

81247

2376
30

ALEX. AGASSIZ.

Library of the Museum
OF
COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

Deposited by ALEX. AGASSIZ.

No. 9100
Nov. 11 - 1887 - Mar. 9. 1891



Zoologische Beiträge.

Herausgegeben

von

Dr. Anton Schneider,

Professor der Zoologie und Director des zoologischen Museums
der Universität Breslau.

Zweiter Band.

Mit 27 Tafeln.

Breslau 1890.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

1
A. Agassiz

9100
Nov. 11. 1887.

Zoologische Beiträge.

~~~~~  
Herausgegeben

von

**Dr. Anton Schneider,**

Professor der Zoologie und Director des zoologischen Museums  
der Universität Breslau.

~~~~~  
Band II. Heft 1.

~~~~~  
Mit 11 Tafeln und 1 Holzschnitt.

~~~~~  
Breslau 1887.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Register zum zweiten Bande.

	Heft. Seite.
Goëlich, Dr. Gustav , Ueber die Genital- und Segmental-Organen von <i>Lumbricus terrestris</i> . (Mit Tafel XIII und XIV.)	II. 133
Kaensche, Dr. phil. Carl Conrad , Assistent am zool. Institut zu Breslau. Beiträge zur Kenntniss der Metamorphose des <i>Ammocötes branchialis</i> in <i>Petromyzon</i> . (Mit Tafel XVIII—XXI.)	III. 219
Reichel, Dr. Ludwig , Ueber die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten. (Mit Tafel XII.)	II. 107
Rohde, Dr. Emil , Privatdocent in Breslau. Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der <i>Chaetopoden</i> . (Mit Tafel I—VII.)	I. 1
— Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von <i>Amphioxus lanceolatus</i> . (Mit Tafel XV und XVI.)	II. 169
Schneider, Anton , Ueber den Darmkanal der <i>Arthropoden</i> . (Mit Tafel VIII—X.)	I. 82
— Ueber die <i>Dipnoi</i> und besonders die Flossen derselben. (Mit Tafel XI.)	I. 97
— Ueber das Sarkolemma. (Mit Tafel XVII.)	II. 212
— Zur frühesten Entwicklung besonders der Muskeln der Elasmobranchier. (Mit Tafel XXII.)	III. 251
— Studien zur Systematik und zur vergleichenden Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Histologie der Wirbelthiere. Fragment. (Mit Tafel XXIII—XXVII.)	III. 268

Zoologische Beiträge.

Herausgegeben

von

Dr. Anton Schneider,

Professor der Zoologie und Director des zoologischen Museums
der Universität Breslau.

Band II. Heft 1.

Mit 11 Tafeln und 1 Holzschnitt.

⁵⁰Breslau 1887.

J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).



Inhalt.

	Seite.
Historische Untersuchungen über das Nervensystem der <i>Chaetopoden</i> . Von Dr. Emil Rohde, Privatdocent in Breslau. (Mit Tafel I.—VII.).....	1
Ueber den Darmkanal der <i>Arthropoden</i> . Von Anton Schneider. (Mit Tafel VIII.—X.)	82
Ueber die <i>Dipnoi</i> und besonders die Flossen derselben. Von Anton Schneider. (Mit Tafel XI.)	97

Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychaeten.

Von Dr. **Emil Rohde**,
Privatdocent in Breslau.

