

Ueber den Zusammenhang von Muskel und Nerv bei den Siphonophoren.

Ein Beitrag zur Neuromuskeltheorie.

Von Dr. THEODOR SCHAEPPPI, Zürich.

Ein Problem, das von jeher das Interesse der Zoologen und Anatomien einerseits, wie auch der Physiologen andererseits auf sich zog, ohne indessen bis anhin eine befriedigende und allgemein anerkannte Lösung gefunden zu haben, ist die Frage nach dem Zusammenhang von Muskel und Nerv.

Zwei entgegengesetzte Anschauungen von prinzipieller Bedeutung stehen sich in der diesbezüglichen Literatur gegenüber: Die Ansicht der einen Autoren (*Kleinenberg, Hertwig, Hensen, Häckel, Fürbringer u. a.*) geht dahin, daß Nerv und Muskel vom Anbeginne ihrer Entwicklung an in kontinuierlichem Zusammenhange miteinander stehen, während von anderer Seite (*His, Kölliker, Sagemehl, Lenhossek, Chun u. a.*) ein derartiger primärer Konnex in Abrede gestellt und umgekehrt behauptet wird, daß Muskel und Nerv erst sekundär miteinander in Verbindung treten. Sehen wir zu, welche Argumente hüben und drüben in dieser Streitfrage vorgebracht werden.

Der erste Autor, der dieses Problem überhaupt in Angriff nahm und sich hiebei für einen primären Zusammenhang von Muskel und Nervensystem aussprach, war *Niklaus Kleinenberg* in seiner ausgezeichneten Monographie des Süßwasserpolypen (*Hydra*). „Bei diesem interessanten Tierchen“, ich zitiere nach Hackel (*Anthropogenie*), „treiben einzelne Zellen des Hauptblattes faserförmige Fortsätze nach innen, welche das Kontraktionsvermögen, die für die Muskeln charakteristische Fähigkeit der Zusammenziehung in konstanter Richtung, erwerben. Der

äußere, rundliche Teil der Exodermzelle bleibt empfindlich und fungiert als Nervenelement; der innere faserförmige Teil derselben Zelle wird kontraktil und fungiert, indem er von ersterem zur Zusammenziehung angeregt wird, als Muskelement.“ Kleinenberg nannte daher diese Zellen Neuromuskelzellen und stellte im weiteren die Theorie auf, daß dieselben die phylogenetische Vorstufe des Nerven- und Muskelsystems der höheren Tiere repräsentieren, indem auf einer höheren Stufe die innere, muskulöse Hälfte der Neuromuskelzelle durch Kernteilung der letztern einen eigenen Kern erhalten und sich von der äußeren, nervösen Hälfte mehr oder weniger ablöse (vgl. Fig. 1, a u. b).

Dadurch, daß im weiteren die Neuromuskelzellen unter einander sich verbänden, würde das Nerven- und Gangliennetz der höheren Tiertypen entstehen. Die Grundidee dieser Theorie,

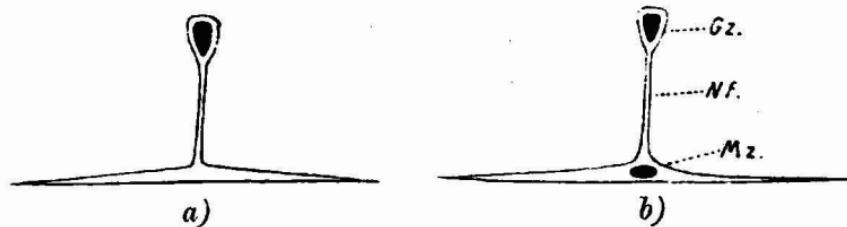


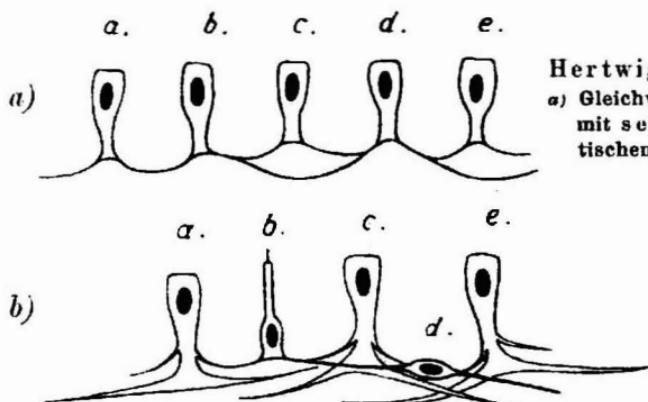
Fig. 1. Kleinenberg'sches Schema:
a) Neuromuskelzelle; b) Differenzierung in Nerven- oder Ganglienzelle (*Gz.*), Nervenfaser (*Nf.*) und Muskelzelle (*Mz.*).

die den Namen Neuromuskeltheorie erhalten hat, geht also darauf hinaus, daß ursprünglich Nerven- und Muskelsystem in einem einzigen Element, einer Zelle, vereinigt waren und demgemäß von Anfang an in unmittelbarem Zusammenhang miteinander stehen. Muskel und Nerv, so argumentiert Kleinenberg, sind zwei sich gegenseitig bedingende Organe und ihre Funktionen, Erregung und Kontraktilität, sind komplementäre Funktionen, sie müssen daher in ein und demselben morphologischen Element, d. i. einer einzigen Zelle lokalisiert sein. Dieser Lehre Kleinenbergs sind nun die Gebrüder Hertwig in ihrem berühmten Werke über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen entgegengetreten, indem sie geltend machten, daß überall in der Entwicklung die Differenzierung

der Organe nicht innerhalb einer und derselben Zelle sich abspiele, sondern vielmehr im Rahmen einer Gruppe von Zellen durch Arbeitsteilung dieser Elemente zustande komme. Zwar suchte *Kleinenberg* diesen Einwand in einer späteren Arbeit („Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus“) zu entkräften, indem er folgendes ausführte: „Wo eine Grundfunktion an irgend einer Stelle vorwiegen soll, kann das nur auf Kosten der anderen Funktionen geschehen; so viel z. B. an Kontraktilität ausgegeben wird, soviel kommt für die Sensibilität, die Ernährung, die Fortpflanzung in Abzug. Wo aber zwei physiologische Leistungen in solcher Beziehung zueinander stehen, daß die Vervollkommnung der einen nur mit gleichzeitiger Vervollkommnung der andern möglich ist, da wird eine Differenzierung innerhalb derselben Plasmamasse eintreten müssen, oder mit andern Worten, die Funktionen werden in verschiedene Teile der morphologischen Einheit (Zelle) lokalisiert.“ Es ist indessen klar, daß *Kleinenbergs* Argument nicht stichhaltig ist. Wie Nervenerregung und Kontraktilität, so sind auch Kontraktilität und Ernährung zwei Grundfunktionen, die in ihrer Vervollkommnung sich gegenseitig bedingen: Die höhere Entwicklung der Organe der Ernährung z. B. durch Ausbildung eines besondern Organes für die Nahrungsaufnahme (Mundes u. s. w.) bedingt besondere Bewegungsvorrichtungen, welche die Nahrung dem betreffenden Organen oder umgekehrt das Organ der Nahrung entgegenführen. Ein weiterer Einwand entstand der *Kleinenberg'schen* Theorie später dadurch, daß es mehreren Forschern (*Jickeli, Hammann*) gelang, neben den Neuronenzellen wirkliche Nerven- oder Ganglienzellen, d. h. ein ausgebildetes Nervensystem bei *Hydra* nachzuweisen, infolgedessen der Name Neuromuskelzellen fallen gelassen und durch die Bezeichnung Epithelmuskelzellen ersetzt wurde.

Die theoretischen Anschauungen der Brüder *Hertwig*, die sie teils in obgenanntem Werke, teils in späteren Arbeiten zu begründen suchten, gehen nun dahin, daß der spezifischen Ausbildung eines Nervensystems ein protoplasmatischer Zellenverband vorausgehe, der sich zu einer Zeit ausbilde, wo die

nervösen Zentral- und Endorgane noch näher zusammenliegen. Demgemäß nehmen diese Autoren an, daß bei den Cœlenteraten, bei denen zuerst in der Tierreihe ein Nervensystem und zwar in Form von mehr oder weniger diffusen Gangliengeflechten auftritt, die ursprünglich gleichartigen Epithelzellen durch sekundäre protoplasmatische Verbindungen miteinander in Zusammenhang traten und daß, eine Stufe weiter, sich aus diesen Zellenketten einerseits Epithelmuskelzellen (*Kleinenbergs Neuromuskelzellen*), andererseits Sinnes- und Ganglienzellen differenzierten. (Vgl. Fig. 2.)



