis dahin wenig benutzt wurden, sich ausgefahren haben, dass die vermittelnden Primitivfibrillen vermehrt, verstärkt oder ihr Elementargitter durchlässiger geworden ist, nicht, dass etwas neu erworben ist.

Man sollte meinen, dass, wenn überhaupt psychische Qualitäten vorhanden sind, sich dies am ehesten dort zeigen würde, wo es gilt, das Leben zu retten oder sich Widersachern zu entziehen. Aber auch hiervon ist bei *Carcinus* nicht die Rede. Ich habe beschrieben, dass nach Verklebung eines (sagen wir des rechten) Auges ein Thier direct auf den angreifenden Gegenstand zuläuft, wenn man ihn von der rechten Seite heranzuführt (4. S. 509).

Es wäre möglich, dass unseren Thieren bereits ab ovo die Fähigkeit zukäme, ihre Hauptfeinde zu recipiren (etwa auf chemischen Wege wie das geschlechtsreife Weibchen und die Nahrung) und auf Grund dieser Reception bei ihrem Herannahen die Flucht zu ergreifen. Dies ist nicht der Fall. Man sollte nun erwarten, dass sie, im Falle sie besäßen auch nur einen ganz geringen Grad von Combinationsvermögen, lernen müssten, sie zu erkennen.

Ich habe, um dies zu prüfen, verschiedene Versuche angestellt:

Ein *Carcinus* wird in ein Bassin gesetzt, in dem sich eine *Eledone* (Tintenfisch) befindet. Die *Eledone* sitzt zusammengezogen in der äussersten, dunkelsten Ecke. Der *Carcinus* kommt in ihre Nähe, und sofort schleudert die *Eledone* ihre Tentakeln auf ihn und zieht den sich Sträubenden unter ihren Mantel. Ich befreie nun schnell den *Carcinus* aus der Umschlingung und setze ihn in die entgegengesetzte Ecke des Bassins. Er läuft jetzt wieder und zwar ziemlich direct auf die *Eledone* los, denn dort ist es am dunkelsten. Er wird wieder gefasst und wieder befreit und läuft von neuem auf die *Eledone* zu, anstatt ruhig in der entfernten Ecke zu bleiben, in die ich ihn gesetzt. — Dies Experiment habe ich bei verschiedenen *Carcinusexemplaren* 5 und 6 mal hintereinander mit dem gleichen Erfolg gemacht, gleichgültig, ob die Versuche mit demselben Exemplar direct hintereinander oder mit Zwischenpausen angestellt wurden. Am Schluss überliess ich dann immer der *Eledone* ihre wohlverdiente Beute.

Es wird ein Stück Fleisch auf den Boden des Aquariums gelegt, und die Hand in einiger Entfernung darüber gehalten. Der *Carcinus* kommt heran, das Fleisch zu holen, wird dabei mit der Hand erfaßt, tüchtig gezwickt und wieder freigelassen. Nach einigen Minuten wird dasselbe von neuem gemacht. Er kommt wieder zu dem Fleisch ungeachtet der darüber lauernden Hand und wird wieder gepackt und malträtirt. Dies kann man täglich wiederholen, ohne dass der *Carcinus* lernte, dass es ihm schlecht ergeht, wenn die Hand über dem Fleisch schwebt.

Zum Vergleich gebe ich hier noch einen Beweis für die Unfähigkeit der Crustaceen, auch nur die einfachsten Dinge zu lernen von einem anderen Vertreter dieser Thiergruppe.

In einem Bassin hatte ich in Neapel einige *Carcinus* und ein Dutzend *Palaemon* zusammen. Wie schon erwähnt, jagt *Carcinus* „sehr gerne“ *Palaemon*. Entweder läuft er ihnen nach (aber nur in flachem Wasser), oder er ergreift sie, wenn sie an ihm vorbei schwimmen, mit der Scheere. Die *Palaemon* setzten sich nun vom ersten Tage an mit Vorliebe den *Carcini* auf den Rücken. Jedesmal griffen diese nach ihnen, die *Palaemon* sprangen mit einem heftigen Schwanzschlag schnell fort, kamen aber sehr bald wieder. Im Verlauf einer Woche waren alle *Palaemon* mit Ausnahme eines nach und nach von den *Carcini* ergriffen und verzehrt worden. Aber auch dieser letzte hatte noch nicht gelernt, dass die *Carcini* seinem Geschlecht und ihm speciel nachstellten, sondern setzte sich wieder und wieder den schwarzen Thieren auf die Nase, bis auch ihn das Schicksal seiner Kameraden traf.