Mit Tafel I—VII.

~~~~~

**H**istologische Untersuchungen über das Nervensystem von *Polynoe elegans* hatten mir gezeigt, dass die meist als Neuralkanäle oder Achsenkanäle bezeichneten und vielfach gedeuteten mächtigen röhrenförmigen Gebilde des Bauchmarkes bei den *Polychaeten* kolossale Nervenfasern wären, deren eingehenderes Studium wichtige Aufschlüsse über den Bau des Nervensystems der Thiere überhaupt verspräche. Durch die Munificenz der Akademie der Wissenschaften zu Berlin wurde mir ein dreimonatlicher Aufenthalt in der zoologischen Station zu Neapel ermöglicht, welcher mir Gelegenheit gab reichliches Material von *Polychaeten* behufs histologischer Untersuchung ihres Nervensystems zu sammeln.

Es sei mir gestattet, der Akademie für ihre freundliche Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Beim specielleren Studium stellte sich aber eine solche Mannigfaltigkeit aller Formelemente des Nervensystems in den einzelnen Familien heraus, dass ich mich nach einiger Zeit von der Unmöglichkeit überzeugen musste, ein Gesamtbild, wie ich ursprünglich beabsichtigt hatte, über den feineren Bau des Nervensystems der Hauptfamilien der *Polychaeten* zu geben. Ich beschränke daher meine diesbezüglichen Angaben auf die Familie der *Aphroditeen*. Gegenstand der Untersuchung waren *Aphrodite aculeata* Lin., *Hermione hystrix* Quatr., *Sigalion squamatum* Delle Ch., *Sthenelais dendrolepis* Clap., *Polynoe elegans* Gr. (*Lepidasthenia elegans* Mlmg.), *Psammolyce arenosa* Delle Ch. Die Exemplare wurden in Alkohol, Sublimat oder Osmiumsäure gehärtet und in Längs- und Querschnitte zerlegt. Als Färbemittel dienten Pikrokarmine und die alkoholische Mayersche Karminlösung, welche letztere namentlich gute Dienste leistete.

## Morphologischer Theil.

Das Gehirn ist bei den *Aphroditeen* mächtig entwickelt und liegt eingeschlossen im Kopflappen. Dieser bildet (Taf. I. Fig. 6—11, Taf. II. Fig. 12—16) eine weite, von fasrigem Gewebe (sbef.) ausgefüllte Kapsel, deren Mitte das Gehirn einnimmt. Querschnittserien zeigen, dass das Gehirn aus zwei dicht übereinander gelegenen Ganglien, einem dorsalen (Hgl. o.) und ventralen (Hgl. u.) besteht (Fig. 11—13), welche an den einander zugewandten Flächen, besonders in der mittleren Hirngegend, in enge Verbindung treten (Taf. I. Fig. 10). Jederseits gehen vom Gehirn (Fig. 10—13) 2 starke Nerven ab (Comw. o, Comw. u), je einer von jedem Ganglion, welche sich bald nach ihrem Austritt aus der Gehirnkapsel vereinigen und so als Schlundkommissuren auf die ventrale Körperseite ziehen. An ihrer Verbindungsstelle schwellen die Schlundkommissurenwurzeln (Comw. o, Comw. u), wie ich diese aus dem Gehirn austretenden Nerven fernerhin bezeichnen will, zu beiden Seiten der Gehirnkapsel zu einem Ganglion an (Taf. II. Fig. 14 Comgl.), welches ich Commissuralganglion nenne. An der ventralen Seite des Körpers treten die Schlundkommissuren neben einander (Taf. VII. Fig. 86 a—f. n. Cs.) und verlaufen so in der Form zweier gesonderter Stränge als Bauchmark bis ans Schwanzende. (Taf. V. Fig. 78, 79 n. Cs.)

Auch das Bauchmark liegt wie das Gehirn in einer weiten, besonders bei *Sthenelais* und *Sigalion* dorsal stark entwickelten, gleichfalls von fasrigem Gewebe (sbef.) gebildeten Scheide, welche ebenso wie die Gehirnkapsel durch Erweiterung der Subcuticula entstanden ist. Das fasrige Gewebe sbef, welches die Bauchmarksscheide und die Gehirnkapsel bildet, ist, wie später im histologischen Theil nachgewiesen werden wird, eine Umwandlung der Subcuticula und wird von mir darum als Subcuticularfasergewebe bezeichnet werden.

Bauchmark (Taf. III. Fig. 22, 23) und Gehirn (Fig 8—13) bestehen aus einer die Ganglienzellen enthaltenden Rindenschicht und einer von den Fortsätzen der ersteren gebildeten Markschicht oder Centralsubstanz n. Cs. Die Ganglienzellen liegen eingebettet in das Subcuticularfasergewebe, welches einen maschenartigen Bau hat. Das Gehirn ist von Ganglienzellen allseitig umgeben, im Bauchmark finden sich diese nur an drei Seiten, nämlich ventral und lateral, sie fehlen dagegen dorsal. Das Bauchmark ist bei *Sthenelais*, *Sigalion* und *Polynoe* in seiner ganzen Länge ziemlich gleichmässig mit Ganglienzellen besetzt, zur Bildung eigentlicher Ganglienknoten kommt es nicht; solche finden sich dagegen bei *Aphrodite* und *Hermione* scharf ausgeprägt und werden hier durch lange, eines Zellenbesatzes entbehrende Commissuren von einander getrennt. Bei allen *Aphroditeen* ist der Anfangstheil des Bauchmarkes gegenüber dem übrigen Abschnitt desselben durch ausserordentlich grossen Ganglienzellenreichtum ausgezeichnet, er bildet ein eigentliches unteres Schlundganglion, welches, wie später gezeigt werden wird, in vielen Beziehungen ähnliche Strukturverhältnisse wie das Gehirn aufweist. Es liegt meist im dritten Körper-

segment. Die Schlundkommissuren entbehren zum grössten Theil der Ganglienzellenrinde und schwellen nur an einer Stelle, etwa in der Mitte ihres Verlaufes, wo sie einen mächtigen Nerven absenden, durch Anhäufung von Ganglienzellen zu einem Ganglion an (Taf. VI. Fig. 81. 82).

In jedem Segment gehen von dem Bauchmark beiderseits je drei Nerven ab, ein starker und zwei schwächere (Taf. V. Fig. 78 a b d), welche ebenfalls eingehüllt in eine vom Subcuticularfasergewebe gebildete Scheide in der Subcuticula um den ganzen Körper verlaufen und hier nicht selten mit Ganglienzellen besetzt erscheinen. Der starke Nerv bildet vor seinem Eintritt in das Parapodium ein Ganglion, welcher von Quatrefages<sup>1)</sup> mit dem Namen *ganglion de renforcement* belegt worden ist. An den Abgangsstellen der Nerven treten die beiden Stränge des Bauchmarkes durch Querkommissuren mit einander in Verbindung, namentlich im unteren Schlundganglion wird der Zusammenhang beider Bauchmarkshälften durch sehr zahlreiche und stark ausgebildete Querkommissuren ein sehr inniger.

Bauchmark und Gehirn zeigen in der Ganglienzelllage wie in der Centralsubstanz eine scharf ausgeprägte bilaterale Symmetrie, welche beim Gehirn besonders am hinteren Abschnitt scharf hervortritt (Fig. 11, 12, 13). Hier zerfällt dasselbe in zwei durch Querkommissuren verbundene Stränge, so dass die beiden Gehirnganglien in dieser Gegend auf Querschnitten dem Bauchmarksquerschnitt sehr ähnlich werden.

Am Gehirn aller *Aphroditeen* fallen zwei eigenthümliche Gebilde auf.

Das eine hat etwa die Gestalt eines Hutpilzes und findet sich bei allen *Aphroditeen* als mächtiger, sofort in die Augen springender Körper (Fig. 6—10 hp, hp') zu beiden Seiten des Hirns. Der Hut hp dieses hutpilzförmigen Organes wird von sehr zahlreichen, dicht bei einander liegenden Kernen nervöser Natur gebildet, während der Stiel hp' desselben aus Centralsubstanz besteht, welche von den feinen Fortsätzen der Kerne hergestellt wird. Diese Centralsubstanz des Stieles tritt sowohl mit dem dorsalen, wie mit dem ventralen Gehirnganglion durch mehr oder weniger bogenförmige Züge, welche in die Centralsubstanz des Gehirns allmählig übergehen, in Verbindung (Taf. VI. Fig. 83). Der Hut tritt bei *Polynoe*, *Sthenelais*, *Sigalion*, *Hermione* mit einem grossen Theil seiner convexen Oberfläche mit der Subcuticula in enge Berührung (Fig. 8, 9), während bei *Aphrodite* strahlenförmig Züge von Kernen in gewissen Abständen von der convexen Oberfläche des Hutes zur Subcuticula laufen.

Das hutpilzförmige Organ findet sich bei *Polynoe* am Anfangstheil des Hirns, bei den übrigen *Aphroditeen* in der hinteren Hälfte desselben, namentlich mächtig entwickelt ist es bei *Sigalion* (s. Taf. III. Fig. 24 a hp und hp'), wo es mit seinem grossen Hute das Gehirn in der ganzen Länge von vorn nach hinten seitlich überdeckt.

1) A. de Quatrefages, Mémoire sur le système nerveux des Annélides. Ann. Sc. Nat. Zool. sér. 3. t. XIV.

Das zweite Organ (Fig. 11, 12, 13, 17, 18 Hh.) besteht aus zwei Nervensträngen, welche in der mittleren Hirngegend dorsal zu beiden Seiten der Medianlinie ebenfalls mit einem Besatz von Nervenkerneln, welche in die Subcuticula übergehen (Fig. 11), beginnen und convergirend nach dem Hirn ziehen. Vereinigt durchsetzen sie quer zuerst dieses und dann ventral die Hirnkapsel und treten schliesslich aus dieser heraus, um sich wieder in zwei divergirend auseinander fahrende und mit Ganglienzellen besetzte Züge zu trennen. (Taf. II. Fig. 17, 18.) Letztere verbinden sich mit zwei sehr eigenthümlichen Anhängen (sbcf<sup>l</sup>.), welche ventral am Kopflappen beiderseits weit in die Leibeshöhle hineinragen und im histologischen Theil eingehendere Besprechung finden werden. Ich nenne dies zweite Organ Hh die Hirnhörner und die beiden sonderbaren ventralen Anhänge (sbcf<sup>l</sup>.) des Kopflappens die Hirnanhänge. (Taf. II. Fig. 15—18.) Die Hirnhörner kommen sämtlichen *Aphroditeen* zu.

Das Schlundnervensystem (Schln.) hat einen doppelten Ursprung. (Fig. 11, 12, 19.) Ein Ast entspringt direkt aus dem Gehirn an der Bauchseite des ventralen Hirnganglions dicht unter der ventralen Schlundkommissurenwurzel und tritt mit dieser gemeinsam aus der Gehirnkapsel. Der andere Ast nimmt seine Entstehung im Commissuralganglion. (Fig. 14, 19.) Beide Aeste vereinigen sich nach kurzem Verlauf, ziehen dann als einheitlicher Nerv in der Subcuticula der beiden ersten Körpersegmente lateral nach vorn (Taf. II. Fig. 17, 20, 21 Schln.) und biegen hier (Fig. 21 links) an der Mundöffnung in die Wandung des Pharynx um, in welcher sie bis zum eigentlichen Darm verlaufen. (Fig. 17, 20, 21 Schl<sup>n</sup>.)

Pruvot<sup>1)</sup> sah die von mir anfangs beschriebene Zweitheilung des Gehirns bei verschiedenen Familien der *Polychaeten* und bezeichnet die obere Hälfte Hgl. o als centre stomato-gastrique, die untere Hgl. u. als centre antennaire. Diese Auffassung erweist sich durch meine Beobachtungen über den Ursprung der Schlundnerven bei den *Aphroditeen* als nicht richtig.

## Histologischer Theil.

### Historischer Ueberblick

über die letzten 25 Jahre, betreffend die einschlägige Literatur der höheren Wirbellosen (Würmer, Arthropoden, Mollusken).

### Ganglienzelle.

**Polarität.** Nach den Angaben der meisten neueren Autoren sind die Ganglienzellen der Wirbellosen zum überwiegenden Theil unipolar.

So hat Leydig<sup>2)</sup> in den Nervencentren der wirbellosen Thiere fast ausschliesslich nur unipolare Ganglienzellen beobachtet, deren Fortsatz sich

1) Pruvot, Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des annélides polychètes. Arch. zool. expérim. 1885.

2) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864.



aber stets theilte. Nach ihm ist eine scharfe Grenze zwischen multipolaren und unipolaren Ganglienzellen aus dem Grunde nicht zu ziehen, „da eine anscheinend unipolare Ganglienzelle durch Zertheilung des Fortsatzes ganz wohl einer multipolaren oder strahligen Form entsprechen könne“.

In demselben Sinne äussert sich Buchholz<sup>1)</sup> in seiner äusserst sorgfältigen Arbeit über das Centralnervensystem der Süsswassermollusken. Auch er fand die grössten und mittelgrossen Ganglienzellen vorwiegend unipolar, ihre Fortsätze aber stets getheilt. Er beschreibt „alle möglichen Uebergänge von da an, wo der ursprünglich einfache Fortsatz auch noch in beträchtlicher Länge einfach verläuft — ehe er sich theilt — bis zu denjenigen Fällen, in welchen die Theilungsstelle bereits unmittelbar am Körper der Zelle selbst befindlich ist, während noch immer der unipolare Habitus in der Art sich geltend macht, dass diese Fortsätze einseitig von der Zelle nach derselben Richtung hin abgegeben werden.“ Oefter sah er sogar drei dicht neben einander nach derselben Richtung von der Zelle abgehende Fortsätze. Auf Grund dieser Beobachtungen hält er die unipolaren Ganglienzellen mit getheiltem Fortsatz vollständig gleichwerthig den multipolaren, und er schlägt vor in diesem Falle lieber von einem unipolaren Habitus der Ganglienzellen als von unipolaren Ganglienzellen zu reden. Den unipolaren Habitus erklärt er aus der peripheren Lage dieser Ganglienzellen im Ganglion. „Wie nämlich bereits mehrfach hervorgehoben wurde, liegen diese grösseren Formen stets an der äusseren Umgrenzung der kugligen Ganglienmassen, und da nun die Nervenwurzeln in der Mitte derselben liegen, so müssen die Fortsätze aller peripherischen Zellen, um in dieselben hineinzugelangen, eine radiär nach dem Centrum führende Richtung einschlagen, da nach der Seite, wo die Zellen der bindegewebigen Umhüllung angrenzen, keine Nervenbahn nach irgend welcher Richtung hinführt“. Ganglienzellen mit entschieden multipolarem äusseren Habitus zeigten sich namentlich im Innern der Nervencentren und waren stets kleinere Zellformen. Nur die allerkleinsten Zellen hält er für wirklich unipolar, da ihre Fortsätze an Zartheit den feinsten Theilfibrillen der grossen Ganglienzellfortsätze gleichkommen (cf. unten Seite 14).

Ebenso sah Waldeyer<sup>2)</sup> bei *Hirudineen*, *Oligochaeten*, *Mollusken*, *Arthropoden* den Rand der Ganglien nur von grossen, unipolaren Ganglienzellen gebildet, deren Fortsätze sich stets gabelförmig oder dendritisch auflösten, multipolare dagegen in Uebereinstimmung mit Buchholz meist nur im Innern der Ganglien zwischen den getheilten Ausläufern der grossen Zellen, und zwar hier in grosser Menge, aber nur von sehr geringer Grösse (cf. unten Seite 10).

Auch Walter<sup>3)</sup> beschreibt von *Hirudo*, *Lumbricus*, *Astacus*, *Limnaeus*

1) Buchholz, Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswassermollusken. Arch. f. Anat. u. Phys. 1863.

2) Waldeyer, Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Axencylinders etc. Zeitschrift f. rationelle Medicin. 1863.

3) Walter, Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn. 1863.

die bei weitem grösste Zahl der Ganglienzellen, namentlich alle Randzellen der Ganglien als unipolar, multipolare wieder nur im Innern der Nervencentren. Er kommt gestützt auf seine Beobachtungen über die Anordnung der histologischen Elemente im Centralnervensystem bei *Astacus* und *Limnaeus* zu dem Schlusse, dass den verschieden gestalteten Zellelementen auch verschiedene physiologische Funktionen zuzuschreiben seien und besonders die stets im Innern der Nervencentren vorkommenden multipolaren Ganglienzellen in scharfen Gegensatz gegenüber den unipolaren gestellt werden müssen. Er betrachtet die grossen unipolaren Ganglienzellen mit ihren breiten Fortsätzen, welche er hauptsächlich in den, dem vegetativen Processe vorstehenden Abtheilungen des Centralnervensystems unterschied, als vegetative oder sympathische Zellen, die kleinen unipolaren mit schmalen Fortsätzen, die er als Hauptvertreter in der motorischen Abtheilung fand, als motorische Nervenzellen, die kleinsten unipolaren Zellen als ausschliesslich dem sensitiven Nervensystem angehörende Elemente, welche die höheren Sinnesthätigkeiten einleiten und vermitteln, die multipolaren Nervenzellen aber, da sie in allen Abtheilungen des Centralnervensystems auftreten und mit den Ausläufern sowohl der sympathischen als auch der motorischen und der sensitiven Ganglienzellen in Verbindung stehen, als Leitungsorgane und als die verschiedenen Reflexthätigkeiten vermittelnde Zellen.

In demselben Sinne wie die eben genannten Autoren äussern sich noch Solbrig, Hermann, Claparède, Vignal und Pruvot über die Polarität der Ganglienzellen.

Nach Solbrig<sup>1)</sup> sind bei den *Gasteropoden* die unipolaren Ganglienzellen bei weitem in der Mehrzahl, bipolare in bedeutend geringerer Menge und multipolare nur selten vorhanden. Unter letzteren fand er aber im Gegensatz zu seinen Vorgängern zum ersten Male auch sehr grosse Formen. Von den Fortsätzen der unipolaren Ganglienzellen glaubt er, dass sie theils ungetheilt bleiben, theils früher oder später sich theilen. Er hält also unipolare Ganglienzellen nicht nur dem Habitus, sondern auch der physiologischen Bedeutung nach im Gegensatz zu Buchholz aufrecht.

Claparède<sup>2)</sup> fand beim Regenwurm nur unipolare Ganglienzellen, deren Fortsatz sich stets theilte. Eine ähnliche Ansicht scheint Claparède in seinem grossen Werke „*Recherches sur la structure des annélides sédentaires*“ Genève 1873, für die *Polychaeten* zu vertreten, da er hier die Ganglienzellen einmal „*piriformes*“ nennt. Er lässt sich sonst über diesen Punkt nicht näher aus.

Ebenso sah Hermann<sup>3)</sup> beim Blutegel fast ausschliesslich unipolare Ganglienzellen und deren Fortsatz im weiteren Verlauf stets sich spalten,

1) Solbrig, Ueber die feinere Structur der Nervenlemente bei den *Gasteropoden*. 1872.

2) Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1868.

3) Hermann, Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*. München. 1875.

multipolare dagegen nur in sehr geringer Zahl und immer in ganz constanter Lage in den Bauchmarksganglien.

Auch Vignal<sup>1)</sup> beobachtete bei *Crustaceen*, *Mollusken*, *Hirudineen* und *Lumbricus* fast durchweg unipolare Ganglienzellen, und nur bei *Lumbricus* neben diesen wenige bi- und multipolare. Für *Hirudo* bestreitet er entschieden die von Hermann entdeckten multipolaren Zellen.

Pruvot<sup>2)</sup> berücksichtigt in seiner grossen Arbeit den Bau der Ganglienzellen nur wenig und beschreibt sie meist unipolar.

Eine sehr grosse Vielseitigkeit in der Form der Ganglienzellen findet sich dagegen bei den *Plathelminthen*, *Nematoden* und *Rhipidoglossen*.

Lang<sup>3)</sup> fand bei den *Plathelminthen* multipolare, bipolare und unipolare Ganglienzellen in allen möglichen Grössenverhältnissen dem Hirn und den Nervenzügen theils als periphäre Zone angelagert, theils eingelagert, und zwar die grössten unter den multi- und unipolaren Zellformen. Ebenso wechselnde Gestalt zeigen die Nervenzellen bei den *Nematoden* nach Schneiders<sup>4)</sup>, Leuckarts<sup>5)</sup>, Bütschlis<sup>6)</sup> und meinen<sup>7)</sup> Untersuchungen.

Die denkbar grösste Mannigfaltigkeit unter den Ganglienzellen, unipolare, bipolare, multipolare in allen Formen und Grössen, beschreibt Haller<sup>8)</sup> bei den *Rhipidoglossen*. Sie bilden hier stets im Centralnervensystem eine Randzone, und zwar derartig, „dass die kleinsten Zellen von den grösseren corticalwärts und centralwärts gelegen sind und dass die allerkleinsten stets die innersten sind.“

Auch beobachtete Haller in grosser Menge vom Kernkörper abgehende Fortsätze. Nie aber ging ein **Kernkörperfortsatz** allein von einer Zelle aus, stets fand sich neben ihm noch ein vom Zelleib entspringender Fortsatz.

Kernkörperfortsätze und Kernfortsätze wurden bei den Wirbellosen zuerst von G. Wagener<sup>9)</sup> (bei *Hirudo*, *Limax*, *Limnaeus*) beschrieben,

1) Vignal, Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de zool. expér. 1883.

2) Pruvot, Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des annélides polychètes. Arch. de zool. expér. 1885.

3) Lang, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der *Plathelminthen*. I., II., III., IV. Mittheil. aus d. zool. Stat. zu Neapel 1879, 1881, 1882.

4) Schneider, Monographie der *Nematoden*. Berlin. 1866.

5) Leuckart, Die Parasiten des Menschen.

6) Bütschli, Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der *Nematoden*. Arch. f. mikr. Anat. 1874.

7) Rohde, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der *Nematoden*. Schneider, Zoologische Beiträge. Band I.

8) Haller, Untersuchungen über marine *Rhipidoglossen*. II. Textur des Centralnervensystems und seiner Hüllen. Morphol. Jahrb. 1886.

9) Wagener, Ueber den Zusammenhang des Kerns und Kernkörpers der Ganglienzelle mit d. Nervenfasern. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 1857.

nach diesem von Owsjannikow<sup>1)</sup>). Auch Solbrig<sup>2)</sup> bespricht sie eingehend und stellt sie den vom Zellkörper ausgehenden Fortsätzen, welche er Parenchymfortsätze nennt, gegenüber. H. Schultze<sup>3)</sup> konnte nie Kernkörperfortsätze, dagegen bei den *Gasteropoden* öfter Kernfortsätze sehen. Vignal<sup>4)</sup> bestreitet entschieden solche Fortsätze für die *Mollusken*, auch Leydig bekam sie nie zu Gesicht.

Haller<sup>5)</sup> vertritt sehr energisch eine **directe Verbindung der Ganglienzellen unter einander**, da er oft den Fortsatz einer Ganglienzelle direct in den Fortsatz einer anderen übergehen sah. Solche „Verbindungsfortsätze“, wie er sie nennt, fand er sowohl unter den vom Kernkörper als den vom Zelleibe ausgehenden Fortsätzen. (Seine Ansicht über die indirecte Verbindung der Ganglienzellen cf. Seite 12.) Wahrhaft unipolare Ganglienzellen, die ausser jeden Zusammenhang mit einander stehen, will er nicht gelten lassen, obwohl er bisweilen direct den Fortsatz einer Ganglienzelle von scheinbar unipolarem Habitus ungetheilt in einen abgehenden Nerven verfolgen konnte. Er glaubt, dass auch diese Zellen durch sehr dünne, von ihm nur übersehene Fortsätze mit anderen Ganglienzellen sich verbinden.

Ebenso beobachteten Walter<sup>6)</sup> und Schultze<sup>3)</sup> sehr häufig directe Anastomosen der multipolaren Ganglienzellen unter sich und mit den unipolaren und stellen sie als Regel hin.

Auch bei den *Plathelminthen* anastomosiren nach Lang<sup>7)</sup> die Ganglienzellen sehr stark unter einander.

Waldeyer<sup>8)</sup> konnte unter den kleinen centralen bi- und multipolaren Ganglienzellen keinen Zusammenhang entdecken, nimmt dagegen eine Verbindung dieser Ganglienzellen mit den grossen unipolaren Randzellen an.

Sehr entschieden treten dagegen Solbrig<sup>2)</sup> und namentlich Buchholz<sup>9)</sup> jeder unmittelbaren Verbindung der Ganglienzellen untereinander entgegen. (Inwiefern Buchholz für den indirecten Zusammenhang eintritt cf. unten S. 14.)

- 
- 1) Owsjannikow, recherc. sur la structure intime du syst. nerv. d. crustac. etc. Annal. des scienc. nat. 1861.
  - 2) Solbrig, Ueber die feinere Structur der Nervenlemente bei den *Gasteropoden*. 1872.
  - 3) Schultze, Die fibrilläre Structur der Nervenlemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. 1879.
  - 4) Vignal, recherches histolog. etc. arch. d. zool. expér. 1883.
  - 5) Haller, Untersuchungen über marine *Rhipidoglossen*. II. Textur des Centralnervensystems und seiner Hüllen. Morphol. Jahrb. 1886.
  - 6) Walter, Mikroskop. Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn. 1863.
  - 7) Lang, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der *Plathelminthen*. I., II., III., IV. Mittheil. aus der zool. Stat. zu Neapel. 1879, 1881, 1882.
  - 8) Waldeyer, Untersuchungen über den Ursprung etc. Zeitschr. f. rat. Med. 1863.
  - 9) Buchholz, Bemerkungen über d. hist. Bau etc. Arch. f. Anat. u. Phys. 1863.

Da von der Mehrzahl der Autoren für die Wirbellosen fast ausschliesslich unipolare Ganglienzellen angegeben werden, so ist also in den meisten Fällen keine direkte Verbindung unter den Ganglienzellen anzunehmen.

Apolare Ganglienzellen werden von allen Forschern bestritten. Nur Leydig scheint sie noch anzunehmen.

Sehr schwankend ist die Ansicht der Autoren über das Vorhandensein einer eigentlichen **Membran** bei den Ganglienzellen. Doch sprechen sich in der Neuzeit die Mehrzahl der Forscher gegen eine solche aus, besonders für das cerebrospinale Nervensystem. Leydig war es, der zuerst bei den Wirbellosen entschieden und mit Erfolg die Ganglienzellen als membranlose Körper hinstellte. Ebenso bestritten Waldeyer<sup>1)</sup>, Buchholz<sup>2)</sup>, Claparède<sup>3)</sup> bei *Lumbricus* (in seiner Arbeit „recherches sur la structure des annélides sédentaires“ Genève 1873 giebt er hierüber nichts Näheres an), Haller<sup>4)</sup> und Böhmig<sup>5)</sup> eine Membran der Ganglienzelle. Ihnen schliesst sich Hermann für die cerebrospinale Ganglienzelle an. Auch nach Solbrig<sup>6)</sup> ist das Fehlen der Membran die Regel, hin und wieder aber doch eine solche zu finden. Vignal<sup>7)</sup> beobachtete bei den *Crustaceen* eine Membran, vermisste sie aber stets bei den *Lumbricinen*, *Hirudineen* und *Mollusken*.

Dagegen beschreibt Walter<sup>8)</sup> bei *Lumbricus*, *Astacus*, *Limnaeus* eine stets sehr deutliche Membran. Auch Schultze<sup>9)</sup> konnte bei *Hirudo*, *Lumbricus* und den Muscheln immer eine structurlose Zellmembran unterscheiden. Ebenso schreibt Pruvot<sup>10)</sup> der Ganglienzelle der *Polychaeten* eine Membran zu.

### Nervencentren und Nerven.

Ueberblickt man die Litteratur über die Histologie der Nervencentren und Nerven der Wirbellosen, so trifft man im Wesentlichen fünf verschiedene, theilweise sich schroff gegentüber stehende Ansichten.

Leydig<sup>11)</sup> beobachtete in den Nervencentren der *Anneliden*, *Arthropoden* und *Mollusken*, „dass die Stiele der Ganglienzellen keineswegs unmittelbar als Nervenfasern weiter gehen, sondern in eine im Centrum der Ganglien gelegene Molecularmasse oder Punktsubstanz einsetzen und mit dieser verschmelzen.“ Er nimmt also ausser den Ganglienkugeln und den Nerven noch als drittes nervöses Element eine Punktsubstanz an; auf der einen Seite zerfallen die Fortsätze der Ganglienzellen in sehr feine Fibrillen, welche sich in die Punktsubstanz auflösen, auf der andern Seite gehen aus

1) l. c. 2) l. c.

3) Claparède, Histol. Unters. etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1868.

4) Haller, Unters. über marine *Rhipidoglossen* etc. Morphol. Jahrb. 1886.

5) Böhmig, Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems einiger pulmonaten *Gasteropoden*. Leipzig 1883.

6) l. c. 7) l. c. 8) l. c. 9) l. c. 10) l. c.

11) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864.

der Punktsubstanz die Nerven hervor. Der Punktsubstanz schreibt er insofern eine gewisse Structur zu, als er wiederholt an ihr beobachtet zu haben glaubte, „dass die sie zusammensetzenden Körnchen zu netzförmig gestrickten Fäserchen, mit andern Worten zu einem Gewirr feinsten Fäserchen geordnet seien.“

Diese „fibrilläre Punktsubstanz“ ist nach Leydig auch der eigentliche Grundstoff der Nerven. Während dieselbe aber bei den niederen Wirbellosen, als welche Leydig z. B. die *Lumbricinen* betrachtet, unverändert bleibt und gleichmässig den Nerven erfüllt, treten bei den höheren Wirbellosen, worunter Leydig die *Hirudineen*, *Arthropoden* und *Mollusken* versteht, Längszüge der fibrillären Punktsubstanz zu neuen Einheiten, den Nervenfasern (den Aequivalenten der Achsencylinder der Nervenfasern der Wirbelthiere) zusammen, wobei die Abgrenzung gegeneinander, ähnlich wie am Protoplasma der Ganglienkugel nur durch festere Rindenbildung erfolgt, oder durch Auftreten von Nervenscheiden, die aber der Nervenmaterie fremde Theile und Bindesubstanz sind. In diesen Nervenfasern der höheren Wirbellosen tritt nun eine Differenzirung der ursprünglichen fibrillären Punktsubstanz ein, insofern sie nicht „eigentlich längsgestrichelt“, sondern von „mehr homogenem Aussehen“ sind. Er sagt hierüber: „bei Wirbellosen entstehen die dem Achsencylinder entsprechenden Fasern in den Nervencentren aus der Vereinigung feinsten Fäserchen, wobei allerdings die Vereinigung nach der Peripherie hin so innig werden kann, dass die daraus hervorgegangene Einheit, die marklose Nervenprimitivfaser, ein anscheinend rein homogenes Aussehen hat.“

Einen unmittelbaren Uebergang eines Ganglienzellfortsatzes ohne Vermittelung von eingeschobener Punktsubstanz konnte Leydig nur bei den seitlichen bipolaren Zellen der Bauchganglien des Blutegels, also bei einem verschwindend kleinen Procentsatz von centralen Ganglienzellen beobachten.

Eine zweite Ansicht stellte Waldeyer<sup>1)</sup> auf. Nach ihm besteht das Centrum der Ganglien wirbelloser Thiere, wie er besonders bei *Mollusken* und *Astacus* leicht nachweisen konnte, aus vielen sehr kleinen bi- und multipolaren Ganglienzellen, deren feine Ausläufer direkt als „Achsensfibrille“ in den Nerven übergehen. Die breiten Fortsätze der grossen, am Rand der Ganglien gelegenen, meist unipolaren Ganglienzellen (cf. oben) lösen sich im Innern des Ganglions durch wiederholte Theilung in sehr dünne Reiser auf, welche ein ungemein feines Filzwerk bilden und sich mit den centralen, kleinen multipolaren Ganglienzellen in Verbindung setzen. Letztere vertreten also bei Waldeyer die Leydigsche Punktsubstanz, insofern sie zwischen den grossen unipolaren Randzellen und den peripheren Nerven ein Zwischenglied bilden. Centrale multipolare Ganglienzellen und unipolare Randzellen stehen bei Waldeyer in scharfem Gegensatz. Einen Zusammenhang der multipolaren Zellen unter sich hat er nie gefunden.

Als das Primitivelement der Nerven betrachtet Waldeyer die Achsen-

1) Waldeyer, Untersuchungen über den Ursprung und Verlauf des Achsencylinders etc. Zeitschr. f. rat. Medizin. 1863.

fibrille, eine Faser von kaum messbarem Durchmesser, welche der Fortsatz der kleinen das Innere der Nervencentren ausfüllenden multipolaren Ganglienzellen ist. Zwischen diesen Achsenfibrillen befindet sich nach ihm keine interfibrilläre Masse; die von verschiedenen Autoren als solche beschriebene Substanz erklärt er als Kunstprodukt aus zertrümmerten Fibrillen, deren stets eine Menge selbst bei schonendster Behandlung zu Grunde gehen. Für die Anordnung der Achsenfibrillen zu Nervenstämmen stellt Waldeyer zwei Typen auf, welche ziemlich genau den Leydig'schen entsprechen. Nach dem ersten Typus, welchen er für den morphologisch unvollkommeneren hält und namentlich bei *Anodonta* und *Lumbricus* vertreten fand, werden sämtliche Achsenfibrillen, die aus einer Ganglienabtheilung hervortreten, durch eine gemeinsame bindegewebige Scheide in ein einziges grosses Bündel (d. i. der ganze abgehende Nerv) zusammengefasst. „Im weiteren peripherischen Verlaufe lösen sich nun von Strecke zu Strecke kleinere oder grössere Parthieen ab, welche immer von Unterabtheilungen und Abzweigungen der gemeinsamen Scheide umgeben, sich abermals in verschiedene Bahnen theilen, bis schliesslich Bündel von nahezu bestimmter Dicke erreicht sind, die sich dann ohne weitere Theilung zu den Endorganen begeben.“ Ein Analogon mit dem, was bei Wirbelthieren gewöhnlich Nervenfasern genannt wird, giebt es nach Waldeyer bei diesem Typus nicht. Dagegen ist der zweite Typus „ein getreues Abbild der Verhältnisse des N. sympathicus und des Olfactorius der Säuger, sowie der Nervenfasern von *Petromyzon*. Die Achsenfibrillen sind hier in Bündeln von nahezu gleicher Dicke, annähernd dem Durchmesser der Wirbelthiernervenfasern, zu einem grösseren Stamme\*) zusammengelagert, welcher von einem gemeinsamen Neurilemm umgeben wird“. Dem zweiten Typus gehören besonders die Nerven von *Hirudo* und *Astacus* an.

Diese secundären, den Olfactoriusfasern entsprechenden Bündeln, zu welchen die Achsenfibrillen angeordnet sind, durchlaufen ganze Körperregionen bei gleichbleibendem Durchmesser, können später aber 2—3 malige Theilungen eingehen.

Einen directen Uebergang der starken Fortsätze der grossen Randganglienzellen in den abgehenden Nerven bestreitet Waldeyer sehr entschieden.

Eine dritte, der Waldeyerschen nahe kommende Meinung vertritt Hermann<sup>1)</sup>. Er sah beim Blutegel die ins Innere der Ganglien eintretenden Fortsätze der grossen unipolaren Randganglienzellen stets sich in zwei oder drei Fibrillen spalten, welche durch „Knotenpunkte“ unter einander in Verbindung traten und dann direct theils in die abgehenden peripheren Nerven theils in die zwischen den Ganglien liegenden Commissuren zogen. „Der Zusammentritt zweier Fibrillen verschiedener Herkunft, von denen die eine z. B. von den Zellen entspringt, die andere den Commissuren angehört, geschieht in der Weise, dass die eine Fibrille — in Folge der Verlaufsrichtung unter nahezu rechtem Winkel — in die andere unmittelbar über-

\*) d. i. der Nerv.

1) Hermann, Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*. München 1875.

geht. Nur eine kleine Verdickung, die ich oben Knotenpunkt genannt habe, ist an der Verbindungsstelle zu bemerken. Tritt an denselben Knotenpunkt noch eine dritte oder vierte Faser, so verwischt sich allerdings das charakteristische Bild und es entsteht der einer multipolaren Zelle ähnliche Körper.“ Ueber den histologischen Werth dieser merkwürdigen „Knotenpunkte“ spricht er sich an einer anderen Stelle folgendermassen aus: „Im Innern der Ganglien begegnen wir nun noch kleinen multipolaren Ganglienkörpern, wenn ich ihnen überhaupt diese Bezeichnung beilegen darf. Es lässt sich in ihnen kein „Kern“ wahrnehmen und überhaupt kein besonders differenzirter Zellkörper. Sie sind nur Knotenpunkte, Verbindungsstellen zwischen den das Centrum der Ganglien durchziehenden Fibrillen.“ — „Es ist nun fraglich, ob diese kleinen Knotenpunkte den übrigen Ganglienkörpern gleichwerthig zu achten sind. In den Fällen, wo sie nur als Theilungsstellen der Fibrillen auftreten, muss die Frage verneint werden. Dagegen zeigen sich in einigen Abschnitten der Centraltheile der Ganglien Formen, denen der Werth einer multipolaren Zelle entschieden beigelegt werden muss, desshalb, weil wir hier nicht eine einfache Theilung einer Fibrille oder eine Abzweigungsstelle einer Faser von einer anderen vor uns haben, sondern einen Zusammenfluss von mehreren Fibrillen, und zwar einerseits solchen, die im weiteren Verlauf sich als directe Ausläufer von den oben beschriebenen Ganglienkörpern erkennen lassen, andererseits solchen, die als centrale\*) Fibrillen in das Innere der Ganglien ziehen, um sich hier mit noch anderen Fibrillen durch solche „Knotenpunkte“ zu verbinden oder einen peripheren Verlauf gegen die Nervenwurzeln zu nehmen. Ich kann daher diese kleinen Verbindungskörper den übrigen Ganglienzellen zwar nicht gleichstellen, halte für sie aber doch den Werth multipolarer Zellen aufrecht, insofern als ich sie als Uebergangselemente betrachte, welche die Verbindung zwischen den zur Peripherie ziehenden Fibrillen und den im Obigen beschriebenen grossen Ganglienkörpern vermitteln.“

Die durch Knotenpunkte verbundenen Fibrillen treten direkt in die Nerven über und werden hier durch unter sich zusammenhängende Scheidewände des Neurilemms, welches sich in das Innere der Nerven fortsetzt, bündelweise zu Nervenfasern abgefächert. Gleich Waldeyer hält also auch Hermann für das Primitivelement der Nerven die Fibrillen, welche durch ein bindegewebiges Septensystem zu höheren Einheiten (etwa gleich den Olfactoriusfasern der Säuger) zusammengefasst werden.