Einen sowohl dem *Kleinenberg'schen* als dem *Hertwigschen* völlig entgegengesetzten Standpunkt nehmen *Claus* und *Chun* ein. Diese beiden Forscher sind der Ansicht, „daß erst sekundär das Nervensystem mit dem Muskelsystem in Verbindung trat, und daß seine bewegenden und hemmenden Qualitäten erst erworben wurden, nachdem die Sinnesorgane aus dem gleichsam neutralen Bildungsmaterial des Gemeingefüls in ihre spezifischen Energien sich abgespalten hatten, und das Bedürfnis entstand, die Perzeption in zweckmäßiger Weise dem Gesamtorganismus zugute kommen zu lassen.“ (*Chun.*) Ich kann mich mit dieser Anschauung nicht befriedigen: Einmal sehe ich keinen Grund ein, warum die sensible Funktion des Nervensystems älter sein solle, als die motorische und hemmende Eigenschaft desselben; gesetzt aber dies wäre der Fall,

so bliebe mir die Rolle eines derartigen Nervensystems unverständlich; denn welchen Zweck hätte es für ein lebendes Wesen, Sinneseindrücke zu perzipieren, ohne dieselben im Sinne zweckentsprechender Bewegungen verwerten zu können?

Fürbringer, der sich in seinem hervorragenden Werke „Über die Morphologie und Systematik der Vögel“ in eingehender Weise mit der Frage nach dem Zusammenhang von Muskel und Nerv befaßt, schließt sich der *Hertwig'schen* Theorie an mit der Variante freilich, daß er die protoplasmatischen Verbindungen der gleichwertigen Epithelzellen im Sinne des gleich zu erörternden *Hensen'schen* Prinzipes als primäre, d. h. vom Anbeginne der Entwicklung ab bestehende, anstatt wie *Hertwig* als sekundär entstandene betrachtet haben will. *Fürbringer* ist vor allem durch vergleichend-anatomische Erwägungen veranlaßt worden, zu unserem Probleme Stellung zu nehmen, da für die Methode der vergleichend-anatomischen Forschung die Frage nach dem Zusammenhang von Muskel und Nerv von prinzipieller Bedeutung ist.

Gegenbaur hat nämlich von der physiologischen Tatsache ausgehend, daß der Muskel in seiner Funktion abhängig ist vom Nerven, indem nach Vernichtung des letztern der Muskel degeneriert, die Lehre begründet, daß Muskel und Nerv zusammengehören, so daß bei den mannigfachen Umgestaltungen und Lageveränderungen der Muskeln in der Reihe der Wirbeltiere nur aus dem Studium der zugehörigen Nervenbahnen das primitive Verhältnis der Muskeln eruiert werden könne. „Das ist so zu verstehen, daß der Nerv mit dem Muskel zwar gleichfalls seine Lage, aber nur peripherisch verändert, daß er länger wird nach Maßgabe der Entfernung des Muskels von seiner ursprünglichen Stätte, daß er aber durch seinen Ursprung vom Zentralnervensystem und auch meist für die erste Strecke seines Verlaufes das primitive Verhalten bewahren muß. Die Nervenbahnen zeigen also den Weg für das Verständnis des Muskelsystems.“ Für diese *Gegenbaur'sche* Lehre ist daher diejenige Theorie eine Stütze, die einen primären Zusammenhang zwischen Muskel und Nerv statuiert.

Ich muß übrigens an dieser Stelle bemerken, daß meines Erachtens die *Hertwig'sche* Anschauung den Anforderungen derjenigen Autoren völlig genügt, welche einem primären Konnexe von Muskel und Nerv das Wort reden, da ja nach derselben die Differenzierung von Muskeln und Nerven erst zustande kommt, nachdem bereits die anfänglich gleichwertigen Epithelzellen sich zu einem Zellnetze verbunden hatten.

Um nun die bereits erwähnte *Hensen'sche* Lehre richtig zu würdigen und zu verstehen, ist es notwendig, vorerst auf die Resultate einzugehen, welche sich bei der Untersuchung über die Entwicklung der Nervenfasern der Wirbeltiere ergaben, soweit dieselben wenigstens unser Problem tangieren. Auch hier machen sich die beiden prinzipiellen Gegensätze geltend, die einerseits auf einen primären, anderseits auf einen sekundären Zusammenhang von Nerv und Muskel hinauslaufen. „Die Majorität der Forscher nimmt an, daß das periphere Nervensystem sich aus dem zentralen entwickelt, daß die Nerven aus dem Gehirn und Rückenmark hervorwachsen und ununterbrochen bis an die Peripherie rücken, wo sie erst mit ihren spezifischen Endorganen in Verbindung treten.“ (*Hertwig*.)

Nach der Anschauung von *His*, *Lenhosseck*, *Kölliker*, *Sagemehl* u. a. bilden sich dabei die Nervenfasern als Fortsätze oder Ausläufer der im Zentralorgane, Gehirn und Rückenmark, gelegenen Ganglienzellen (den sogenannten Neuroblasten), die zu kolossaler Länge auswachsen, bis sie ihre zugehörigen Endapparate, — die Muskulatur, soweit sie motorischer, die Sinnesorgane, soweit sie sensibler Natur sind — erreichen. *Balfour*, *Dohrn*, *Beard*, *Wihe* und später auch *Kupfer* vertreten dagegen die Ansicht, daß die im Zentralnervensystem gelegene Nervenanlage ab origine neben dem Muskelkomplex liege und schon in sehr früher Zeit durch einen protoplasmatischen Strang mit demselben verbunden sei, und daß dieser Strang durch die allmäßliche Entfernung von Muskelsegment und Zentralnervensystem in die Länge gezogen, durch die Auswanderung von Zellen aus dem letzteren ein zelliges Gefüge erhalte. Aus dem Protoplasma dieses Zellenstrangs, durch den also Zentralnerven-

system und Muskelsegment verbunden sind, sollen sich dann an Ort und Stelle als Differenzierungsprodukte die Nervenfasern entwickeln. Diese brauchen also das Endorgan nicht erst aufzusuchen, da mit demselben eine protoplasmatische Verbindung bereits besteht. „Sie nehmen in ähnlicher Weise ihren Ursprung, wie die Muskelfasern aus dem Plasma ihrer Muskelzellen“ (zitiert nach *Hertwig*). Da der oben erwähnte plasmatische Verbindungsstrang zu einer Zeit auftritt, wo das Zentralnervensystem noch keine Nervensubstanz und die Muskelsegmente noch keine Muskelfibrillen abgesondert haben, so läuft, wie ersichtlich, die *Balfour-Dohrn'sche* Ansicht im Grunde genommen auf die *Hertwig'sche* Theorie hinaus: Protoplasmatische Verbindungen der Zellen sind die Grundlage, aus der sich die Nervenfibrillen entwickeln. „Der spezifischen Ausbildung eines Nervensystems geht ein protoplasmatischer Zellenverband voraus, der sich zu einer Zeit ausbildet, wo die nervösen Zentral- und Endorgane noch näher zusammenliegen.“ (Siehe oben).

Weit schwerwiegender und bedeutsamere Einwände sind nun aber der herrschenden Lehre vom Auswachsen der Nervenfibrillen aus den Ganglienzellen des Zentralnervensystems von dem Kieler Physiologen *Hensen* gemacht worden. (Archiv f. mikr. Anat. IV. Bd.) *Hensen* ist es unverständlich, wie die aus dem Rückenmark auswachsenden Nervenfasern ihr richtiges Endziel erreichen sollten, durch welche Einrichtungen es zum Beispiel ermöglicht würde. „daß stets die vordere Wurzel an Muskeln, die hintere an nicht muskulöse Organe gehe, daß keine Verwechslung eintrete zwischen den Nerven der Iris und denen der Augenmuskeln, zwischen den Aesten des Nervus Quintus und Acusticus oder Facialis u. s. w.“ *Hensen* zieht daher aus diesen Ueberlegungen den Schluß. „daß die Nerven niemals ihrem Ende zuwachsen, sondern stets mit demselben verbunden sind“ und stellt folgende Theorie auf: Schon von der Eizelle ab sollen die embryonalen Zellen durch feine Plasmafäden miteinander in Verbindung stehen und zwar sollen diese Verbindungen dadurch zustande kommen, daß erstens eine unvollkommene Teilung der Zellen statthabe und daß im weitern