Nach allem dem glaube ich berechtigt zu sein, den Crustaceen und speciell unserem *Carcinus* jede Art von psychischen Qualitäten abzusprechen.

Rückblick.

„Denn unser Wissen ist Stückwerk.“
1. Corinth., Cap. 13.

Als ich vor drei Jahren diese Arbeit begann, hoffte ich in der Erkenntniss des anatomischen Aufbaues des Nervensystems von *Carcinus* soweit zu kommen, dass ich ungefähr alle Nerven-elemente in ihren Verzweigungen aufdeckte. Ihren Verlauf dachte ich mir nach den vorliegenden Vorarbeiten nicht allzu complicirt, und

Tabellarische Zusammenstellung der hauptsächlichsten nach Operationen am Gehirn, den Statocysten und den Augen auftretenden Erscheinungen. 28

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Schwärzung beider Corneae	Fortnahme beider Statocysten	Fortnahme einer Statocyste	Durchschneidung beider Schlundcommissuren	Durchschneidung einer Schlundcommissur	Fortnahme beider Globuli	Fortnahme eines Globulus	Spaltung des Gehirns vorne bis zum Mittelohr	Spaltung des Gehirns von hinten bis zum Mittelohr	Fortnahme der Cellulae superiores mediales	Fortnahme einer Hälfte der Cellulae superiores mediales
Leitung mechanischer Reize von einer Gehirnhälfte auf die andre									fällt fort		
Leitung optischer Reize von einer Gehirnhälfte auf die andre								fällt fort			
Negativer Phototropismus	fällt fort			fällt fort		fällt fort	geschwächt	fällt fort			
Reflexhemmung	verändert			fällt fort	fällt einseits fort	fällt fort	herabgesetzt	fällt fort			
Compensationsbewegungen der Augen	geschwächt	stark geschwächt	geschwächt, besonders gekreuzt	verändert	unsymmetrisch verändert	fällt fort		fällt fort	kaum geändert	fällt fort	fällt fort
Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalachse	geschwächt	stark geschwächt	geschwächt	geschwächt	gleichseitig geschwächt			fällt fort		?	?
Bewegungen der Augen beim Laufen				fällt fort	geschwächt, besonders gleichseitig						
Seitwärtsgang				fällt fort	fällt gleichseitig fort					fällt fort	fällt gleichseitig fort
Statocystentonus		fällt fort	fällt gleichseitig fort	fällt fort	fällt gleichseitig fort						
Coordination in der Schrittzahl		fällt fort	fällt gekreuzt fort		fällt gekreuzt fort	fällt fort	fällt gekreuzt fort	fällt fort			
Sicherheit der Bewegungen		fällt fort		fällt fort	fällt gleichseitig fort						
Aufheben des letzten Beinpaars auf den Rücken zur Umdrehstellung bei suspendirter Bauchlage		tritt auf	tritt gleichseitig auf	tritt auf	tritt gleichseitig auf	tritt auf	tritt gleichseitig auf		tritt häufig auf		

Aldreuch Bethe:

ich glaubte durch physiologische Experimente die Bedeutung der einzelnen klarlegen zu können. Damals schien es, dass, wenn dies erreicht wäre, wir dem Verständniss der nervösen Vorgänge sehr viel näher gekommen wären, da die Nervenfasern als das Leitende angesehen werden durften. Durch die epochemachende Arbeit Apáthy's (1) ist diese Hoffnung in ihren Grundlagen erschüttert. Durch sie ist es zur höchsten Wahrscheinlichkeit geworden, dass die Nervenfasern das leitende Element nicht sind, dass sie es nur einschliessen. Damit haben die Neurone aufgehört, eine physiologische Einheit zu sein. Um das zu erreichen, was ich mir damals vorgesteckt, ist es jetzt nöthig, eine genaue Kenntniss von dem Verlauf einer jeden einzelnen der in den meisten Nervenfasern nach Dutzenden zählenden Primitivfibrillen zu haben. Ja auch das würde noch nicht genügen; man müsste alle Elementarfibrillen, die die einzelnen Primitivfibrillen zusammensetzen und die wir dort, wo sie zu Primitivfibrillen vereinigt sind, überhaupt noch nicht als Individuen zu erkennen vermögen, in ihrem Verlauf übersehen können. Bei der ausserordentlichen Feinheit dieser Gebilde, die zum Theil für unsere heutigen optischen Hilfsmittel bereits an der Grenze der Sichtbarkeit liegen, bei ihrem vielfach gewundenen und complicirten Verlauf ist die Erfüllung dieser Bedingung undenkbar.