Eine „interfibrilläre Substanz“ konnte er nie wahrnehmen. Dass die Ganglienzellfortsätze direkt, ohne mit Knotenpunkten in Verbindung getreten zu sein, in einen peripheren Nerven übergehen, konnte er nie beobachten und hält er für nicht wahrscheinlich.

Wesentlich anders schildert Haller<sup>1)</sup> bei den *Rhipidoglossen* den histo-

\*) d. h. aus den Commissuren stammende.

1) Haller, Untersuchungen über marine *Rhipidoglossen* etc. Morphol. Jahrb. 1886.



logischen Bau des Nervensystems. Er behauptet, dass die Fortsätze der Ganglienzellen (cf. oben) sich im Innern des Centralnervensystems in feine Endäste der subtilsten Art auflösen, welche zu einem mit polyedrischen Maschen ausgestatteten Netze zusammentreten. Eingestreut in dieses „centrale Nervenetz“ fand er öfters sehr kleine, durch viele (bis 20) feine Fortsätze ausgezeichnete multipolare Ganglienzellen, „welche mit ihren zahlreichen Fortsätzen das Netz verstärken helfen“ und von ihm als Centralzellen bezeichnet werden. Er hält sie für grosse Knotenpunkte im Nervenetz und nähert sich insofern der Hermannschen Ansicht. Die Knotenpunkte bei den *Rhipidoglossen* sind aber nach Hallers Schilderung wohl charakterisirte mit Kernen versehene Ganglienzellen. Andere Gewebelemente als das Nervenetz und die Centralzellen konnte er im Innern des Centralnervensystems nirgends entdecken.

Die feinen Fädchen des Nervenetzes treten an der Abgangsstelle eines Nerven zu Nervenfasern verschiedener Stärke zusammen, welche diese ihre fibrilläre Zusammensetzung aber nicht erkennen lassen, sondern in den Nerven stets ein homogenes Aussehen zeigen. Er sagt hierüber: „Aus den einzelnen Knotenpunkten des Nervenetzes treten gleich starke Fäden ab, die zu dickeren Bündeln mit einander verschmelzen und wieder andere Fäden gleicher Art aufnehmen, um schliesslich den Nervenfaden oder die Nervenfaser zu bilden, welche als solche in den peripheren Nerven eintritt. Somit setzt sich dieser Nervenfaden aus den Fäden des Nervenetzes zusammen, oder mit andern Worten, er entspringt aus dem centralen Nervenetze.“ — „An solchen an dem Nervenetze sich konstruirenden Nervenfasern habe ich weiter keine fibrilläre Struktur gesehen. Eine Zusammensetzung dieses Fadens aus feineren findet sich nicht vor, da die Netzfäden gleichsam in ihm verschmolzen sind, und das Ganze bildet ein einheitliches Band gleich den Fortsätzen der Ganglienzellen.“ Ob die einzelnen Nervenfasern ein Neurilemm besitzen, oder wie sie sonst von einander abgegrenzt werden, giebt er nirgends an.

Aber nicht alle Ganglienzellfortsätze lösen sich nach Haller im centralen Nervenetze auf, sondern ein grosser Theil durchsetzt dasselbe und geht direct als Nervenfaser in den abgehenden Nerven über. Jeder Nerv enthält also Nervenfasern doppelten Ursprungs. Die einen sind die unmittelbaren Fortsätze von Nervenzellen und werden von ihm „Stammfortsätze“ genannt; die andern gehen aus dem Nervenetze, also indirect aus den Ganglienzellen hervor und heissen bei ihm Netzforsätze. Beide, Stammfortsätze und Netzforsätze, haben ein gleich homogenes Aussehen und sind im Nerven nicht von einander äusserlich zu unterscheiden. Nie sind sämtliche Fortsätze einer multipolaren Ganglienzelle, wie Haller beobachten konnte, Netzforsätze, stets ist einer unter ihnen ein Stammfortsatz. Nur die Centralzellen machen hiervon eine Ausnahme, insofern sie nur Netzforsätze aussenden. Auch die Kernkörperfortsätze beschreibt er theils als Stamm-, theils als Netzforsätze. Stets aber steht der Kernkörperfortsatz in dieser Beziehung im umgekehrten Verhältniss zu dem aus dem Zelleibe

hervorgehenden Fortsatz, ist der eine ein Stammfortsatz, so ist der andere ein Netzfortsatz und viceversa.

Diese Hallersche Auffassung des Nervsystems bei den *Rhipidoglossen* erinnert sehr, was Haller selbst hervorhebt, an die Structur des Nervsystems der Wirbelthiere, wie sie namentlich von Gerlach angegeben wird. Denn auch bei diesen sind die einen (motorischen?) Nervenfasern die directen Fortsätze von Ganglienzellen, während die andern (sensiblen?) aus einem sehr feinen Nervenetze hervorgehen, welches von zarten Theilästen der Ganglienzellfortsätze gebildet wird. Auch bei den Wirbelthieren sind die beiden ihrem Ursprunge nach so verschiedenen Nervenfasern in den peripheren Nerven nicht von einander ihrem äusseren Ansehen nach zu trennen.

Während Leydig, Waldeyer, Hermann fast ausschliesslich einen mittelbaren Zusammenhang zwischen Nerven und (grossen Rand-) Ganglienzellen annehmen, Haller dagegen gleichmässig eine directe und indirecte Verbindung zwischen beiden Nerven-elementen vertritt, bestehen nach Buchholz<sup>1)</sup> die Nerven nur aus directen Fortsätzen der Ganglienzellen.

Die Fortsätze aller Ganglienzellen (cf. oben) theilen sich nach ihm beim Eintritt in das Ganglion dichomotisch und gehen der grössten Mehrzahl nach meist noch als ziemlich breite Fasern direct in den Nerven über. Ebenso treten die sehr dünnen Fortsätze der kleinsten, wirklich unipolaren Ganglienzellen unmittelbar in den Nerven ein, so dass dieser also aus Nervenfasern der verschiedensten Stärke zusammengesetzt ist.

Ausser diesen das Ganglion durchsetzenden, meist dicken Fortsätzen der Nervenzellen ist, wie Buchholz angiebt, das Innere der Nervencentren stets erfüllt von einem System zartester Fäserchen, welche durch feinste Verzweigungen aus einer Anzahl der Theiläste der Ganglienzellfortsätze entstehen, aber nicht in die peripheren Nerven übertreten, sondern durch netzförmige Anastomosen eine Verbindung der Ganglienzellen herstellen, welche nach seinen Beobachtungen niemals direkt durch breite, ungetheilt bleibende Zellfortsätze in Communication stehen. Charakteristisch für diese feinen centralen Fäserchen sind kernhaltige, spindelförmige Gebilde, mit denen sie in Zusammenhang treten. Buchholz schildert dieses centrale Fäserchensystem folgendermassen: „Ausser diesen relativ breit bleibenden und in Primitivnervenfasern sich direct verlängernden Fasern geht aber aus den Ganglienzellen noch ein zweites, sehr reichliches System feinsten nervöser Fasern hervor, welches den Centraltheilen eigenthümlich zu sein scheint.“ Die Ursprungsweise derselben ist nun, wie angedeutet, eine doppelte, einmal nämlich gehen sie, wie an den multipolaren Zellen zu bemerken ist, aus unmittelbar von dem Körper der Zelle entspringenden, ursprünglich breiten Zellenfortsätzen hervor, welche sich gänzlich in derartige feinste Fibrillen auflösen, das andere Mal dagegen entspringen sie nicht unmittelbar von den Ganglienzellen, sondern werden erst von den breiten Fortsätzen

<sup>1)</sup> Buchholz, Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswassermollusken. Arch. f. Anat. u. Phys. 1863.

abgegeben, wobei sie alsdann gewöhnlich sogleich als sehr feine Fasern sich darstellen, welche oftmals noch in ganz ausserordentlicher Entfernung von der Zelle selbst entspringen, ohne dass die breiten Achseneylinder durch die Abgabe derartiger feinsten Reiserchen irgend merklich sich verschmälerten.“ — „Prüfen wir die feinen Faserzüge, welche neben den breiten Achsenbändern überall anzutreffen sind, so bemerken wir an sehr zahlreichen dieser Fasern erhebliche Anschwellungen, welche mit deutlichen ovalen Kernen versehen sind,“ — „es sind fast immer langgestreckt spindelförmige Gebilde, welche nach beiden Seiten hin in feinste Fasern unmittelbar sich fortsetzen, oder vielleicht, richtiger gesagt, in den Verlauf derselben eingeschaltet sind.“ — „Die Grösse der Kerne bedingt auch diejenige der spindelförmigen Gebilde selbst, indem die ersteren nur von einer ziemlich geringen Menge einer Substanz umgeben sind, welche im Wesentlichen von derselben Beschaffenheit ist als diejenige der nervösen Fasern und nur in der Umgebung des Kernes einzelne, sehr blasse Körnchen eingebettet enthält.“ — „Wir müssen demzufolge den Centraltheilen ein sehr weit ausgebreitetes System ihnen selbst ganz eigenthümlicher nervöser Faserbildungen zuschreiben, welche durch ihre beträchtliche Feinheit und die an denselben auftretenden kernhaltigen Bildungen von den peripheren Nervenfasern wesentlich sich unterscheiden und welche, nach dem Princip der peripheren Endausbreitung der Nervenfasern in anderen Organen, innerhalb der Centraltheile selbst ihre schliessliche Ausbreitung erlangen. Wir bezeichnen es schliesslich als die höchst wahrscheinliche Bestimmung dieser feinsten Nervenendausbreitungen innerhalb der Nervencentren, dass durch dieselben eine Verbindung von Ganglienzellen, sei es nun benachbarter, oder auch der an beiden Hälften des Centralnervensystems gelegenen, vermittelt werde. Wenigstens bleibt den gewonnenen Erfahrungen zufolge keine andere Möglichkeit eines Connexes zwischen Nervenzellen als durch Vermittelung dieser feinsten Verzweigungen mehr offen.“

Nie lösen sich nach Buchholz alle Theiläste einer Zelle in dieses centrale feinste Fasersystem auf, sondern stets tritt jede Zelle mindestens durch einen Theilast mit den peripheren Nerven in Verbindung. Die den Nerven bildenden Nervenfasern sind nach Buchholz homogen und nicht in Fibrillen zerlegbar.

Andere nervöse Bildungen als die beschriebenen innerhalb der Nervencentren und der Nerven, „welche etwa als formlose Punktmasse auftreten,“ giebt es nicht, und der geringe Ueberrest granulirter Substanz, „welcher zwischen den isolirten Faserbildungen übrig bleibt,“ ist theils als Gerinnungsprodukt der das Nervsystem durchtränkenden Leibesflüssigkeit zu betrachten, theils auf zertrümmerte und in einen fein granulirten Detritus verwandelte Fäserchen zu beziehen.

Die übrigen Autoren, welche histologisch eingehender das Nervensystem wirbelloser Thiere untersucht haben, schliessen sich in ihren Resultaten theils dieser, theils jener der eben dargelegten Auffassungen an.

Walter<sup>1)</sup> nimmt zwischen den unipolaren Randganglienzellen und den peripheren Nerven theils einen mittelbaren Zusammenhang in dem Waldey'schen Sinne durch Zwischentreten centraler, multipolarer, nach ihm aber miteinander anastomosirender Ganglienzellen, deren Ausläufer erst als Nervenfasern in den Nerven übergehen, theils ein direktes Uebertreten der vielfach getheilten Fortsätze der Randzellen in den Nerven an. Die verschieden starken Nervenfasern sind nach ihm besonders nach Anwendung von Reagentien (verdünnte Salpetersäure oder ganz dünnes caustisches Natron) in Fibrillen zerlegbar.

Auch Solbrig<sup>2)</sup> vertritt einen doppelten Zusammenhang zwischen Ganglienzelle und Nerv. In seiner Auffassung der indirekten Verbindung nähert er sich Leydig. Er sah die Fortsätze der grösseren Mehrzahl der Zellen sich stets im Innern der Ganglien in ein System feinsten Fäserchen auflösen, welche an der Abgangsstelle der Nerven durch Aggregirung zu Nervenfasern zusammentreten. Anastomosen zwischen den centralen Fäserchen konnte er nie bemerken. Zwischen den Fäserchen beobachtete er noch eine körnige mit grösseren Kernen untermischte Masse, welche er für „eine Art Neuroglia, wie sie sich in der Gehirnmasse der höheren Thiere findet“, hält. Von einem Theil der Ganglienfortsätze glaubt er aber, dass sie direkt als Nervenfasern in den Nerven übertreten, da er sie auf weite Strecken im Ganglion, wenn auch nie bis in den Nerven hinein verfolgen konnte, ohne eine Verzweigung an ihnen zu bemerken. Die die Nerven zusammensetzenden Nervenfasern sind nach Solbrig hüllenlose Achsencylinder von homogenem Aussehen, welche dem Achsencylinder der Wirbelthiere gleichzusetzen sind. Eine fasrige Structur, eine Zusammensetzung aus Fibrillen konnte er an ihnen im frischen Zustande nicht nachweisen, weder bei den directen Zellfortsätzen, noch bei den aus den feinen centralen Fäserchen entstandenen. Die Nervenfasern liegen in Nerven eingebettet in eine, in frischem Zustande zähflüssige Substanz und variiren sehr bedeutend in der Stärke bis herab zu Fäserchen von unmessbarer Feinheit. Wie schon Hermann hervorgehoben hat, vermisst man bei Solbrig eine strenge Scheidung von Achsenfibrille im Sinne Waldeyers und von Nervenfasern, d. i. eine Summe von Achsenfibrillen.

Schultze<sup>3)</sup> bestreitet jeden directen Uebergang und nimmt ausnahmslos nur einen mittelbaren Zusammenhang zwischen Ganglienzelle und Nerv an. Bei den *Gasteropoden*, *Hirudineen* und *Lumbricinen* lösen sich nach ihm die Fortsätze der Nervenzelle genau in dem Leydig'schen Sinne in eine körnig-fibrilläre, netzförmig verzweigte Centralsubstanz auf, aus welcher

<sup>1)</sup> Walter, Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1863.

<sup>2)</sup> Solbrig, Ueber die feinere Structur der Nervenlemente bei den *Gasteropoden*. 1872.

<sup>3)</sup> Schultze, Die fibrilläre Structur der Nervenlemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. 1879.

die Nerven direct sich bilden. Bei den Muscheln fand er ähnlich wie Waldeyer stets zwischen die grossen Zellen und die anastomotische Centralsubstanz kleinere multipolare Ganglienzellen eingeschaltet. Wie sich die Nerven aus der Centralsubstanz bilden, giebt er nicht specieller an. Als Grundelement der Nerven betrachtet er überall die Primitivfibrillen (die Achsenfibrillen Waldeyers), welche stets, wie es Hermann für den Blutegel beschreibt, durch secundäre Scheidewände des in das Innere des Nervens einstrahlenden Neurilemms zu nackten Fibrillenbündeln, den Nervenfasern, abgefächert sind. Zwischen den Fibrillen beobachtete er immer eine im Leben zähflüssige, durch Reagentien „zu den gewöhnlich sogenannten interfibrillären Körnern“ gerinnende Substanz.

Vignal<sup>1)</sup> vertritt in den von ihm untersuchten Klassen der Wirbellosen sehr von einander abweichende und theilweise sehr unklar dargelegte Ansichten. Am deutlichsten spricht er sich bei den *Hirudineen* aus. Die in den Ganglienzellen bereits vorgebildeten Fibrillen treten nach ihm sammt der körnigen Zwischenmasse, in welcher sie in der Ganglienzelle eingebettet liegen, in den Fortsatz der Zelle über und fahren dann beim Eintritt in die Centralsubstanz des Ganglions aus einander. Die Centralsubstanz besteht ebenfalls aus Fibrillen und gekörneter Substanz. Beide Elemente treten auch in die Nerven über. Hier werden die Fibrillen im Hermannschen Sinne durch bindegewebige Scheidewände zu Bündeln geordnet: „nous pourrions constater, que la substance centrale est formée de fines fibrilles entre lesquelles se trouve une matière semblable à celle qui entoure les fibrilles des connectifs et des nerfs; elle contient de fines granulations graisseuses analogues à celles que nous avons signalées dans les cellules. Les fibrilles formant cette substance ne présentent aucun arrangement nettement défini, sauf en ce que la majorité semble se diriger de haut en bas. C'est dans cette masse centrale que viennent se perdre les prolongements cellulaires, les fibrilles qui les composent s'écartent les unes des autres ou se confondent intimement avec celles, qui forment une des parties constituantes de la substance centrale. C'est de cette substance que partent les nerfs; dans les points voisins de leurs lieux de naissance, les fibrilles convergent vers eux, mais elles ne sont pas encore réunies en faisceaux: cette disposition ne commence qu'au point où le nerf quitte le ganglion.“ — „Les nerfs venant des ganglions sont formés par des fibres de volume variable, séparées les unes des autres par des cloisons épaisses dependant de la gaine conjonctive du nerf, et ces fibres sont composées de faisceaux de fibrilles englobées dans un protoplasma légèrement granuleux.“

Eine ähnliche Meinung scheint er für die *Mollusken* zu haben, doch trennt er hier nicht scharf Nervenfibrillen und Nervenfasern: „Le centre du ganglion est formé toujours uniquement par les prolongements cellulaires et

<sup>1)</sup> Vignal, recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de zool. expér. 1883.

les fibres nerveuses des connectifs, qui s'y rendent, ces fibres sont entremêlées dans tous les sens. Les fibrilles, qui les forment sont entourées comme dans les nerfs et les connectifs par une substance presque homogène peu granuleuse, qui est la ponce substance de Leydig. Il n'existe dans la partie centrale de ces ganglions aucun arrangement défini des fibres nerveuses, sauf dans les points voisins d'un nerf ou d'un connectif, on voit les fibres s'ordonner pour les former.“ Während nach diesen Worten Vignal annimmt, dass die Nervenfasern im Innern des Ganglions ihre Individualität bewahren, beschreibt er im Résumé das Innere der Ganglien nur aus Fibrillen und Zwischensubstanz gebildet: „Le centre des ganglions est formé par une substance fibrillaire et une matière peu réfringente. Cette substance est de même nature que la matière périphérique des cellules. Les fibrilles, dans le centre des ganglions, ne présentent aucun ordre défini: c'est au milieu d'elles que les nerfs prennent naissance.“ Hiernach haben sich die Fortsätze der Ganglienzellen und die Nervenfasern der Nerven und Commissuren im Innern des Ganglions in die sie zusammensetzenden Fibrillen aufgelöst. Die Nerven beschreibt er genau wie bei den *Hirudineen*.

Bei den *Crustaceen* besteht das Innere der Ganglien nach Vignal aus dicht verfilzten Nervenfasern: „Les cellules nerveuses ont toutes leurs prolongements dirigés vers le centre du ganglion, qui est formé par des tubes nerveux enroulés les uns sur les autres, de façon à former un feutrage très serré et fort compliqué, c'est de cette partie centrale que partent les tubes nerveux, qui vont former les nerfs lateraux.“ Ebenso spricht er sich im Résumé aus: „le centre des ganglions est formé par des fibres nerveuses d'un côté, des prolongements cellulaires de l'autre; ces fibres et ces prolongements se mêlent intimement et forment un plexus d'où partent les nerfs.“ Er nimmt also einen directen Zusammenhang zwischen peripheren Nervenfasern und Ganglienzellen an, wenn er dies auch nicht hervorhebt. Die Nervenfasern zeichnen sich denen der *Hirudineen* und *Mollusken* gegenüber durch eine wirkliche, kernhaltige Scheide aus und haben eine deutlich fibrilläre Structur: „les fibres nerveuses formant les connectifs, les commissures et les nerfs ont un paroi propre présentant tantôt un double, tantôt un simple contour, suivant leur volume qui est très variable. A la surface ou dans l'intérieur de la paroi se trouvent des noyaux ovalaires allongés. La substance qui renferme ces tubes (?) est transparente, visqueuse, demi liquide, peu granuleuse; elle contient ou un faisceau central de fibrilles ou des fibrilles dispersées et isolées l'une de l'autre. Les fibres nerveuses se divisent dichotomiquement ou émettent des fibres plus petites qu'elles.“

Nur im Gehirn fand er bei den *Crustaceen* im Innern eine Punktsubstanz; doch lässt er sich auf ihre Besprechung nicht näher ein, da er sie für zu complicirt und darum wenig geeignet zur Klarstellung des Zusammenhanges zwischen Ganglienzelle und Nerv hält: „nous ne décrivons point ici la structure des ganglions sus-oesophagiens ou cerveau des crustacés, car sa composition très complexe ne nous servira pas à comprendre les rapports

des cellules et des tubes nerveux; en outre, ils renferment un tissu ponctiforme, qu'on ne retrouve pas dans les autres ganglions, sur la nature duquel nous sommes loin d'être fixé."

Auch beim Regenwurm scheint er für einen unmittelbaren Uebergang des Ganglienzellfortsatzes in den Nerven zu sein. Er beobachtete hier, dass das Innere des Bauchstranges aus verschiedenen starken Nervenfasern gebildet wird, welche aus den Ganglienzellfortsätzen durch T-förmige Theilung hervorgehen, durch bindegewebige Scheidewände von einander getrennt werden und unter einander anastomosiren. Er glaubt, dass die meisten Fasern eine sehr bedeutende Länge besitzen und durch mehrere Segmente ziehen. Was dann aus ihnen wird, wie die Nerven aus den centralen Nervfasern entstehen, giebt er nicht näher an. Da er aber für die peripheren Nerven dieselbe Structur annimmt wie im Bauchmark, so darf man wohl annehmen, dass er einen directen Uebergang der centralen Nervenfasern in die Nerven vertritt. Die Nervenfasern bestehen nach ihm aus einer klebrigen, beinahe homogenen Substanz: „les fibres nerveuses formant les colonnes de la chaîne (Bauchmark) et les connectifs sont dépourvus de parois propres et limitées simplement par des cloisons de tissu conjonctif. La matière qui forme ces tubes est visqueuse, presque homogène; contient quelques rares granulations qui paraissent être simplement des grumeaux plus condensés. Elle se colore peu par l'acide osmique, n'a aucune élection pour les matières colorantes, et se rétracte considérablement sous l'influence de l'alcool. Les fibres s'anastomosent entre elles.“ — „Les fibres nerveuses formant les nerfs paraissent avoir la même structure que celles qui forment les colonnes de la chaîne,“ — „les cellules nerveuses tant des ganglions cérébroïdes que ventraux, me paraissent être en rapport avec les fibres des colonnes par une réunion en T.“

In ähnlicher Weise wie Vignal es für *Lumbricus* angiebt, beschreibt Lang<sup>1)</sup> das Nervensystem bei *Trematoden* und marinen *Dendrocoelen*. Bei ersteren bestehen die Nerven und das Hirn aus „erstens einer grösseren oder geringeren Anzahl sich theilender und unter sich verbundener, morphologisch vielleicht dem Körperbindegewebe angehörender Röhren: Neurilemm, und zweitens aus der Nervenfasern, die in diesen Röhren eingeschlossen die Fortsätze der ebenfalls in ihnen liegenden Ganglienzellen darstellt.“ Die mit einander anastomosirenden Nervenfasern zeigen infolge vielfacher Theilungen in den einzelnen Nerven eine sehr verschiedene Stärke und sind namentlich im Gehirn sehr fein und oft von nur punktförmigem Querschnitt. Ebenso schildert er die Nerven bei den marinen *Dendrocoelen*: „Die Nerven bestehen aus äusserst zarten, mit einander anastomosirenden, sich mit Tinktionsmitteln beinahe gar nicht färbenden Fasern.“ — „Die Fasern sind miteinander durch sehr zarte Häutchen oder Bänder wahrscheinlich dem Körperparenchym angehörig, verbunden, wodurch auf Querschnitten der bei der Conservation

<sup>1)</sup> Lang, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der *Plathelminthen*. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. 1879. 1881.

meist ein wenig macerirten Nerven das Bild des spongiösen Gewebes zu Stande kommt“. — „Denken wir uns ein Gewebe von verschiedenartigen Ganglienzellen, wie sie im Hirn unserer Thiere vorkommen, in einer bestimmten Richtung in die Länge gezogen, wobei die Ausläufer des Plasmas, nun als Fasern differenzirt, auf Kosten desselben überhand nehmen, ferner das Körperparenchym die einzelnen Elemente dieses Gewebes verbinden, so haben wir die Struktur der Nerven unserer *Dendrocoelen*, der sogenannten spongiösen Stränge.“ Auch bei den *Plathelminthen* wäre demnach der Zusammenhang zwischen Ganglienzelle und Nervenfaser stets ein direkter. Das Gehirn der marinen *Dendrocoelen* wird nach Lang aus einer sich sehr schwach färbenden, ausserordentlich feinfasrigen Substanz, welche nur schwer in die einzelnen Fasern zerlegt werden kann, zusammengesetzt.

Bei den *Nematoden* ist nach Leuckart's<sup>1)</sup>, Schneiders<sup>1)</sup>, Bütschlis<sup>1)</sup> und meinen<sup>1)</sup> Untersuchungen die Verbindung zwischen Ganglienzelle und Nervenfaser ebenfalls eine unmittelbare. Auch hier sind die Elemente des Schlundringes und der in den Medianlinien verlaufenden Längsnervenzüge Nervenfasern von verschiedener Stärke, welche die direkten Fortsetzungen der Ganglienzellen sind, und durch eine fasrige, oder körnig fasrige Stützsubstanz von einander getrennt werden.

Aus diesem historischen Ueberblick ergibt sich, dass von den *Chaetopoden* bezüglich des Nervensystems nur die *Oligochaeten* und zwar speciell *Lumbricus*, nie dagegen die *Polychaeten* Gegenstand genauer histologischer Untersuchungen geworden sind, und dass selbst für den Regenwurm die Auffassungen der feineren Struktur des Nervensystems weit auseinander gehen, namentlich wenn man die Vignalsche Ansicht mit derjenigen von Leydig, Waldeyer, Walter und Schultze vergleicht.

Ausser den genannten Autoren haben noch verschiedene andere Angaben über die Histologie der Nervencentren und Nerven der *Chaetopoden* gemacht, aber meist nur vorübergehend und ohne sich auf eingehendere Studien eingelassen zu haben. Sie huldigen grösstentheils der Leydigschen fibrillären Punktsubstanz. So sagt Claparède<sup>2)</sup>: „die Centralmasse des Bauchstranges von *Lumbricus* hat Leydig ganz richtig als eine sehr feine Punktsubstanz mit darin gelegenen dünnen Fäserchen beschrieben. Andere Nervenfasern gibt es nicht, weder im eigentlichen Nervenmark noch in den Nerven selbst. Diese meist geschlängelten Fäserchen verlaufen in den verschiedensten Richtungen, die Mehrzahl jedoch der Länge nach. Die von den Nerven stammenden strahlen nach allen Seiten in das Bauchmark hinein: Ein einzelnes dieser geschlängelten nur einen Bruchtheil eines Micromillimeters im Durchmesser messenden Fäserchen im Wirrwarr der anderen zu verfolgen, ist eine reine Unmöglichkeit.“ Die stets sehr kurzen Stiele der unipolaren Ganglienzellen lösen sich nach Claparède stets im Innern des Ganglions in Bündel

1) l. c.

2) Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. 1868.



fasriger Punktsubstanz auf. Von den Nerven giebt er an einer Stelle an, dass sie von einem Reticulum feiner Bindegewebsfasern durchzogen werden, in dessen Maschen die Punktsubstanz eingebettet liegt. Eine ähnliche Meinung vertritt er in Betreff des Nervensystems der *Polychaeten*<sup>1)</sup>.

Ehlers<sup>2)</sup> berücksichtigt in seinem grossen Werke nur wenig die feinere Histologie des Nervensystems; wo er von ihr spricht, schliesst er sich vollständig Leydig an.

Pruvot<sup>3)</sup> hat das Nervensystem der *Polychaeten* mehr vom morphologischen als vom rein histologischen Standpunkt untersucht. Er beschreibt ebenfalls eine Punktsubstanz im Inneren der Ganglien als Mittelglied zwischen Ganglienzellen und Nerven: „Il — das Nervensystem — se compose toujours de deux parties: une substance corticale, qui renferme dans un stroma de fibres anastomosées les cellules nerveuses, et une substance médullaire formée de fibres nerveuses à la périphérie et de matière ponctuée au centre. Cette dernière ne se retrouve que dans les centres ganglionnaires, ou plutôt elle constitue les véritables centres. En effet, tous les éléments fibrillaires nerveux (prolongements des cellules, fibres des nerfs et des connectifs) traversent sans modification la substance corticale, mais au niveau de la substance médullaire se fragmentent, se résolvent en petites granulations d'abord très rapprochées et disposées en séries linéaires, qui s'espacent peu à peu et se perdent au milieu des granulations voisines pour constituer la matière ponctuée. Celle-ci est donc un intermédiaire entre la cellule et la fibre, entre l'élément central et l'élément conducteur, une sorte de carrefour que doit traverser l'impression nerveuse avant de s'engager dans une des voies qui s'ouvrent devant elle et qui la conduiront suivant les cas à la périphérie (nerf), au centre (prolongement cellulaire) ou hors des limites du segment (connectif). Ainsi les nerfs prennent toujours leur origine réelle dans la matière ponctuée et toutes les fois qu'ils semblent partir du milieu d'un connectif, qui en est dépourvu ainsi que de cellules nerveuses, on peut être assuré, qu'il n'y a là qu'un simple accollement de leurs fibres et qu'il en faut chercher l'origine dans un centre supérieur ou inférieur.“ Der eigentliche Ursprung aller Nerven liegt also nur in den Ganglien, weil diese allein Punktsubstanz besitzen, aber niemals in den zwischen den Ganglien liegenden Commissuren, welche weder Punktsubstanz noch Ganglienzellen besitzen. Ueber den Bau der Nerven giebt er nirgends etwas Näheres an.

Nach Vejdovský<sup>4)</sup> bestehen bei den *Tomopteriden*<sup>4)</sup> die Nervencentren einfach aus Nervenfasern, bei *Sternaspis*<sup>5)</sup> beschreibt er das Innere des

1) Claparède, Recherches sur la structure des annélides sédentaires. Genève 1873.

2) Ehlers, Die Borstenwürmer. 1868.

3) Pruvot, recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des annélides polychètes. Arch. de zool. expér. 1885.

4) Vejdovský, Beiträge zur Kenntniss der *Tomopteriden*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 1878.

5) Vejdovský, Untersuchungen über Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*. 1881.

Hirns und Bauchmarkes als Fasersubstanz, welche im Hirn „an gefärbten Präparaten als ein gelblich weisses, feinpunktirtes Feld“ erscheint. „Die Grundsubstanz des besprochenen Gewebes ist eine anscheinlich homogene oder sehr fein punktirte Masse, in welcher sehr zahlreiche Bindegewebsfasern in verschiedenen Richtungen verlaufen und untereinander anastomosiren. In dieser Grundmasse findet man zerstreute Kerne“. Vom Bauchstrang sagt er: „Die Faserstränge erscheinen an Querschnitten als die sogenannte Punktsubstanz, ohne irgend eine Spur von Kernen zu zeigen. Einzelne dieser Fäserchen zu isoliren gelang mir nicht.“

Eine höchst merkwürdige, mir nicht recht klar gewordene Ansicht vertritt Vejdovský<sup>1)</sup> bei den *Oligochaeten* über das Innere der Nervencentren. Er sagt: „Bei der Betrachtung der lebenden, kleinen *Oligochaeten*-Arten mit Anwendung von starken Vergrößerungen kann man sich überzeugen, dass die in Rede stehende Fibrillenschicht\*) aus feinen, nur in der Längsrichtung verlaufenden und dicht nebeneinander liegenden Nervenfibrillen besteht, die bald einen gleichen, kaum mehr als einen Bruchtheil eines Mikromillimeters erreichenden Durchmesser haben, bald, und dies in der grösseren Anzahl, in der Mitte mit einer spindelförmigen Anhäufung eines feinkörnigen Plasmas versehen sind. Weder eine besondere Membran, noch ein Kern kommen an diesen wohl letzten nervösen Formelementen zum Vorschein, indem sie, wie wir unten erkennen werden, dem Zerfall einiger wenigen ursprünglichen Ganglienzellen ihre Entstehung verdanken.“ — „Wir haben bereits oben angedeutet, dass die Stiele der Ganglienzellen bei allen *Oligochaeten* gegen die fibrilläre Substanz gerichtet sind, bei *Dendrocoelen* durch zahlreich verästelte Fortsätze sogar in dieselbe eindringen und hier ein zierliches Fibrillengeflecht bilden. Diese Fibrillen sind jedoch ganz anderer Art als diejenigen, welche in der Längsachse des Bauchstranges verlaufen. Sie stellen nämlich keine selbständigen Elemente vor, sondern entspringen aus den Ganglienzellen.“ (!) Jede dieser Fibrillen „schlängelt sich zwischen der in der Längsachse des Bauchstranges verlaufenden Nervenfasersubstanz, welche letztere sich nicht mit Pikrokarmarin färbt, wogegen das membranlose Protoplasma der Ganglienzellfortsätze sich intensiv mit dem Farbstoffe imbibirt“. Durch das Wurzelmark dieser durch Theilung aus den Ganglienzellfortsätzen hervorgegangenen Fibrillen entstehen nach Vejdovský in der centralen fibrillären Substanz höchst merkwürdige, meist kreisförmige, farblose, undeutlich contourirte Räume. Welche Bedeutung die centralen, längs verlaufenden, der fibrillären Leydig'schen Punktsubstanz entsprechenden Nervenfibrillen, welche ausser jeden Zusammenhanges mit den Ganglienzellfortsätzen stehen und sich in ihrem histologischen Verhalten wesentlich von diesen unterscheiden, im Nervensystem nach Vejdovský haben sollen, ist mir vollständig unklar. Ebenso wenig lässt er sich über den Zweck des aus den Ganglienzellen hervorgegangenen feinen Netzwerk

1) Vejdovský, System und Morphologie der *Oligochaeten*. 1884.

\*) Welche das Innere des Bauchmarks bildet.

aus. Es erinnert das letztere entfernt an das von Buchholz<sup>1)</sup> beschriebene centrale feine Fasergeflecht, durch welches nach Buchholz eine indirecte Verbindung zwischen den Ganglienzellen hergestellt wird. (cf. oben S. 14, 15.)

Ausser den zu einem Netzwerk zusammentretenden Ganglienzellfortsätzen giebt er noch eine zweite Art von Fortsätzen an, welche in der fibrillären Substanz quer und schräg verlaufende Fibrillenbündel bilden. (!) Ihre Beziehung zu den peripheren Nerven ist ihm unverständlich. Die peripheren Nerven stellen nach ihm meist Fibrillenbündel vor, öfter beobachtete er aber auch homogene, nicht länggestrichelte Nervenfasern.

Rietsch<sup>2)</sup> schildert das Innere des Hirns und Bauchmarks als Faser- masse, welche im Querschnitt fein punktirt erscheint.

Nach Meyer<sup>3)</sup> werden das Hirn, das Bauchmark und die Nerven von Nervenfasern, oder wie er sie an einer andern Stelle nennt, Nervenfibrillen gebildet. Diese liegen im Bauchmark eingebettet in ein bindegewebiges Gerüste, welches von den zahlreichen nach innen gehenden und sich vielfach verzweigenden Fortsätzen der das Bauchmark einschliessenden membranösen Hülle gebildet wird.

Drasche<sup>4)</sup> bezeichnet das Innere des Hirns und des Bauchmarks einfach als Leydigsche Punktsubstanz, welche vielfach von Fortsätzen der Hypodermiszellen durchsetzt wird.

M' Jntosh<sup>5)</sup> spricht sich über die Structur der Nervencentren nicht aus.

## Eigene Untersuchungen.

### I. Ganglienzelle.

Die Ganglienzellen der *Aphroditeen* sind ausnahmslos unipolar. Ihre Fortsätze sind stets gegen das Innere der Nervencentren gerichtet. (Taf. III. Fig. 22, 23.) Den unipolaren Habitus der Ganglienzellen lediglich aus ihrer peripheren Lage im Nervensystem erklären zu wollen, wie Buchholz es ausspricht, ist schon deshalb nicht richtig, weil in der Litteratur viele Beispiele von peripher gelegenen multipolaren Ganglienzellen vorliegen, welche durch ihre Fortsätze in directen Zusammenhang mit einander treten. Vom Kern oder Kernkörper ausgehende Fortsätze sind mir nicht zu Gesicht gekommen. Da sie, wie aus der Litteraturangabe hervorgeht, bei der weitaus grössten Anzahl von Thieren nicht beobachtet worden sind, so ist ihnen wohl kaum eine grössere Bedeutung beizumessen.

So übereinstimmend der äussere Habitus der Ganglienzellen ist, so verschieden sind sie in ihrer inneren Structur. Hauptsächlich treten unter

1) l. c.

2) Rietsch, Étude sur le *Sternaspis scutata*. Annal. des scienc. 1882.

3) Meyer, Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus*. Arch. für mikr. Anat. 1882.

4) Drasche, Beiträge z. feineren Anatomie der *Polychaeten*. 1. H. 1885. 2. H. 1886.