bei den Zellteilungen sich jeweilen auch die Verbindungsfäden teilten. Auf diese Weise soll ein unendliches Netzwerk von Fasern entstehen, die zum Teil sich zu Nervenbahnen entwickeln, teils der Rückbildung verfallen würden. Zu diesen *Hensen'schen* Reflexionen bemerkt *Hertwig* (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte) mit vollem Rechte: „Die von *Hensen* geäußerten Bedenken verdienen gewiß alle Beachtung. Sie lassen sich bei weiterem Durchdenken des Gegenstandes noch leicht vermehren. Wenn die Nerven einmal zu ihren Endapparaten auswachsen, warum suchen sie nicht direkt zu ihrem Ziele zu gelangen, wozu müssen sie oft viele Umwege machen und wozu gehen sie die komplizierten und verschiedenartigen Plexusbildungen ein, woher stammen die Ganglienzellen, die sich auch im peripheren Nervensystem in nicht geringer Anzahl in den verschiedensten Organen, besonders auch im Sympaticus entwickelt finden? Um auf dem schwierigen Gebiete vorwärts zu kommen, wird man auch das periphere Nervensystem wirbelloser Tiere, mehr als es zur Zeit geschehen ist, berücksichtigen müssen“. Die Annahme von *Hensen*, daß die embryonalen Zellen durch Protoplasmafäden miteinander in Verbindung stehen, hat später bis zu einem gewissen Grade eine Bestätigung gefunden durch die Befunde von *Hammar*, der die Furchungszellen von Seeigeln durch intercellulare Plasmabrücken miteinander verbunden sah, und weiterhin durch eine ganze Reihe von Arbeiten des letzten Dezenniums, die das Vorhandensein von Intercellularbrücken zwischen den Zellen fast aller Gewebe nachzuweisen sich bestrebten.

Andererseits läßt sich allerdings nicht verschweigen, daß die oben erwähnten Bedenken, die sich der herrschenden Lehre vom Auswachsen der Nervenfasern entgegenstellen, dadurch einigermaßen gemildert werden, daß man zur Erklärung dieser Lehre den durch *W. Roux* auf experimentellem Wege ermittelten Cytotropismus, d. h. die Fähigkeit isolierter Furchungszellen zu wandern und sich gegenseitig anzuziehen oder abzustoßen zu Hilfe nehmen kann, indem man der Vorstellung Raum gibt,

daß die Zellen der Muskelsegmente cytotropische Reize auf die aus dem Zentralnervensystem hervorsprossenden Nervenfasern ausüben.

Eine bedeutsame Stütze fand nun aber diese Theorie vom Auswachsen der Nervenfibrillen vor allem durch die von *Ramon y Cajal, Waldeyer* und andern begründete „Neuronenlehre“ deren Kernpunkt der Gedanke bildet, daß Ganglienzelle und Nervenfaser eine einzige Zelle, ein „Neuron“, repräsentieren, und daß die einzelnen Neurone miteinander nur in Kontakt, niemals aber in kontinuierlichem Zusammenhange stehen, daß also mit andern Worten die Nervenfortsätze von zwei verschiedenen Ganglienzellen niemals miteinander verschmelzen, sondern sich lediglich berühren (Kontakttheorie). Gesetzt, daß diese Neuronenlehre der Wirklichkeit entsprach, daß also Ganglienzelle und Nerv eine selbständige morphologische Einheit vom Wert einer einzigen Zelle bildeten, so harmonierte damit allerdings vortrefflich die Annahme vom Auswachsen der Nervenfibrillen als Fortsätze der Ganglienzellen und einer erst sekundären Verbindung mit ihren motorischen Endapparaten, den Muskelzellen.

Die Art dieser letztern Verbindung ist übrigens gleichfalls seit Jahrzehnten ein viel umstrittener Punkt. Während die Mehrzahl der Autoren der Ansicht huldigt, daß die motorische Endplatte, d. h. die Nervenendigung der motorischen Nerven, unter dem sogenannten Sarcolemm, d. i. der den Muskel bekleidenden Hülle, die die Bedeutung einer Zellenmembran hat, liege, daß also die Nervenfasern ins Innere der Muskelzellen eindringen, gibt *Kölliker* an, daß die Nervenenden auf dem Sarcolemm liegen, daß also nur ein Kontakt zwischen Nervenfasern und Muskelzellen statthat. Es ist klar, daß diese Kontroverse für unser Problem von Bedeutung ist, indem die letztere Auffassung besser mit der Neuronenlehre, die erstere dagegen mit der *Hensen'schen* Theorie in Einklang zu bringen ist.

Der lange Zeit unangefochtenen und auch heute noch dominierenden Neuronenlehre ist nun aber in den letzten Jahren in den Arbeiten von *Apathy* und *Bethe* eine mächtige Gegnerschaft

erstanden,¹ indem diese beiden Forscher unabhängig von einander vermittelst verschiedener Methoden den Nachweis erbrachten, daß im Gegensatz zur Kontakttheorie die Nervenfibrillen der Ganglienzellen durch feinste Fäserchen miteinander verbunden sind, „welche zum Teil den Zellkörper der Nerven selbst durchsetzen, teils extracellular verlaufen und sowohl intracellular als extracellular feinste Faser- und Gitterwerke bilden. Ein Anfang oder Ende von Fibrillen in einer Ganglienzelle kommt darnach nicht vor, sondern es besteht vielmehr eine ununterbrochene Kontinuität der Fibrillen von den Sinnesapparaten bis zu den motorischen Endorganen im ganzen Körper“ (zit. nach Schenk: „Die Bedeutung der Neuronenlehre für die allgemeine Nerven-Physiologie“). Ich unterlasse es hier absichtlich, um nicht zu weitläufig zu werden, auf die weitgehenden Schlüsse, welche diese Autoren bezüglich des Aufbaues des Nervensystems gezogen haben, näher einzugehen, da dieselben einerseits unser vorliegendes Problem nicht direkt berühren, andererseits zur Zeit ein definitives Urteil sich kaum bilden läßt und weise nur darauf hin, daß die *Apathy'schen* Befunde in physiologischer Beziehung sehr viel für sich haben, denn „die Annahme“, sagt Schenk (l. c.), „daß das Nervensystem eine kontinuierliche reizleitende Verbindung zwischen Sinnesorganen einerseits, Muskeln, Drüsen u. s. w. andererseits bilde, hat von jeher in der Physiologie geherrscht, weil sie am besten mit allen bekannten physiologischen Tatsachen in Einklang zu bringen ist.“ Vor allem aber interessieren uns hier die Resultate, die *Apathy* bezüglich der Entwicklung des Nervensystems erhalten hat, da dieselben im Prinzip vollständig mit der *Hensen'schen* Theorie übereinstimmen. *Apathy* gibt nämlich an, daß die späteren leitenden Bahnen ursprünglich protoplasmatische Zellbrücken sind, die

¹ Ich muß an dieser Stelle bemerken, daß die Neuronenlehre in ihrer derzeitigen Fassung bei den Zoologen nicht die ungeteilte Zustimmung fand, wie bei den Anatomen. Denn bei den Wirbellosen, speziell bei den Cœlenteraten, hatten von jeher übereinstimmend alle Autoren einen direkten Zusammenhang der Ganglienzellen und ihrer Fasern unter einander beobachtet und beschrieben.

erst dann zu Nerven werden, wenn in ihnen die Neurofibrillen erscheinen, „ebenso wie ein protoplasmatischer Fortsatz einer Zelle erst dann zur Muskelfaser wird, wenn darin kontraktile Substanz in Form von Myofibrillen erschienen ist.“ Und weiter führt er aus: „Vor der Entstehung der den Reiz leitenden primitiven Fibrillen sind bereits die Wege selbst vorhanden, auf welchen die wachsenden primitiven Fibrillen in einer Richtung die Ganglienzellen, in der andern die Sinneszellen erreichen; es sind die Intercellularbrücken, protoplasmatische Fortsätze, welche von der ersten Teilung der Eizelle an die Zellen eines Organismus direkt oder indirekt beständig miteinander verbinden, ganz wie es der vor langer Zeit ausgedrückten Auffassung von *Hensen* entspricht, der sich in neuester Zeit u. a. *Sedwick* angeschlossen hat, welche ich aber auf Grund meiner Untersuchungen über Histologie und Histogenese des Nervensystems, besonders bei Würmern und Mollusken bereits vor 7 Jahren als unvermeidlich erklärt habe.“