Aber auch schon mein anfänglicher Wunsch, die groben Kabel, in denen die Primitivfibrillen verlaufen, in Vollkommenheit darzustellen, ist nicht in Erfüllung gegangen. Nur ein Theil konnte dargestellt werden und der auch nicht einmal in Vollkommenheit. Es erwies sich, dass diese Kabel viel complicirter verliefen, als ich ursprünglich angenommen hatte, vor allem, dass ich der Methode sie darzustellen, der Ehrlich'schen Methylenblau-methode, zuviel zugetraut hatte, mehr, als sie erfüllen kann. Dazu kam, dass das Reflexleben des Versuchsthieres viel verwickelter ist, als ich erwartet.

Trotzdem glaube ich einiges herausgebracht zu haben, was nicht ohne Bedeutung ist. Am wichtigsten ist jedenfalls der Nachweis, dass die Ganglienzellen zum Zustandekommen von Reflexen nicht nothwendig sind. Dadurch ist so manche althergebrachte, bequeme und fast als bewiesen angenommene Hypothese über den Haufen geworfen, und es erwachsen uns neue Schwierigkeiten, die nervösen Vorgänge zu erklären.

Ueberall wo wir versuchen tiefer in das Weben der Natur einzudringen, stellen sich neue Hindernisse in den Weg. Wir erkennen auf Schritt und Tritt, dass die Mittel, deren sich die Natur bedient, viel verwickelter sind, als wir erwartet. Wir glauben einen Schleier zu heben und sehen hundert neue, dichtere vor uns; wir wollen ein Räthsel lösen, und tausend neue thürmen sich vor uns auf. So bin ich auch jetzt, wo ich meine ganze Arbeit überblicke, zu dem traurigen Befunde gekommen, dass für die faktische Erkenntniss nichts dadurch gewonnen ist.

Fände man nicht Befriedigung in dem Suchen nach Erkenntniss, man würde die Hände verzweifelnd in den Schoss legen und sagen: Es ist zu schwer für uns Menschen.

Literatur-Verzeichniss.

1. Apáthy, Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel Bd. 12. Heft 4. 1897.
 2. Simon, Journal international d'Anatomie et de Physiologie 1896.
 3. Allen, Quarterly Journal of microscop science, Vol. 36, Part. 4. 1894, I, II und III.
 4. Bethe, Das Nervensystem von Carcinus Maenas. Archiv f. mikr. Anat. Bd. L. I. Theil, I. u. II. Mittheilung.
 5. Bethe, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXIV. 1895.
 6. Bethe, Biolog. Centralblatt Bd. XV. 1895.
 7. Exner, Entwurf z. einer physiol. Erklärung d. psych. Erscheinungen. Leipzig und Wien 1894.
 8. Parker, Mittheilungen der zool. Station zu Neapel. Bd. XII.
 9. Bethe, Pflügers Archiv. Bd. LXVIII. 1897.
 10. Ewald, Das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.
-

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI u. XVII.

Tafel XVI.

Alle Figuren beziehen sich auf Carcinus Maenas und sind mit dem Zeichenapparat entworfen, mit Ausnahme der Fig. 16 u. 17. Soweit es irgend möglich war, wurden die einzelnen Fibrillen genau

mit dem Zeichenapparat eingetragen. Bei einigen (Fig. 1 und 1a, Fig. 4, 5 und 12) war dies nicht in vollem Umfange möglich, aber auch hier glaube ich versichern zu können, dass die Figuren genaue Abbilder der Präparate sind. Mit Ausnahme von Fig. 16 u. 17 sind alle Abbildungen mit einer Leitz'schen Oelimmersion $\frac{1}{16}$ und dem Ocular I bei einer Tubuslänge von 174 mm gezeichnet.