5) M' Jntosh, Beiträge zur Anatomie von *Magelona*. Zeitschr. f. w. Z. 1878.

ihnen zwei Typen gegensätzlich hervor. Die Ganglienzellen der einen Art  $gz^I$  (Taf. III. Fig. 39, Taf. IV. Fig. 48) sind schwach granulirt, von hellem Aussehen und ziemlich klein. Ihr Kern enthält viele etwa gleich grosse Kernkörperchen und tritt namentlich nach Färbungen in der durchsichtigen Zelle scharf hervor. Die Zellen haben meist eine birnförmige Gestalt und liegen in grosser Anzahl packetweise zusammen (Fig. 9—13.  $gz^I$ ). Die Vertreter des zweiten Typus  $gz^{II}$  sind sehr grosse, theilweise sogar ganz colossale, mehr kuglige Gebilde, welche sehr dunkel granulirt sind und dadurch dem Beobachter sofort in die Augen fallen. Sie enthalten einen grossen fein granulirten Kern, und dieser stets ein einziges grosses, sehr stark lichtbrechendes Kernkörperchen. Sie finden sich stets vereinzelt, nie zu Gruppen eng vereinigt und liegen im Nervensystem nach aussen von den Ganglienzellen des ersten Typus, welche letztere stets der Centralsubstanz dicht anlagern. (Taf. I. Fig. 10,  $gz^{II}$  Taf. III. Fig. 22, 23, 33, 34 die grossen Zellen, Fig. 35, 36.)

Die Ganglienzellen des ersten Typus sind die bei weitem zahlreichsten und überwiegen in allen Theilen des Nervensystems diejenigen des anderen Typus. Das Vorkommen der letzteren ist im Centralnervensystem namentlich auf das Gehirn und untere Schlundganglion beschränkt, im Bauchmark finden sie sich nur spärlich und stets in constanter Lage in den einzelnen Segmenten, nur am äussersten Ende des Bauchstranges treten sie wieder sehr zahlreich auf. (Taf. V. Fig. 79 a.) In grosser Menge und von bedeutender Grösse erscheinen sie ferner im Commissuralganglion. Im Gehirn trifft man die Vertreter des zweiten Typus am zahlreichsten auf der ventralen Seite (Fig. 10, 11), ziemlich häufig auch an der Vorder- und Hinterseite (Fig. 8, 12, 13), seltener dorsal. Von dem ersten Typus fanden sich im Hirn die kleinsten an der Eintrittsstelle der Palpenervs, Pa. n. (Fig. 8, 9, 10,  $gz^I$ ), sie haben nur einen sehr schwachen Protoplasmabesatz um den Kern.

Diese beiden Ganglienzelltypen stehen aber nicht unvermittelt einander gegenüber, sondern es finden sich im Nervensystem zwischen ihnen alle möglichen Uebergangsformen. So findet man namentlich im Gehirn und unteren Schlundganglion (Taf. III. Fig. 23, 38) bei allen *Aphroditeen* Zellen von wechselnder Grösse, meist aber mittelgrosse Zellen, bald mit dunkler Granulirung, bald durchweg hell, bald nur zum Theil dunkel, zum anderen Theil hell, der Kern zeigt bei den einen viele ziemlich gleich grosse Kernkörperchen, bei den anderen ein grosses Körperchen unter den fibrigen schärfer hervortretend.

Im Allgemeinen war bei den Ganglienzellen der *Aphroditeen* in betreff des Kernes zu beobachten, dass er, je grösser und dunkler granulirt die Zelle wurde, desto feiner granulirt erschien und desto deutlicher in ihm ein Kernkörperchen durch bedeutendere Grösse von den andern sich unterschied, bis schliesslich die grössten Zellformen, die Ganglienzellen des zweiten Typus, nur ein einziges, sehr grosses Körperchen in einem gleichmässig fein granulirten Kern enthalten. Nur selten treten bei den letzteren

zwei solcher grosser stark lichtbrechender Kernkörperchen im Kern neben einander auf. (Taf. III. Fig. 35. 43.)

Bei *Sigalion* beobachtete ich in allen Ganglienzellen des zweiten Typus ausnahmslos nach Sublimatbehandlung neben dem stark lichtbrechenden Kernkörperchen, welches stets an der Peripherie des Kernes lag, genau in der Mitte der letztern ein noch grösseres Körperchen von nur mattglänzendem Aussehen. (Tafel IV. Fig. 44—47.) Eine solche Differenzirung des Hauptnukleolus in zwei Theile, wie Flemming<sup>1)</sup> diese Verhältnisse auffasst, ist ausser Flemming noch von verschiedenen Forschern, Leydig<sup>2)</sup>, Hessling<sup>3)</sup>, Lacaze-Duthiers<sup>4)</sup>, Hertwig<sup>5)</sup> beschrieben worden, aber stets nur bei Eizellen. Flemmings Beschreibung bei den *Najaden* passt genau für unsere Ganglienzellen: „Hier besteht der Hauptnukleolus aus zwei different beschaffenen Theilen: einem kleineren, der bedeutend stärker lichtbrechend und stärker tingirbar ist, und einem grösseren, blasserem und schwächer chromatischen, der in Säure stärker quillt. Bei *Anodonta* hängen diese beiden Theile zusammen, bei *Unio* sind sie vielfach nur mit einander in Berührung oder liegen selbst getrennt.“ Ich beobachtete sie stets nur gesondert.

Nach Alkohol- und Osmiumsäurebehandlung war in diesen Ganglienzellen von *Sigalion* nie auch nur eine Spur von diesem mattglänzenden Körperchen zu sehen. Bei den übrigen *Aphroditeen* habe ich nur einige wenige Male eine ähnliche Beobachtung an dem Kern machen können. Auch nach Sublimatbehandlung vermisste ich hier in der Regel in den Ganglienzellen des zweiten Typus diese Differenzirung des Hauptnukleolus.

Flemming sah nach Zusatz von Wasser und starker Essigsäure den grösseren blassen Theil des Hauptnukleolus in den Eikernen stets verschwinden.

Bei den dem zweiten Typus der Ganglienzellen sich nähernden Uebergangszellformen sah ich oft die kleineren Nukleolen rosenkranzförmig an der Peripherie des Kernes gelagert und den centralen, den grössten Nukleolus enthaltenden Theil des Kernes sehr hell, so dass sich die Randzone scharf gegen die Mittelparthien abhob. (Taf. IV. Fig. 52.)

Der Kern zeigt immer deutlich eine Membran, welche ihn vollständig von der Zellsubstanz abschliesst. Oft hat er eine nierenförmige Gestalt, welche wohl auf Schrumpfungen in Folge der erhärtenden Flüssigkeiten zurückzuführen ist (Taf. IV. Fig. 51, 53), da alle Uebergänge von der rundlichen bis zur nierenförmigen Gestalt vorkommen.

1) Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882.

2) Arch. für Anat. u. Physiol. 1855. S. 60.

3) Die Perlmuschel und ihre Perlen.

4) Recherches sur les organes génitaux des Acéphales lamellibranches. Ann. d. scienc. nat. 1854.

5) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil III. Morphol. Jahrbuch 1878.

Die Ganglienzellen liegen, wie oben (Seite 2) bereits erwähnt, in das Nervensystem einhüllende, Maschen bildende Subcuticularfasergewebe eingebettet, welches um die kleinen Zellen des ersten Typus und die Uebergangszellformen eine schwächere (Fig. 38, 48), um die grossen Zellen des zweiten Typus (Fig. 35, 36, 44—47, 49, 50) meist eine stärkere Hülle bildet.

Spengel<sup>1)</sup>, welcher gleichfalls beide Zelltypen bei *Halla* unterscheidet und sie functionell auch für verschieden hält (cf. unten Seite 41), bestreitet für die kleinen Zellen eine eigene Hülle und behauptet, dass sie nur in ihrer Gesamtheit von Bindegewebe, wie er und die meisten anderen Autoren das Subcuticularfasergewebe nennen, umgeben seien. Dies kann ich nicht bestätigen. Auch die kleinen Zellen liegen je in einer Masche des Subcuticularfasergewebes. Allerdings sind die Wände der Maschen hier nur schwach. Doch finden sich auch nicht selten Ganglienzellen des zweiten Typus, welche nur eine sehr dünne Hülle aufweisen und hierin den Zellen des ersten Typus vollständig gleich stehen. (Taf. III. Fig. 34.)

Alle Zellen der *Aphroditeen* sind membranlos. Zwar legen sich die Wände der Maschen des Subcuticularfasergewebes oft so dicht an den Zelleib heran, dass man eine Zellmembran anzunehmen leicht geneigt ist. (Taf. III. Fig. 22.) Bei genügender Vergrösserung erkennt man aber stets, dass diese vermeintliche Membran vollständig identisch ist den umgebenden Subcuticularfasern, dasselbe Verhalten wie diese gegen Färbungen zeigt und in dieselben nach aussen continuirlich übergeht. (Taf. III. Fig. 23 C, 34. Taf. IV. Fig. 68.) Auch werden die Zellen nicht selten nur unvollständig von dieser Subcuticularfaserhülle umschlossen, so dass sie sich streckenweise von ihr weit ab heben. (Taf. III. Fig. 37, 42.) An solchen Präparaten überzeugt man sich aufs deutlichste, dass die Zellen keine von ihnen abgesonderte Membran besitzen, sondern sehr unbestimmte Umrisse besitzen, namentlich bei den dunklen, grossen Zellen des zweiten Typus, da hier der helle Zwischenraum sich gegen den dunklen Zelleib und die dunkle Hülle scharf abhebt. (Fig. 34—68 soweit sie sich auf Ganglienzellen des zweiten Typus beziehen. cf. Fig. Erklärung.) Schwieriger ist es bei den Zellen des ersten Typus den wahren Sachverhalt aufzudecken, da diese in der Regel allseitig den Wandungen der Maschen des Subcuticularfasergewebes dicht anliegen (Taf. III. Fig. 39, Taf. IV. Fig. 48), etwaige kleine Zwischenräume aber zwischen Zelle und Hülle nur sehr undeutlich gegen die helle Zelle hervortreten. Am Anfange meiner Untersuchungen glaubte ich daher auch die dünne Subcuticularfaserhülle dieser Zellen für eine eigentliche Zellmembran ansprechen und in dieser Beziehung die Zellen des ersten und zweiten Typus in scharfen Gegensatz stellen zu müssen. Entscheidend für die Beantwortung dieser Frage ist die Stelle, wo die Zelle sich verjüngt und in den Fortsatz übergeht. Hier hebt sich stets der Zelleib weit gegen die Hülle ab und zeigt keine Spur einer Membran. Solche Fälle sind mir wiederholt zur Beobachtung gekommen, wenn ich auch immer lange

1) l. c.

suchen musste, da, wie Spengel richtig hervorhebt, die kleinen Zellen in ihren Packeten so dicht an einander liegen, dass es nur schwer gelingt, einen Fortsatz deutlich zu erkennen. Am leichtesten bekommt man die Fortsätze der der Centralsubstanz zunächst gelegenen Zellen zu Gesicht. (Fig. 39, 48, 34 gz<sup>I</sup>, Fig. 23 die kleine dicht über der eintretenden kolossalen Nerven-faser c gelegene Ganglienzelle, 84e.)

Die Fortsätze der Ganglienzellen des ersten Typus sind sehr zart und gleich ihren Zellen von hellem Aussehen. (Fig. 48.) Sie ziehen in der Regel bündelweise wirt durcheinander, begleitet von allenthalben sich zwischen ihnen durchschlängelnden Subcuticularfasern und lassen sich einzeln nicht leicht auf weitere Strecken verfolgen. (Fig. 9, 10 gz<sup>I</sup>.) Aehnliche Verhältnisse zeigen die Fortsätze der Uebergangsformen, nur heben sie sich in Folge ihrer etwas bedeutenderen Stärke deutlicher gegen die Subcuticularfasern ab. (Fig. 23, die mittelgrossen Ganglienzellen, besonders das grosse Packet rechts unter C.) Sehr scharf treten dagegen überall die Fortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus hervor. Es sind dies breite, wie die zugehörigen Zellen dunkel granulirte, stets isolirt verlaufende Fasern, auf welche sich die starke Hülle der Ganglienzellen fortsetzt. (Fig. 22, 23, die grössten Zellformen.)

Sehr deutlich kommen im Zelleib der Ganglienzellen die in der Neuzeit so vielfach beschriebenen beiden verschiedenen Substanzen zur Beobachtung, von denen, wie Flemming definirt, „die eine etwas stärker lichtbrechend und in Form von Fadenwerken (Fila, Mitom) angeordnet ist, die andere (Interfilarmasse, Paramitom) den bleibenden Raum ausfüllt.“ Fig. 56 stellt zwei Ganglienzellen des zweiten Typus von *Sthenelais* dar, in welchen beide Substanzen sehr scharf gesondert auftreten. Der grösste Theil der Peripherie wird von einer scheinbar homogenen, nach Mayer'scher Karminfärbung hellrosa erscheinenden Substanz eingenommen, während den mittleren um den Kern gelegenen Theil eine Masse von Körnchen und Fibrillen bildet, deren Zwischenräume wieder von der homogenen, stellenweise auch hier noch in Form von hellen Inseln zur stärkeren Ausbildung kommenden Substanz ausgefüllt werden. Derartige Zellen, in denen die homogen aussehende Substanz, das Paramitom, so grosse zusammenhängende, durch kein Mitom getrennte Parthieen bildet, sind nur seltener zu beobachten. Sehr häufig sind dagegen Ganglienzellen des zweiten Typus, wie sie in Fig. 44—47 abgebildet sind, namentlich bei *Sigalion* sowohl nach Alkohol-, als nach Sublimat- und Osmiumsäurebehandlung. Hier sieht man die körnig-fibrilläre Substanz des Mitom allenthalben von rundlichen, meist scharf begrenzten Inselchen des Paramitom durchsetzt, welches stets als helle, homogene, hellroth gefärbte Masse erscheint. Besonders finden sich solche helle Inselchen am Rande der Zelle, theils allseitig begrenzt von der körnig-fibrillären Substanz der Zelle (Fig. 45, 47), theils nach aussen abgeschlossen durch die Subcuticularfaserhülle. (Fig. 46.) Im letzteren Falle erweckt dann das Mitom an der Peripherie der Zelle den Schein von verschiedenen starken abtretenden Nervenfasern, zumal auch der eigentliche Nervenfortsatz nf an seiner Abgangsstelle oft ebenfalls von solch

hellen Räumen des Paramitoms umgeben ist. (Fig. 44, 46.) Niemals aber gelingt es, diese vermeintlichen Nervenfasern über die Scheide hinaus zu verfolgen. Solch scharf begrenzte, rundliche, helle Inselchen des Paramitoms trifft man auch bei *Sthenelais*, wengleich seltener als bei *Sigalion*; namentlich aber sind sie den Ganglienzellen von *Aphrodite* eigenthümlich und hier nicht nur den Zellen des zweiten Typus, sondern vorzüglich den Uebergangsformen, von denen nur wenige sie entbehren. (Fig. 22, 57—62.)

Bevor ich in der Besprechung des Verhältnisses beider Substanzen zu einander fortfahre, will ich auf die Struktur des Mitroms etwas näher eingehen und die Ganglienzellen ins Auge fassen, bei welchen das Paramitom zurücktritt und das Mitom fast ausschliesslich zur Beobachtung kommt. Fig. 36 zeigt eine kolossale Ganglienzelle des zweiten Typus von *Sthenelais* nach Sublimatbehandlung im Querschnitt, Fig. 37 im Längsschnitt. Ihr Inneres besteht aus feinen Körnchen, welche theils regellos durch einander zu liegen scheinen, grösstentheils aber zu mehr oder weniger concentrisch ziehenden und sich oft kreuzenden Fibrillen angeordnet sind. In der Umgebung des Kernes hebt sich eine dunklere Zone von stärker gefärbten, etwas gröberen Körnchen und Fibrillen ab. Die Körnchen und Fibrillen liegen eingebettet in das Paramitom, welches aber bei dem dichten Gefüge der ersteren nur spärlich zur Beobachtung kommt. Am Rande der Zelle (Fig. 36 u. 36a) werden die dicht gefügten Körnchen und Fibrillen des Mitoms vielfach durchsetzt von stärkeren, dunkler gefärbten Fibrillen, welche nicht gekörnt erscheinen, sondern feste Form zeigen. Sie gehen einerseits allmählig nach innen in die gekörnten Fibrillen über, andererseits dringen sie aussen in die Subcuticularfaserhülle ein, in welcher sie aber meist nur auf kurze Strecken zu verfolgen sind, da sie durch ihre dunkle Färbung und Stärke die grösste Aehnlichkeit mit den die Hülle bildenden Fasern haben. Durch diese allenthalben austretenden Fasern erscheint der Zusammenhang zwischen Zelle und Hülle ein so inniger, dass es oft schwer fällt am Rande zu unterscheiden, wo die Zelle aufhört und die Hülle beginnt. (Fig. 35, 36, 36a.\*)

Denselben Bau und engen Zusammenhang mit der Hülle zeigt das Mitom bei dem grössten Theil der Ganglienzellen des zweiten Typus von *Sthenelais*, namentlich deutlich bei den grössten unter ihnen. So zahlreich aber, wie die den Rand durchsetzenden Fibrillen in Fig. 35 auf der einen Seite auftreten, finden sie sich nur selten.

In manchen Fällen haben die Fibrillen des Mitoms gleich den peripheren austretenden überall im Zelleibe sehr feste Formen und keine Spur von körnigem Aussehen. (Fig. 41.)

\*) Fig. 36 a, welche namentlich zur Klarlegung dieser Verhältnisse dienen sollte, ist von dem Lithographen nicht genau wiedergegeben worden. In Wirklichkeit sieht man in der Regel die starken, den Rand durchsetzenden Fibrillen sich allmählig aus den inneren gekörnten Fibrillen herausbilden und aussen meist in Lücken zwischen den die Zelle einhüllenden Subcuticularfasern, denen sie sehr ähnlich werden, enden.



Diese für *Sthenelais* geschilderten Verhältnisse kehren bei allen übrigen *Aphroditeen* wieder sowohl nach Alkohol- als Osmiumsäure- und Sublimatbehandlung. Stets fallen bei den Ganglienzellen des zweiten Typus am Rande stärkere dunklere Fibrillen auf, welche in die Hülle eintreten. (Fig. 33, 34, 53, 59, 63, 66, 68.) Dieselben werden namentlich an derjenigen Stelle deutlich, wo sich die Hülle weit von der Zelle abhebt. (Fig. 69.)

Gleichzeitig mit dem Auftreten der stärkeren den Rand durchsetzenden Fasern bemerkt man (Fig. 52, 59, 68) in der Regel, dass das Gefüge der Körnchen und Fibrillen des Mitoms von innen nach aussen zu lockerer wird, das Paramitom sich stärker entwickelt und kleinere oder grössere helle Räume bildet, bis schliesslich als Endzustand die oben geschilderten grossen, hellen Inselchen wie sie in Fig. 44—47 gezeichnet sind, auftreten.

Namentlich bei *Sigalion* (Fig. 52) zeigten die Zellen oft sehr schön diese allmähliche Lockerung des gekörnten Fädenwerkes des Mitoms nach der Peripherie der Zelle zu und die ihr zu Grunde liegende stärkere Ausbildung des Paramitoms. Bei fortschreitender Entwicklung desselben entsteht nicht selten um die Körnchen des Mitoms ein heller, scharf begrenzter Ring, so dass schliesslich, da oft die eingeschlossenen Körnchen auf einen Punkt dicht zusammenrücken, das Bild von hellen, einen oder mehrere grosse Körperchen enthaltenden Zellkernen, welche dem eigentlichen Kerne sehr ähnlich werden können, hervorgerufen wird. (Fig. 68. Fig. 52 zeigt alle Uebergänge bis zu diesem Zustande.)

Bisher habe ich ausschliesslich Ganglienzellen des zweiten Typus berücksichtigt. Untersucht man die Uebergangsformen (Fig. 38), so überzeugt man sich, dass ihr helleres Aussehen nur von der fortschreitenden Ausbildung des Paramitoms und das dadurch bedingte Zurücktreten des Mitoms herührt, bis zu dem durch die hellen Zellen des ersten Typus repräsentirten Zustand, in welchem das Mitom nur noch in geringer Ausbildung auftritt. (Fig. 48.)

Im Gegensatz zu den Ganglienzellen des zweiten Typus, wo die hellen Inseln des Paramitoms gegen das dicht gefügte Mitom meist scharf abgeschlossen erscheinen (Fig. 44—47), findet bei den Uebergangszellformen stets ein allmähliges Uebergehen der dunkleren Parthieen der Zellen in die helleren statt. (Fig. 38.) Nur bei *Aphrodite* sind auch bei diesen Zellen die durch das Paramitom gebildeten hellen Räume stets sehr scharf nach aussen begrenzt. (Fig. 57—62.)

Bisher beschrieb ich das Paramitom stets als homogen. Es zeigt indessen oft auch ein fein granulirtes Aussehen, namentlich in den grossen, hellen Inseln der Ganglienzellen von *Aphrodite*. (Fig. 57, 58.) Auch Flemming beobachtete es öfter in dieser Form, hält die feine Granulirung aber für ein Gerinnungsprodukt.

Der von der Ganglienzelle abgehende Nervenfortsatz ist weitaus in den meisten Fällen (Fig. 44, 46, 51, 66) eine fast ausschliessliche Fortsetzung des Mitoms, und zeigt stets durch lineare Anordnung der Körnchen eine feine

Längsstreifung. (Fig. 35.) Doch bisweilen geht der Nervenfortsatz auch nur aus den hellen Inseln der Paramitoms hervor, wie ich seltener bei *Sigalion*, öfter aber bei *Aphrodite* zweifelsohne beobachten konnte. (Taf. II. Fig. 59, 60, 67. Taf. III. Fig. 22.) Stets aber nahm dann der anfangs meist helle Nervenfortsatz (Fig. 67) nach einigem Verlauf eine stärkere Granulirung an, sodass er dann von den dunklen vorwiegend aus dem Mitom gebildeten Fortsätzen nicht zu trennen war. Die im Innern der Centralsubstanz des Hirns und Bauchmarkes allenthalben zu beobachtenden Zellfortsätze zeigen auf Querschnitten alle eine ziemlich gleichmässig dunkle Färbung (Fig. 22, 23). Nur am Rande der Centralsubstanz nahe der Subcuticularfaserhülle traf ich unter den eben eingetretenen Nervenfortsätzen bisweilen einen grossen, durch hellere Farbe von den übrigen sich abhebenden Fortsatz, welcher aber weiter verfolgt stets dunkler wurde. Auch die zarten, anfangs hellen Fortsätze der Ganglienzellen des ersten Typus, in denen das Paramitom überwiegt, nehmen im weiteren Verlauf einen etwas dunkleren Ton an. (Fig. 48.)

Ich erwähnte wiederholt die scharfe Begrenzung der hellen Inseln des Paramitoms. Letzteres gilt namentlich für die Ganglienzellen von *Aphrodite*, bei welchem die Inseln oft von deutlich zu unterscheidenden dunklen Fasern allseitig umgeben werden. Diese gehen nun in dem Falle, wo der Nervenfortsatz in den hellen Inseln seinen Ursprung nimmt, stets direkt in die aus Subcuticularfasern gebildete Scheide des Fortsatzes über. (Fig. 59, 60, 67.) Man muss darnach wohl annehmen, dass die die hellen Insel begrenzenden dunklen Fasern eine Fortsetzung der die Hülle der Ganglienzellen zusammensetzenden Subcuticularfasern nach dem Innern der Zelle zu sind, worin ein fernerer Beweis für den engen Zusammenhang zwischen Zell- und Hüllelementen liegen würde. Die verschiedenen Möglichkeiten der Auffassung dieses innigen Verhältnisses zwischen Ganglienzelle und Subcuticularfaser werden später (am Ende des das Subcuticularfasergewebe behandelnden Abschnittes) besprochen werden.

Neben den Ganglienzellen finden sich auch **Nervenerkerne**, von denen Fortsätze abgehen, und zwar ausschliesslich im Hirn, nämlich, wie oben in dem allgemein morphologischen Theil (Seite 3 u. 4) schon erwähnt, in dem hutpilzförmigen Organ und in den Hirnhörnern.

In dem ersteren Hirntheil (Fig. 6—10 Taf. III 24 a) erscheinen sie als Hut hp in enormer Anzahl. Sie sind kugelfunde Gebilde (Taf. III. Fig. 26) mit vielen etwa gleichgrossen Kernkörperchen, welche sehr begierig Farbstoffe aufnehmen, etwas kleiner als die Kerne der Ganglienzellen des ersten Typus und sehr scharf begrenzt. Sie zeigen selbst bei den stärksten Vergrösserungen keine Spur eines Plasmabelages. Die feineren Nervenfibrillen welche den Stiel hp' des Hutpilzes bilden, gehen in den Hut über, durchsetzen einzeln oder bündelweise allenthalben die Zwischenräume zwischen den Nervenerkernen und treten je an einen Nervenkern heran, wie ich mich öfter überzeugen konnte. (Fig. 26.) Doch sind solche Fälle bei der überaus grossen Feinheit der Nervenfibrillen und der dichten Aneinanderlagerung

der Nervenkerne nur schwer zu beobachten, zumal auch zahlreiche Subcuticularfasern sdbf überall zwischen den Nervenkerne in dem Hute auftreten. Diese Nervenkerne stehen an der convexen Seite des Hutes in engsten Zusammenhang mit der Subcuticula. (Fig. 8, 9, 24 a cf. oben Seite 3).

Die andere Art der Nervenkerne (Fig. 11, 12, Taf. III. Fig. 30), mit welchen dorsal unter der Subcuticula die Hirnhörner Hh beginnen, haben etwa die Grösse der Kerne der Ganglienzellen des ersten Typus, gleichen in ihrem Bau genau diesen Kernen und gehen nach unten allmählig in Ganglienzellen des ersten Typus über. (Fig. 11, 12.) Die die Mitte der Hirnhörner einnehmenden Nervenfasern dringen nach oben in diese Nervenkerne ein und verlieren sich hier. Man darf wohl annehmen, dass sie wie im Hutpilz mit den Nervenkerne in direkten Zusammenhang treten, wenn ich auch die Art dieser Verbindung in Folge der gedrängten Lage der Nervenkerne nicht verfolgen konnte. Die Zahl dieser Nervenkerne ist nur eine geringe. Auch sie entbehren jedes Zellbesatzes und gehen nach oben, indem sie etwas kleiner werden, in die Subcuticularelemente über. (Fig. 11.)

Aehnliche Nervenkerne wie im Hutpilze werden auch von Pruvot<sup>1)</sup> bei mehreren *Polychaeten*, bei *Nephtys Hombergi* und *Staurocephalus* beschrieben und bei letzterem in ihrer Gesamtheit als Gehirnloben bezeichnet. Von *Nephtys Hombergi* sagt er: „Enfin on trouve dans la partie moyenne du cerveau, de chaque côté, un amas de noyaux arrondis, très serrés les uns contre les autres et qui se décèlent surtout par leur avidité pour les matières colorantes; parfois seuls de tous les éléments d'une préparation, ils se sont laissé colorer par le vert de méthyle. Ils sont libres dans les alvéoles de la substance corticale et pourtant sur la limite de leur agglomération on trouve un certain nombre de filaments parallèles semblables aux prolongements cellulaires et pénétrant comme eux dans la masse centrale,“ und von *Staurocephalus rubrovittatus*: „mais il — der obere Theil des Hirns, welchen er als centre antéro-supérieur bezeichnet (cf. oben S. 4) — est en connexion sur les côtés avec deux amas volumineux de noyaux très avides de vert de méthyle et rappelant les amas latéraux, que j'ai signalés dans le cerveau de la *Nephtys*. Ce sont eux qui forment les lobes cérébraux. Dépourvus de névrilème et en connexion intime avec l'hypoderme par toute leur surface extérieure, ils sont séparés l'un de l'autre au sommet par des faisceaux de fibres conjunctives et de la masse du centre stomatogastrique par deux ventricules latéraux, communiquant avec la cavité générale par l'espace vide laissé entre les deux centres cérébraux.“

Haller<sup>2)</sup> beobachtete bei der von mir untersuchten *Polynoë Lepidasthenia elegans* Mlmgr. (*Polynoe elegans* Gr.) ebenfalls das hutpilzförmige Organ, beschreibt es aber fälschlicherweise aus Ganglienzellen bestehend: „Ein Querschnitt durch die Mitte des Hirns zeigt nach oben zu

1) l. c.

2) Haller, Ueber die sogenannte Leydigsche Punktsubstanz im Centralnervensystem. Morph. Jahrb. 1836.

jederseits ein dickeres, d. h. vielschichtiges Ganglion von sehr kleinen Ganglienzellen gebildet, die den anderen Nervenzellen des Hirns gegenüber noch die Eigenheit besitzen, dass ihre Kerne durch Ammoniakkarmin sowohl wie Pikrokarmin intensiver gefärbt werden. Es ist dasselbe Ganglienpaar, welches Eduard Meyer bei *Polyophthalmus pictus* Cl. als erstes Ganglienpaar des Gehirns bezeichnet. Sie stossen bei *Lepidasthenia* nach oben zu, fest den Augen anliegend, an die „Epidermis, von welcher sie nur durch die Nervenhülle getrennt sind“. Dem von Meyer<sup>1)</sup> beschriebenen ersten Hirnganglienpaar, welches nach ihm von kleinen Ganglienzellen besetzt ist und mit einem Sinnesorgan in Zusammenhang tritt, ist dieser Hirntheil durchaus nicht gleich zu setzen.

Bei verschiedenen Wirbellosen sind Nervenkerne, wie sie sich im Hutpilz finden, im engsten Zusammenhang mit Sinnesnerven beobachtet worden. So sagt Lang von den marinen *Dendrocoelen*: „Ausser den verschiedenartigen Ganglienzellen kommen noch verschiedene Qualitäten von Faserkernen vor, unter denen wir hier besonders charakteristische körnige Kerne hervorheben, die sich stärker färben, rund sind, keine Kernkörperchen besitzen und die, an den Ursprungsstellen der Sinnesnerven in grosser Zahl vorhanden, jene vorderen, gelappten, feinkörnigen Anhangsmassen des Gehirns bilden, welche Keferstein erwähnt, ohne über ihre Bedeutung ins Klare zu kommen.“ Aehnliches beschreibt Walter für *Astacus fluviatilis* und *Limnaeus stagnalis* u. A. Bei den *Aphroditeen* ist dies nicht der Fall. Hier stehen die Nerven der Fühler, Palpen und der Augen in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit den feinen, im oberen und unteren Hirnganglion sich auflösenden Nervenfibrillen der Centralsubstanz des Hutpilzes. (cf. Taf. VI. Fig. 83.)

Welche Bedeutung das hutpilzförmige Organ hat, bleibt daher vorläufig unentschieden.

## II. Centralsubstanz.

Für das Studium der Centralsubstanz sind aus später klar werdenden Gründen Querschnitte durch das untere Schlundganglion am geeignetsten. Fig. 23, welche einen solchen Querschnitt von *Sthenelais* nach Sublimatbehandlung darstellt und Fig. 29, welche einen kleinen Theil desselben bei sehr starker Vergrösserung wiedergibt, zeigen die Centralsubstanz aus einem Gemisch feiner Fäserchen und Körnchen gebildet. Die Fäserchen erscheinen von der verschiedensten Länge, einige sind auf grosse Strecken zu verfolgen, die meisten aber sind ziemlich kurz und lassen sich bei verschiedener Einstellung des Mikroskopes als Fortsetzungen der Körnchen, an denen sie oft wie kurze, schwanzförmige Anhänge erscheinen, erkennen. Vergleicht man Fig. 25, welche einen Längsschnitt durch das untere Schlundganglion von *Sthenelais* ebenfalls nach Sublimatbehandlung veranschaulicht, so erkennt

1) Meyer, Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus* Clap. Arch. für mikr. Anatomie. 1882.

man wieder Fibrillen und Körnchen. Die Fibrillen sind aber grösstentheils in der Längsrichtung des Bauchmarkes weit zu verfolgen und nur stellenweise von kürzeren mehr oder weniger quer ziehenden Fäserchen durchsetzt, welche bei verschiedener Einstellung wieder in die Körnchen übergeführt werden können. Zieht man die Resultate aus beiden Schnitten, so ergibt sich, dass die Centralsubstanz des Bauchmarks ausschliesslich aus Fibrillen von punktförmigem Querschnitt besteht, welche grösstentheils in der Längsrichtung verlaufen und daher im Längsschnitt vorwiegend als lange Fäserchen, im Querschnitt als Körnchen erscheinen. Die Fibrillen besitzen fast alle eine gleiche Stärke\*).

Andere nervöse Elemente, abgesehen von den gleich näher zu besprechenden, verschieden starken Nervenfortsätzen der Ganglienzellen, habe ich in der Centralsubstanz nicht unterscheiden können\*\*), eine Auflösung der Fibrillen in Körnchen tritt nicht ein; öfter trifft man zwar auf Quer- und Längsschnitten Körnchen, welche sich bei wechselnder Einstellung des Mikroskopes nicht in Fibrillen übergehend nachweisen lassen; sie sind aber zweifelsohne nichts anderes als die Querschnitte von direct senkrecht zur Schnittrichtung verlaufenden Fibrillen, da sie im Aussehen und in der Stärke genau den übrigen Körnchen gleichen, welche als quergeschnittene Fibrillen sich deutlich erkennen lassen. Die geringen Räume zwischen den Fibrillen werden von der alle Organe durchtränkenden Leibesflüssigkeit erfüllt. (cf. Taf. IV. Fig. 71, welche ebenfalls einen Querschnitt durch das untere Schlundganglion nach Alkoholbehandlung darstellt und dieselben Verhältnisse zeigt.)

Oefter trifft man namentlich auf Querschnitten bogenförmig verlaufende Fibrillen, welche scheinbar Maschenbildungen eingehen. Bei genauer Untersuchung dünner Schnitte und wechselnder Einstellung des Mikroskopes lässt sich aber stets erkennen, dass die betreffenden Fibrillen über einander liegen und keine wirkliche Anastomose zwischen ihnen existirt. Im unteren Schlundganglion zeigen sich solche Scheinmaschenbildungen seltener, ziemlich häufig dagegen auf Querschnitten durch das übrige Bauchmark, besonders bei *Sthenelais* (Taf. IV. Fig. 72), *Sigalion* und *Polynoe*, so dass hier oft complicirtere, leicht zu Irrthümern verleitende Schnittbilder entstehen. Ein günstiges, sehr zu empfehlendes Object für das Studium der Centralsubstanz des Bauchstranges ist *Aphrodite* (Fig. 22), da hier solche Scheinmaschenbildungen nur selten sind und so im ganzen Bauchmark die eben für das untere Schlundganglion von *Sthenelais* geschilderten Bauverhältnisse gleichmässig klar zu Tage liegen.

\*) In Fig. 23 (ebenso Fig. 22) ist durch Versetzen des Lithographen ein Theil der Körnchen sehr gross und dunkler gezeichnet worden. In Wirklichkeit erscheinen sie alle ziemlich gleich.

\*\*) Ueber das Verhältniss des einhüllenden Subcuticularfasergewebes zur Centralsubstanz cf. unten am Ende des das Subcuticularfasergewebe behandelnden Abschnittes.

Für die Beantwortung der Frage, ob die Fibrillen mit einander in Verbindung treten, sind besonders Längsschnitte entscheidend. Hier kann man, wie erwähnt, die Fibrillen auf weite Strecken verfolgen, niemals aber ist es mir gelungen, eine Anastomose zu entdecken. Ein so ausgebildetes centrales Nervennetz wie es Haller<sup>1)</sup> bei den *Rhipidoglossen* beschreibt und geneigt ist für alle Thiere anzunehmen, fehlt entschieden den *Polychaeten*.

Genau in derselben Weise wie im Bauchmark ist die Centralsubstanz des Gehirns (Taf. III. Fig. 8—13) gebaut, nur sind hier die Fibrillen feiner und dichter verfilzt und darum schwerer einzeln zu unterscheiden. Mit Hilfe starker Vergrößerungen (Taf. III. Fig. 28) erkennt man aber dasselbe Bild wie auf Querschnitten des Bauchmarkes; feine Körnchen wechseln mit gleich feinen Fibrillen von ungleicher Länge ab, welche bei verschiedener Einstellung in erstere übergehen. Im Gegensatz zum Bauchmark zeigen im Hirn aber Quer- und Längsschnitte fast dasselbe Bild, die Fibrillen ziehen also wirt durch einander und verfolgen nicht in ihrer Mehrzahl eine einheitliche Richtung. Anastomosen zwischen den feinen Fibrillen lassen sich nie nachweisen, locker gefügte Stellen mit Scheinmaschenbildungen sind nur sehr selten.

Gewisse Theile des Hirns zeichnen sich durch besonders dichtes Gefüge und ausserordentliche Feinheit der Fibrillen aus und heben sich in Folge dessen meist durch dunklere Färbung von dem übrigen Hirn scharf ab, so namentlich der Stiel des Hutpilzes hp'. Hier zeigt die Centralsubstanz noch bei ziemlich starken Vergrößerungen nur eine feine Granulirung. Bei Anwendung von Immersionssystemen (Taf. III. Fig. 26) erkennt man aber zwischen den Körnchen wieder gleich feine Fibrillen. Man darf daher wohl annehmen, dass auch in diesem Hirntheil die feinen Körnchen nur die Querschnitte von feinen Fibrillen sind, wenngleich in dem einzelnen Falle das Ueberführen der letzteren in erstere bei der grossen Zartheit beider nicht möglich ist. Dass auch hier keine körnige Auflösung der Fibrillen eintritt, dafür sprechen namentlich die bogenförmigen Umbiegungsstellen (cf. Taf. VI. Fig. 83), durch welche die Centralsubstanz des Hutpilzes in die Centralsubstanz des Gehirns übergeht. Diese Theile, welche ein gleich feines Gefüge und deshalb eine gleich dunkle Farbe als die Stiele selbst besitzen und dadurch sich scharf zwischen der lockerer gefügten Centralsubstanz des Hirns abheben, bestehen deutlich nur aus Fibrillen (Taf. III. Fig. 27hp'), welche hier sämmtlich einen der Umbiegungsrichtung folgenden parallelen Verlauf haben und auf weite Strecken einzeln leicht zu verfolgen sind. Körnchen kommen hier nur sehr selten vor und lassen sich stets als quer geschnittene Fibrillen erkennen. Deutlicher, weil lockerer gefügt, werden die Fibrillen der Centralsubstanz des Hutpilzes auch bei ihrem Eintritt in den Hut, von dessen Nervenkerne sie, wie oben beschrieben, ihren Ursprung nehmen. (Fig. 26.)

1) cf. oben S. 13.

Die regellos durch einander ziehenden Fibrillen des Gehirns werden von verschiedenen Zügen parallel verlaufender Fibrillen durchzogen, welche stets von einem weiten Hohlraum umgeben sind und im Querschnitt darum als scharf hervortretende grössere oder kleinere Inseln von gekörntem Aussehen erscheinen. (Fig. 10, 11.) Den Ursprung und die Bedeutung der einzelnen Fibrillenzüge zu ermitteln, habe ich nicht versucht, da es ausserhalb des Zweckes dieser Arbeit liegt.