Mit *Apathy* schließt meines Wissens die Reihe der Forscher, die sich bisher eingehender mit unserem Probleme beschäftigt haben und ich gebe nun im folgenden die Resultate eigener Untersuchungen kund, die ich bezüglich dieses Themas an Siphonophoren gewonnen habe. Wenn ich hiebei auch keineswegs den Anspruch erhebe, diese schwierige Frage eindeutig und vollständig gelöst zu haben — dazu gehören viel umfassendere Untersuchungen — so hoffe ich immerhin, daß die folgenden Zeilen dazu dienen, uns der Lösung des Problems um einen kleinen Schritt näher zu rücken. Schon anlässlich meiner Studien über das Nervensystem der Siphonophoren (Jenaische Zeitschr. Bd. 43) stieß ich naturgemäß auf die Frage von dem Zusammenhang von Muskel und Nerv. Doch bin ich in jener Publikation nicht näher darauf eingetreten und habe dieses Problem erst in der letzten Zeit durch Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystems der Siphonophoren speziell von *Physophora hydrostatica* in Angriff genommen. Es eignet sich nämlich diese Siphonophore wohl wie kein zweites Objekt zum Studium unserer Frage, da wohl keine andere

Coelenterate ein so überaus deutlich ausgebildetes Nervensystem besitzt — den Coelenteraten aber gebührt in dieser Frage schon deshalb der Vorzug, weil bei ihnen zum erstenmale in der Tierreihe ein Nervensystem auftritt. Und wenn man im fernern der berechtigten Forderung von *Hertwig* nachkommen will, daß man bei der Untersuchung über die Entwicklung des Nervensystems „nicht nur Schnittserien, sondern auch andere histologische Methoden (Flächenpräparate geeigneter Objekte mit Färbung der Nervenfibrillen, Isolierung der Elemente nach vorausgegangener Maceration und Färbung) zurate ziehen müsse und auch das periphere Nervensystem wirbelloser Tiere mehr als es zur Zeit geschehen ist, berücksichtigen soll“, so würde ich in der Tat kein Objekt, das mit Rücksicht auf diese Forderungen günstiger wäre, als *Physophora hydrostatica*; denn einerseits eignet sich die ein dichtes Gangliennetz tragende Außenseite (*Exumbrella*) ihrer Schwimmglocken zu instruktiven Flächenpräparaten und andererseits gestattet das überaus nerven- und ganglienreiche Ectoderm ihrer Taster (*Palponen*) auch die Herstellung von übersichtlichen Isolationspräparaten.

Soll nun aber die Darstellung der Entwicklung des Nervensystems von *Physophora* verständlich werden, so ist es notwendig, vorerst auf die Beschreibung desselben bei dem erwachsenen Individuum einzugehen. Wir beschränken uns indessen in unserer Darstellung auf die ventrale oder Unterseite der *Exumbrella* der Schwimmglocken und auf das Ectoderm der Palponen, da sich diese beiden Orte aus histologisch-technischen Gründen am besten zu unsren Untersuchungen eignen. Zur allgemeinen Orientierung schicke ich voraus, daß das Nervensystem von *Physophora* und der Siphonophoren überhaupt gleich demjenigen der übrigen Coelenteraten im großen und ganzen ein diffuses ist, d. h. aus einem bald eng, bald weitmaschigen Netze von Ganglienzellen besteht, im Gegensatze zum zentralisierten Nervensystem der höheren Tiere, bei denen sich ein Zentralnervensystem von einem peripherischen differenziert hat.

Es besteht dementsprechend das Nervensystem von *Physophora* aus Gangliengeflechten, welche sich im Ectoderm und

Entoderm der einzelnen Organe oder „Personen“ (*Häckel*), der Schwimmblase, dem Stamm, den Schwimmglocken, Palponen (Tastern), Nährpolypen und Fangfäden ausbreiten (vgl.

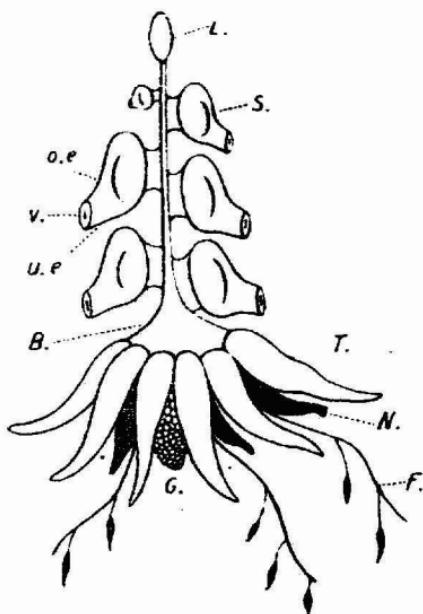


Fig. 3. *Physophora hydrostatica*:

L = Luftblase (Pneumatophore). *S* = Schwimmglocken. *o.e.* und *u.e.* = obere und untere Seite der Exumbrella oder Aussenseite der Glocke. *V* = Velum. *B* = Stammblase. *T* = Taster (Palpon). *N* = Nährpolyp. *F* = Fangfäden. *G* = Geschlechtsträubchen.

Fig. 3). Freilich weist auch Physophora und mit ihr die übrigen Physonecten die ersten Anfänge einer Zentralisation auf, indem einerseits am Rande der Schwimmglocken auf der Innenseite (Subumbrella) ein Nervenring zur Ausbildung gelangt — homolog dem subumbrellaren Nervenring der craspedoten Medusen (Randsaummedusen) — und andererseits das Ectoderm des blasenartig erweiterten untersten Stammabschnittes, der sog. Stammblase, der Sitz eines dichteren Gangliengeflechtes ist, in dem man wohl mit *Korotneff* eine Art Gehirn erblicken darf.

Wenden wir uns nun zur Darstellung des Nervensystems der Außenseite oder Exumbrella der Schwimmglocken, soweit dies für unsere Frage notwendig ist. Wie ich in meinen Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren nachgewiesen habe, ist die äußere Seite des Randsaumes oder Velums und das untere Drittel der Exumbrella Sitz eines einheitlichen zusammenhängenden Gangliengeflechtes, das über dem Schirmrande am dichtesten ist, während es nach dem Velum und nach dem Scheitel der Glocke zu weitmaschiger wird. Ganz besonders deutlich tritt dieses Geflecht auf der ventralen, d. h. derjenigen Glockenseite zutage, die bei der lotrechten Stellung von *Physophora* nach unten schaut, indem hier — vom Schirmrande abgesehen — das exum-

brellare Epithel lediglich aus großen, ganz flachen Plattenepithelzellen besteht, so daß Ganglienzellen und Fasern leicht durch das Epithel hindurch in ihrer natürlichen Lage beobachtet werden können, während auf der Dorsalseite der Glocken der außerordentliche Reichtum von Nesselzellen und am Schirmrande die zunehmende Höhe und Mannigfaltigkeit der Elemente (Nessel-, Drüsen- und Epithelmuskelzellen) den nervösen Plexus mehr oder weniger verdecken. In der Mittellinie der ventralen Seite fällt nun sogleich ein eigentümlicher Strang auf, der zum Teil aus Ganglienzellen und -Fasern, zum Teil aus einer Art Epithelmuskelzellen gebildet wird, die durch die spindelförmige Gestalt ihrer Kerne und die Zartheit ihrer kontraktilen faserförmigen Fortsätze an bipolare Ganglienzellen erinnern, von denen sie sich nur durch die schwächere Kernfärbung und vielerorts durch die besenreisartig aufgespaltenen Faserenden unterscheiden. „Ganglien- und Faserzellen“, wie ich (l. c.) diese Epithelmuskelzellen genannt habe, zeichnen sich auf den ersten Blick durch ihre eigentümliche Anordnung aus, indem sie nämlich in weiten, ziemlich gleichen Abständen zu kleineren Zellhäufchen oder -Gruppen vereint in der Kontinuität des Stranges liegen. Infolge dieses typischen Verhaltens erinnert das ganze Gebilde „an eine durch lange Internodien ausgezeichnete Ganglienkette eines Gliedertieres.“ Ich habe diesen Strang als „ventralen Faserstrang“ bezeichnet — und zwar als ventralen im Gegensatze zu einem wesentlich anders gebauten Strang auf der Dorsalseite der Glocke — und ich erwähne diesen Faserstrang lediglich deshalb, weil er, wie wir gleich sehen werden, beim Studium der Entwicklung der Ganglienzellen von Wichtigkeit ist. An der Basis, d. h. gegen den Glockenrand hin, ist der Faserstrang verbreitert und besteht hier vorwiegend aus Faserzellen. Nach dem Scheitel der Glocke zu wird er dagegen schmäler und erscheint hier fast lediglich aus Ganglienzellen zusammengesetzt. Die Ganglien des Stranges sind teils bi-, teils tripolar und stehen mit dem oben erwähnten exumbrellaren Gangliengeflechte in Verbindung. Die außerordentliche Flachheit und die hierdurch bedingte Durchsichtigkeit des exumbrellaren Epi-