Fig. 1, 1a, 4, 5 und 16 sind nach fixirten Methylenblaupräparaten gezeichnet, Fig. 17 nach einem frischen Methylenblaupräparat. Die übrigen Figuren nach meiner Primitivfibrillenmethode.

Fig. 1 u. 1a. Motorisches Neuron des Opticus aus zwei Schnitten einer Serie.

Fig. 2. Primitivfibrille mit Verzweigungen aus dem Globulus.

Fig. 3. Querschnitt aus dem ventralen Theil des Opticus.

Fig. 4 u. 5. Zwei Commissurelemente aus dem Bauchmark.

Fig. 6. Längsschnitt durch den ventralen Theil des Opticus.

Fig. 7. Längsschnitt durch den Eintritt des Antennarius II in's Gehirn aus einer Querschnittsserie.

Fig. 8. Eine Cellula inferior lateralis.

Fig. 9. Längsschnitt durch Statocystenfasern beim Eintritt in den Globulus.

Fig. 10. Querschnitt durch den dorsalen Theil des Tegumentarius.

Fig. 11. Eine Cellula superior medialis.

Fig. 12. Eine Cellula angularis.

Fig. 13. Querschnitt durch das Neuropilum Antennarii II posterius.

Fig. 14. Längsschnitt durch den Antennarius I dicht am Gehirn.

Fig. 15. Cellula inferior medialis.

Fig. 16. Ein Commissurelement des Gehirns.

Fig. 17. Zwei Nervenfasern des Opticus nach einem frischen Methylenblaupräparat a u. b in glattem Zustande, a_1 und b_1 nach der Bildung von Perlschnüren.

Fig. 18. Mittlerer Theil eines Querschnitts durch den Antennarius II dicht am Eintritt in das Gehirn.

Tafel XVII.

Fig. 1. Motorische Faser des Antennarius II beim Eintritt in das Gehirn. Aus einer Frontalserie nach einem Präparat mit meiner Primitivfibrillenmethode. Leitz Oelimmersion $\frac{1}{16}$, Ocular I Zeichenapparat. a = Ast, welcher zur Ganglienzelle geht. p = Periphere Faser.

Fig. 2. Ganglienzelle des Typus k Apáthy's von Hirudo. Nach einem Schnitt, der mit meiner Primitivfibrillenmethode gefärbt ist. Leitz Oelimmersion $\frac{1}{16}$, Ocular I, Zeichenapparat. Die Zeichnung ist mit Benutzung der Mikrometerschraube gemacht, sodass nur die Umrisse der Zelle und die Meridianfasern mit dem Zeichenapparat entworfen sind.

Fig. 3. Schematische Zeichnung zur Demonstration des Primitivfibrillen-

verlaufs in den motorischen und receptorischen Elementen der zweiten Antenne.

Fig. 4. Schematische Zeichnung zur Demonstration des Primitivfibrillenverlaufs in den Nervennetzen.

Fig. 5—8. Schematische Zeichnungen des Verlaufs einiger Nervenfasern, welche für die Erklärung einiger Reflexe in Frage kommen.

Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese.

Von

F. K. Studnicka in Prag.

In diesem Archiv hat vor kurzer Zeit unter dem Titel: „Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen“¹⁾ Prof. Schaffer eine Abhandlung veröffentlicht, in der er einige Divergenzen, die zwischen seiner Arbeit „über das knorpelige Skelett des Ammocoetes“²⁾ und meiner Abhandlung „über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen“³⁾ bestehen, besprochen hat.

Wie Schaffer am Anfange der betreffenden Abhandlung ganz richtig bemerkt, sind die Unterschiede zwischen unseren Anschauungen daraus zu erklären, dass wir ein theilweise verschiedenes Material untersucht haben, er Ammocoetes und in Metamorphose stehende Thiere, ich wieder hauptsächlich erwachsene Petromyzonten. Er sagt unter anderem: „St. gründet einige principiell von den meinen abweichende Anschauungen

1) Archiv f. mikr. Anatomie 1897, Bd. L. pag. 170.

2) Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1896, Bd. LXI. pag. 606.

3) Archiv f. mikr. Anatomie 1897, Bd. XXXXVIII. pag. 606.