### III. Nerven.

Die Nerven gleichen in ihrem Bau im Wesentlichen dem Hirn und Bauchmark und unterscheiden sich (Taf. III. Fig. 25 n) von letzteren nur insofern, als bei ihnen die Fibrillen fast durchweg längs verlaufen. Zwar ziehen auch hier die Fibrillen nicht immer streng parallel, sondern kreuzen und durchflechten sich vielfach, die Abweichung der einzelnen Fibrillen von der Längsrichtung ist aber stets noch geringer als im Bauchmark. Die Nervenquerschnitte haben daher in der Regel ein gekörntes Aussehen. (Fig. 22, 23. Taf. VI. Fig. 81, 82 n.) Doeh fehlen auch in den Nerven nicht einzelne quer ziehende Fibrillen. In der Stärke sind die Fibrillen der Nerven gleich denjenigen des Bauchmarkes. Die Fibrillen des letzteren treten direct in den abgehenden Nerven über (Taf. V. Fig. 78 a, b, d), und zwar erhält dieser seine Fibrillen theils aus der gleichseitigen, theils aus der entgegengesetzten Bauchmarkshälfte. Dasselbe gilt von den Schlundkommissurenwurzeln im oberen und unteren Gehirnganglion. (Fig. 10, 11.)

Die Fibrillen treten in den Nerven nicht durch Aggregirung zu höheren Einheiten, zu Nervenfasern, zusammen, die Nerven bleiben auf der niedrigen Stufe stehen, welche Waldeyer (cf. oben S. 11) als den ersten und unvollkommeneren Typus bezeichnet und bei *Lumbricus* und *Anodonta* beobachtete. Waldeyers Beschreibung dieses Typus passt genau auch für die *Polychaeten* \*).

### IV. Beziehung der Ganglienzellfortsätze zu der Centralsubstanz und den Nerven.

Die Ganglienzellen schicken ihre Fortsätze in die Centralsubstanz. Die Frage, wie die Ganglienzellfortsätze in die feinen Fibrillen der Centralsubstanz übergehen, ist eine schwer zu beantwortende und von mir trotz sehr eingehender diesbezüglicher Untersuchungen nur für wenige möglich gewesen sicher zu entscheiden.

Die zarten Fortsätze der Ganglienzellen des ersten Typus treten meist gruppenweise und durchflochten von Subcuticularfasern quer in die Centralsubstanz ein. Nach kurzem Verlauf lösen sich die Gruppen auf, die Subcuticularfasern verschwinden, und es wird ein Ding der Unmöglichkeit, in dem Gewirr der feinen centralen Fibrillen diese fast gleich zarten Fortsätze

\*) Ueber die Beziehungen des Subcuticularfasergewebes zu den Nerven cf. unten den letzteres behandelnden Abschnitt.

einzelnen zu verfolgen. (Fig. 9, 10 gz<sup>I</sup>. Taf. III. Fig. 25. Taf. IV. Fig. 70 nf. gz<sup>I</sup>.) Bisweilen trifft man aber dicht an der Centralsubstanz isolirt liegende, nicht zu Bündeln vereinte Ganglienzellen des ersten Typus, deren Fortsätze einzeln in die Centralsubstanz ziehen. (Taf. III. Fig. 33, 34 gz<sup>I</sup>.) Hier kann man deutlich erkennen, dass die Fortsätze allmählig dünner werden, bald nach ihrem Eintritt in das Nervensystem die Zartheit der centralen Fibrillen erreichen und schliesslich zwischen diesen unterschiedslos sich verlieren. Aus diesen Beobachtungen darf man wohl schliessen, dass die Fortsätze der Ganglienzellen des ersten Typus direct in die centralen Fibrillen übergehen.

Auch die Fortsätze der zwischen den Ganglienzellen des ersten und zweiten Typus stehenden Uebergangsformen ziehen bündelweise quer in die Centralsubstanz hinein, werden aber meist noch nach Auflösung der Bündel von Subcuticularfasern begleitet, welche um die gröberen eine Art wirklicher Scheide bilden. (Taf. III. Fig. 23, die auf der rechten Seite unter der kolossalen Nervenfaser c bündelweise eintretenden Fortsätze der mittelgrossen unter C liegenden Ganglienzellen. Fig. 22.) Sie heben sich theils durch diese theils durch ihre bedeutendere Stärke leichter gegen die centralen Fibrillen ab. Wie sie mit diesen zusammenhängen habe ich nicht entscheiden können. Eine Zweitheilung habe ich nie beobachtet, obwohl ich die Fortsätze in einer Querschnittebene in Folge ihres anfänglichen queren Verlaufes im Bauchmark oft weit verfolgen konnte, so dass mir eine Theilung nicht leicht entgehen konnte. Nach einiger Zeit verlieren sie ebenfalls die begleitenden Subcuticularfasern und treten dann, namentlich im Querschnitt, nur undeutlich hervor, weshalb auch an Schnittserien diese Frage nicht sicher zu entscheiden war. Ein directer Uebergang durch allmähliges Dünnerwerden ist nicht anzunehmen, da sie zwar anfangs nach ihrem Abgange von der Zelle etwas schmaler werden, in ihrem weiteren Verlauf aber, soweit derselbe sich constatiren liess, nicht merklich an Stärke abnehmen.

Sehr scharf heben sich die Fortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus durch ihre Stärke, ihre dunkle Granulirung und die meist sehr ausgebildete Subcuticularfaserhülle, welche sie weithin begleitet, überall in der Centralsubstanz hervor. Sie lassen sich leicht auf weite Strecken verfolgen. (Fig. 22, 23, die dicken Fortsätze der grössten Ganglienzellen.) Trotzdem habe ich auch bei ihnen die Verbindung mit den centralen Fibrillen nicht ermitteln können. Eine Zweitheilung der Fortsätze habe ich nie mit Sicherheit nachweisen können. Die meisten blieben, so weit ich sie verfolgen konnte, ungetheilt. Bei einigen glaubte ich eine Theilung zu erkennen, stets aber war eine Täuschung durch benachbarte nicht ausgeschlossen. Da sie in ihrem Verlauf nie an Stärke abnehmen, so ist auch der für die Ganglienzellen des ersten Typus angenommene Modus des Uebergangs nicht denkbar. Nach einiger Zeit hört auch bei ihnen die Scheide auf, nichtsdestoweniger lassen sie sich noch eine kurze Strecke verfolgen, plötzlich aber entziehen sie sich jeder Beobachtung. Ich glaube, dass diese Nervenfortsätze der Ganglienzellen des



zweiten Typus sämmtlich in derselben Weise, wie ich es bei den stärksten und längsten unter ihnen, den sogleich zu besprechenden kolossalen Nervenfasern, den Fortsätzen kolossaler Ganglienzellen, habe nachweisen können, nämlich durch pinselförmige Auflösung, in die centralen Fibrillen übergehen.

### Kolossale Nervenfasern.

Ich erwähnte öfter schon, dass unter den Ganglienzellen des zweiten Typus sich Formen von ganz enormer Grösse befinden. Die Fortsätze dieser kolossalen Ganglienzellen, wie ich sie fernerhin bezeichnen werde, zeichnen sich vor den Fortsätzen der übrigen Ganglienzellen des zweiten Typus nicht nur durch bedeutendere Stärke, sondern namentlich durch eine ganz unglaubliche Länge aus. Sie durchziehen meist den Bauchstrang in seiner ganzen Länge und sind identisch den in der Literatur als „riesige dunkelrandige Nervenfasern“, „Leydig'sche Fasern“, „Achsenkanäle“, „Neuralkanäle“ „fibres tubulaires gigantesques“ etc. bezeichneten und sehr verschieden gedeuteten Gebilden\*). Ehe ich auf ihre Beschreibung näher eingehe, will ich die einschlägige Literatur kurz besprechen.

Leydig<sup>1)</sup> untersuchte dieselben zuerst genauer und zwar bei den *Lumbricinen*, speciell bei *Lumbricus agricola*, wo er sie stets in der Dreizahl an der Rückseite des Bauchmarkes in der Medianlinie fand. Er nennt sie riesige dunkelrandige Nervenfasern und charakterisirt sie als Röhren, deren Inhalt sich in eine fibrilläre Achse und in eine Mark- oder Fettscheide, sondert, so dass sie in ihrem Aussehen den dunkelrandigen Nervenfasern der Wirbelthiere gleichen. „Nur in einem Punkte weichen diese riesigen Primitivfasern von jenen der Wirbelthiere ab, sie sind ohne die Schwannsche Scheide; die Fettlage ist ihre einzige Begrenzung nach aussen.“ An der Markscheide sah er bei *Lumbricus* stets eine concentrische Streifung. Der sogenannte Achsencylinder ist wie bei den Wirbelthieren so auch bei diesen dunkelrandigen Nervenfasern der *Lumbricinen* nach Leydig „seiner Entstehung nach eine Parthie fibrillärer Punktsubstanz, die von einer mehr oder weniger fetthaltigen Scheide umhüllt sich abgrenzt und dadurch zu einer neuen Einheit nervöser Elemente, den sogenannten Primitivfasern, erhoben wird. Diese ursprüngliche Zusammensetzung ist bei *Lumbricus* im weiteren Verlauf nicht mehr sichtbar, vielmehr scheint die Achse der riesigen Primitivfasern völlig homogen.“ Nur an dem durch Reagentien blossgelegten Achsencylinder glaubte Leydig bisweilen ein feinstreifiges Aussehen als Spur der Zusammensetzung aus fibrillärer Substanz wahrzunehmen. Den Ursprung der dunkelrandigen Nervenfasern verlegt Leydig in das Gehirn, da er sie bei *Lumbricus* stets in den Schlundcommissuren in die Höhe steigen sah. Ohne Aeste abzugeben durchziehen sie nach ihm das Bauchmark in seiner ganzen Länge.

\*) Ich verweise auf Spengel, der in seiner Arbeit „*Oligognathus Bonelliae*“ eine sorgfältige Zusammenstellung der verschiedenen Bezeichnungen und Deutungen, welche die fraglichen Gebilde von den einzelnen Autoren erhalten haben, giebt.

1) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. 1864. S. 154 ff.

Claparède, der zuerst auf sie aufmerksam machte, bezeichnet sie in seinen ersten Arbeiten <sup>1) 2) 3)</sup> stets einfach als Achsenkanäle, welche aus einer Rindensubstanz und einem centralen Bündel von Fibrillen (fibres) bestehen. Eingehender bespricht er sie beim Regenwurm <sup>4)</sup>. Hier nennt er sie „riesige Röhrenfasern“, deren nervöse Natur ihm noch sehr fraglich erscheint. Auch er unterscheidet gleich Leydig bei *Lumbricus* in ihnen eine Rinden- und Achsensubstanz. Letztere erschien ihm aber stets als vollkommen homogene Flüssigkeit und ohne eine Spur eines feinstreifigen Aussehens. An der Markscheide beschreibt er in Uebereinstimmung mit Leydig besonders auf Querschnitten sehr deutliche, wellenartige Schichtungstreifen. Er beobachtete die Röhrenfasern nur im Bauchmark und konnte sie nie bis in die Schlundcommissuren verfolgen. „Sie laufen von dem einem Ende des Bauchstranges bis zum anderen, ohne sich zu verästeln, und gehen mithin weder mit dem Nervenmark <sup>5)</sup> noch mit den Nerven selbst irgend welche organische Verbindung ein.“ — „Die Röhrenfasern, die im vorderen Leibestheile verhältnissmässig dünn sind, nehmen nach hinten am Durchmesser bedeutend zu, so dass die mittlere Faser im letzten Körperdrittel eine Breite von circa 40 mm erreicht. Diese Dickenzunahme betrifft hauptsächlich die Markscheide.“

In grosser Mannigfaltigkeit der Zahl und der Ausbildung traf Claparède diese Gebilde bei den *Polychaeten* <sup>6)</sup>. Er schildert sie hier als cordons d'une substance homogène dépourvus d'enveloppe und nennt sie „fibres tubulaires.“

Auch nach Schultze <sup>6)</sup> zerfallen die riesigen dunkelrandigen Nervenfasern von *Lumbricus*, wie er sie nach dem Vorgange Leydig's nennt, in eine durch Osmium sich schwarz färbende, breite Myelinscheide und ein centrales Fibrillenbündel, welches auf Zupfpräparaten leicht herausfällt. Ebenso giebt Langerhans <sup>7)</sup> für die *Polychaeten* (*Prionospis Steenstrupi*) an, dass die „Leydig'schen Fasern“ sich durch Osmiumsäure schwarz färben. Er hält sie aus diesem Grunde für markhaltige Nerven.

\*) d. i. die Centralsubstanz des Bauchmarkes.

1) Claparède, Etudes anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève 1862.

2) Claparède, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève 1862.

3) Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere etc. 1863.

4) Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869.

5) Claparède, Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève 1868.

Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. ibid. 1870.

Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. ibid. 1873.

6) Schultze, Die fibrilläre Structur der Nervenlemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. 1879.

7) Langerhans, Die Wurmfaua von Madeira. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1880.

Vignal<sup>1)</sup> unterzog bei *Lumbricus* die fraglichen Gebilde, welche er tubes nerveux géants oder fibres nerveuses géantes nennt, ebenfalls einer eingehenden Untersuchung. Er sah den Rand stark lichtbrechend ähnlich den markhaltigen Nervenfasern der Wirbelthiere und erzielte in Uebereinstimmung mit Schultze und Langerhans durch Behandlung mit Osmiumsäure eine Schwarzfärbung desselben, glaubt aber dennoch, dass man es mit einer von dem Mark der Wirbelthierfaser etwas verschiedenen Substanz zu thun habe, da sie sich den einzelnen Reagentien und Untersuchungsmethoden gegenüber abweichend verhalte. An dem Achsencylinder vermochte er keine fibrilläre Struktur zu entdecken. Die tubes nerveux géants beginnen auch nach ihm am vorderen Theile des Bauchmarkes als verschwommene Punkte und erweitern sich nach hinten rapid. Am Hinterende verhalten sie sich wie vorn: „leur terminaison s'effectue, pour tous les trois comme leur naissance, par une pointe fine.“ Anastomosen zwischen den drei tubes géants beobachtete er nicht, wohl aber sah er sie oft mit den übrigen die Centralsubstanz des Bauchstranges bildenden Nervenfasern in Verbindung treten, mit welchen sie seiner Ansicht nach in der Struktur des Achsencylinder sehr übereinstimmen (cf. oben S. 19). Ueber ihre Bedeutung sagt er folgendes: „je pense que ces tubes sont destinés à assurer la solidarité des différentes parties de la chaîne et surtout de ces deux moitiés; car je crois, qu'elle ne le serait qu'insuffisamment par le peu de contact qu'ont les tubes nerveux de chaque moitié entre eux.“

Den bisher angeführten Autoren, welche diesen Theilen des Bauchstranges mehr oder weniger bestimmt eine nervöse Natur zuschreiben, stehen Kowalevsky, Semper, Vejdovský, Nusbaum, Bülow in ihren Auffassungen schroff gegenüber. Kowalevsky<sup>2)</sup> stellte zuerst die Behauptung auf, dass die Leydig'schen Riesenfasern funktionell und genetisch der chorda dorsalis der Wirbelthiere zu vergleichen wären. Auch Semper<sup>3)</sup> vertrat eine Zeitlang diese Ansicht. In einer späteren Arbeit<sup>4)</sup> drückte er sich unbestimmter über ihr Wesen aus, indem er erklärte, dass die Leydig'schen Fasern, wenn man sie vielleicht auch nicht mit der chorda vergleichen dürfte, jedenfalls keine echten Nervenfasern wären. Vejdovský hielt diese Organe bei den *Oligochaeten*<sup>5)</sup> anfangs für „von einer feinen Membran umgebene Röhren, die aus einer knorpelartigen Substanz zu bestehen scheinen“. In seiner letzten grossen Arbeit<sup>6)</sup> beschreibt er dieselben als doppelt contourirte, mit einer hyalinen homogenen Flüssigkeit gefüllte Röhren, durch deren Lichtung ein-

1) Vignal, Centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de Zool. expériment. 1883.

2) Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. 1871.

3) Semper, Die Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arb. zool. zoot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1874.

4) Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation. Arb. zool. zoot. Inst. Würzburg. Bd. III. 1876.

5) Vejdovský, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der *Anneliden*. I. Monographie der *Enchytraeiden*. Prag. 1879.

6) Vejdovský, System und Morphologie der *Oligochaeten*. Prag. 1884.

zelle feine bindegewebige Fasern hinziehen. Er hält sie für „einen eigenthümlichen Accomodationsapparat, welcher zur Erhaltung des Bauchstranges in einer starrerem Lage während der Krümmungen und Zusammenziehungen des Körpers dient,“ und für analog der Vertebratenchorda. Er bezeichnet sie als Neurochordröhren oder kurz als Neurochord. Eine Fortsetzung derselben in die Schlundkommissuren sah er nie. Auch Nusbaum<sup>1)</sup> betrachtet auf Grund der Entwicklungsgeschichte diese Gebilde wie bei *Arthropoden* so auch bei *Anneliden* als Homologon der chorda dorsalis der Wirbelthiere. Nach Bülow<sup>2)</sup> dienen die Leydigschen Fasern bei den *Oligochaeten* dem Körper als elastische Stütze und sind keinesfalls nervöser Natur, aber auch nicht mit der Chorda dorsalis der Wirbelthiere zu homologisiren, da beide Organe verschiedenen Keimblättern ihre Entstehung verdanken. Ehlers<sup>3)</sup> spricht sich über die Bedeutung der „Achsenkanäle“, welche er gleich Claparède in grosser Menge bei den *Polychaeten* fand, nicht näher aus. Mc. Intosh<sup>4)</sup> nennt sie einfach Neuralkanäle, in deren Innerem man öfter eine durchscheinende, schleimige Substanz beobachten könne, und giebt eine Liste der Familien, bei welchen sie vorkommen. Auch Pruvot<sup>5)</sup> berührt in seiner grossen Arbeit diese Organe nur kurz und beschreibt sie bei *Nephtys Hombergi* als von einer eigenen Wandung umgebene Kanäle, deren Lumen von einer homogenen Substanz erfüllt ist, welche im Querschnitt in Folge der Reagentien sternförmig erscheint. Ihre Natur lässt er ebenso wie Ehlers und Mc. Intosh unbestimmt.

Spengel<sup>6)</sup> allein war es, der die wahre Natur dieser Röhren erkannte und sie als die Fortsätze von kolossalen Ganglienzellen nachwies. Er unterscheidet bei *Halla* im Wesentlichen dieselben zwei Typen unter den Ganglienzellen wie ich und sagt über diese Verhältnisse Folgendes: „Die weitaus meisten Ganglienzellen sind von unbedeutenden Dimensionen, mit einem verhältnissmässig grossen, grob gekörnt erscheinenden Kerne versehen und so dicht an einander gelagert, dass die Form der Zellen, durch den gegenseitigen Druck bedingt, polygonal ist und es nur schwer gelingt, einen Fort-

1) Nusbaum, Vorläufige Mittheilung über die Chorda der *Arthropoden*. Zool. Anz. 1883.

— Bau, Entwicklung und morphologische Bedeutung der Leydigschen Chorda der *Lepidopteren*. *ibid.* 1884.

— l'embryologie d'*Oniscus murarius*. *ibid.* 1886.

2) Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus* nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1883. Bd. 39.

3) Ehlers, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—68.

4) Mc. Intosh, Beiträge zur Anatomie von *Magelona*. Zeitschr. für wiss. Zool. 1878. Bd. 31.

5) Pruvot, Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des annélides polychètes. Arch. de zool. expér., 1885.

6) Spengel, *Oligognathus Bonelliae*, eine schmarotzende *Ewnicee*. Mittheil. aus der zool. Stat. zu Neapel. III. Bd. 1882.

satz deutlich zu erkennen, so dass ich über die Zahl derselben nach meinen ausschliesslich an conservirten Objecten angestellten Beobachtungen nichts aussagen kann. Neben diesen kleinen Zellen aber findet man in jedem der vorderen Ganglien eine sehr beschränkte Zahl von Zellen, die durch ihre wahrhaft ungeheuren Dimensionen von ca. 0,1 mm im Durchmesser sofort in die Augen fallen. Ihr Kern ist zwar relativ kleiner als derjenige der kleinen Zellen, aber absolut sehr gross, nämlich ca. 0,025 mm im Durchmesser; er besitzt eine dicke, deutlich doppelt contourirte Membran, welche einen hellen Inhalt umschliesst, in dem ein sich mit Farbstoffen stark imbibirendes grosses Kernkörperchen liegt. Das Plasma der Zelle ist sehr feinkörnig und entsendet einen einzigen mächtigen Fortsatz, der immer gegen die dorsale Fläche des Bauchmarkes gerichtet ist und hier sofort in die Fasermasse eindringt, um dort einen gleich näher zu schildernden Verlauf zu nehmen. Diese riesigen Ganglienzellen unterscheiden sich aber noch in einer anderen bedeutsamen Hinsicht von ihren kleineren Genossen. Während nämlich diese nur in ihrer Gesamtheit von Bindegewebe umgeben sind, ist jede der grossen Zellen mit einer eigenen dicken Hülle versehen, die aus concentrischen Faserschichten mit zahlreichen spindelförmigen Kernen besteht. Diese bindegewebige Scheide nun geht auch auf den Fortsatz über und ermöglicht es, dass man diesen weit verfolgen kann. Nachdem derselbe in die Faserschicht des Bauchmarkes gelangt ist, biegt er in den meisten Fällen zunächst nach einer Seite hin ab, krümmt sich oftmals nach verschiedenen Richtungen und nimmt endlich einen longitudinalen Verlauf, indem er sich gleichzeitig mehr und mehr der dorsalen Fläche des Bauchmarkes nähert, bis er schliesslich aus den Fasersträngen heraustritt und damit in die lockere, bindegewebige, innere Schicht des Neurilemms geräth, um in dieser, wie es scheint, seinen Verlauf bis nahe an das Hinterende des Körpers fortzusetzen. Dies gilt zunächst indessen nur von der erwähnten Hülle des Fortsatzes, denn dieser selbst war in allen meinen Präparaten immer nur im vorderen Theile seines Verlaufes deutlich zu erkennen, während weiter nach hinten die röhrenförmigen Hüllen nur ein meist unregelmässig contourirtes Gerinnsel zu umschliessen scheinen. Die Röhren aber erkennt man auf jedem Schnitt.“ — „Die röhrenförmigen Hüllen der Fortsätze aber sind schon längst bekannt; sie sind nichts anderes als die „fibres tubulaires gigantesques“ von Claparède.“ Der von ihm zur Erläuterung dieser Verhältnisse abgebildete Schnitt scheint mir, wie auch Vejdovský<sup>1)</sup> hervorhebt, insofern ungünstig gewählt, als er die Fortsetzung der grossen Ganglienzelle ausser jeden Zusammenhanges mit dem Neuralkanal, wie Spengel diese Gebilde stets bezeichnet, zeigt, so dass aus der bildlichen Darstellung nicht ersichtlich ist, dass der Neuralkanal mit einer Ganglienzelle communicirt. Die gezeichnete Ganglienzelle könnte auch ebenso gut eine gewöhnliche Ganglienzelle des zweiten Typus, wie sie bei den *Aphroditeen* so zahlreich vorkommen, darstellen, deren Fort-

1) System und Morphologie der *Oligochaeten*.

sätze nur durch etwas geringere Stärke von den Fortsätzen der kolossalen Ganglienzellen sich unterscheiden, sich aber nach kurzem Verlauf in die Fibrillen der Centralsubstanz auflösen. Auch von *Arabella* beschreibt Spengel in den vorderen Segmenten ähnlich grosse Ganglienzellen wie bei *Halla* mit einer bindegewebigen Hülle, „die auf den einen mächtigen Fortsatz übergeht und schliesslich als ein Neuralkanal im Neurilemm erscheint“. Nicht so einfach und deutlich fand er das Verhältniss zwischen Ganglienzelle und Neuralkanal bei *Lumbriconereis*. Hier „ist vom fünften bis sechsten Segment an ein einziger medianer Neuralkanal von sehr bedeutendem Durchmesser an der dorsalen Seite des Bauchmarkes vorhanden; derselbe hat aber nur eine ganz dünne Wandung, in der nur hier und da ein Kern zu sehen ist. Verfolgt man ihn auf Längsschnitten von hinten her, so erkennt man, dass er vorn eine Reihe von dünneren Aesten abgibt und dabei selbst allmählich schwächtiger wird. Die Aeste dringen alle in die Faserstränge\*) und sind bis auf die ventralen Ganglienzellen hin zu verfolgen, bis sie endlich verschwinden, wahrscheinlich weil sie sich plötzlich seitwärts wenden. Es ist mir nicht möglich gewesen einen Zusammenhang mit Zellen nachzuweisen, doch sah ich deutlich das Lumen der Röhren an den vorderen Theilen von einem blassen, zart längs streifigen Strange erfüllt. Die Schwierigkeit der Beobachtung ist hier theils durch die Dünneheit der Wandung, theils vermuthlich durch die Beschaffenheit der Ganglienzellen bedingt; denn es fehlen hier die Zellen von solch ungeheuren Dimensionen wie bei *Halla* und *Arabella*; dafür ist aber in den vorderen Ganglien eine sehr grosse Anzahl mittelgrosser Zellen vorhanden, welche die kleinen nur um das 3 bis 4fache des Durchmessers übertreffen, trotzdem aber ohne Zweifel den riesigen Zellen entsprechen, da jede einzelne von einer besonderen kernhaltigen Hülle umgeben ist. Derartige Zellen liegen bei *Lumbriconereis* auch am hinteren Rande des Gehirns und am unteren hinteren Rande der Ganglien der Nackenwülste, und mit diesen dürften röhrenförmige Hohlräume zusammenhängen, welche die Fasermassen des Gehirns durchziehen.“ Diese Schilderung passt genau auf die von mir beschriebenen Ganglienzellen des zweiten Typus und deren dicke Fortsätze, welche bei den *Aphroditeen* allenthalben in der Centralsubstanz scharf hervortreten. Die Lage dieser Ganglienzellen scheint also bei den verschiedensten *Polychaetengattungen* wie bei den *Aphroditeen* namentlich auf das Vorderende des Nervensystems, das untere Schlundganglion und das Gehirn, beschränkt zu sein. Bei den *Oligochaeten Lumbricus* und *Lumbriculus* konnte Spengel keinen Zusammenhang zwischen Neuralkanal und Ganglienzelle nachweisen, ebenso wenig bei *Spirographis Spallanzani*, bei welcher die Neuralkanäle in ganz besonderer Mächtigkeit auftreten. Doch fand er bei letzterer stets „die Kanäle von einer äusserst blassen Masse erfüllt, die deutlich eine sehr zarte Längsstreifung erkennen liess“. Spengel hält es

\*) d. i. die Centralsubstanz.

daher für noch unentschieden, „ob die von einem blassen, weichen Inhalte erfüllten Röhren, welche das Bauchmark so vieler *Anneliden* durchziehen und sich zum Theil bis in die Schlundcommissuren und das Gehirn erstrecken, sämmtlich von gleichem Werthe oder vielmehr Bildungen verschiedener Art sind.“

Bei den *Aphroditeen* lassen sich, wie schon bemerkt, die Neuralkanäle sämmtlich als Fortsätze von kolossalen Ganglienzellen nachweisen, welche in ihrem Bau vollständig den Ganglienzellen des zweiten Typus gleichen und im Hirn und Bauchmark vereinzelt an ganz bestimmten Stellen vorkommen. Die diesbezüglichen Verhältnisse liegen nach meinen Untersuchungen folgendermassen:

Ein sehr günstiges Objekt ist die Gattung *Sthenelais* für das Studium der kolossalen Nervenfasern, da sie hier besonders zahlreich und ausgebildet sich finden. Bei *Sthenelais* giebt es von ihnen drei Arten, nämlich erstens von vorn nach hinten das ganze Nervensystem durchsetzende, zweitens von hinten nach vorn ziehende und drittens in jedem Segment jederseits aus dem Nervensystem heraustretende und zur Peripherie verlaufende.

Verfolgt man das Nervensystem von *Sthenelais* auf Querschnitten von vorn nach hinten, so trifft man zunächst in einiger Entfernung hinter dem hinteren Rande des Gehirns jederseits eine vollständig isolirt liegende kolossale Ganglienzelle A (Fig. 85 a—e), welche ihren mächtigen Fortsatz nach vorn sendet (a, a<sup>2</sup>, a<sup>3</sup>—a<sup>8</sup>). Derselbe verläuft zuerst eine Strecke in dem das Hirn umgebenden Subcutilarfasergewebe (a), tritt dann genähert dem inneren Rande der äusseren Schlundkommissurenwurzel ins Hirn (a<sup>2</sup>), verläuft hier lateral eine Strecke vorwärts (a<sup>3</sup>) und tritt schliesslich im Bogen nach innen in die innere Schlundkommissurenwurzel über (a<sup>4</sup>), um am inneren Rande der Schlundkommissuren nach dem Bauchmark zu ziehen (a<sup>5</sup>, a<sup>6</sup>, a<sup>7</sup>, a<sup>8</sup>). Hier vereinigen sich beide Nervenfortsätze nach kurzem Verlauf zu einem einzigen (Fig. 86 a—f. a), welcher ventral auf der einen Seite des Bauchstranges bis ans Hinterende des Körpers geht. (Fig. 87 a.) Auffallenderweise hält er aber in seinem Verlaufe nicht eine bestimmte Seite inne, sondern springt in gewissen Abständen, indem er die mediane fasrige Scheidewand des Bauchstranges durchbricht, bald auf die linke, bald auf die rechte Bauchmarkshälfte über\*).

Dieser kolossale Nervenfortsatz wird von einer fasrigen Scheide, der Fortsetzung der Subcuticularfaserhülle der zugehörigen kolossalen Ganglienzelle A, umhüllt, welche ihm anfangs genau wie bei den Fortsätzen der Ganglienzellen des zweiten Typus dicht anliegt (Taf. III. Fig. 28 a), im ferneren Verlaufe sich aber von ihm abhebt und dann einen Hohlraum umschliesst (Taf. VI. Fig. 81, 82 a), welcher nach hinten stetig grösser wird (Taf. IV, Fig. 71 a) und in den mittleren Körpertheilen einen enormen Durchmesser erlangt. (Fig. 72 a.) In dieser Gegend erscheint der Nervenfortsatz, welcher in seiner weiten Scheide ganz verschwindet, wesentlich modificirt. (Fig. 71, 72.) Während er am Anfange, im Hirn (Fig. 28 a), gleich

\*) Dies ist in Fig. 87 nicht gezeichnet, um die Deutlichkeit nicht zu stören.

den Fortsätzen der Ganglienzellen des zweiten Typus, scharf begrenzt und glattrandig erscheint, zweigen sich hier von ihm allenthalben verschieden starke seitliche Fortsätze ab, welche sich in Fäserchen von der Zartheit der centralen Fibrillen auflösen. Diese durchziehen nach allen Richtungen den weiten Hohlraum um den Nervenfortsatz und dringen schliesslich in die Scheide ein. (Taf. IV. Fig. 71, 72, 73.) Nach dem Hinterende des Körpers zu verlieren sich allmählig diese seitlichen Fortsätze wieder vollständig, der den Nervenfortsatz umschliessende Hohlraum wird immer schwächer, so dass schliesslich am Schwanztheile des Thieres die kolossale Nervenfasern genau in derselben Form erscheint wie vorn. (Taf. IV. Fig. 76 a, b.)

Den eben geschilderten Bau zeigen auch alle übrigen kolossalen Nervenfasern (Fig. 70, 71, 72, b, c, d, e, f, g), nur beschränkt sich oft, so besonders bei den von hinten nach vorn ziehenden g, der fibrilläre Zerfall nicht nur auf die seitlichen Fortsätze, sondern dringt nach innen weiter vor, so dass nicht selten der ganze kolossale Nervenfortsatz in feine Fibrillen gespalten ist, welche dann aber meist nicht mehr in der Längsrichtung des Nervenfortsatzes verlaufen, sondern im lockeren Gefüge wirt durch einander ziehen, um am Rande des Nervenfortsatzes wieder einzeln oder gruppenweise dicht vereinigt ab- und durch den Hohlraum in die Scheide überzutreten. (Fig. 74. 84.) Dadurch gewinnt der Nervenfortsatz der kolossalen Ganglienzellenfaser grosse Aehnlichkeit mit der Centralsubstanz und Leydig hat daher von seinem Standpunkte aus vollständig recht, wenn er die kolossalen Nervenfasern als eine Parthie fibrillärer Punktsubstanz schildert, welche durch die einhüllende (Fett-) Scheide zu der höheren Einheit der Primitivfaser erhoben wird. (cf. oben S. 37.)

Von einer fettartigen, in Osmiumsäure sich schwarz färbenden Scheide\*), ähnlich wie sie sich bei markhaltigen Nervenfasern der Wirbelthiere als Markscheide findet, ist bei den *Aphroditeen* in den kolossalen Nervenfasern keine Spur zu entdecken. Die kolossalen Nervenfasern bestehen nur aus dem Nervenfortsatz, welchen man auch hier am besten als Achsencylinder bezeichnet, und der Subcuticularfaserhülle, welche in der mittleren Körpergegend einen weiten, von Fortsätzen des centralen Achsencylinders durchzogenen Hohlraum umschliesst, mit der Grösse des Letzteren selbst an Stärke zunimmt und dann meist einen geschichteten Bau erhält, wie ihn Leydig und Claparède von der vermeintlichen Fettscheide angeben. Die Bezeichnung „riesenhafte Nervenfasern“ welche ihnen von den meisten Autoren\*\*) gegeben wird, verdanken sie insbesondere der dicken Subcuticularfaserhülle und dem zwischen dieser und dem Achsencylinder zur Ausbildung kommenden Hohlraum. Der eigentlich nervöse Theil der kolossalen Nervenfasern, der Achsencylinder, übertrifft an Stärke nicht viel die Fortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus, welche sich nach kurzem Verlauf in der Centralsubstanz auflösen.

\*) Vergl. oben die Angaben von Leydig, Schultze, Langerhans, Vignal.

\*\*\*) Vergl. oben Leydig, Claparède, Schultze, Vignal.



Um von diesen die kolossalen Nervenfasern gemeinsam betreffenden histologischen Details auf den speciellen Verlauf der von vorn nach hinten ziehenden zurückzukommen, so gesellen sich der oben beschriebenen kolossalen Nervenfasern a, welche im Gehirn ihren Ursprung nimmt und alle übrigen sowohl in der Stärke des Achseneylinders als der Subcuticularfaserhülle und namentlich des von dieser umschlossenen Hohlraumes überwiegt, im unteren Schlundganglion jederseits noch je fünf andere von genau demselben Bau bei. (Fig. 86 a—f.) Bald nach Vereinigung der Schlundkommissuren finden sich hier ventral in einiger Entfernung hinter einander je zwei kolossale Ganglienzellen (B u. E), deren Fortsätze (b u. e) in ihrem Verlauf sich genau gleichen. Sie treten jeder ventral in die Centralsubstanz, durchziehen diese eine Strecke schief nach oben und aussen und biegen dann in ziemlich querer Richtung auf die andere Seite hinüber, um hier der das Bauchmark in zwei Stränge theilenden mittleren Scheidewand dicht angelagert nach hinten zu ziehen. Zwischen der ersten (B) und der zweiten (E) dieser ventralen Ganglienzellen finden sich in dichter Aufeinanderfolge je zwei laterale kolossale Ganglienzellen (C u. D), welche wieder in genauer Uebereinstimmung unter einander ihre Nervenfortsätze (c u. e) quer durch das Bauchmark nach der entgegengesetzten Seite schicken, auf welcher sie ziemlich in der Mitte zum Körperende verlaufen. Dicht hinter diesen vier Ganglienzellen tritt schliesslich jederseits noch eine fünfte (F) auf, deren Fortsatz (f) nicht auf die entgegengesetzte Seite geht, sondern sofort nach seinem Eintritt ins Bauchmark in die Längsrichtung umbiegt und bis nach hinten zu verfolgen ist. (Fig. 87.)

Am Kommissuralganglion traf ich stets eine kolossale Ganglienzelle (Fig. 85 c, Y, Fig. 87 Y), deren Fortsatz y gegenüber der kolossalen Nervenfasern a, also an der äusseren Seite der Schlundkommissuren, ventral zog, aber nur auf kurze Strecke deutlich sichtbar blieb (Fig. 85 d, e. y), und im unteren Schlundganglion nicht mehr mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte. Am Ende des unteren Schlundganglions wurde auf allen Schnittserien jederseits im Bauchmark dorsal eine bis zum Schwanzende zu verfolgende kolossale Nervenfasern sichtbar, welche ich nie mit einer Ganglienzelle in Zusammenhang beobachten konnte. Ihre der kolossalen Nervenfasern a entgegengesetzte Lage im Bauchmark macht es wahrscheinlich, dass sie identisch dem Fortsatz y der Ganglienzelle Y ist, welcher in den Schlundkommissuren ebenfalls a genau gegenüber liegt, aber mir im unteren Schlundganglion, wie gesagt, unter den hier in grosser Menge die Centralsubstanz durchsetzenden Fortsätzen der kolossalen Ganglienzellen und der Ganglienzellen des zweiten Typus stets entschwand\*).

Die eben geschilderten Verhältnisse der Entstehung der kolossalen Nervenfasern a, b, c, d, e, f aus den Ganglienzellen A, B, C, D, E, F zeigten mir übereinstimmend vier Querschnittserien und eine Längsschnittserie.

Aber nicht nur von vorn nach hinten, sondern auch in entgegengesetzter Richtung verlaufende kolossale Nervenfasern durchsetzen den ganzen Bauchstrang.

\*) Diese kolossale Nervenfasern ist in Fig. 86 und 87 nicht gezeichnet.

Am Anfange jedes Körpersegmentes, ausgenommen nur etwa die vordersten sechzehn, findet sich vor dem ersten abgehenden Nerven lateral, jedoch stets nur auf der einen Seite des Segmentes, in dem einen links, in dem anderen rechts, aber ohne bestimmte Reihenfolge, eine kolossale Ganglienzelle G (Taf. V. Fig. 79 d), deren mächtiger Fortsatz g auf die entgegengesetzte Seite tritt, von dieser aber nach kurzem Verlauf nach vorn im vorangehenden Körpersegment auf die erstere Seite, dieser allmählich sich nähernd, zurückkehrt, um hier etwa in der Gegend des ersten der drei abgehenden Nerven, also etwa die Länge eines Segmentes von seiner zugehörigen Ganglienzelle entfernt, die Centralsubstanz dorsal zu verlassen und der Rückseite des Bauchmarkes aufgelagert nach vorn zu ziehen (Fig. 87 die roth gezeichneten Zellen und Fasern, Fig. 79 d, e, cf. die Figurenerklärung, Taf. IV. Fig. 71, 72 g). Die erste dieser einseitigen Ganglienzellen findet sich im drittletzten Körpersegment. In den nach vorn folgenden ungefähr vierzehn Segmenten steigt die Zahl der dorsal gelegenen kolossalen Nervenfasern durch die in den einzelnen Segmenten sich zugesellenden Ganglienzellfortsätze stetig, bis jederseits etwa sechs bis sieben Nervenfasern verlaufen. (Fig. 87 cf. die Figurenerklärung.) Diese Zahl vergrössert sich nicht mehr, obwohl in jedem Segment eine kolossale Ganglienzelle ihren Fortsatz beimischt.