thels ermöglicht es uns, nun zwei Dinge festzustellen, die für unser vorliegendes Problem von Wichtigkeit sind, einmal die Art des Zusammenhangs der Ganglienzellen unter einander und zweitens die Art und Weise, wie die Nervenfasern mit den Epithelmuskelzellen zusammenhängen. Mit aller Deutlichkeit läßt sich nun hier die Tatsache eruiieren, daß die Ganglien in unmittelbarem, kontinuierlichen Zusammenhange miteinander stehen, daß also kein Kontakt (siehe oben), sondern eine Kontinuität zwischen den Nervenzellen besteht. Hierbei zeigt es sich, daß die die Nervenfasern zusammensetzen feinsten Nervenfibrillen nur zum Teil durch die Ganglien eine Unterbrechung erfahren, zum anderen Teile dagegen an den Nervenzellen vorbeiziehen, so daß sie also in ihrem Verhalten an die oben erwähnte Darstellung von *Bethe* und *Apathy* erinnern. Die Nervenfasern verlaufen ohne Ausnahme unter den Epithelzellen hindurch, die Ganglienzellen liegen dagegen vorwiegend in der Tiefe zwischen ihnen. Verfolgt man nun die Nervenfasern unter stärkster Vergrößerung, so stößt man in ihrem Verlaufe von Zeit zu Zeit auf feinste, zarteste Fäserchen, die mit kegelförmiger Basis aus den Ganglienfasern entspringen und nach relativ kurzem

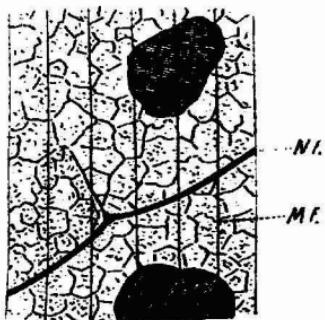


Fig. 4.

Endigungsweise der Nervenfibrillen (*Nf*) im Ectoderm der Basalplatte der Palponen.

Mf = Muskelfibrillen, Mace-
rationspräparat.

Verlaufe in einem äußerst zarten Netzwerk endigen, das dem Protoplasmaleib der Epithelzellen angehört. Eine analoge Endigungsweise, aber viel deutlicher ausgeprägt, findet sich im Ectoderm der Basalplatte der Palponen (siehe unten), weshalb wir dieselbe hier zur Darstellung bringen (vgl. Fig. 4). Es findet demnach ein direkter kontinuierlicher Zusammenhang statt zwischen Nervenfibrille und Epithelzelle und es hat diese Tatsache für uns deshalb eine prinzipielle Bedeutung,

weil die Epithelzellen der Exumbrella im Grunde genommen nichts anderes sind, als modifizierte, plattgedrückte Epithelmuskelzellen. Bei genauer Betrachtung des exumbrellaren

Epithels beobachtet man nämlich unter demselben eine zarte, radial, d. h. vom Glockenscheitel nach dem Velum zu verlaufende Faserung, die über der Mitte der Exumbrella nur als feine Streifung angedeutet ist, während sie nach dem Glockenscheitel sowohl als nach dem Velum hin an Stärke zunimmt und einerseits als Fortsetzung der ectodermalen Muskulatur der Glockenträger, andererseits als Fortsetzung der die Unterseite des Velums bekleidenden Radialmuskulatur erscheint. Genau so wie an den Nährpolypen, den Tastern (Palponen) und dem Stamm, findet sich also auch über den Glocken eine ectodermale Längsmuskulatur, deren Bildnerin das sie bedeckende exumbrellare Epithel ist. Ich habe nun mein besonderes Augenmerk auf einen Zusammenhang der Nervenendfaserchen mit diesen Muskelfasern gerichtet, ohne indessen irgendwo eine derartige Verbindung konstatieren zu können; es stehen demnach die Nerven mit den Muskelfasern nicht unmittelbar, sondern nur indirekt durch Vermittlung der zugehörigen Epithelmuskelzellen in Zusammenhang.

Wir wenden uns nunmehr zur Entwicklung der Ganglienzellen der Exumbrella. Auch hiebei lassen sich durch Maceration instruktive Flächenpräparate erzielen. An ganz jungen Schwimmglocken in der Größe von 1—2 cm erscheint das exumbrellare Ectoderm der Unterseite der Glocke, von der Fläche gesehen, völlig gleichmäßig; die Zellen sind alle von rundlicher oder polygonaler Gestalt und von dem ventralen Faserstrange (siehe oben) ist noch nicht die Spur zu sehen, ebenso wenig auch von Ganglienzellen oder -Fasern. Die exumbrellare Muskulatur, die ja, wie oben erörtert, an den ausgewachsenen Glocken nur dürftig entwickelt ist, ist noch nicht zu erkennen und bei der Untersuchung des subumbrellaren oder Schwimmsackepithels ergibt sich, daß die demselben entstammende quergestreifte Muskulatur noch nicht entwickelt ist. Ein wesentlich anderes Bild bieten uns dagegen die Glocken von 3 mm Länge dar. Hier ist die Anlage des ventralen Faserstranges schon deutlich sichtbar in Gestalt von meist spindelförmigen Zellen, die zu einer Kette geordnet in der Mittellinie

der Ventralseite der Glocken liegen und durch ihre langgestreckten Kerne sich deutlich von den umgebenden polygonalen Epithelzellen abheben. Da die Elemente des Stranges lückenlos dicht nebeneinander und hinter einander liegen, so ist auf dieser Stufe eine Unterscheidung von Faserzellen und bipolaren Ganglienzellen so gut wie unmöglich; nur die spärlich in den Gang eingestreuten tripolaren Ganglienzellen geben sich durch ihre dreieckige Gestalt als solche zu erkennen. Untersucht man nun aber auf diesen und den darauf folgenden Wachstumsstadien den obersten, d. h. dem Glockenscheitel benachbarten Teil des Faserstranges, der, wie oben erläutert wurde, fast lediglich aus Ganglienzellen

und -Fasern besteht, so beobachtet man, daß die ursprünglich dicht aneinandergelagerten Nervenzellen allmählich auseinanderrücken und die oben erwähnten Internodien bilden, und daß in dem Momente, wo diese Zellen auseinander weichen, feine Verbindungsfäden zwischen ihnen ausgespannt erscheinen, die in dem Maße an Länge zunehmen, als die Zellen sich von einander entfernen (vgl. Fig. 5). Es folgt dennach daraus, daß die Ganglienzellen vom Anfang ihrer Entwicklung an mit einander verbunden sind und daß

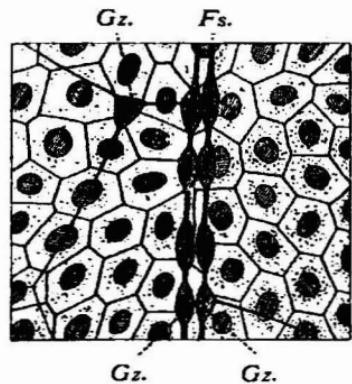


Fig. 5.

Faserstrang und exumbrellaes Epithel der Unterseite einer 4 mm langen Schwimmglocke.

Gz = Ganglienzellen. Fs = Faserstrang.

ein Auswachsen der Nervenfasern hier nicht statthat. Es gilt dieser Satz indessen nicht nur für die Nervenzellen des Faserstranges, sondern auch für diejenigen, welche in ihrer Gesamtheit das oben beschriebene Gangliennetz auf der Unterseite der Exumbrella bilden. An Schwimmglocken von 3 mm Größe sind diese Elemente gleichfalls schon deutlich erkennbar. Sie liegen etwas tiefer als die Epithelzellen und sind charakterisiert durch ihre Nervenfortsätze. Diese letzteren lassen sich zwar auf diesem Stadium sowohl wegen ihrer Zartheit, als auch wegen der relativ größeren Höhe und Undurchsichtigkeit des jugendlichen Epithels

an Situpräparaten nicht selten nur auf kurze Strecken hin unter dem Epithel verfolgen, so daß man von vornherein der Annahme eines Auswachsens der Ganglienfasern zuneigen möchte; betrachtet man aber die Ganglien, welche in der Nähe des Faserstranges gelegen sind, so sieht man dieselben vom Anbeginne ihres Sichtbarwerdens an mit den benachbarten Ganglien des Faserstranges in Verbindung stehen. (Vgl. Fig. 5.)