Auch Spengel<sup>1)</sup> fand die Zahl der dorsalen von vorn nach hinten bei *Halla* verlaufenden kolossalen Nervenfasern ziemlich konstant, meist sieben, obwohl er in den ersten Körpersegmenten zusammen etwa zwanzig kolossale Ganglienzellen im Bauchmark sah, und nimmt zur Erklärung dieser Verhältnisse eine Verschmelzung mehrerer an. Ich habe bei *Sthenelais* an den dorsal von hinten nach vorn ziehenden kolossalen Nervenfasern nie ein Zusammentreten benachbarter gesehen, auch steht dieser Annahme die Thatsache entgegen, dass der Durchmesser der einzelnen Achsenylinder im ganzen Körper ziemlich gleich bleibt und nicht von hinten nach vorn an Stärke zunimmt, was im Falle einer Vereinigung mehrerer doch angenommen werden müsste. Dagegen bemerkte ich wiederholt, dass an der Stelle, wo eine dieser kolossalen einseitigen Ganglienzellen ihren Fortsatz in die Centralsubstanz sandte, eine kolossale Nervenfasern ihre dorsale Lage verliess und in die Centralsubstanz eintrat, wo sie nach einiger Zeit verschwand (Fig. 72). Es wäre demnach anzunehmen, dass die dorsalen Nervenfasern g nur eine gewisse Strecke nach vorn verlaufen und dann in der Centralsubstanz sich auflösen (cf. S. 47 über die Endigungsweise der kolossalen Nervenfasern). Doch bemerke ich ausdrücklich, dass nicht immer beim Auftreten einer neuen Ganglienzelle ein Uebergang einer kolossalen Nervenfasern in die Centralsubstanz zu beobachten war.

Für die Richtigkeit meiner Auffassung spricht auch das Verhalten der Nervenfasern g im Vorderende des Körpers. In den ersten sechzehn Segmenten, wo die kolossalen, einseitigen Ganglienzellen, wie erwähnt, gänzlich fehlen, rücken die Nervenfasern g nämlich sämmtlich in die Centralsubstanz ein und verschwinden hier

1) l. c.

allmählich, indem ihre Zahl nach vorn zu von Segment zu Segment immer geringer wird. (Fig. 71, 70.)

Hier in den vordersten Segmenten lagern die Nervenfasern g bündelweise beiderseits der medianen Scheidewand des Bauchstranges innen an, also an derselben Stelle, wo die Nervenfasern b und e oben beschrieben wurden. (Fig. 71, 70.) Dieser Umstand hat es mir, da beide Nervenfasernarten genau gleichen, unmöglich gemacht, zu constatiren, wie weit die Nervenfasern b und e nach hinten ziehen. Ich habe sie mit Sicherheit nur in den fünf bis sechs auf das untere Schlundganglion folgenden Segmenten nachweisen können, da hier die Nervenfasern g ganz fehlen oder doch nur sehr spärlich sich finden. Jedenfalls reichen b und e nicht bis zum Körperende, da sie in den mittleren Körperteilen, wo die Nervenfasern g ausserhalb der Centralsubstanz liegen, bestimmt nicht mehr vorhanden sind.

Ausser den eben beschriebenen einseitigen Ganglienzellen findet sich in der Mitte jedes Segmentes auf beiden Seiten (Fig. 87 die grün gezeichneten Zellen und Fasern) je eine ventral gelegene kolossale Ganglienzelle H (Fig. 78 c), deren Fortsatz h zunächst eine Strecke ausserhalb der Centralsubstanz medianwärts zieht und dann gemeinsam mit bündelweise verlaufenden Fortsätzen von Ganglienzellen des ersten Typus in die Centralsubstanz eindringt. In dieser tritt er in fast quерem Verlauf nach der anderen Seite über, um hier lateral das Nervensystem zu verlassen und eingeschlossen in die Subcuticularfaserhülle, welche den Fortsätzen aller Ganglienzellen des zweiten Typus zukommt, nach der Oberfläche des Körpers zu gehen. Wo diese Nervenfasern h endigen, ist mir unbekannt geblieben. Sicher habe ich sie bis in die Gegend der Parapodien nachweisen können. (cf. unten S. 52.)

Niemals gelangt bei diesen peripher ziehenden Nervenfortsätzen innerhalb der Subcuticularfaserhülle ein so weiter Hohlraum zur Ausbildung, wie er die das Bauchmark der Länge nach durchsetzenden Nervenfasern a, c, d, f, g charakterisirt. Nichtsdestoweniger will ich auch diese peripheren Nervenfasern mit Rücksicht auf die Länge und Stärke des Achsencylinders fernerhin als kolossale Nervenfasern bezeichnen.

Die Endigungsweise der kolossalen Nervenfasern habe ich bei den von vorn nach hinten gehenden a, c und d, von welchen c und d etwa im sechsletzten Segmente, aber nicht gleichzeitig, a einige Segmente vorher aufhören, auf Querschnittserien deutlich beobachten können. (Taf. IV. Fig. 75 a—d.) Die Scheide, welche wie bemerkt, am Hinterende keinen Hohlraum mehr umschliesst, sondern dem Achsencylinder wie am Anfange dicht anliegt, wird nach hinten zu stetig dünner, der Achsencylinder dagegen erhält im Querschnitt immer deutlicher eine feine Körnelung und wird der umgebenden Centralsubstanz immer ähnlicher. Schliesslich geht die Scheide ganz verloren. An Stelle des Achsencylinders erkennt man auf dem Querschnitt nur noch eine Menge locker gefügter feiner Körnchen, welche von der Centralsubstanz kaum mehr zu scheiden sind. Der Achsencylinder hat sich also in feine Fibrillen, wie sie die Centralsubstanz bilden, aufgelöst.

Am Ende der kolossalen Nervenfasern a, bei welcher sich die Subcuticular-

faserhülle bis zuletzt in bedeutender Stärke erhält (Fig. 76 a, b), traf ich ein paar Mal im Inneren des Achsencylinders einen Kern, welcher dem Querschnitt der kolossalen Nervenfasern das Bild einer Ganglienzelle verlieh.

Bei *Sigalion* finden sich nur von vorn nach hinten gehende kolossale Nervenfasern, und zwar in jeder Bauchmarkshälfte je eine mittlere  $c^I$  und eine der medianen Scheidewand des Bauchmarkes innen dicht angelagerte  $a^I$  (Taf. IV. Fig. 77), von denen die erstere der Fortsatz einer im unteren Schlundganglion auf der entgegengesetzten Seite ventral gelegenen kolossalen Ganglienzelle ist, während die andere  $a^I$ , in ihrem Verlauf genau der Nervenfasern  $a$  von *Sthenelais* entsprechend, einer am hinteren Rande des Gehirns auftretenden Ganglienzelle ihren Ursprung verdankt. Die bei *Sthenelais* so ausgebildeten von hinten nach vorn verlaufenden dorsal der Centralsubstanz aufgelagerten Nervenfasern fehlen bei *Sigalion* trotz der engen Verwandtschaft beider Gattungen gänzlich.

Bei *Polynoe elegans* durchziehen je eine mittlere  $c^{II}$  und eine seitliche  $a^{II}$  kolossale Nervenfasern jederseits den Bauchstrang von vorn nach hinten (Taf. VI. Fig. 80 a, b Taf. VII. Fig. 88 die gelb gezeichneten Fasern).  $c''$  tritt deutlich im unteren Schlundganglion mit einer kolossalen Ganglienzelle der entgegengesetzten Seite in Verbindung, zu welcher sie wieder das Bauchmark quer durchsetzend gelangt. Bei der seitlichen Nervenfasern  $a''$ , welche bei weitem die grössere ist, habe ich dagegen nicht die zugehörige Ganglienzelle zu ermitteln vermocht. Sie scheint im Hirn ihren Ursprung zu nehmen, da sie in den Schlundkommissuren deutlich zu verfolgen ist. Sie entspricht wohl den kolossalen Nervenfasern  $a$  resp.  $a'$  bei *Sthenelais* und *Sigalion*, doch vermisst man bei *Polynoe* die bei *Sthenelais* und *Sigalion* am Hinterende des Hirns befindlichen kolossalen Ganglienzellen. Die Nervenfasern  $a''$  theilt sich im Bauchmark öfter in zwei Aeste, welche eine Strecke neben einander verlaufen, dann sich aber wieder vereinigen.

Bei *Polynoe elegans* tritt ausserdem in jedem Segment jederseits lateral eine enorm grosse Ganglienzelle  $H^I$  (Fig. 80 a u. b) auf, welche ihren kolossalen Nervenfortsatz  $h'$  quer durch den Bauchstrang in den letzten der in jedem Segment abgehenden drei Nerven sendet, mit welchem er gemeinsam zur Peripherie verläuft. (Fig. 88.) *Polynoe elegans* stimmt also hierin mit *Sthenelais* überein, nur mit dem Unterschied, dass bei letzterer Gattung die kolossale Nervenfasern  $h$  isolirt in der Subcuticula verläuft, während sie bei *Polynoe* im Innern eines Nerven liegt. Doch halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass auch bei *Sthenelais* die periphere kolossale Nervenfasern  $h$  nach einiger Zeit in einen der benachbarten Nerven übertritt.

Auch bei *Polynoe* fehlt diesen peripheren Nervenfasern  $h'$  stets der weite Hohlraum innerhalb der Scheide, letztere liegt wie bei  $h$  von *Sthenelais* stets dem Achsencylinder ziemlich dicht an.

Von hinten nach vorn gehende Nervenfasern sind bei *Polynoe elegans* ebenfalls nicht vorhanden.

Bei *Aphrodite* (Fig. 89) und *Hermione* fehlen die das Bauchmark der

Länge nach durchziehenden kolossalen Nervenfasern vollständig. Mit ihnen fehlen auch so auffallend grosse Formen von Ganglienzellen, wie sie bei *Sthenelais*, *Sigalion* und *Polynoe* vorkommen. Dagegen finden sich bei *Aphrodite* und *Hermione* nicht nur im unteren Schlundganglion, sondern im Gegensatz zu den übrigen *Aphroditeen* in allen Ganglien des Bauchmarkes neben den Ganglienzellen des ersten Typus sehr viele vom zweiten Typus und unter diesen ziemlich grosse Formen, deren dicke, dunkle, von der Subcuticularfaserhülle umgebene Fortsätze allenthalben die Centralsubstanz durchsetzen. (Fig. 22.) Niemals aber gelingt es, einen dieser Fortsätze über das Ganglion hinaus durch die Kommissuren in das nächstfolgende Ganglion oder noch weiter zu verfolgen.

Fehlen den Gattungen *Aphrodite* und *Hermione* nun auch die im Bauchmark längs verlaufenden kolossalen Nervenfasern, so gilt dies nicht in gleicher Weise für die heraustretenden und zur Peripherie ziehenden. Diese letzteren finden sich, namentlich bei *Aphrodite*, sogar in grosser Ausbildung; nicht in der Einzahl, wie bei den übrigen *Aphroditeen*, sondern gruppenweise treten Ganglienzellfortsätze grösstentheils von der Stärke wie bei *Sthenelais* und *Polynoe* h resp. h' nicht nur in den einen, sondern in jeden der drei jederseits abgehenden Nerven eines Segmentes. (Fig. 89, 22.) In dem starken Nerven beträgt ihre Zahl etwa acht bis neun, in den beiden schwächeren sechs bis sieben. Der grösste Theil derselben löst sich nach kürzerem Verlauf in die Fibrillen des Nerven auf, einige habe ich aber stets im Nerven auf weite Strecken, bis in die dorsale Körperhälfte, verfolgen können. Wie bei *Sthenelais* und *Polynoe* bleiben auch bei *Aphrodite* die Achseneylinder dieser kolossalen peripheren Nervenfasern überall von der Subcuticularfaser-scheide eng umschlossen. Zu welchen Ganglienzellen die kolossalen Nervenfasern h' der einzelnen Nerven gehören, habe ich nicht genau ermitteln können. Diejenigen des starken Nerven, welche in diesen stets dorsal übertreten (Fig. 22), scheinen von lateral auf der entgegengesetzten Bauchmarkshälfte liegenden grossen Ganglienzellen des zweiten Typus zu stammen, diejenigen der beiden schwachen Nerven haben wahrscheinlich ihren Ursprung in ventralen Ganglienzellen. Es ist dies sehr schwer auf Querschnitten zu entscheiden, da die Gruppen, in denen die kolossalen Nervenfasern den Nerven durchziehen, sich im Ganglion auflösen und dann die einzelnen kolossalen Nervenfasern unter den vielen allenthalben die Centralsubstanz der Ganglien durchsetzenden, vollständig gleich aussehenden Fortsätzen der Ganglienzellen des zweiten Typus, welche sich im Ganglion selbst auflösen, nur schwer zu verfolgen sind.

Das über *Aphrodite* Gesagte gilt im Wesentlichen auch für *Hermione*.

Bei *Aphrodite* und *Hermione* sind es also Ganglienzellen des zweiten Typus von Durchschnittsgrösse, keineswegs aber als kolossal zu bezeichnende Zellformen, deren dicke Fortsätze peripher über das Ganglion weit hinaus gehen. Auch bei *Sthenelais* kann man die Ganglienzellen, deren Fortsätze als kolossale Nervenfasern in der Subcuticula um den Körper verlaufen, nur

als grosse, wie sie deren im unteren Schlundganglion in Menge vorkommen, bezeichnen. Dagegen sind bei *Polynoe elegans* die Ganglienzellen H' (Fig. 80 a und b), welche der mit dem dritten Nerven eines jeden Segments zur Peripherie verlaufenden kolossalen Nervenfasern h' den Ursprung geben, Gebilde von ganz enormer Grösse und noch grösser als die kolossalen Ganglienzellen, aus welchen im unteren Schlundganglion die Nervenfasern c'' entstehen.

Dieselben Differenzen in der Grösse der Ganglienzellen finden sich bei den das Bauchmark der Länge nach durchziehenden kolossalen Nervenfasern. So sind zwar bei *Sthenelais*, *Sigalion* und *Polynoe elegans* die Ganglienzellen, aus denen die das ganze Nervensystem von Anfang bis Ende durchsetzenden Nervenfasern a, c, d, (resp. a', c', resp. c'', cf. die Fig. 70—72; 77, 80 a und b) hervorgehen, ganz kolossale Zellformen (Fig. 24 a. A, Fig. 23 C); etwas kleiner sind dagegen bei *Sthenelais* die Ganglienzellen G (Fig. 79 d), deren Fortsätze g von hinten nach vorn eine bestimmte Anzahl von Segmenten (14?) durchlaufen (cf. Fig. 87 die roth gezeichneten Fasern); die Ganglienzellen B und E schliesslich, deren Fortsätze b und e eine noch geringere Anzahl (5?) von Segmenten durchziehen (Fig. 86), besitzen kaum mehr als Durchschnittsgrösse der Ganglienzellen des zweiten Typus, so dass sie im unteren Schlundganglion nicht besonders auffallen. Die Grösse der Ganglienzellen steht also bei diesen Nervenfasern offenbar im Zusammenhange mit der Länge des Fortsatzes\*).

Da man nun ferner im unteren Schlundganglion\*\*), was ich bisher unerwähnt gelassen habe, unter den mittelgrossen Ganglienzellen des zweiten Typus auch stets einige trifft, deren Fortsätze ziemliche Länge erreichen und sich bis ins nächste Segment verfolgen lassen, so ergibt sich die wichtige Thatsache, dass die gewöhnlichen Ganglienzellen des zweiten Typus und ihre Fortsätze mit den bisher als kolossal bezeichneten Nervenfasern und den zugehörigen Ganglienzellen durch alle Uebergänge verbunden sind, zumal auch, wie aus den Abbildungen ersichtlich ist, bei den einzelnen kolossalen Nervenfasern die Stärke der Scheide und des von letzterer umschlossenen Hohlraumes eine sehr wechselnde ist.

\*) Ob dasselbe für die peripher ziehenden kolossalen Nervenfasern gilt, habe ich nicht beobachten können, da ich bei *Sthenelais* und *Polynoe* ihr Ende nicht finden konnte, bei *Aphrodite* aber, wo ein Theil deutlich nach kurzem Verlauf im Nerven aufhörte, die zugehörigen Ganglienzellen nicht nachzuweisen und darum nicht zu entscheiden war, ob die kürzeren Nervenfasern aus kleineren Ganglienzellen entspringen als die langen, den Nerven auf weite Strecken durchziehenden.

\*\*) Ebenso haben im Kommissuralganglion die Ganglienzellen des zweiten Typus, welche, wie oben erwähnt, hier in sehr grosser Menge vorkommen, sehr lange Fortsätze, welche sich in den Schlundkommissuren sehr weit abwärts verfolgen lassen, sodass ein Querschnitt durch die Schlundkommissur aus dieser Gegend neben den feineren Fibrillen von punktförmigem Querschnitt in grosser Anzahl die Querschnitte dicker Nervenfasern zeigt.

Auf diese Beobachtung stützt sich die von mir oben ausgesprochene Vermuthung, dass die Fortsätze aller Ganglienzellen des zweiten Typus in derselben Weise, wie ich es von den längsten unter ihnen, a, c, d, bei *Sthenelais* beschrieben habe, in die Centralsubstanz übergehen, nämlich durch pinselförmige Auflösung in Fibrillen von der Feinheit wie sie in der Centralsubstanz auftreten. So leicht dieser Uebergang sich bei den stets an derselben Stelle im Bauchmark verlaufenden kolossalen Nervenfasern a, c und d nachweisen lässt, so schwer ist es ihm bei den nach allen Richtungen die Centralsubstanz durchziehenden und oft sich krenzenden Fortsätzen der gewöhnlichen Ganglienzellen des zweiten Typus zu beobachten, besonders da sie nach Verlust der Scheide kurz vor ihrem Ende sich nur undeutlich gegen die Centralsubstanz abheben. Wenn es mir daher auch nie möglich geworden ist diesen Zusammenhang zwischen Zellfortsatz und Centralsubstanz zu verfolgen, so scheint mir diese Annahme doch die wahrscheinlichste, weil ich eine Zweitheilung niemals an den dicken Fortsätzen bemerkt habe. Vielleicht gilt dasselbe auch für die Fortsätze der Ganglienzellen des Uebergangstypus, da sich ja auch zwischen diesen und den Ganglienzellen des zweiten Typus alle möglichen Zwischenformen, sowohl was die Grösse und dunkle Granulirung der Zelle, als auch die Stärke des Nervenfortsatzes betrifft, auffinden lassen.

Da ich einen Theil der peripheren kolossalen Nervenfasern nicht bis zu ihrem Ende verfolgen konnte, so wäre die Möglichkeit denkbar, dass diese ungetheilt zur Peripherie ziehen. Dies scheint mir aber wenig wahrscheinlich, weil einerseits auch die langen Nervenfasern a, c, d, welche das ganze Bauchmark durchziehen, schliesslich in die Centralsubstanz übergehen, andererseits aber ein Theil der peripheren kolossalen Nervenfasern bei *Aphrodite* nach kurzem Verlauf im Nerven zweifelsohne sich auflösen. Ich glaube, dass sie sich sämmtlich in ihrem Endverhalten den übrigen kolossalen Nervenfasern anschliessen.

Fasst man die Resultate meiner Untersuchungen über den feineren Bau des Hirns, des Bauchmarkes und der Nerven und das Verhältniss der Ganglienzellfortsätze zu denselben zusammen, so ergibt sich:

**Erstens**, dass Hirn, Bauchmark und Nerven im Wesentlichen denselben Bau haben, da sie sämmtlich aus feinen nicht mit einander anastomosirenden Fibrillen bestehen, welche im Hirn wirr durcheinander ziehen, im Bauchmark dagegen und noch mehr in den Nerven grösstentheils längs verlaufen.

**Zweitens**, dass die Fortsätze aller Ganglienzellen durch pinselförmige Auflösung in diese feinen Fibrillen übergehen, wenn sie nicht schon bei ihrem Eintritt in die Centralsubstanz die Zartheit der centralen Fibrillen besitzen (die Fortsätze der kleinen Ganglienzellen des ersten Typus).

**Drittens**, dass die Länge der Zellfortsätze sehr verschieden ist und in der Regel mit der Grösse der zugehörigen Ganglien-

zelle wächst bis zu dem Maasse, dass die Fortsätze der grössten Zellen, der sogenannten kolossalen Ganglienzellen, als kolossale Nervenfasern theils das Bauchmark in seiner ganzen Ausdehnung oder gewisse Abschnitte desselben von vorn nach hinten oder von hinten nach vorn durchsetzen — wobei sie in höchst auffallender Weise modificirt werden, insofern sich bei ihnen innerhalb der Scheide ein grosser von Seitenästen des Achsen-cylinders durchzogener Hohlraum bildet (die Neuralkanäle, Achsenkanäle, riesigen Nervenfasern, tubes géants etc. der Antoren) — theils mit den Nerven (*Aphrodite*, *Polynoe*) oder unabhängig von diesen (*Sthenelais*) auf kürzere oder längere Strecke peripher verlaufen.

**Viertens**, dass die Nerven auch in dem wesentlichen Punkte mit den Centralorganen (Bauchmark, Hirn) übereinstimmen, dass in ihnen ebenfalls die Auflösung vieler Zellfortsätze, welche in sie direkt übertreten, vor sich geht (*Sthenelais*, *Polynoe*, *Aphrodite*).

**Fünftens**, dass der Zusammenhang zwischen Ganglienzelle und Peripherie stets ein direkter ist, insofern die Fibrillen in den Centralorganen (und den Nerven) nicht mit einander anastomosiren und so sämtliche Fibrillen der Nerven theils die unmittelbaren durch Auflösung der Zellfortsätze — welche schon in der Centralsubstanz oder erst im Nerven vor sich gehen kann — entstandenen Zellausläufer, theils die direkten, nicht zerfallenen Zellfortsätze (der kleinen Ganglienzellen des ersten Typus) sind.

Die peripheren Ganglienzellen verhalten sich den Nerven gegenüber in derselben Weise wie die centralen der Centralsubstanz des Hirns und Bauchmarks gegenüber. Ihre Fortsätze treten in die Nerven ein und gehen nach kürzerem oder längerem Verlauf in die Fibrillen der Nerven über. Auch hier erreichen die Fortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus, welche ich namentlich in der vorderen Körpergegend sehr zahlreich in der Begleitung der Nerven in der Subcuticula auftreten sah, öfter eine bedeutende Länge, so dass man oft auf Schnitten in den Nerven auch an Stellen wo keine Ganglienzellen in der Nähe sind, neben den feinen Fibrillen dicke Nervenfasern erblickt (Fig. 5, 81 nf). Diese dicken Fortsätze der peripheren Ganglienzellen des zweiten Typus sind es namentlich, welche die Entscheidung, wie weit die den grossen, centralen Ganglienzellen H, H' (Fig. 78 c, Fig. 80 a) entstammenden, peripher ziehenden kolossalen Nervenfasern h, h' in der Subcuticula verlaufen, sehr erschweren und mir unmöglich gemacht haben (s. oben Seite 47).



Der Ganglienzellfortsatz hat, wie namentlich bei den Ganglienzellen des zweiten Typus deutlich zu beobachten, bis zu seiner Auflösungsstelle genau dasselbe körnig fibrilläre Aussehen wie die Ganglienzellen d. h. hier wie dort sind die Fibrillen nur durch lineare Anordnung der Körnchen angedeutet. (Taf. III. Fig. 35.) Man kann also den Ganglienzellfortsatz gleichwerthig der Ganglienzelle betrachten und sagen, dass die eigentliche Ganglienzelle bis zur Auflösungsstelle des Fortsatzes reicht. Erst hier beginnt eine Differenzirung des Zellinhaltes in scharf gesonderte Fibrillen, welche an Stärke die gekörnten Fibrillen des Zelleninhaltes übertreffen. Die durch Zerfall des Zellfortsatzes entstandenen Fibrillen der einzelnen Ganglienzellen mischen sich untereinander, die Nerven enthalten also Fibrillen der verschiedensten Ganglienzellen, nicht nur des zugehörigen Ganglions (resp. Segmentes) sondern auch anderer Ganglien, da viele Fibrillen durch die Kommissuren aus dem einen Ganglion in das andere übertreten.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den kolossalen Nervenfasern. Auch hier zerfallen die Fortsätze der kolossalen Ganglienzellen theils an den Rändern, theils vollständig in feine Fibrillen, welche aber durch die dicke Subcuticularfaserhülle der kolossalen Nervenfasern gegen die gleichfeinen Fibrillen der Centralsubstanz einheitlich abgeschlossen werden. Doch glaube ich, dass auch die Achsencylinder der kolossalen Nervenfasern nicht ausser Zusammenhang mit der Centralsubstanz stehen. Ich bemerkte oben, dass die seitlich vom Achsencylinder abtretenden Fibrillen den weiten Hohlraum um den Achsencylinder durchsetzen und in die Scheide eindringen. Wenn es nun auch bei der Feinheit dieser Fibrillen nicht denkbar ist, sie durch die Subcuticularfaserhülle zu verfolgen, so ist doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie in die Centralsubstanz übergehen und so der Achsencylinder der kolossalen Nervenfasern durch ein- und austretende Fibrillen mit den feinen Fibrillen der Centralsubstanz in Verbindung steht.

Die Funktion der kolossalen Nervenfasern würde dann vielleicht darin bestehen, weit auseinander liegende Theile des Nervensystems durch Fibrillenaustausch in Verbindung zu setzen.

Diese Auffassung würde sich derjenigen von Vignal<sup>1)</sup> nähern, welcher bei *Lumbricus* ebenfalls das Innere des Bauchstranges im Zusammenhang mit den kolossalen Nervenfasern beobachtete, aber mit dem Unterschiede, dass nach Vignal das Innere des Bauchmarks aus dicken, den kolossalen Nervenfasern ähnlich gebauten Nervenfasern besteht und die Verbindung beider ebenfalls durch solche Nervenfasern hergestellt wird.

Welche physiologische Bedeutung dem weiten, zwischen Achsencylinder und Scheide entstehenden Hohlräume zukommt, welcher die das Bauchmark der Länge nach durchziehenden kolossalen Nervenfasern auszeichnet und sie in gewissen Gegensatz zu den peripher verlaufenden kolossalen Nervenfasern stellt, ist eine schwer zu beantwortende Frage.

<sup>1)</sup> cf. oben S. 39.

Haller<sup>1)</sup> trennt bei den *Rhipidoglossen* scharf die direkt in den Nerven als Nervenfasern übergehenden Ganglienzellfortsätze, die „Stammfortsätze“, von den aus dem centralen Nervennetz durch Aggregirung der feinen Fäserchen desselben hervorgegangenen Nervenfasern, den „Netzfortsätzen“, indem er die ersteren, ähnlich wie es Gerlach<sup>2)</sup> und Golgi<sup>3)</sup> für die Wirbelthiere ausgesprochen haben, für motorische, letztere für sensible Nervenfasern erklärt. Bei den *Rhipidoglossen* ist ebenso wie bei den Wirbelthieren diese schroffe Gegenüberstellung der beiden Arten von Ganglienzellfortsätzen durch den wesentlich verschiedenen Bau der Nerven den Centralorganen gegenüber wohl begründet, da die Stammfortsätze nur je eine Ganglienzelle mit der Peripherie verbinden, während in den Netzfortsätzen die aus den verschiedensten Ganglienzellen hervorgegangenen Fibrillen vereint sind. Wenn aber Haller, wie er dies in seiner neuesten Mittheilung<sup>4)</sup> ausspricht, bei allen Thieren und so auch bei den *Chaetopoden* den direkt (ungetheilt) in die Nerven übertretenden Ganglienzellfortsätzen dieselbe Bedeutung beimisst, wie bei den *Rhipidoglossen* und Wirbelthieren, so ist er wenigstens für die *Chaetopoden* im Unrecht. Denn muss man auch zugeben, dass für den direkten Uebertritt gewisser Nervenfortsätze in den Nerven, namentlich was die auf weite Strecken im Nerven verlaufenden betrifft, sicherlich ein physiologischer Grund vorliegt, so darf man doch bei den *Chaetopoden* die (ungetheilt) peripher ziehenden Nervenfortsätze nicht etwa als motorische den bereits in dem Bauchmark (oder dem Gehirn) zur Auflösung gelangenden, als solchen sensibler Natur gegenüber stellen, da die peripher verlaufenden Nervenfortsätze in dem den Centralorganen histologisch gleichwerthigen Nerven sich in derselben Weise auflösen wie die auf die Centralorgane beschränkten Fortsätze in dieser und so früher oder später eine Mischung ihrer Fibrillen mit den aus den Centralorganen in die Nerven übergetretenen Fibrillen erfolgt.

Aus Haller's Beschreibung geht klar hervor, dass er sich über den Bau der Nerven bei den *Chaetopoden* gar nicht klar geworden ist. Er giebt nämlich an, dass bei den *Polychaeten Lepidasthenia elegans* und *Nereis Costae* in den Nerven des hinteren Augenpaares „die inneren Fasern (?) aus dem nervösen centralen Nervennetze entstehen, während die äusseren Fasern (?) im Nerven ihren Ursprung direkt aus den anliegenden grösseren Ganglienzellen nehmen“ und dass im Bauchmark von *Lumbricus* „diese doppelte Ursprungsweise der Nervenfasern (?)“ gleichfalls vorhanden sei. Er nimmt

1) Haller, Untersuchungen über marine *Rhipidoglossen* etc. Morphol. Jahrb. 1886.

2) Stricker's Handbuch der Gewebelehre.

3) Golgi, Recherches sur l'histologie des centres nerveux. Arch. ital. de Biologie. Tome III. Fasc. III.

4) Haller, Ueber die sogenannte Leydig'sche Punktsubstanz im Centralnervensystem. Morphol. Jahrbuch. 1886.

also offenbar irrthümlicherweise für die *Chaetopoden* denselben Bau der Nerven an wie bei den *Rhipidoglossen*, indem er glaubt, dass die centralen Fibrillen, welche durch Zerfall der Ganglienzellfortsätze entstehen, auch bei den *Chaetopoden* im Nerven zu Nervenfasern ähnlichen Gebilden zusammentreten.

Auf Grund meiner Untersuchungen bei den *Aphroditeen* und der übereinstimmenden Beobachtungen Spengels\*) bei *Halla* und *Arabella* bin ich der Ueberzeugung, dass bei allen *Chaetopoden* die als Neuralkanäle, Achsenkanäle, tubes géants, fibres tubulaires etc. bezeichneten Gebilde sich als Fortsätze von Ganglienzellen, als kolossale Nervenfasern werden nachweisen lassen. Und wenn Spengel hervorhebt, dass er bei *Lumbricus Lumbriculus* und *Spirographis Spallanzani*, bei welcher letzteren die fraglichen Gebilde in enormer Ausbildung auftreten, keinen Zusammenhang mit Ganglienzellen hat finden können, so darf man wohl in diesem Falle annehmen, dass die zugehörigen Ganglienzellen nicht am Vorderende, wo sie Spengel nur gesucht hat, sondern am Hinterende, wie dies bei einem Theil der kolossalen Nervenfasern der *Aphroditeen* der Fall ist, liegen.

Die kolossalen Nervenfasern der *Chaetopoden* dem intermediären Nerven der *Hirudineen* zu vergleichen, scheint mir nach Hermann's<sup>1)</sup> Schilderung des Baues dieser Nerven nicht gerechtfertigt.

Interessant ist, dass Fritsch<sup>2)</sup> in jüngster Zeit auch bei den Wirbelthieren, nämlich bei *Lophius piscatorius* kolossale Nervenfasern beschrieben hat, welche gleich den kolossalen Nervenfasern der *Aphroditeen* die Fortsätze von kolossalen (im Hirn gelegenen) Ganglienzellen sind, nur aus dem Achsencylinder und der bindegewebigen Henle-Schwann'schen Scheide bestehen und nach kürzerem oder längerem Verlauf im Hirn dasselbe mit sensitiven Wurzeln des Vagus und Trigeminus verlassen. Ueber ihre Stärke sagt er: „Man scheut sich thatsächlich, bevor der Zusammenhang mit der Zelle wirklich constatirt ist, Stränge als Achsencylinder anzusprechen, welche die Breite der stärksten bei demselben Fische sonst vorkommenden mindestens um das Zehnfache übertreffen“. Dass sie mit den Blättchenanhängen, welche dem genannten Fisch eigenthümlich sind, in Beziehung stehen, wie Fritsch glaubt, scheint mir wenig wahrscheinlich; ich meine eher, dass sie auf gleiche Stufe mit den von mir beschriebenen kolossalen Nervenfasern der *Aphroditeen* zu stellen sind.

### Merkwürdige nervöse Elemente im Bauchmark.

(Fig. 84 a—d.)

Untersucht man Längsschnitte des Bauchmarkes von *Sthenelais* bei starker Vergrößerung, so begegnet man theils in dem weitem Hohlraume, welcher bei den das Bauchmark der Länge nach durchziehenden kolossalen

\*) cf. oben S. 41. 42.

1) Hermann, Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*. München. 1875.

2) Fritsch, Ueber einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius*. Arch. f. mikr. Anat. 1886.

Nervenfasern innerhalb der Scheide in der Umgebung des Achsenzylinders zur Ausbildung kommt, theils in der nervösen Centralsubstanz höchst merkwürdigen Elementen. Sie treten namentlich in den kolossalen Nervenfasern deutlich hervor, schwieriger dagegen und erst nach einiger Uebung entdeckt man sie in der Centralsubstanz. (Fig. 84 a.) Es sind Gebilde, welche entfernt an Ganglienzellen erinnern, mit diesen aber wenig mehr als die rundliche Form gemein haben. (Fig. 84 b.) Ihre äussere Begrenzung erscheint auf Schnitten als eine Reihe dicht neben einander gereihter, meist gleichgrosser Körnchen. Im Centrum finden sich ein oder mehrere verschieden grosse, Kernkörpern ähnliche, dunkelgefärbte Körperchen, welche stets von einem hellen Raume umgeben sind, der nach aussen zwar scharf abgesetzt erscheint, einer eigentlichen Hüllmembran aber entbehrt. Von diesem kernähnlichen Centrum strahlen radiär in grösseren oder kleineren Zwischenräumen Reihen von Körnchen aus, welche in den peripheren, ihnen gleichgrossen Körnchen endigen. Zwischen den Körnchenreihen findet sich eine scheinbar homogene, schwach sich färbende Substanz. Neben den radialen Körnchenreihen trifft man stets in unseren Nerven-elementen in wechselnder Zahl (meist 3—4) Fäden von meist etwas bedeutender Stärke, welche ebenfalls von dem hellen Centrum radial abgehen, aber über die periphere Körnchenreihe mehr oder weniger weit hinaustreten. Bei genauerem Zusehen erweist sich auch bei diesen Fäden der innerhalb der peripheren Körnchenreihe gelegene Abschnitt als eine Summe von Körnchen, welche nur durch dichteres Gefüge und etwas bedeutendere Stärke sich von den benachbarten Körnchenreihen abheben. Jenseits der peripheren Körnchenreihe erhalten diese Fortsätze fast genau das Aussehen der nervösen die Centralsubstanz des Bauchmarkes bildenden Fibrillen; in der Centralsubstanz verlieren sie sich nach einigem Verlaufe unterschiedslos zwischen den nervösen Fibrillen (Fig. 84 c), in den kolossalen Nervenfasern durchziehen sie gleich den seitlich abtretenden Fibrillen des Achsenzylinders auf kürzere oder längere Strecken deren weiten Hohlraum. (Fig. 84, a, d.)

Die Zahl dieser merkwürdigen Nerven-elemente ist eine sehr beschränkte. In der kolossalen Nerven-faser a sah ich in jedem Segment von ihnen etwa 4—5, in den übrigen kolossalen Nervenfasern 2—3 und in der Central-substanz jederseits 3—4. (Fig. 84 a.) Da sie aber in letzterer sich sehr leicht der Beobachtung entziehen, so dürfte hier ihre Zahl wohl mindestens eine doppelt so grosse sein.

Die Bedeutung der eigenthümlichen Gebilde habe ich nicht enträthseln können. Sie den kleinen, centralen, multipolaren Ganglienzellen Waldeyers\*) oder den centralen „Knotenpunkten“ Hermanns\*\*) gleichzustellen und anzunehmen, dass gleich diesen durch sie die den verschiedensten Ganglienzellen entstammenden centralen Fibrillen unter einander in Verbindung treten,

\*) cf. oben die Literaturangabe S. 10.

\*\*) cf. oben die Literaturangabe S. 11.

ehe sie in den Nerven übergehen, verbietet ihre im Verhältniss zu den centralen Fibrillen verschwindend kleine Zahl. Richtiger erscheint mir die Vermuthung, dass dieselben, da sie verhältnissmässig häufig in den kolossalen Nervenfasern vorkommen, an das Auftreten der letzteren gebunden sind. Hierfür spricht der Umstand, dass sie im Hirn und in den Nerven, in denen nur je eine kolossale Nervenfaser (a resp. h) sich findet, von mir nicht aufgefunden worden sind, und daher jedenfalls viel seltener, als in dem an kolossalen Nervenfasern reichen Bauchmark sind. Dass sie in den Nerven und Hirn ganz fehlen, darf man wegen der grossen Schwierigkeit, sie zwischen den feinen nervösen Fibrillen zu entdecken, aus dem negativen Erfolge meiner Untersuchung durchaus noch nicht folgern. Für die Wahrscheinlichkeit dieser Auffassung, dass durch die merkwürdigen Gebilde ein eigenthümlicher Zusammenhang zwischen dem in Fibrillen zerfallenen Achsencylinder der kolossalen Nervenfasern und den Fibrillen der Centralsubstanz hergestellt wird, dürfte wohl auch folgende Beobachtung sprechen. Ich fand nämlich (Fig. 84d) am Rande einer der kolossalen Nervenfasern g, an der Stelle, wo sie von der einen Bauchmarkseite auf die andere hinübertritt (cf. Fig. 79 d und Fig. 87), eins der merkwürdigen Gebilde zur Hälfte in der Centralsubstanz, zur anderen Hälfte in der kolossalen Nervenfaser liegen, und sah hier deutlich, wie von demselben auf der einen Seite feine Fortsätze in den Hohlraum der kolossalen Nervenfaser übertraten, auf der anderen Seite zwei feine Fibrillen abgingen, welche sich den Fibrillen der Centralsubstanz, von diesen in ihrem Aussehen nicht zu unterscheiden, beimischten. Die beiden letzteren Fibrillen nahmen deutlich ihren Ursprung von den centralen dunklen Körperchen. Dies scheint nur selten der Fall zu sein, meist war wenigstens ein solcher Zusammenhang nicht nachzuweisen.

Dass ausser diesem mittelbaren Zusammenhang zwischen dem Achsencylinder der kolossalen Nervenfasern und der Centralsubstanz noch ein sehr ausgebildeter direkter durch die zahlreichen, seitlich von dem Achsencylinder der kolossalen Nervenfasern sich abzweigenden und durch den weiten Hohlraum zur Scheide ziehenden Fibrillen existirt, habe ich bereits oben (S. 53) als sehr wahrscheinlich hingestellt.

## V. Subcuticularfasergewebe.

Die nervösen Elemente des Gehirns, des Bauchmarks und der Nerven werden von einem fasrigen Gewebe eingehüllt, welches von mir bisher stets Subcuticularfasergewebe genannt worden ist. Dieses Gewebe zeigt in den verschiedenen Theilen des Nervensystems und bei den einzelnen Gattungen der *Aphroditeen* einen sehr wechselnden und meist sehr complicirten Bau. Dieser wird am leichtesten verständlich, wenn man bei der Beschreibung von den Verhältnissen, wie sie sich im Hirn von *Sthenelais* darbieten, ausgeht.

Bei *Sthenelais* ist das Subcuticularfasergewebe auf der dorsalen Seite des Hirns wesentlich anders gebildet als lateral und ventral. Dorsal erscheint es

(Taf. III. Fig. 24b, sbef. d) nach Alkoholhärtung als ein engmaschiges, von meist feinen Fasern gebildetes Gewebe mit eingestreuten Kernen, welche etwa die Grösse der Kerne der Ganglienzellen des ersten Typus haben, sich von diesen aber durch helleres Aussehen und geringere Anzahl von Kernkörperchen unterscheiden (Fig. 31). In der Umgebung dieser Kerne findet sich oft in geringerer oder stärkerer Ausbildung ein Besatz feiner Körnchen, welche die feinen Fasern theilweise verdecken. Hierdurch wird das Bild von verschiedenen grossen Zellen hervorgerufen, welche nach der Peripherie zu immer deutlicher in Fasern zerfallen und unterschiedslos in das umgebende feinfaserige Gewebe übergehen (sbefz.).

Einen anderen Bau zeigt das Subcuticularfasergewebe seitlich und ventral vom Hirn. Hier (Fig. 24b, sbef. l) bilden ausschliesslich sehr starke, lichtbrechende Fasern weite Maschen, welche von einer grosskrümmlichen Masse erfüllt sind und meist je einen Kern enthalten. Der Kern gleicht in seinem Bau den dorsalen und ist stets auf der einen Seite von einem dunklen Häufchen feiner Körnchen besetzt. Die feinen, netzförmig sich verbindenden Fasern, wie sie dorsal ausschliesslich vorkommen, fehlen hier ganz.

Ob die nur von Krümmeln erfüllten grossen Maschen des ventralen und lateralen Subcuticularfasergewebe (sbef. l) und die zellähnlichen Bildungen (sbef. z) des dorsalen Subcuticularfasergewebe (sbef. d) je einer Zelle entsprechen, bleibt eine nur durch die Entwicklungsgeschichte zu entscheidende Frage. Doch halte ich es für sehr wahrscheinlich. Es würde dann der wesentliche Unterschied zwischen den dorsalen und ventralen Zellen bestehen, dass die ersteren grösstentheils in feine Fasern sich differenziren, die letzteren dagegen grobkörnig zerfallen.

Bei den nach Sublimathärtung gefertigten Schnitten zeigt das dorsale Subcuticularfasergewebe insofern ein etwas anderes Bild, als nicht nur in der Umgebung einiger weniger, sondern der meisten Kerne sich der Besatz feiner Körnchen findet und letztere so dicht stehen, dass um den Kern herum überhaupt keine Fasern zu beobachten sind, wodurch die Aehnlichkeit mit Zellen noch grösser wird (Fig. 24 e).

Das dorsale Subcuticularfasergewebe setzt sich in der mittleren Hirngegend meist schroff gegen das ventrale ab, während am vorderen und hinteren Hirnende beide Gewebearten allmählich in einander übergehen (Fig. 24 a).

Das Subcuticularfasergewebe wird durch die Mayer'sche alkoholische Karminlösung nur wenig gefärbt und zeigt auf derartig behandelten Schnitten in der Regel ein bräunliches Aussehen. Hierdurch heben sich die Zellen des dorsalen Subcuticulargewebes sbefz., welche oft eine gewisse Aehnlichkeit mit den Ganglienzellen bekommen, schroff von diesen ab, da letztere nach Behandlung mit Mayer'schem Karmin stets eine schwach bläuliche Färbung erhalten.

Bei *Sigalion* zeigt das Subcuticularfasergewebe im Hirn, dorsal wie ventral, ein gleiches Aussehen, nämlich den bei *Sthenelais* ventral beschriebenen Bau.

Es besteht überall aus grossen von starken Fasern gebildeten Maschen mit eingestreuten hellen, wenig Kernkörperchen enthaltenden Kernen. Die Maschen sind wieder mit groben Krümeln erfüllt, welche namentlich nach Sublimatbehandlung in grosser Menge sich zeigen, während sie dagegen nach Alkohol- und noch mehr nach Osmiumsäurehärtung nur sehr spärlich sich finden. Es scheint demnach, dass die die Krümel bildende Substanz durch Alkohol und Osmiumsäure gelöst wird. Auch bei *Sthenelais* zeigen, wie schon hervorgehoben, die grossen Maschen des ventralen Subcuticularfasergewebes (Fig. 24d) und die zellähnlichen Bildungen (Fig. 24c) des dorsalen Subcuticularfasergewebes nach Sublimatbehandlung weit mehr Krümel und darum ein dunkleres Aussehen als nach Alkoholbehandlung.

Bei *Aphrodite* und *Polynoe elegans* hat das Subcuticularfasergewebe überall im Hirn etwa die Struktur, welche es bei *Sthenelais* dorsal zeigt. Es besteht aus feinen, engmaschig sich verbindenden Fasern, zwischen denen spärlich feine Körnchen auftreten. Zellähnliche Bildungen wie bei *Sthenelais* fehlen vollständig. Nur helle, ein oder zwei Kernkörperchen aufweisende, runde Kerne von der Grösse der Kerne der Ganglienzellen des ersten Typus finden sich wieder in grosser Zahl.

Bei allen *Aphroditeen* gewinnt das Subcuticularfasergewebe sbef. in der Nähe der Centralsubstanz des Gehirns, in der Umgebung der Ganglienzellen, ein anderes Aussehen (Fig. 33, 34, 24b, 8—13). Nicht nur, dass die Fasern sich hier nach der Centralsubstanz zu immer enger verflechten, bis sie schliesslich in ringförmig dieselbe eng umschliessende Fasern übergehen, ist auch dieser Abschnitt namentlich durch die Form seiner Kerne charakterisirt. Statt der hellen, runden, ziemlich grossen Kerne k, welche das bisher geschilderte, von der Centralsubstanz entfernter liegende Subcuticularfasergewebe auszeichnen, trifft man hier stets nur bedeutend kleinere, sehr dunkel gefärbte, meist länglich spindelförmige und an beiden Enden oft in lange Fasern ausgezogene Kerne k' (cf. auch Fig. 31 und Fig. 32 die beiden linken Kerne).

Aehnlich wie in der Hirnkapsel ist das Subcuticularfasergewebe in der Umgebung des Bauchmarkes gebaut, wo es ebenfalls, wie anfangs (S. 2) bemerkt, eine namentlich bei *Sthenelais* und *Sigalion* mächtig entwickelte Scheide um die nervösen Elemente bildet. Bei *Sthenelais* (Fig. 78a—d sbef.) erscheint es in derselben Form wie auf der dorsalen Seite des Hirns; feine Fasern treten zu engen Maschen zusammen, in denen allenthalben runde, helle Kerne enthalten sind. Zellbildungen von der im Hirn beschriebener Art (Fig. 24b, sbef. z) kommen nie vor, meist zeigen sich aber die Fasern in der Umgebung der Kerne dichter gedrängt und radienartig ausstrahlend. Die weiten, von starken Fasern gebildeten und von grossen Krümeln erfüllten Maschen, wie sie auf der ventralen Seite des Hirns zu beobachten sind, vermisst man hier ganz. In der nächsten Umgebung der Centralsubstanz wird dieses Subcuticularfasergewebe wieder in derselben Weise modificirt, wie im Hirn, es besteht hier aus sehr dicht gefügten Fasern mit eingestreuten kleinen, spindelförmigen, dunklen Kernen k'. (cf. auch Fig. 23 sbef.)

Ich werde fernerhin den der Centralsubstanz des Hirns und Bauchmarks

zunächst liegenden, die Ganglienzellen umhüllenden, kleinkernigen Abschnitt des Subcuticularfasergewebes als inneres Subcuticularfasergewebe und den nach aussen von ihm gelegenen grosskernigen Theil als äusseres Subcuticularfasergewebe bezeichnen. Letzteres geht allmählig in ersteres über.

*Sigalion* (Fig. 77 sbcf.) stimmt mit *Sthenelais* im Bau des das Bauchmark einhüllenden Subcuticularfasergewebe ziemlich genau überein. Dagegen besteht dasselbe bei *Polynoe* (Fig. 80 a, b sbcf.) und namentlich bei *Aphrodite* (Fig. 22 sbcf.), wo es nur in geringerer Ausbildung auftritt, fast durchweg aus mehr oder weniger ringförmig ziehenden, meist eng verflochtenen Fasern, in denen beinahe ausschliesslich nur die dunklen, kleinen, langgestreckten Kerne k' vorkommen.

Gegen die Leibeshöhle wird die vom Subcuticularfasergewebe sbcf. gebildete Scheide des Bauchmarks von einer homogenen, namentlich bei *Aphrodite* und *Hermione* starken Cuticularschicht abgeschlossen. (Fig. 22 Cu.)

Das Subcuticularfasergewebe in der Umgebung des Bauchmarks wird in der Regel von langen Fortsätzen der Zellen der Subcuticula durchsetzt. (Fig. 77.) Die Zellelemente der Subcuticula sind nämlich bei allen *Aphroditeen* kegelförmige Gebilde, deren breite Basis nach aussen liegt, während ihre innere Spitze in einen Faden ausgezogen ist. Diese Fäden erreichen in der Gegend des Bauchmarks eine sehr bedeutende Länge und Stärke und durchziehen besonders bei *Sigalion* (Fig. 77 sbc.) und *Polynoe* (Fig. 80 sbc.) weithin ventro-dorsal das Subcuticularfasergewebe. Die die beiden Hälften des Bauchmarks trennende mediane Scheidewand wird fast ausschliesslich von den dicken Fortsätzen der Subcuticularzellen gebildet. (Fig. 78 a—d sbc.) Meist bleiben diese Fortsätze ungetheilt und inseriren sich auf der entgegengesetzten (inneren) Seite der Bauchmarksseide an der Cuticularschicht (Fig. 77), bisweilen zerfallen sie aber in feine Fasern, welche in die Fasern des Subcuticularfasergewebes, namentlich des inneren, übergehen. (Fig. 77, 80.)

Auf die vom Hirn und Bauchmark abgehenden Nerven setzt sich stets nur das innere Subcuticularfasergewebe fort. Stets trifft man nur die für dieses charakteristischen, kleinen, dunkel gefärbten, spindelförmigen und an den Enden oft in Fasern auslaufenden Kerne in der Umgebung der in der Subcuticula verlaufenden Nerven. (Fig. 5.)

Nicht selten begegnet man in der Subcuticula in der Nähe der Nerven kleinen runden, dunkel gefärbten Kernen, welche von einem hellen, aussen scharf begrenzten Hofe umgeben sind und den Eindruck von minimalen Ganglienzellen machen. (Fig. 5 ⊙.) Dieselben Gebilde sah ich auch in dem inneren Subcuticularfasergewebe des Hirns neben den spindelförmigen, kleinen Kernen, namentlich häufig und deutlich bei *Polynoe elegans*. (cf. Fig. 11, 12. Hier sind dieselben, um sie trotz der schwachen Vergrösserung zu charakterisiren, ⊙ gezeichnet. Fig. 32 die beiden rechten Kerne.)

Sehr complicirte und höchst bemerkenswerthe Struktur zeigt das Subcuticularfasergewebe in der Umgebung der Nerven der Kopfanhänge, der



Fühler, Palpen und Fühlercirren. Ich muss auf diese Verhältnisse näher eingehen, da die oben als Hirnanhänge bezeichneten Gebilde (Fig. 15—18 sbcf<sup>1</sup>), welche mit den Hirnhörnern Hh (Fig. 17, 18) in Verbindung treten, im engsten Zusammenhang hiermit stehen.

Zum Verständniss ist es nothwendig, ein paar erklärende Worte über die Lage der Fühler, Palpen und Fühlercirren und die Beziehungen ihrer Nerven zum Nervensystem vor auszuschicken. Die folgenden Angaben beziehen sich nur auf *Polynoe elegans*, da hier die Verhältnisse am klarsten liegen und von mir am genauesten untersucht worden sind.

Der Kopflappen\*) trägt fünf langgestreckte Anhänge, drei Fühler und zwei Palpen. Die Fühler, von denen der mittlere, unpaare bedeutend grösser ist als die beiden seitlichen, rücken an ihrem Grunde dicht an einander und inseriren sich an der Vorderfläche des Kopflappens. (Fig. 4.) Ihre Nerven treten vorn in die Hirnkapsel und nach kurzem Verlauf in dem Subcuticularfasergewebe derselben ins Gehirn (Fig. 6, 7, 8 Fp. n, Fu. n).

Die Palpen Pa. entspringen von der Unterseite des Kopflappens. Die Nerven derselben (Pa. n) verbinden sich jederseits mit dem vorderen ventralen Rande des Hirns. (Fig. 6—9.)

Dicht bei den Palpen treten an der Unterseite des Kopflappens jederseits noch zwei Anhänge hervor. Dies sind die Fühlercirren, Ci, welche morphologisch dem ersten Körpersegment angehören. Sie vereinigen sich an ihrer Basis eng mit einander (Fig. 6, 7) und beziehen ihre Nerven aus dem Kommissuralganglion. (Fig. 19. Ci. n. Fig. 14 Ci I + II n.) Kurz vor dem Eintritt in dasselbe verschmelzen jederseits die Nerven der beiden Fühlercirren.

In den Fühlern und Fühlercirren verläuft der Nerv genau in der Mitte, umhüllt von einer weiten Scheide. (Fig. 1.) Diese sbcf<sup>1</sup> wird aus feinen nicht miteinander anastomosirenden Fasern gebildet, welche den Fibrillen des eingeschlossenen Nerven äusserst ähnlich sind und fast nur durch lockereres Gefüge und regellosen Verlauf von diesen sich unterscheiden. Die Scheide tritt durch Fortsätze mit der Subcuticula in Verbindung und erhält so den Nerven in der Mitte der Fühler resp. Fühlercirren frei in der Schwebe. Die Subcuticula sbc. erscheint in den Fühlern und den ihnen vollständig gleichgebauten Fühlercirren (und Rückencirren des übrigen Körpers) eigenthümlich verändert. Sie besteht hier aus einem System feiner, wirr durcheinander ziehender Fäserchen mit eingelagerten, rundlichen, dunkel granulirten Kernen. Ausser diesen finden sich noch dicht unter der Subcuticula Cu ganz platte Kerne, mit denen die Fäserchen in Verbindung treten. Schliesslich trifft man ziemlich zahlreich

\*) Da Ehlers in seinem grossen Werke: „Die Borstenwürmer“ eine sehr genaue Beschreibung und vorzügliche übersichtliche Abbildung des Kopfendes von *Polynoe spinifera*, welche hierin mit *Polynoe elegans* ziemlich genau übereinstimmt, gegeben hat, so habe ich die Wiederholung einer diesbezüglichen Figur für überflüssig gehalten.

kleine Ganglienzellen des ersten Typus, namentlich an den die Nervenscheide mit der Subcuticula verbindenden Fasersträngen. Am Grund der Fühler und Fühlereirren, den sog. Basalstücken derselben, treten die Nerven sammt ihren Scheiden in die Subcuticula ein, welche hier wieder den typischen Bau zeigt und aus kegelförmigen Zellen besteht. (Fig. 4 sbc, Fig. 7 Ci. sbc. Fig. 19. Ci I + II sbc.) Der Nerv des mittleren Fühlers theilt sich im Basalstück in zwei einander gegenüberlaufende kleinere Nerven. (Fig. 4.) Von den Nerven zweigen sich in den Basalstücken Nervenfasern ab, welche allenthalben in der Subcuticula verlaufen begleitet von den feinen, nur schwer von ihnen zu trennenden Subcuticularfasern der Nervenscheide und deren spindelförmigen, dunklen Kernen. (Fig. 4 und 7.)

Die beiden Palpen (Fig. 2) werden je von zwei Nerven n, einem grossen und einem kleinen, durchzogen, welche von der Basis der Palpen bis an die Spitze in der Subcuticula verlaufen, genau einander gegenüber gelagert. Der kleinere Nerv enthält fast in seiner ganzen Länge neben den feinen Nervenfasern stets zwei kolossale Nervenfasern. Aus welchen Ganglienzellen diese stammen, habe ich nicht ermitteln können.

Die Subcuticula ist wieder in den Palpen sehr merkwürdig modificirt. (Fig. 2 u. 3.) Zunächst der Cuticula Cu liegt eine dünne, dunklere, von feinen Körnchen und Fasern gebildete Schicht mit eingestreuten ganz platten Kernen, wie sie auch in der Subcuticula der Fühler und Fühlereirren hier vorkommen. Von dieser Schicht gehen bald in grösseren, bald in kleineren Abständen starke die Subcuticula quer durchziehende Fasern ab. Solche starke Fasern durchsetzen auch allenthalben die Nerven und bilden ausschliesslich die Scheiden der letzteren. Zwischen diesen starken Fasern tritt überall in der Subcuticula ein System sehr feiner nach allen Richtungen ziehender Fäserchen auf, welche theils aus der äussersten, die platten Kerne enthaltenden Schicht hervorkommen, theils von den starken Fasern seitlich sich abzweigen. Sie gleichen genau den die Nervenscheide in den Fühlern und Fühlereirren zusammensetzenden, Nervenfasern sehr ähnlichen Fäserchen und gehen ebensowenig wie diese Anastomosen unter einander ein. Ihnen zahlreich eingelagert sind dunkel granulierte, meist rundliche Kerne. Diese feinen Fäserchen nehmen nach der Basis der Palpen hin an Menge stetig zu, während gleichzeitig die starken, senkrecht die Subcuticula durchsetzenden Fasern immer spärlicher werden. (Fig. 6, 7 Pa. sbc.) Nach Eintritt der Palpenerven in die Hirnkapsel (Fig. 19) verbinden sich schliesslich diese feinen Fäserchen jederseits zu zwei oder drei grösseren Packeten sbcf<sup>I</sup> Pa, welche anfangs in der Umgebung der austretenden Schlundkommissurenwurzeln dicht bei einander liegen, dann aber vereint an der Innenseite des Kommissuralganglions ventral in die Leibeshöhle heraustreten (Fig. 14, sbcf<sup>I</sup>) und so zwei an der Bauchseite des Kopfes lateral hängende Organe von dem in Fig. 15—18 gezeichneten Querschnitte bilden, welche von mir als Hirnanhänge sbcf<sup>I</sup> bezeichnet werden. Die Hirnanhänge sbcf<sup>I</sup> sind also eine Fortsetzung der feinen Fäserchen der Subcuticula der Palpen, welche auch hier wirt

durcheinander laufen, ohne Anastomosen unter einander einzugehen. Die dunklen rundlichen Kerne, welche die Fäserchen in der Subcuticula der Palpen überall begleiten, finden sich in den Hirnanhängen ebenfalls in grosser Menge (Fig. 18), neben ihnen begegnet man wenigen, etwas grösseren, hellen Kernen, wie sie im Subcuticularfasergewebe der Hirnkapsel und der Bauchmarkscheide vorkommen.

Diese Hirnanhänge sbcf<sup>I</sup> stehen aber auch mit den Nervenscheiden der Fühlereirren, welche aus denselben feinen Fäserchen bestehen, im Zusammenhang. Ich erwähnte oben, dass die Nerven der beiden Fühlereirren, ehe sie ins Kommissuralganglion übergehen, sich zu einem einzigen Nerven vereinigen. Kurz vor ihrem Zusammentritt (Fig. 19) verlieren beide Fühlereirrennerven Ci. n ihre weite Scheide, indem die diese bildenden feinen Fäserchen sbcf. Ci im gestreckten Verlauf zu den oben erwähnten Packeten, sbcf<sup>I</sup>. Pa, welche aus der Subcuticula der Palpen hervorgegangen sind, ziehen und mit diesen sich vereinigen.

Die Hirnanhänge werden gegen die Leibeshöhle durch eine feine Cuticularmembran abgeschlossen. (Fig. 18.)

Mit den Hirnanhängen verbinden sich, wie schon oben (S. 4) erwähnt, die von mir als Hirnhörner bezeichneten Hirnthteile Hh, welche an der Basis der Hirnkapsel sich in zwei divergirend auseinanderfahrende und von zahlreichen Ganglienzellen besetzte Nervenzüge theilen. (Fig. 11, 12, 17, 18.)

Diese Ganglienzellen (Fig. 18 gz), welche ausschliesslich dem ersten Typus angehören, gehen allmählich in eine Gruppe von Zellen ep über, welche epithelartig angeordnet sich im vorderen Abschnitt des Hirnanhanges, seiner Innenseite angelagert, finden.

Die ebengeschilderten Verhältnisse traf ich übereinstimmend bei fünf Querschnittsserien von *Polynoe elegans*. Die Bedeutung der Hirnanhänge sowie der mit ihnen in Verbindung tretenden Hirnhörner ist mir vollständig unklar.

In der Litteratur fand ich nirgends ein Organ beschrieben, das mit diesen Gebilden zu vergleichen wäre. Nur bei Pruvot<sup>7)</sup> findet sich eine Angabe, welche entfernt an die Hirnanhänge und ihre Entstehung aus den Subcuticularelementen der Palpen und Fühlereirren erinnert. Er sagt nämlich von *Nephtys Hombergi*: „Les antennes supérieures coniques et médiocrement longues sont placées aux angles supérieurs de la tête. Dépourvus de fibres musculaires et ne présentant aucune cavité, elles sont parcourues selon leur axe, par le nerf antennaire autour duquel tout l'espace libre est rempli par du tissu hypodermal qui ne se borne pas à remplir la cavité de l'organe, mais se prolonge encore au-dessous de sa base en un gros bouton sphérique, qui se trouve placé comme le battant d'une cloche, dans la cavité à parois musculaires, que je viens de signaler. Son rôle est de donner insertion au petit muscle!!! etc.“

1) Pruvot, Recherches anatomiques et morpholog. s. l. syst. nerv. des annél. polych. S. 228. Arch. de zool. exp. 1885.

Auch das Studium der übrigen *Aphroditeen* hat mir keinen Aufschluss gegeben. Die Hirnhörner stimmen, was ihren Bau innerhalb der Hirnkapsel anlangt, bei den meisten Gattungen ziemlich überein mit denen von *Polynoe elegans*. Ueber ihren Verlauf ausserhalb der Hirnkapsel, ob sie sich hier theilen, einen Ganglienzellbesatz erhalten etc., habe ich nichts ermitteln können. Ebensovienig habe ich mit Sicherheit die Hirnanhänge nachzuweisen vermocht. Doch bemerke ich, dass ich diese Verhältnisse bei *Sthenelais*, *Sigalion* und *Aphrodite* nur oberflächlich untersucht habe, da sie ausserhalb des eigentlichen Zweckes dieser Arbeit stehen und mir darum von nur geringem Interesse waren.

Auch die Fasern der Nervenüllen der Fühler, welche denjenigen der Fühlercirren vollständig gleichgebaut sind (Fig. 1), vereinigen sich bei *Polynoe elegans* an der Ursprungsstelle der Fühler und ziehen als einheitlicher von einer Cuticularmembran umgebener Strang (Fig. 7—14 x) an der dorsalen Seite der Hirnkapsel genau in der Mittellinie nach hinten. Am Ende der Hirnkapsel (Fig. 15 x) öffnet sich die Cuticularhülle ventral und das eingeschlossene Gewebe tritt dann ähnlich wie der Hirnanhang in die Leibeshöhle hervor (Fig. 16 x). Diese Verhältnisse lassen sich namentlich auf horizontalen Längsschnitten durch die Hirnkapsel leicht beobachten. Die Nervencheiden der Fühler zeigen also ein gleiches Verhalten wie diejenigen der Fühlercirren. Ob etwas Aehnliches bei den Rückencirren der übrigen Körpersegmente vorkommt, habe ich nicht untersucht.

### Beziehung des Subcuticularfasergewebes zur Subcuticula.

Ich habe das Gewebe in der Umgebung des Gehirns und des Bauchmarkes bisher stets Subcuticularfasergewebe genannt und damit bereits angedeutet, dass es ein Umwandlungsprodukt der Subcuticularzellelemente ist.

Verfolgt man bei *Polynoe elegans* und *Sthenelais* auf einer Querschnittserie die Hirnkapsel, welche ebenso wie die Bauchmarksscheide nur eine Erweiterung der Subcuticula ist, von hinten nach vorn (Fig. 16—6), so erkennt man, dass die typischen, kegelförmigen, mit ihren Spitzen in Fäden ausgezogenen Subcuticularzellen nur im hintersten Abschnitt (Fig. 16, 15) vorhanden sind, nach vorn aber eine vollständige Veränderung erleiden. Im grössten Theile des Gehirns (Fig. 14—6) liegt an ihrer Stelle dicht unter der Cuticula Cu eine fein granulierte, meist bräunlich pigmentierte Schicht sbc mit eingestrenten länglichen Kernen, welche, in ziemlich gleichen Abständen von einander, mit ihrer Längsachse parallel der Oberfläche liegen. Nur ein genau der Medianlinie entsprechender, dorsaler, schwacher Streifen (oberhalb von x) und die äussersten seitlichen Parthien (Fig. 11—14) zeigen noch die unveränderten Subcuticularzellen, welche an den Rändern allmählich in die fein granulierte Schicht übergehen. Die Kerne, welche in dieser Subcuticularschicht des Hirns liegen und offenbar je einer umgewandelten, kegelförmigen Subcuticularzelle entsprechen, stehen mit dem die Hirnkapsel ausfüllenden Subcuticularfasergewebe im engsten Zusammenhang (Fig. 24 a und b), ja einige geben sogar ihre

ursprüngliche Lage dicht unter der Cuticula auf, indem sie zuerst mit ihrer Längsachse eine zur Oberfläche schiefe oder senkrechte Stellung einnehmen (Fig. 24 b) und dann allmählich in die tieferen Schichten einrücken.

Berücksichtigt man ferner die bereits angeführte Beobachtung, dass ein Theil der langen, dicken Fortsätze der kegelförmigen Subcuticularzellen, welche die Bauchmarksscheide durchsetzen (Fig. 77, Fig. 80 sbc), sich spaltet und durch seine Theiläste in die Fasern der Bauchmarksscheide übergeht, und dass das Subcuticularfasergewebe im Bauchmark nach aussen eine Cuticularmembran abscheidet, so scheint mir bewiesen, dass das Subcuticularfasergewebe im Hirn und Bauchmark trotz seiner grossen Complication nur eine Differenzirung der Subcuticularzellen ist.

Eine zweite Modification der Subcuticula tritt uns in den Fühlern, Fühlercirren und Palpen entgegen. Dass auch hier die die Nerven einhüllenden Fasern, aus denen auch die Hirnanhänge sbcf<sup>1</sup> (Fig. 15—18) und x (Fig. 7—16) hervorgehen, nur Subcuticularelemente sind, geht aus der gegebenen Beschreibung und den entsprechenden Figuren (Fig. 1, 2, 3) deutlich hervor.

Pruvot<sup>1)</sup> beschreibt in der Kopfhöhle von *Nephtlys Hombergi* ein Gewebe, welches in seinem Bau dem von mir geschilderten Subcuticularfasergewebe der Hirnkapsel der *Aphroditeen* sehr gleicht: „Au dessus la cavité céphalique, de plus en plus réduite par l'aplatissement de la tête, présente dans sa partie moyenne un corps blanc, trapézoïde, aplati, en connexion intime avec les téguments par toute sa face ventrale et son bord supérieur; par contre, sa face dorsale est libre de toute adhérence ainsi que son bord inférieur, qui est légèrement concave et se confond par ses angles avec le tissu qui entoure les connectifs. Sa couleur, sa forme, sa position lui donnent à première vue l'apparence d'un ganglion cérébroïde, illusion augmentée encore par la membrane connective qui le limite sur les côtés, donne insertion à des muscles et simule assez bien un névrilème. Mais des coupes faites en divers sens à travers sa masse la montrent constituée exclusivement par un stroma de fibres connectives qui prennent naissance sur la membrane d'enveloppe dont je viens de parler pour rayonner de là en se croisant en tous sens. Ces mailles du réseau ainsi formé sont remplies d'une substance d'aspect assez homogène et semée de noyaux allongés. On n'y rencontre pas des cellules nerveuses ni la substance ponctuée, qui ne fait jamais défaut aux ganglions des Annélides. Aucun nerf n'émerge de cette masse; elle n'est en relation de continuité ni avec les connectifs ni avec le cerveau. Je ne puis la regarder que comme une dépendance de l'hypoderme de la face ventrale de la tête dont elle présente absolument la structure. Partout, en effet, l'hypoderme se montre au-dessous de la cuticule comme une membrane traversée de nombreuses fibres connectives très fines, ondulées et anastomosées. Près de la face cuticulaire se trouve une rangée unique de noyaux ovoïdes, orientés parallèlement et serrés les

<sup>1)</sup> l. c.

uns contre les autres, entourés chacun d'un cône de matière cellulaire qui se prolonge en pointe ondulée, dans l'épaisseur de l'hypoderme tandis que sa partie basilaire, appliquée contre la cuticule, est remplie de granulations régulières. Mais partout où l'hypoderme s'épaissit à mesure qu'on s'éloigne de la cuticule, les noyaux perdent leur orientation régulière, la substance granuleuse qui les entoure disparaît et l'aspect devient identique à celui du corps qui nous occupe. De chaque côté de celui-ci s'insèrent sur sa membrane d'enveloppe deux couches de faisceaux musculaires etc." Einen Zusammenhang dieses Gewebes mit dem Hirn beobachtete er also nicht. Das Hirn besteht nach ihm ebenso wie das Bauchmark aus einer äusseren oder corticalen Substanz, welche dem von mir geschilderten maschigen Subcuticularfasergewebe entspricht, und einer inneren Substanz, unter welcher er die Ganglienzellschicht und die nervöse Centralsubstanz versteht. Ausser diesen Theilen unterscheidet er am Hirn und Bauchmark ein Neurilemm, welches am Aussenrande der corticalen Substanz liegt und nach seiner Beschreibung und der vom Bauchmark von *Nephtys Hombergi* gelieferten Abbildung zu schliessen der Cuticularmembran identisch ist, die ich als Abscheidungsprodukt des Subcuticularfasergewebes im Bauchmark beobachtet habe. Im Hirn der *Aphroditeen* fand ich keine Bildung, die seinem Neurilemm gleichkommen würde. Das Neurilemm sah er stellenweise unterbrochen; an diesen Lücken trat dann stets das Hirn durch die corticale Substanz mit der Subcuticula in engsten Zusammenhang. Ueber diese Verhältnisse sagt er von *Nephtys Hombergi*: „la masse cérébroïde est entourée de toutes parts par un névrilème anhiste, à l'exception de la partie supérieure de sa face dorsale par où elle est en contact directe avec l'hypoderme; elle est constituée par deux substances, une interne et une externe, très différentes d'aspect. La substance externe ou corticale se montre comme un réseau à mailles irrégulières de fibres d'un diamètre très appréciable, et qui paraissent avoir leur point d'origine sur le névrilème; elles ne sont en connexion directe avec aucun des éléments nerveux fondamentaux, et la substance qu'elles constituent serait destinée à jouer plutôt un rôle de soutien et de protection, tant pour les cellules nerveuses qu'elle renferme que pour la substance centrale qu'elle enveloppe complètement," und von der *Eunicee Hyalinoecia tubicola* (Mull): „Si la face ventrale du cerveau est nettement séparée des parties voisines par un névrilème épais, il n'en est pas de même de la face dorsale; elle est appliquée étroitement contre les téguments cephaliques dorsaux dans toute leur étendue et, comme l'a déjà signalé M. Jourdan, chez une autre espèce, il est impossible d'établir entre eux une ligne de démarcation, d'autant mieux que les cellules nerveux deviennent de plus en plus rares et disparaissent progressivement vers la périphérie. Il y a là un mélange intime des éléments de l'hypoderme et de ceux de la substance corticale du cerveau traversés par un grand nombre de fibres conjonctives entre-croisées dans tous les sens et qui se réunissent plus profondément pour constituer un revêtement feutré tant aux amas

cellulaires qu'aux différentes parties de la substance centrale, mais sans pénétrer dans l'épaisseur de cette dernière.“ Auch im Hirn der *Nephtydiën* und *Euniceen* ist also die corticale Substanz, welche dem die Hirnkapsel der *Aphroditeen* ausfüllenden Subcuticularfasergewebe entspricht, gleich diesem ein Umwandlungsproduct der Subcuticula und nach der Pruvot'schen Beschreibung höchst wahrscheinlich identisch dem von ihm als corps blanc, trapezoide, aplati beschriebenen Gewebe, mit welchem sie, obwohl Pruvot das nicht beobachten konnte, sicherlich im Zusammenhang stehen wird.

Die corticale Substanz soll nach Pruvot bei den *Euniceen* von Bindegewebsfasern durchzogen werden. Ein Bindegewebe findet sich als selbstständiges Gewebe nach meinen Erfahrungen bei den *Aphroditeen* und wahrscheinlich allen *Polychaeten* in der Subcuticula und ihren Erweiterungen, der Hirnkapsel und der Bauchmarksscheide, nicht; alle faserigen Elemente, die man hier trifft, sind entweder die direkten langen Fortsätze der kegelförmigen Subcuticularzellen oder gehören dem Subcuticularfasergewebe an.

Auch Jourdan<sup>1)</sup> beschreibt bei *Eunice Harassii* eine sehr enge Verbindung der Subcuticularelemente mit dem Hirn: „Le cerveau de l'*Eunice Harassii* se compose essentiellement d'une masse centrale de substance ponctée, surmontée par une couche épaisse de cellules nerveuses, désignée par Ehlers sous le nom de couche nucléaire. Au-dessus de cette zone nucléaire et immédiatement au dessous de la cuticule, on aperçoit des éléments épithéliaux en forme de cônes, à sommets dirigés vers la face profonde des téguments. Les pieds de ces cellules hypodermiques, au lieu de se terminer sur une basale, comme c'est le cas pour les téguments du reste du corps, se transforment et se prolongent ici en autant de fils rigides qui pénètrent dans la couche nucléaire, en se groupant en plus ou moins grand nombre de manière à constituer des sortes de piliers allant de la cuticule à la masse de substance ponctuée. Le protoplasma de ces cellules hypodermiques est très réduit; leurs noyaux ont un aspect fusiforme caractéristique. Les prolongements basilaires se présentent comme des fils rigides, à aspect vitreux, à cassure nette. Réunies en faisceaux ces fibres hypodermiques se colorent mal par le carmin et par l'hématoxyline; mais elles prennent sous l'influence de l'éosine hématoxylique, la coloration gris perle caractéristique des cuticules et des basales de l'hypoderme des Amélidees. Il est impossible de suivre un de ces filaments depuis la cellule hypodermique à laquelle il appartient jusqu'à la solution ponctuée; ils se perdent dans la couche nucléaire et s'y confondent intimement avec d'autres fibrilles présentant des caractères histologiques semblables, mais ayant une

1) Jourdan, Cerveau de l'*Eunice Harassii* et ses rapports avec l'hypoderme. Compt. rend. de l'Acad. des sc. de Paris 1881 p. 1292.

autre origine.“ Diese „d'autres fibrilles,“ welche sich mit den fadenförmigen Fortsätzen der Subcuticularzellen innig verbinden, sind die Fortsätze von kleinen Nervenzellen, aus welchen nach ihm die Körnerschicht besteht. Die Ausläufer der Subcuticularzellen mischen sich also mit nervösen Fasern, von denen sie, wie Jourdan wiederholt hervorhebt, in ihrem histologischen Verhalten durchaus nicht zu trennen sind.

Ehlers<sup>1)</sup>, welcher ebenfalls das Hirn von *Eunice Harassii* sehr genau untersucht hat, ist sich über die Natur des die Körnerschicht umgebenden Gewebes nicht klar geworden und hält sie möglicherweise für nervös. Er sagt: „Zwischen dieser Kernlage und der Chitinhaut des Kopflappens liegt eine Gewebsmasse, von der ich nicht sicher bin, ob sie nervös ist. Ich fand die Lage der Kerne nach aussen nicht scharf abgegrenzt, sondern auf ihr eine dichtfasrige Masse. Die Fasern dieses Gewebes stiegen von der Kernschicht senkrecht auf gegen die Innenfläche der Kopflappenhaut; sie schienen zwischen den Kernen hervorzutreten, und gewannen, in dichteren Massen vereinigt, ein regelmässig streifiges Aussehen, wohl auch als seien die Fasern zu einzelnen stiel förmigen Bündeln zusammengefasst; unter der Innenfläche der Kopflappenhaut scheinen diese Bündel dann gerade abgestutzt zu enden. Dies Gewebe auf der Oberfläche des Hirns kommt in ähnlicher Weise unter der Haut der Palpen und Fühler vor und ist allem Anscheine nach, an die nervöse Substanz gebunden; ob es selbst aber zum Nervengewebe gehört, oder in die Klasse der bindegewebigen Stoffe, und eine Umhüllungshaut bildet, kann ich nicht entscheiden.“

Auch Spengel<sup>2)</sup> macht wiederholt auf den engen Zusammenhang der nervösen Elemente des Hirns und der Subcuticula aufmerksam.

Haller<sup>3)</sup> sah bei den *Polynoiden* und *Nereiden* ebenfalls das von mir beschriebene Subcuticularfasergewebe in der Umgebung des Hirns und beschreibt es als ein kernhaltiges Bindegewebsnetz, das weder durch ammoniakalisches Karmin noch durch Pikrokarmine sich färbt und gleich dem Glianetze der Vertebraten verhornt ist. Einen Zusammenhang mit der Subcuticula giebt er nicht an.