Wirft man auf diesem Entwicklungsstadium, also zu einer Zeit, wo die Ganglienzellen eben sichtbar geworden sind, einen Blick auf das subumbrellare oder Schwimmsackepithel, so sieht man nach vorsichtiger Abpinselung der Epithelzellen die erste Anlage der zugehörigen quergestreiften Schwimmsackmuskulatur in Gestalt von äußerst zarten, langen Fibrillen, an denen anfänglich noch keine Querstreifung zu erkennen ist. Es geht aus diesem Umstände hervor, daß Nervensystem und Muskulatur gleichzeitig zur Entwicklung gelangen.

Wie steht es nun aber mit dem Zusammenhange der Ganglien mit den Epithelzellen? Ist auch dieser ein primärer, d. h. ab origine bestehender oder sind beide erst sekundär mit einander verbunden? An Entwicklungsstadien, in denen die Ganglien und mit ihnen ihre Ausläufer eben sichtbar geworden sind, habe ich mich vergeblich bemüht, die oben beschriebenen Endfasern aufzufinden; sind diese doch selbst an den ausgewachsenen Glocken von so außerordentlicher Zartheit, daß sie nur mit stärkster Vergrößerung wahrgenommen werden können und ist überdies die Höhe und Undurchsichtigkeit des jugendlichen Epithels ihrer Auffindung hinderlich. Erst auf einer späteren Stufe, an Glocken von über 6 mm Größe, gelingt es an Flächenpräparaten die an ihrer kegelförmigen Basis leicht kenntlichen Nervenendfaserchen zu Gesicht zu bekommen; mit dem Momente aber ihres Sichtbarwerdens läßt sich auch mit aller Deutlichkeit ihre Endigung im Protoplasmanetze der Epithelzellen konstatieren. Nirgends konnte ich dagegen eine Andeutung davon finden, daß die Endfasern auswachsen, daß sie also mit andern Worten eine zeitlang frei endigen, um erst später mit den Epithelzellen in Verbindung zu treten. Wir dürfen also wohl ungezwungen unsern

Befund so deuten, daß Ganglien- und Epithelzellen von Anfang an miteinander in Verbindung stehen und daß die Endfaser und ihre Endigung auf allerfrühesten Stufe nur wegen ihrer außerordentlichen Zartheit sich unserem Auge entziehen.

Es war uns nun auch möglich, über einen andern Punkt, der mit unserer Frage in Beziehung steht, näher Aufschluß zu erhalten, nämlich über den ursprünglichen Zusammenhang der Epithelzellen unter einander. Während, wie oben angegeben wurde, das exumbrellare Epithel der ausgewachsenen Glocken aus einer einfachen Schichte außerordentlich breiter und flachgedrückter Zellen besteht, erscheint dasselbe an ganz jungen, nur 1—2 mm großen Glocken auf den ersten Blick als geschichtetes Epithel; bei genauer Analyse ergibt sich aber, daß diese Schichtung nur eine scheinbare ist, indem im Gegensatze zu einem wirklich geschichtetem Epithel alle Zellen auf der Stützlamelle aufsitzen, daß aber nicht alle die freie Oberfläche erreichen. (Vgl. Fig. 6.)



Fig. 6.

Schnitt durch das exumbrellare Epithel der Unterseite einer zirka 2 mm grossen Schwimmglocke.

Es handelt sich also um ein sog. mehrreihiges (*Schiefferdecker*) oder mehrzeligtes (*Böhm* und *Davidoff*) Epithel. Sowohl an Querschnitten (Fig. 6), als auch an Macerationspräparaten (Fig. 7) kann man nun beobachten, daß die jugendlichen Epithelzellen durch feine Protoplasmafäden mit einander in Zusammenhang stehen. Diese Verbindungsfasern sind stets zwischen den basalen Teilen der nach unten sich meist verschmälernden Epithelzellen ausgespannt und haben vorwiegend mehr oder weniger schrägen, seltener queren Verlauf. Bald sind zwei benachbarte Zellen nur durch eine einzige, bald jedoch auch durch mehrere (2—3) Fasern miteinander verbunden, doch ist letzteres der selteneren Fall. Wir haben es also hier mit einer Erscheinung zu tun, die an die anderwärts vielfach beschriebenen Intercellularbrücken erinnert. Doch unterscheiden sich diese letzteren in wesentlichen Punkten von den hier



Fig. 7.

Isolierte Zellen aus dem exumbrellaren Epithel der Unterseite einer zirka 2 mm grossen Schwimmglocke.

in Rede stehenden Zellverbindungen: Einmal erscheinen die Intercellularbrücken, wie dies schon in ihrem Namen ausgedrückt ist, als stets quer die Intercellulärspalten traversierende und meist kurze Plasmafäden, zweitens sind sie stets in großer Anzahl vorhanden und gleichmäßig über die Seitenwände der Epithelzellen verteilt, und drittens erscheinen sie auf allen bildlichen Darstellungen viel zarter als unsere in Rede stehenden Zellverbindungen.

Untersucht man nun das exumbrellare Epithel der Unterseite älterer Schwimmglocken, so sieht man, daß die Epithelzellen immer flacher werden und daß die intercellularen Verbindungen sich sehr bald nicht mehr nachweisen lassen; ob sie daselbst später überhaupt nicht mehr vorhanden sind, oder ob sie sich nur deshalb unserem Auge entziehen, weil die Zellen sich später nicht mehr isolieren lassen, wie an den ganz jungen Glocken, vermag ich nicht zu entscheiden; dagegen beobachtet man sie stets im Epithel des Randwulstes (siehe oben), dessen Zellen auch an den ausgewachsenen Glocken ein hohes, mehrzeiliges Epithel bilden und stets vollkommenere Isolationspräparate erzielen lassen.

Wenden wir uns nunmehr zur Darstellung des Ectoderms der Palponen. Um hier den Zusammenhang von Muskel und Nerv verstehen zu können, ist es notwendig, vorerst in Kürze auf den Bau der ectodermalen Epithelzellen einzugehen. Diese letzteren sind im großen und ganzen von hoher, zylindrischer Gestalt und sind vor allem charakterisiert durch ihre basalen Fortsätze, vermittelst welcher sie den Radialsepten der Stützlamelle aufsitzen. Sowohl an Schnitt- als auch vornehmlich an Isolationspräparaten beobachtet man nun, daß die benachbarten Zellen durch ihre Basalfortsätze mit einander in Verbindung stehen. Bald kommt dieser Zusammenhang dadurch zustande, daß die Basalfortsätze durch quer oder schräg verlaufende Anastomosen mit einander verbunden sind, bald aber auch dadurch, daß die Fortsätze zweier benachbarter Zellen mit einander verschmelzen und einen gemeinschaftlichen Basalfortsatz bilden (vgl. Fig. 11). Von besonderem Interesse ist

für uns das Verhalten der Epithelzellen zur zugehörigen Längsmuskulatur der Palponen. Die Basalfortsätze erfahren an ihrem untern Ende eine fächer- oder kegelförmige Verbreiterung, vermittelst welcher sie den auf den Radialsepten verlaufenden Muskelfasern aufsitzen, wobei zu beachten ist, daß diese letzteren von einem schmalen, aber stets deutlich erkennbaren Protoplasmasmaum eingefaßt werden, welcher als direkte Fortsetzung des fächerartig erweiterten Endes der Basalfortsätze erscheint (vgl. Fig. 10).



Fig. 8.

Isolierte Zellen aus d. Ectodermeipithel eines jungen, 2 mm langen Palpons.

Oder mit andern Worten: Die Basalfortsätze der Epithelzellen wachsen, an den Radialsepten der Stützlamelle angekommen, zu langen Protoplasmafäden aus, in deren Innerem die Muskelfasern zur Differenzierung gelangen. Das ursprüngliche Verhältnis, daß zu jeder Epithelzelle eine Muskelfaser gehört, wird nun einmal dadurch gestört, daß die Epithelzellen mehrere Basalfortsätze treiben, von denen jeder mit einer Muskelfaser zusammenhängt und andererseits dadurch, daß jede Muskelfaser ihrerseits mit mehreren Zellfortsätzen in Konnex steht, die von verschiedenen Epithelzellen herrühren. Von jeder



Fig. 9.

Epithelzellen aus d. Ectoderm d. Spitze eines jungen. 4 mm langen Palpons.
St. = Stützlamelle.
Sp. = Septen der Stützlamelle.

Schnittpräparat.

Epithelzellen können demnach direkt oder infolge der oben erwähnten Anastomosen auch indirekt mehrere Muskelfasern gleichzeitig erregt werden und umgekehrt kann eine jede Muskelfaser direkt von verschiedenen Epithelzellen motorische Impulse erhalten. Daß es sich hiebei, wie bereits vorweg genommen wurde, um ein sekundäres Verhalten handelt, lehrt uns das Studium der Entwicklung der Palponen. Auf ganz jungen Stadien von 2 mm Länge (Fig. 8) zeigen die isolierten Epithelzellen des Ectoderms noch keine geteilten Basalfortsätze, sondern ihr etwas verschmälertes unteres Ende erscheint überall ganz. Wie an den Swimmingglocken, so ist auch hier an den Palponen auf diesem Entwicklungsstadium ein mehrzeiliges Epithel vorhanden, das mit zunehmendem Wachstum einem einzeiligen Platz macht,

mit Ausnahme der Palponenspitze, wo auch am ausgewachsenen Individuum ein mehrreihiges Epithel persistiert. Aber schon an Tastern von 4 mm Länge (Fig. 9) sehen wir, wie an den Epithelzellen die Basalfortsätze sich teilen und mit verschiedenen Radialsepten — und demgemäß auch verschiedenen Muskelfasern — in Verbindung treten. Was uns aber sofort in die Augen fällt, ist die Tatsache, daß schon auf der frühesten Stufe der Entwicklung die Epithelzellen durch Anastomosen miteinander verbunden sind, die ganz wie am ausgewachsenen Palpon (siehe oben) zwischen den basalen Enden der Zellen ausgespannt sind und in Form und Charakter völlig denjenigen gleichen, die wir im Ectoderm der jungen Schwimmglocken beschrieben haben (siehe oben).

Das Nervensystem des Ectoderms der Palponen wird nun gebildet durch einen außerordentlich deutlich entwickelten Ganglienplexus, der zwischen den Epithelzellen und den Radialsepten der Stützlamelle ausgebreitet ist. Auch hier gilt, wie an den Schwimmglocken, die Regel, daß die Ganglienzellen in unmittelbarem, kontinuierlichem Zusammenhang miteinander stehen, daß also kein Kontakt, sondern eine Kontinuität zwischen den nervösen Elementen besteht, und es läßt sich auch hier der Nachweis führen, daß die Nervenfibrillen nur zum Teil durch die Ganglienzellen eine Unterbrechung erfahren, zum andern Teile dagegen kontinuierlich an den Nervenzellen vorbeiziehen. Wie verhält es sich nun hier mit dem Zusammenhange von Muskel und Nerv? Wie Isolationspräparate (Fig. 10 u. 11) unzweifelhaft lehren, haben wir diesbezüglich an den Palponen ein ganz analoges Verhalten wie an den Schwimmglocken, indem die Nervenfibrillen mit den Muskelfasern niemals direkt, sondern stets nur durch Vermittlung der zugehörigen Epithelmuskelzellen in Verbindung treten. Die mit kegelförmiger Basis aus den Ganglienfasern entspringenden Nervenendfaserchen treten stets an den Basalteil der Epithelzellen heran und zwar entweder derart, daß sie vor der Abgangsstelle der verzweigten Basalfortsätze an die Zellen gelangen (vgl. Fig. 11) oder aber, daß sie mit den Basalfortsätzen selbst kommunizieren. In

letzterem Falle ist der Zusammenhang häufig derart, daß die Endfaserchen an die kegelförmig erweiterte Basis der Fortsätze herantreten (vgl. Fig. 10), so daß bei oberflächlicher Betrachtung ein direkter Zusammenhang von Nerven- und Muskelfaser vorgetäuscht wird; niemals aber kommt es vor, daß eine Endfaser beispielsweise an der Stelle X (Fig. 10) mit der Muskelfaser in Verbindung tritt.

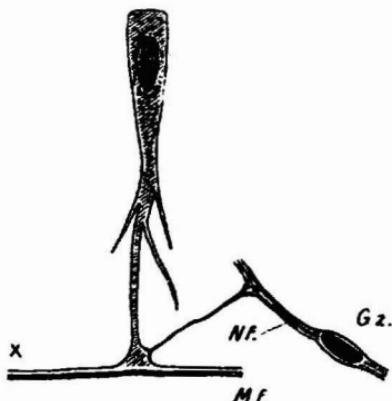


Fig. 10.

Verbindungsweise der Nervenfasern (NF) und Ganglienzellen (Gz.) mit den Epithelzellen des Ectoderms eines ausgewachsenen Palpons. MF = Muskelfaser. Macerationspräparat.

bloßen Kontakt mit den Zellen verbunden sind, sondern daß durch dieselben ein protoplasmatischer Zusammenhang zwischen

Nerv und Epithelzelle vermittelt wird. Die Eintrittsstelle der Endfibrille ist dabei ebenso durch eine kegelförmige Erweiterung charakterisiert, wie ihre Abgangsstelle aus der Nervenfaser.

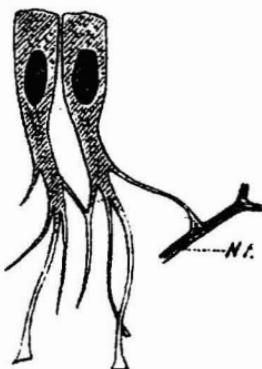


Fig. 11.

Verbindungsweise d. Nervenfasern (NF) mit den Epithelzellen des Ectoderms eines ausgewachsenen Palpons. Macerationspräparat.

Zusammenhang von Ganglien und Epithelmuskelzellen ein primärer oder sekundärer ist, ob also im letzteren Falle die Nerven

ihren Endigungen entgegen wachsen. Es war mir indessen an diesem Orte nicht möglich, mit Sicherheit diese Frage zu entscheiden, denn einerseits können hier Flächenpräparate wegen der Mehrzeiligkeit des Epithels keinen Aufschluss geben und andererseits konnte ich an Isolationspräparaten recht wohl die Ganglienzellen, nicht aber ihre Endfasern zur Darstellung bringen. Aber glücklicherweise findet sich an den Palponen eine andere Stelle, die zur Lösung dieser Frage viel günstiger ist, nämlich die sog. „Basalplatte“, die wir oben schon erwähnt haben, jene Platte, vermittelst deren die Palponen am lebenden Tiere der Stammblase aufsitzen (vgl. Fig. 3). Diese Basalplatte ist nämlich von einem außerordentlich flachen und daher durchsichtigen Ectodermepithel überzogen, welches einen überaus deutlichen Ganglienplexus enthält. Untersucht man nun dieses Ectodermepithel in seiner Entwicklung, so findet man, daß dasselbe schon in frühester Zeit einzeitig wird, und daß die Differenzierung der anfänglich indifferenten jugendlichen Epithelzellen in Epithelmuskel- und Ganglienzellen erst erfolgt, nachdem das Epithel einreihig geworden ist. Infolgedessen ist es leicht, an Flächenpräparaten die Entwicklung der Ganglienzellen zu verfolgen. Mit dem Momente nun, wo die Ganglienzellen als solche zu erkennen sind, sieht man auch ihre Ausläufer miteinander in Zusammenhang stehen, nirgends aber findet man Bilder, die auf ein Auswachsen der Ganglienfasern hindeuten würden. Und wenig später gelingt es auch, die überaus zarten Nervenendfaserchen im Zusammenhange mit dem protoplasmatischen Netze der Epithelmuskelzellen (siehe oben Figur 4) zur Darstellung zu bringen. Und zwar sehen wir auch hier nirgends einen Prozeß des Auswachsens, sondern mit dem Momente, wo wir die Endfaserchen zu Gesicht bekommen, finden wir auch schon ihre Endigung im besagten Plasmanetze vor. Es deutet also auch hier dieser Umstand darauf hin, daß Nerv und Epithelmuskelzelle von Anfang an in Zusammenhang stehen.

Fassen wir nun unsere Ergebnisse kurz zusammen, so können wir dieselben in folgende Sätze formulieren: 1. *Die Ganglienzellen stehen sowohl unter einander als auch mit den*

Epithelzellen in kontinuierlichem Zusammenhang; nirgends findet ein bloßer Kontakt statt. 2. *Alle unsere Befunde deuten darauf hin, dass dieser Zusammenhang ein primärer, d. h. von Anbeginn der Entwicklung an bestehender ist, dass also mit andern Worten Muskel und Nerv ab origine miteinander verbunden sind.* 3. *Die Epithelzellen stehen von frühester Entwicklungsstufe an durch Protoplasmafäden miteinander in Zusammenhang.* 4. *Nervensystem und Muskulatur gelangen gleichzeitig zur Entwicklung.*

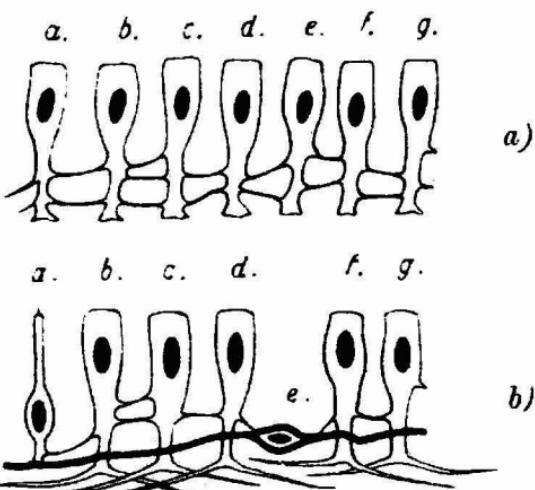
Versuchen wir nun an Hand dieser Ergebnisse uns ein Bild von der phylogenetischen Entstehung des Nervenmuskel-systems zu entwerfen, so ist es einleuchtend, daß wir hiebei zu einer Auffassung gedrängt werden, die im allgemeinen mit der *Hertwig'schen* Theorie übereinstimmt, die also darauf hinausläuft, daß der Entwicklung des Nervensystems ein protoplasmatischer Zellenverband vorausgeht (vgl. Satz 3). Hierfür spricht einmal die Tatsache, daß die ursprünglich indifferenten Epithelzellen durch Protoplasmafäden miteinander zusammenhängen, und andererseits der Umstand, daß erst sekundär aus diesem indifferenten Zellenverbande gleichzeitig mit den Epithelmuskelzellen die Ganglienzen sich differenzieren. Freilich stimme ich hiebei der *Fürbringer'schen* Ansicht zu, daß die protoplasmatischen Verbindungen der indifferenten Epithelzellen nicht erst sekundär zustande kommen, sondern daß sie vom Anbeginn der Entwicklung an vorhanden sind. Denn es ist mir gelungen, dieselben an den allerjüngsten Knospungsstadien sowohl der Schwimmglocken, als auch der polypoiden Anhänge an Isolationspräparaten nachzuweisen. Da nun gerade bei der Entwicklung der Siphonophoren von verschiedenen Autoren (*Häckel* u. a.) protoplasmatische Verbindungen zwischen den Furchungszellen vom Zweizellenstadium an beobachtet worden sind, so liegt die Auffassung gewiß nahe, daß sich unsere Plasmaverbindungen in letzter Instanz bis auf das Furchungsstadium zurückführen lassen und ganz im Sinne der *Hensen'schen* Theorie durch unvollkommene Zellteilung zustande gekommen sind. Es steht demnach unsere Ansicht auch in Einklang mit der oben er-

wähnten Darstellung *Apathys*; denn daß dieser Autor den protoplasmatischen Zellenverband durch intercellulare Brücken zu stande kommen läßt, während wir dagegen bei den Siphonophoren nur auf die Basalteile der Zellen beschränkte plasmatische Verbindungen beobachten konnten, dürfte kein prinzipieller Unterschied sein. Ich will übrigens an dieser Stelle bemerken, daß ich ganz analoge protoplasmatische Zellverbindungen, wie bei Physophora, auch beim Süßwasserpolypen (*Hydra grisea*) vorgefunden habe, während echte Intercellularbrücken nach meinen Untersuchungen den Cœlenteraten fehlen.

Fig. 12.

Schema zur Darstellung der Entwicklung des Nervenmuskelsystems:

a) Gleichartige Epithelzellen mit primären Verbindungen.



b) Differenzierung d. Epithelzellen in Epithelmuskel- (b. c. d. f. g.) Sinnes- (a) und Ganglienzen (e).

Es drängt sich uns nun indessen die Frage auf, auf welche Art und Weise sich aus diesem primären Zellenverbande das Nervensystem phylogenetisch entwickelt haben möchte und heute noch ontogenetisch sich entwickelt. Es würde uns apriori wohl verständlich sein, daß die aus den indifferenten Epithelzellen sich differenzierenden Sinnes- und Ganglienzen mit den unmittelbar benachbarten Epithelmuskelzellen verbunden wären; wie aber kommt ihre Verbindung mit den entfernteren Sinnes-, Ganglien- und Epithelmuskelzellen zu Stande? Nach *Apathy* geschieht dies bei Würmern und Hirudineen dadurch, daß die intercellularen Verbindungen zur Bildnerin für die späteren reizleitenden Bahnen d. i. die Nerven werden. Man kann sich nun meines Erachtens diesen Prozeß folgendermaßen

vorstellen. Denken wir uns, daß in einem Verbande indifferenter Zellen (Fig. 12 a) einzelne Elemente (a) in erhöhtem Maße die Fähigkeit acquirieren, Sinnesreize zu perzipieren, so verstehen wir wohl die Differenzierung dieser Elemente zu Sinneszellen. Die durch die Reize in diesen Sinneszellen hervorgerufenen Nervenerregungen werden nun die Tendenz haben, sich auf die benachbarten Elemente auszubreiten und diese Ausbreitung wird keine anderen Bahnen einschlagen können, als die bereits von Anfang an vorhandenen protoplasmatischen Zellverbindungen. Setzen wir nun den Fall, daß nicht alle Zellen in gleicher Weise der zufließenden Erregung zugänglich sind, sondern daß vielmehr die Mehrzahl derselben (b, c, d, f, g) der Ausbreitung der Erregung in ihrem Innern einen Widerstand, eine „Hemmung“ im Sinne von *Exner* entgegenseztzt, daß dagegen andere Elemente (e) in erhöhtem Grade auf die Erregung ansprechen und dieselbe vielleicht sogar nach Art einer Resonanz zu verstärken vermögen, so begreifen wir auch die Differenzierung dieser letzteren zu Nerven- oder Ganglionzellen. Wir können uns aber zugleich auch vorstellen, daß, weil die nervösen Erregungen von den Sinnes- zu den Ganglionzellen oder von einer Nervenzelle zur andern leichter abfließen, als nach den übrigen Elementen (den Epithelinuskzellen), mit der Zeit eine Wegsammachung für die Erregungen, oder eine „Bahnung“ im Sinne *Exners* in allen denjenigen Zellverbindungen geschaffen wird, welche die Erregungen auf ihrem Wege von der Sinneszelle zur Ganglionzelle oder von einer Nervenzelle zur andern passieren und können uns weiterhin vorstellen, daß infolge dieser Bahnung die Nervenfasern zur Differenzierung gelangen, gemäß dem *Lamark'schen* Satze: *La fonction fait l'organe.*

Man könnte uns nun vielleicht einwerfen, daß es, wenn unsere Vorstellung von der Entwicklung der Nervenbahnen richtig ist, ein Entwicklungsstadium geben müsse, in welchem die Nervenfasern die basalen Teile der Epithelzellen gewissermaßen durchbohren, da ja die Erregungen ihren Weg von einer Zellverbindung zur andern durch den Basalabschnitt der Zellen

hindurch nehmen müssen. Allein man braucht sich nur vorzustellen, daß infolge des Widerstandes („Hemmung“) von Seiten des Innern der Epithelzelle die zufließende Erregung an die Peripherie (das Ectoplasma) der Zelle gedrängt wird, so steht der Annahme nichts entgegen, daß in dem Momente, wo durch die Bahnung die Anlage der Nervenfasern sich vollzieht, auch die Isolation dieser Nervenfasern von den Basalteilen der Epithelzellen erfolgt. Diese Isolation wird übrigens nicht, oder wenigstens nicht immer, eine vollständige sein und gerade dieser Umstand erklärt uns zugleich den Zusammenhang der Nervenfasern mit den Epithelmuskelzellen und lässt uns die oben beschriebene Art des Zusammenhangs verstehen, die dadurch charakterisiert ist, daß die Nervenfasern mit den Muskelfasern nicht direkt, sondern stets nur durch Vermittlung der zugehörigen Epithelmuskelzellen verbunden sind.