### Beziehung des Subcuticularfasergewebes zu der nervösen Centralsubstanz und den Ganglienzellen.

Haller<sup>3)</sup> behauptet, dass die Centralsubstanz des Gehirns bei den *Polychaeten* ähnlich wie bei den Wirbelthieren neben dem nervösen Netz auch ein sehr ausgebildetes bindegewebiges enthalte. Das kann ich nicht bestätigen. Es ziehen zwar im **Hirn** und **Bauchmark** (Fig. 22 und 23)

1) Die Borstenwürmer.

2) l. c.

3) Ueber die sogenannte Leydig'sche Punktsubstanz im Centralnervensystem. Morph. Jahrb. 1886.



Subenticularfasern theils in Begleitung der Ganglienzellfortsätze (cf. oben S. 35, 36) theils unabhängig von diesen allenthalben in die nervöse Centralsubstanz hinein, sie endigen aber in dieser entweder nach kürzerem Verlauf blind oder treten die Centralsubstanz quer durchsetzend aus dieser am entgegengesetzten Rande des Bauchmarkes wieder heraus. Niemals aber verbinden sie sich innerhalb der Centralsubstanz zu einem Netz, wie ich mich namentlich deutlich bei *Sthenelais* überzeugen konnte, wo sich die Subenticularfasern nach Sublimatbehandlung stets durch dunklere Färbung von den centralen nervösen Fibrillen scharf abhoben.

Die in die Centralsubstanz eintretenden Subenticularfasern werden oft von den kleinen, dunklen, länglichen Kernen begleitet, welche für das innere Subenticularfasergewebe charakteristisch sind (Fig. 22). Diese finden sich namentlich häufig in den Subenticularfaserhüllen der dicken Fortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus und besonders der kolossalen Nervenfasern (Fig. 70, 71). Bisweilen trifft man in der Centralsubstanz aber auch Kerne, in deren Nähe sich keine Subenticularfasern nachweisen lassen.

Claparède<sup>1)</sup> beobachtete bei den *Polychaeten* in der Punktsubstanz des Bauchstranges ebenfalls stets Kerne in grosser Zahl, schliesst aber von diesen auf ein centrales Bindegewebsnetz.

Das von dem Hirn und Bauchmark Gesagte gilt in gleicher Weise auch von den **Nerven**. Auch in diesen (Fig. 81, 82, n) treten oft von der Subenticularfaserhülle Fortsätze nach innen ab, in deren Gefolge meist die dunklen Kerne sich wieder zeigen. Stets endigen aber auch hier die Subenticularfasern blind, niemals vereinigen sie sich zu einem Netze, wie es Claparède<sup>2)</sup> für die Nerven des Regenwurm angiebt oder zu Längsseidewänden, die Schultze<sup>3)</sup>, ähnlich wie sie Hermann (cf. oben Seite 12) beim Blutegel beschreibt, auch beim Regenwurm beobachtet haben will. Dass auch Pruvot ein centrales Bindegewebsnetz nicht beobachtete, geht aus den oben citirten Stellen hervor (cf. namentlich das Ende des *Hyalinoecia* betreff. Citates. S. 67.). Jourdan<sup>4)</sup> hält es bei dem vollständig gleichen histologischen Charakter der bis an die Centralsubstanz des Hirns vordringenden Subenticularzellausläufer und der Nervenfibrillen für ein Ding der Unmöglichkeit diese Frage zu entscheiden. (cf. S. 68.)

Ich machte oben (Seite 28—30) bereits auf den innigen Zusammenhang der **Ganglienzellen**, namentlich des zweiten Typus, mit der Subenticularfaserhülle aufmerksam, indem ich zeigte, dass der Rand der Ganglienzelle allenthalben von stärkeren, dunklen Fibrillen durchsetzt wird, welche aus den feinkörnigen Fibrillen des Mitoms hervorgehen (Fig. 35, 36, 36a) und in die

1) Claparède, recherches sur la structure des Annélides sédentaires.

2) Claparède, histologische Untersuchungen über den Regenwurm.

3) Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenlemente bei Wirbellosen.

4) l. c.

Subcuticularfaserhülle übertreten. Dieses Verhältniss richtig zu deuten ist sehr schwierig. Denn bei der grossen Aehnlichkeit, welche die austretenden Fibrillen durch ihre dunklere Färbung und bedeutendere Stärke mit den Fasern der Hülle erlangen und der daraus entstehenden Unmöglichkeit eine der Fibrillen zwischen den Fasern der Hülle weit zu verfolgen, muss es unentschieden bleiben, ob die austretenden Fibrillen Nervenfibrillen sind, welche über die Subcuticularfaserhülle hinausgehen und eine Verbindung der Ganglienzellen herstellen — es würde dies dann der einzige Zusammenhang der Ganglienzellen mit einander sein, da die aus ihren Fortsätzen hervorgehenden Fibrillen der Centralsubstanz nicht unter sich anastomosiren — oder ob eine organische Verbindung der nervösen Fibrillen der Ganglienzellen mit den Subcuticularfasern der Hülle besteht, was in Anbetracht des engen Zusammenhanges des Subcuticularfasergewebes mit der Subcuticula nicht ganz widersinnig erscheinen dürfte. Möglicherweise ist auch ein Theil der fraglichen Fasern auf eintretende, in der Ganglienzelle blind endigende Fortsätze der Subcuticularfaserhülle zu beziehen, welche den meist grossen Ganglienzellen zur Stütze dienen. In diesem Sinne sind sicherlich die namentlich bei *Aphrodite* sehr deutlich auftretenden Begrenzungsfasern der hellen Inseln des Paramitoms zu deuten (cf. oben Seite 30 und Fig. 57—62).

In der Litteratur finden sich vielfach Angaben über den engen Zusammenhang der Ganglienzellen mit dem umliegenden Gewebe, welcher sehr verschieden gedeutet wird. So sagt Leydig in seiner letzten, grösseren Arbeit<sup>1)</sup> über die Zellen der peripheren Ganglien bei den Wirbellosen: „Löst sich der Ganglienkörper nur etwas von der Kapselwand ab, so tritt eine Erscheinung auf, die in der obschwebenden Frage von grosser Bedeutung ist. In dem Hohlraum nämlich, der zwischen dem Ganglienkörper und der Wand entsteht, spannen sich Fäden hin, durch welche das Protoplasma der Matrixzellen<sup>\*)</sup>, genauer deren Spongoplasma mit dem Schwammwerke der Ganglienzelle sich verbindet. Dieser Zusammenhang ist bei achtsamem Zusehen mit Sicherheit wahrzunehmen.“ Die höchst merkwürdige Auffassung, welche Leydig über dieses Verhältniss hat, übergehe ich. Ich stimme mit den diesbezüglichen Auseinandersetzungen Hallers<sup>2)</sup> vollständig überein.

Besonders bei den Wirbelthieren sind bekanntermassen die Ansichten über die Natur der feinen Fortsätze der centralen Ganglienzellen und der feinkörnigen Masse in der grauen Substanz sehr getheilt, was Leydig in der eben erwähnten Arbeit richtig in die Worte zusammenfasst: „Dem einen Histologen ist die fragliche Masse eine nervöse Bildung, dem anderen Bindesubstanz, dem dritten eine Masse von indifferenten Stromanatur. Von mancher Seite wird zugegeben, dass die feinkörnige Substanz des Hirns die Endigung der Plasmafortsätze der Ganglienzellen wenigstens aufnehme. Ein anderer lässt solches nicht gelten,

\*) welche die Kapselwand nach Leydig bilden sollen.

1) Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

2) Untersuchungen über marine *Elipidoglossen*.

sondern behauptet die Masse sei physikalisch und chemisch von den Protoplasmafortsätzen der Ganglienzellen und vom Nervengewebe überhaupt verschieden, sie sei eine Zwischensubstanz des Nervengewebes.“ Während nach Gerlach <sup>1)</sup> die graue Substanz des Rückenmarkes zum wesentlichsten Theil aus feinsten Verästelungen von Ganglienzellfortsätzen, also aus feinsten nervösen Fibrillen bestehen, halten Stricker und Unger die nervöse Natur dieser Fäserchen für sehr zweifelhaft und durchaus nicht bewiesen, indem sie bemerken: „Wenn wir indessen objektiv zu Werke gehen und historisch darthun wollen, was Gerlach entdeckt hat, so müssen wir sagen, dass er ein Netz von Fäden entdeckt hat, die sich bis an die Ganglienzellen heran verfolgen lassen, ein Netz, welches, anders gesprochen, aus Fortsätzen von Ganglienzellen gebildet wird. Ob dieses Netz wirklich ein Nervenetz sei, hat Gerlach nicht erwiesen.“ Sie kommen zu dem Resultate, dass die Ganglienzellen der Grosshirnrinde und ihre Achseneylinderfortsätze Ausläufer tragen, welche kontinuierlich in ein Netzwerk von Binde-Substanzen übergehen. In seinen Vorlesungen über allgemeine und experimentelle Pathologie sagt Stricker: „Trotzdem das Netz seiner Hauptmasse nach zu den Binde-Substanzen zu zählen ist, können einzelne Fäden desselben dennoch leiten. Mit anderen Worten: Während die Hauptmasse des Netzes auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen bleibt und niemals oder nur in abnormen Fällen Nervenleiter aus sich heraus entwickelt, könnten einzelne Fäden des Netzes dennoch Nervenbahnen sein\*.“

Eine wesentlich abweichende Anschauung vertritt Golgi <sup>2)</sup>. Nach ihm haben die centralen Ganglienzellen der Wirbelthiere stets nur einen einzigen nervösen Fortsatz, den Achseneylinder der Autoren, sie sind vom physiologischen Standpunkte aus sämmtlich unipolar. Die feinen protoplasmatischen Fortsätze, welche in sehr wechselnder Zahl von den Ganglienzellen abgehen, nehmen nach Golgi keinen Antheil an der Bildung der Nervenfasern; sie treten vielmehr in Verbindung mit Bindegewebszellen und mit den Wänden der Gefässe, sie dienen der Ernährung, ihre eigentliche Funktion besteht darin das ernährende Plasma der Blutgefässe und der Bindegewebszellen den Nervelementen zuzuführen. Eine ähnliche Meinung hat in jüngster Zeit Nansen <sup>3)</sup> ausgesprochen, auch nach ihm dient ein Theil der Fortsätze einer Ganglienzelle lediglich der Ernährung.

Walter <sup>4)</sup> schliesst seine Arbeit mit den Worten: „Zum Schlusse

\*) Die Stricker'sche und Unger'sche Auffassung ist von mir aus Haller „Untersuchungen über marine *Rhipidoglossen*“ (S. 353, 354) citirt worden.

1) l. c.

2) l. c.

3) Nansen, Bidrag til Mysostomernes anatomici og histologi. Bergen 1885.  
Foreløbig Meddelelse om Undersøgelser over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Aseidierne samt hos *Myxine glutinosa*.  
Bergens Museums Aarsberetning for 1885.

4) Walter, Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1863.

bemerke ich noch, dass ich manchmal an den grossen unipolaren Zellen, und zwar an ihrem der Ursprungsstelle des Fortsatzes entgegengesetzten Ende feinste Fasern mit Kerngebilden anhängen sah, wodurch diese Zellen grosse Aehnlichkeit mit den Zellen des Kleinhirns höherer Wirbelthiere gewannen. Gehören dieselben einem die Nervencentren durchflechtenden Bindegewebe an, oder sollten sich bei passenderen Reagentien diese scheinbar unipolaren Nervenzellen ebenfalls als grosse multipolare Zellen erweisen, deren einer Fortsatz breit und feststehend, die anderen dagegen zart und leicht zerreissbar sind?“

(Claparède<sup>1)</sup>) bezeichnet beim Regenwurm die Zwischensubstanz der Ganglienzellen als eine der Virchowsche vergleichbare Stützsubstanz, hebt aber hervor, dass dieselbe stellenweise sehr grosse Aehnlichkeit mit den Nervenfibrillen der Centralsubstanz zeigen. „Auffallend ist, dass die Ganglienzellen in ein Stroma von Fäserchen mit dazwischenliegenden Bindegewebskörperchen eingestreut sind und dass diese Fäserchen sich um jede Zelle herum zu einer Art Kapsel anordnen. Diese Fäserchen vermag ich aber nicht von denjenigen der centralen, fibrillären Punktsubstanz zu unterscheiden, auch scheinen sie in dieselben unmittelbar überzugehen.“

Solbrig hält die allenthalben von den unipolaren Ganglienzellen der *Gastropoden* abtretenden feinsten Fibrillen ohne weiteres für Nervenfibrillen.

Auch die dritte der von mir oben als möglich hingestellten drei Auffassungen, wonach die Subcuticularfasern zur Stütze in die Ganglienzellen eindringen, steht nicht einzig da. Fritsch<sup>2)</sup> fand nämlich im Gehirn von *Lophius piscatorius* riesenhafte Ganglienzellen tief durchsetzt von Blutgefässen, welche seiner Ansicht theils zur Ernährung theils zur Stütze der grossen Ganglienzellen dienen. Er lässt sich in theilweiser Uebereinstimmung mit meinen Beobachtungen an den grossen Ganglienzellen des zweiten Typus bei den *Aphroditeen* über diese Verhältnisse folgendermassen aus: „Die innige Beziehung der Blut- und Lymphgefässe zu dem Complex der Ganglienzellen erfüllt hier offenbar eine doppelte Funktion: Zunächst dient sie der Zufuhr ernährender Säfte zu dem Organ und bringt das Blut bis tief hinein in die mächtigen Protoplasmakörper, dann aber fixirt sie auch die Zellen in ihrer relativen Lage, weil die Gefässnetze sie halten, als wären sie an Fäden aufgereiht. Beim Schneiden dieses schwammigen Gewebes von bindegewebigem Charakter zerreißen die Stränge sehr leicht, und mit ihnen weichen sofort die Ganglienzellen aus ihrer Stellung; trotz aller Vorsicht findet man daher die feinen Protoplasmafortsätze der Zellen fast regelmässig abgerissen, so dass über den Verbleib derselben nichts ermittelt werden konnte.“

1) l. c.

2) Fritsch, Ueber einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius*. Arch. f. mikr. Anat. 1886.

## Resultate.

1. Alle Theile des Nervensystems (Hirn, Bauchmark, Nerven) bestehen aus zwei Substanzen, einer inneren, eigentlich nervösen Substanz, und einer äusseren, die Stelle eines Bindegewebes vertretenden Hüllsubstanz.

2. Die äussere Hüllsubstanz, von mir Subcuticularfasergewebe genannt, ist eine fasrig-maschige Umwandlung der Subcuticula und bleibt mit dieser meistentheils im engsten Zusammenhang. Sie zeigt in den einzelnen Theilen des Nervensystems verschiedene, meist sehr complicirte Struktur.

3. Die innere nervöse Substanz zerfällt in eine Rinde von Ganglienzellen, welche den Maschen des Subcuticularfasergewebes eingebettet liegen, und in eine von dieser umschlossene, von den Fortsätzen der Ganglienzellen gebildete Centralsubstanz.

4. Die Ganglienzellen sind sämmtlich unipolar und membranlos. Sie erscheinen namentlich in zwei verschiedenen Formen. Die einen (Ganglienzellen des ersten Typus) sind klein, hell, birnförmig und packetweise eng bei einander gelagert; ihr Kern enthält stets viele gleichgrosse Kernkörperchen. Die anderen (Ganglienzellen des zweiten Typus) sind gross, sehr dunkel granulirt, rundlich und liegen stets isolirt; ihr feingranulirter Kern zeigt stets nur ein grosses, stark lichtbrechendes Kernkörperchen (oder zwei von verschiedenem Charakter, cf. Seite 25, Fig. 44—47). Unter ihnen finden sich Ganglienzellen von enormer Grösse. Beide Ganglienzelltypen sind durch Uebergangszellformen mit einander verbunden.

5. Der Zelleib der Ganglienzellen besteht aus zwei verschiedenen Substanzen, einer körnig fibrillären, dem Mitom, und einer scheinbar homogenen Zwischensubstanz, dem Paramitom. Letzteres kommt stellenweise zu stärkerer Ausbildung und erscheint dann in den Zellen in der Form von hellen, scharf begrenzten Inseln. Der Nervenfortsatz der Ganglienzelle geht in den meisten Fällen fast ausschliesslich aus dem Mitom, bisweilen aber auch aus dem Paramitom hervor (Fig. 59, 60, 67).

6. Die nervöse Centralsubstanz des Hirns, Bauchmarks und der Nerven wird aus feinen, nicht mit einander anastomosirenden Fibrillen von punktförmigem Querschnitt gebildet, welche im Hirn regellos durch einander ziehen, während sie im Bauchmark und noch ausschliesslicher in den Nerven längs verlaufen. Die Centralsubstanz des Hirns, des Bauchmarks und der Nerven wird nur spärlich von Fortsätzen der Subcuticularfaserhülle durchsetzt. In den Nerven treten die Fibrillen nicht zu höheren Einheiten (Nervenfasern) durch Aggregirung zusammen.

7. Die zarten Fortsätze der kleinen Ganglienzellen des ersten Typus gehen direkt, die dicken Fortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus durch pinselförmige Auflösung in die feinen Fibrillen der nervösen Centralsubstanz über.

8. Die Länge der Ganglienzellfortsätze, ehe sie fibrillär zerfallen, ist eine sehr verschiedene, sie scheint in gewissem Verhältniss zur Grösse der zugehörigen Zellen zu stehen. Die Fortsätze der meisten Ganglienzellen lösen sich in demselben Segmente in die Centralsubstanz auf, die Fortsätze gewisser kolossaler Ganglienzellen erreichen aber eine ungeheure Länge. Sie (von mir als kolossale Nervenfasern bezeichnet) durchziehen theils das Centralnervensystem (Hirn und Bauchmark) seiner ganzen Länge nach (die einen von vorn nach hinten, die anderen von hinten nach vorn) oder nur bestimmte grosse Abschnitte desselben, theils treten sie seitlich mit den Nerven ab und ziehen zur Peripherie. (Fig. 87, 88, 89.)

9. Die kolossalen Nervenfasern bestehen aus dem Achsencylinder, dem Fortsatze der kolossalen Ganglienzelle, und einer vom Subcuticularfasergewebe gebildeten Scheide. Bei den im Bauchmark längs verlaufenden kolossalen Nervenfasern, (den Neuralkanälen, Achsenkanälen, riesigen dunkelrandigen Nervenfasern, tubes géants, fibres tubulaires gigantesques etc. der Antoren) kommt stets innerhalb der Scheide in der Umgebung des Achsencylinders ein weiter (bei manchen ganz enorm grosser) Hohlraum zur Ausbildung. Dieser wird alleenthalben von feinen Fibrillen durchzogen, welche sich seitlich vom Achsencylinder abzweigen, in die Subcuticularfaserhülle eindringen und möglicher Weise eine Verbindung des Achsencylinders der kolossalen Nervenfasern mit den Fibrillen der Centralsubstanz herstellen.

Cf. Seite 51, 52 erstens bis fünftens, Seite 54 das gesperrt Gedruckte.

10. In den kolossalen Nervenfasern und der nervösen Centralsubstanz des Bauchmarkes finden sich höchst auffallend gebaute, entfernt an multipolare Ganglienzellen erinnernde, runde, kleine (von der Grösse der kleinsten Ganglienzellen) Gebilde in beschränkter Zahl. Von ihnen gehen in wechselnder Menge (meist 3—4) feine Fibrillen ab, welche in der Centralsubstanz den nervösen Fibrillen derselben sich unterschiedslos beimischen, in den kolossalen Nervenfasern gleich den vom Achsencylinder sich seitlich abzweigenden Fibrillen den weiten Hohlraum durchziehen. Durch diese merkwürdigen Nervelemente wird wahrscheinlich ein zweiter Zusammenhang bestimmter Art zwischen dem Achsencylinder der kolossalen Nervenfasern und der nervösen Centralsubstanz vermittelt. (Fig. 84a—d.)

11. Die Fortsätze der peripheren Ganglienzellen zeigen den Nerven gegenüber dasselbe Verhalten wie die Fortsätze der centralen Ganglienzellen dem Hirn und Bauchmark gegenüber.

## Bedeutung der Buchstaben.

- Au, au. Auge, Au. n. au. n. Augennerv, aul. Augenlinse.
- a, b, c, d, e, f, kolossale das Nervensystem von vorn nach hinten durchziehende Nervenfasern von *Sthenelais*. a' c' die entsprechenden kolossalen Nervenfasern von *Sigalion*. a'' c'' die entsprechenden kolossalen Nervenfasern von *Polynoe elegans*.
- A, B, C, D, E, F die kolossalen Ganglienzellen, deren Fortsätze a, b, c, d, e, f sind (*Sthenelais*).
- Ci. Fühlereirre des ersten Segmentes, welche an der Bauchseite des Kopfklappens entspringt und gemeinsam mit den Palpen (Pa) nach vorn gerichtet ist.
- Ci. n. Nerv, Ci. sbc. Subcuticula, Ci. lm. Längsmuskulatur der Fühlereirre.
- Com. Schlundkommissuren.
- Com. gl. Commissuralganglion.
- Comw. O. obere Schlundkommissurenwurzel, welche aus dem oberen Hirnganglion entspringt.
- Comw. u. untere Schlundkommissurenwurzel, welche aus dem unteren Hirnganglion entspringt.
- Cu. Cuticula.
- ep. Epithelartige Zellen an der Innenseite des Hirnanhanges sbef<sup>I</sup>.
- fk. körnig fibrilläre Substanz (Mitom) im Zelleibe der Ganglienzellen.
- Fp. Paariger Fühler. Fp. n. sein Nerv.
- Fu. Unpaariger Fühler. Fu. n. sein Nerv.
- g. kolossale, das Nervensystem von hinten nach vorn durchziehende, dorsal dem Bauchmark aufliegende Nervenfasern (*Sthenelais*).
- G. die kolossalen Ganglienzellen, deren Fortsatz g ist.
- gz. Ganglienzellen, gz<sup>I</sup> des ersten Typus, gz<sup>II</sup> des zweiten Typus.
- h. aus dem Nervensystem heraustretende und zur Peripherie ziehende kolossale Nervenfasern von *Sthenelais*. h' die entsprechenden kolossalen Nervenfasern von *Polynoe elegans*. h'' die entsprechenden kolossalen Nervenfasern von *Aphrodite*.
- II. die zugehörige kolossale Ganglienzelle von *Sthenelais*. II' von *Polynoe elegans*.
- Hgl. o. oberes Hirnganglion.
- Hgl. u. unteres Hirnganglion.
- Hh. der als Hirnhörner bezeichnete Hirntheil.
- hp. die Nervenkerne des hutpilzförmigen Hirnthheiles.
- hp'. die nervöse Centralsubstanz des hutpilzförmigen Hirnthheiles.
- h. S. homogen erscheinende Substanz im Zelleibe der Ganglienzellen (Paramitom).
- k. die hellen, runden, grossen Kerne des äusseren Subcuticularfasergewebes sbef.
- k'. die dunklen, spindelförmigen, kleinen Kerne des inneren Subcuticularfasergewebes sbef.
- lm. Längsmuskulatur.
- Lw. Leibeswand der ersten Körpersegmente.
- m. Muskel.
- n. Nerv, aus feinen Fibrillen von punktförmigem Querschnitt bestehend.
- n. Com. qu. nervöse Querkommissuren zwischen den beiden Strängen des Bauchmarkes.

- n. Cs. nervose Centralsubstanz im Inneren des Hirns und Bauchmarkes.  
 nf. starker Nervenfortsatz der Ganglienzellen des zweiten Typus, der sich noch nicht fibrillär aufgelöst hat.  
 nf. gz<sup>I</sup>. die zarten, bündelweise in die Centralsubstanz eintretenden Nervenfortsätze der Ganglienzellen des ersten Typus.  
 Pa. Palpe. Pa. n. Nörv, Pa. lm. Längsmuskulatur, Pa. sbc. Subcuticula der Palpen.  
 rm. Ringmuskulatur.  
 sbc. Subcuticula.  
 sbef. Subcuticularfasergewebe, Hüllgewebe der Nerven Elemente, welches eine Umwandlung der Subcuticula ist.  
 sbef'. Subcuticularfasergewebe, welches aus der Subcuticula der Palpen und Fühlereirren entstanden ist und an der Basis der letzteren an der Bauchseite des Kopflappens jederseits als sonderbaren Anhang (von mir als Hirnanhang bezeichnet) in die Leibeshöhle hineintritt.  
 sbcfz. Zellähnliche Bildungen in dem Subcuticularfasergewebe des Gehirns.  
 sbcz. die Zellen der Subcuticula.  
 Schl. Schlund.  
 Schl<sup>n</sup>. Schlundnerv in der Leibeshöhle der ersten Körpersegmente vor seinem Eintritt in den Schlund.  
 Schl<sup>n</sup>. Schlundnerv nach seinem Eintritt in den Schlund.  
 Schw. die beide Bauchmarkshälften trennende, mediane Scheidewand.  
 si. Sinnesorgan.  
 x. das vereinigte Subcuticularfasergewebe der drei Fühler, welches am Grunde derselben austritt und an der dorsalen Seite des Kopflappens median nach hinten verläuft, um am Ende desselben in die Leibeshöhle hervorzutreten. (= sbef<sup>I</sup>)

## Erklärung der Figuren.

### Tafel I, II.

- Fig. 1. Querschnitt eines Fühlers (resp. eines Fühlereirrus) aus der Mitte. *Polynoe elegans*. Alkohol. Pikrokarmín.  
 Fig. 2. Querschnitt einer Palpe aus der Mitte *Pol. elg.* Alk. Pikrok.  
 Fig. 3. Ein Theil des Querschnittes Fig. 2 stärker vergrößert. *Pol. elg.* Alk. Pikrok.  
 Fig. 4. Querschnitt durch die Basis der drei vereinigten Fühler. *Pol. elg.* Alk. Pikrok.  
 Fig. 5. Querschnitt der Subcuticula von der dorsalen Seite der ersten Körpersegmente. *Sthenelais*. Alk. Mayer'sches Karmin.  
 Fig. 6—16. In gewisser Entfernung auf einander folgende Schnitte aus einer Querschnittsserie durch den Kopflappen, (nebst dem seitlich mit diesem sich verbindenden Palpen Pa. und Fühlereirren Ci. Fig. 6, 7, 14, 15, 16.) Fig. 14—16 nach schwacher Vergrößerung gezeichnet. *Pol. eleg.* Alk. Pikrok. Ci. I + II. Die verschmolzenen jederseitigen Fühlereirren. Ci. I + II n. Der vereinigte Nerv beider Fühlereirren.  
 Fig. 17. Dicker, etwas schief von vorn nach hinten gebender Querschnitt durch die vordere Körpergegend, zeigt deutlich den Zusammenhang der Hirnhörner Hh. mit dem Hirnanhang sbef<sup>I</sup> *Pol. elg.* Alk. Pikrok.  
 Fig. 18. Querschnitt durch den Kopflappen aus der in Fig. 6—16 wiedergegebenen Serie, welcher dem in Fig. 14 gezeichneten Schnitte direkt folgt. Stärkere Vergrößerung. Zeigt den Uebergang des ventralen Ganglienzellbesatzes gz der Hirnhörner Hh in die Epithelschicht ep des Hirnanhanges sbef<sup>I</sup>.



Fig. 19. Querschnitt durch die mit einander verschmolzenen Basalstücke der beiden Fühlereirren Ci. und der Palpen Pa. der linken Seite; zeigt den Uebertritt des Subcuticularfasergewebes der Nerven der Fühlereirren sbcf<sup>I</sup>. Ci. in das Subcuticularfasergewebe der Palpen sbcf<sup>I</sup>. Pa. x bezeichnet die Stelle, wo einige Schnitte weiter nach hinten die beiden Schlundkommissurenwurzeln Comw. o. und Comw. u., die Nerven der Fühlereirren Ci. n. und die dickere Wurzel des Schlundnerven Schl. zu dem Kommissuralganglion zusammentreten (cf. Fig. 14 die rechte Seite). Ein Theil der Schlundnerven entspringt aus dem Gehirn und tritt gemeinsam mit der unteren Schlundkommissurenwurzel (Comw. u.), ventral von dieser, aus dem Kopflappen. z giebt die Stelle an, wo beide Wurzeln der Schlundnerven sich vereinigen. Der grün gezeichnete Theil deutet schematisch den Verlauf der Schlundnerven an, wie ihn die folgenden Schnitte zeigen.

Ci. I + II lm. Längsmuskulatur der verschmolzenen Fühlereirren.

Ci. I + II sbc. Subcuticula der verschmolzenen Fühlereirren.

Pa. m. Palpenmuskulatur. *Pol. elg.* Alk. Pikrok.

Fig. 20. 21. Querschnitt durch den Mundeingang. Fig. 21 stellt den weiter vorn gelegenen Schnitt dar und zeigt links die Umbiegung des anfangs in der Leibeshwand der vorderen Körpersegmente verlaufenden Schlundnerv Schl. in die Pharynxwand Schl. *Sthenelais.* Alk. May. K.

### Tafel III.

Fig. 22. Querschnitt durch das Bauchmark aus der Mitte des Körpers. *Aphrodite.* Sublimat. May. K.

n. Der abgehende starke Nerv.

Fig. 23. Querschnitt durch das untere Schlundganglion. Rechte Hälfte. *Sthenelais.* Subl. May. K.

C. Die kolossale Ganglienzelle, aus welcher die in der Mitte jeder Bauchmarkshälfte bis ans Körperende verlaufende kolossale Nervenfasern e entspringt.

Fig. 24a. Querschnitt durch den Kopflappen aus der hinteren Hirngegend.

gz<sup>II</sup> A, A. Die kolossale Ganglienzelle, welche der kolossalen Nervenfasern a den Ursprung giebt. *Sthenelais.* Alk. May. K.

Fig. 24b. Dorsaler, rechtseitiger Theil eines Querschnittes durch den Kopflappen aus der mittleren Hirngegend. (Entstammt derselben Serie wie Fig. 24a.) Zeigt ebenso wie Fig. 24a die wesentlich verschiedene Struktur des dorsal vom Hirn gelegenen Subcuticularfasergewebes sbcf. d gegenüber dem lateralen (und ventralen) sbcf. l. Die punktirte Linie bezeichnet die Grenze der nervösen Centralsubstanz des Gehirns n, Cs. II, nach der rechten Seite zu; die dorsale Grenze der Centralsubstanz wird durch die Ganglienschicht gz<sup>I</sup> angegeben.

Fig. 24c. Subcuticularfasergewebe von der Dorsalseite des Hirns (4 Zellen?) *Sthenelais.* Subl. May. K.

Fig. 24d. Subcuticularfasergewebe von der ventralen Seite des Hirns (3 Zellen?) *Sthen.* Subl. May. K.

Fig. 25. Längsschnitt durch das untere Schlundganglion. Linke Seite. *Sthenel.* Subl. May. K.

Fig. 26. Theil des hutpilzförmigen Hirntheles aus einem Querschnitt durch den Kopflappen. *Pol. elg.* Alk. Pikrok.

Fig. 27. Uebertritt der nervösen Centralsubstanz hp<sup>I</sup> des hutpilzförmigen Hirntheles in die Centralsubstanz Hgl. o des dorsalen Hirnganglions, aus einem Querschnitt durch das Hirn. *Sigalion.* Osmiumsäure. May. K.

Fig. 28. Nervöse Centralsubstanz des Hirns in der Umgebung der kolossalen Nervenfasern a, aus einem Querschnitt durch das Hirn. *Sthenel.* Subl. May. K.

- Fig. 29. Nervöse Centralsubstanz des unteren Schlundganglions in Querschnitt. *Sthenel.* Subl. May. K.
- Fig. 26—29 sind nach gleicher (sehr starker) Vergrößerung gezeichnet.
- Fig. 30. Nervenkerne der Hirnhörner, aus einem Querschnitt durch das Hirn. *Pol. elg.* Alk. Pikrok.
- Fig. 31. Kerne des äusseren Subcuticularfasergewebes (in Fig. 6—16 als ○ gezeichnet). *Pol. elg.* Alk. Pikrok.
- Fig. 32. Kerne des inneren Subcuticularfasergewebes (die linken länglichen sind in Fig. 6—16 als — gezeichnet, die rechten, runden entsprechen den in Fig. 11 und 12 gezeichneten ☺). *Pol. elg.* Alk. Pikrok.
- Fig. 30—32 sind bei gleicher (sehr starker) Vergrößerung gezeichnet.
- Fig. 33. Ein Theil der ventralen Seite des Gehirns aus einem Querschnitt durch den Kopfappen. *Sigalion.* Osmiums. May. K.  
o. Ventrale Begrenzung des Kopfappens.
- Fig. 34. Querschnitttheil von derselben Gegend wie Fig. 33. *Psammolyce.* Alk. May. K.  
Fig. 33 und 34 entsprechen der in Fig. 10 durch die dunklen Ganglienzellen des zweiten Typus  $gz^II$  gekennzeichneten Gegend.
- Fig. 35. Zwei kolossale Ganglienzellen aus dem Gehirn. *Sthenel.* Subl. May. K.
- Fig. 37—43. Verschiedene Ganglienzellen aus Querschnitten durch das Hirn und untere Schlundganglion. Fig. 39. Ganglienzellen des ersten Typus. Fig. 38. Ganglienzellen, welche in ihrem Bau den Uebergang zwischen den Ganglienzellen des ersten und zweiten Typus vermitteln. Die übrigen Ganglienzellen des zweiten Typus. *Sthenel.* Subl. May. K.

#### Tafel IV.

- Fig. 44—50. Verschiedene Ganglienzellen aus Querschnitten durch das Gehirn und untere Schlundganglion. Fig. 48. Ganglienzellen des ersten Typus. Die übrigen vom zweiten Typus, sie enthalten zweierlei Hauptnukleolen, je einen kleineren stark lichtbrechenden und einen grösseren von hellerem Aussehen. *Sigalion.* Subl. May. K.
- Fig. 51. 52. Ganglienzellen des zweiten Typus aus Querschnitten durch das untere Schlundganglion und Hirn. Sie zeigen nur je einen stark lichtbrechenden Hauptnukleolus. *Sigalion.* Alk. May. K.
- Fig. 53—55. Ganglienzellen aus Querschnitten durch das Hirn und untere Schlundganglion. Fig. 54 vom ersten Typus. Fig. 53 und 55 enthalten wieder nur je einen stark lichtbrechenden Hauptnukleolus. *Sigalion.* Osmiums. May. K.
- Fig. 56. Zwei Ganglienzellen des zweiten Typus mit sehr starker Ausbildung des Paramitoms. Aus einem Querschnitt durch das Hirn. *Sthenel.* Subl. May. K.
- Fig. 57—62. Verschiedene Ganglienzellen aus Querschnitten durch das Bauchmark der mittleren Körpergegend. *Aphrodite.* Alk. May. K.
- Fig. 63—67. Verschiedene Ganglienzellen aus Querschnitten durch das Bauchmark der mittleren Körpergegend. *Aphrodite.* Subl. May. K.
- Fig. 68. Ganglienzellen des zweiten Typus aus einem Querschnitt durch das Gehirn. Die hellen, scharf begrenzten, runden Inseln des Paramitoms zeigen centrale Anhäufungen von Mitonkörnchen und erhalten dadurch das Aussehen von Zellkernen. *Hermione.* Alk. May. K.
- Fig. 69. Ganglienzelle aus einem Querschnitt durch das Bauchmark der mittleren Körpergegend. *Hermione.* Alk. May. K.
- Fig. 70, 71, 72. Drei Querschnitte durch das Bauchmark. Fig. 70 vom hinteren Ende des unteren Schlundganglion, Fig. 71 vom Ende des ersten Körper Viertels, Fig. 72 aus der Mitte des Körpers. Sie zeigen die allmähliche

Ausbildung des Hohlräumcs der kolossalen Nervenfasern a, b, c, d, e, f in der Umgebung des Achscylinders und die allmähliche Entstehung der seitlichen, in feine Fibrillen sich auflösenden Fortsätze des Achscylinders. *Sthenel.* Alk. May. K.

- Fig. 73. Längsschnitt durch die kolossale Nervenfasern a, Fig. 74 durch die kolossale Nervenfasern g, aus einer Längsschnittserie durch das Bauchmark der mittleren Körpergegend. In Fig. 73 ist auf der einen Seite die nervöse Centralsubstanz n. Cs gezeichnet. *Sthenel.* Subl. May. K.
- Fig. 75a—d. Vier in kurzer Entfernung von vorn nach hinten auf einander folgende Querschnitte durch das Hinterende der beiden mittleren kolossalen Nervenfasern e und d, um den Uebergang derselben in die nervöse Centralsubstanz durch pinselförmige Auflösung in feine Fibrillen zu zeigen. Aus einer Querschnittserie durch das Hinterende des Bauchmarks. *Sthenel.* Alk. May. K.
- Fig. 76a und b. Zwei in kurzer Entfernung von vorn nach hinten auf einander folgende Querschnitte durch das Hinterende der kolossalen Nervenfasern a, aus einer Querschnittserie durch das hintere Ende des Bauchmarks. Fig. 76b zeigt einen Kern im Innern der kolossalen Nervenfasern, welche hierdurch, zumal sie bis zum Ende von einer starken Subcuticularfaserhülle umgeben bleibt, das Aussehen einer Zelle erhält. *Sthenel.* Alk. May. K.
- Fig. 77. Querschnitt durch das Bauchmark aus der Mitte des Körpers. *Sigalion.* Alk. May. K.

### Tafel V.

- Fig. 78a—d. Vier Querschnitte durch ein (das 14.) Körpersegment aus einer Querschnittserie durch das vordere Körperende, zur Demonstration der verschiedenen aus dem Bauchmark heraus tretenden und zur Peripherie ziehenden Nerven Elemente. (Drei aus feinen Fibrillen bestehende, verschieden starke Nerven und eine kolossale Nervenfasern Fig. 78c.) Dieselben Verhältnisse kehren in allen Körpersegmenten wieder. Im Längsmuskulatur der Leibeswand. *Sthenel.* Alk. May. K.
- Fig. 79a—c. Fünf in gewissen Abständen (von hinten nach vorn) auf einander liegende Querschnitte durch das Hinterende des Bauchmarkes.
- Fig. 79a. Schnitt durch das äusserste Ende des Bauchmarkes, welches hier fast ausschliesslich von Ganglienzellen des zweiten Typus besetzt ist. Diese werden nach vorn zu (Fig. 79b) durch eine sehr grosse Menge von Nervenkernen ersetzt, welche seitlich und ventral in die gleich aussehenden Kerne der Subcuticula übergehen. Fig. 79c zeigt die erste der von hinten nach vorn ziehenden kolossalen Nervenfasern g. Fig. 79d und e erläutern den complicirten Verlauf, den die kolossalen Nervenfasern g nach ihrem Abtritt von der kolossalen Ganglienzelle G nehmen, ehe sie ihre definitive Lage an der dorsalen Seite des Bauchmarkes einnehmen. In der zwischen Fig. 79d und 79e liegenden, nicht unbedeutenden Strecke verläuft g stets an der durch z bezeichneten Stelle nach vorn und tritt dann erst schräg nach vorn auf die andere Seite des Bauchmarkes und schliesslich dorsal aus demselben. Der in Fig. 79e gezeichnete Verlauf von g ist also eine Combination von mehreren auf einander folgenden Querschnitten (cf. Fig. 87). *Sthenel.* Alk. May. K.

### Tafel VI.

- Fig. 80a und b. Zwei auf einander folgende Querschnitte durch das Bauchmark der mittleren Körpergegend, um den Verlauf der von der kolossalen Ganglienzelle H' abgehenden, das Bauchmark quer durchsetzenden und zur Peripherie ziehenden kolossalen Nervenfasern h' zu demonstrieren. Im Längsmuskulatur der Leibeswand. *Pol. elg.* Alk. May. K.

- Fig. 81. 82. Zwei in einiger Entfernung (von vorn nach hinten) aus einander liegende Querschnitte der Schlundkommissuren, etwa aus der Mitte derselben. n. Von den Schlundkommissuren abgetretener Nerv. *Sthenel.* Alk. May. K.
- Fig. 83. Querschnitt durch den Kopflappen, um den Uebergang der Centralsubstanz hp'. (roth) des hutpilzförmigen Hirntheiles hp. in das obere (Hgl. o) und untere (Hgl. u) Hirnganglion (gelb) zu zeigen. *Sigalion.*
- Fig. 84a. Etwas schräg tangentialer, zwei Segmente umfassender Längsschnitt durch das Bauchmark der mittleren Körpergegend, welcher auf der einen Seite des Bauchmarkes die kolossale Nervenfasern a, auf der anderen die kolossale Nervenfasern c trifft. Der Pfeil in Fig. 72 giebt genau die Schnitttrichtung an.  
Der Schnitt zeigt die merkwürdigen, multipolaren Ganglienzellen entfernt gleichenden Nervenlemente x, welche in beschränkter Zahl in jedem Segment in der nervösen Centralsubstanz des Bauchmarks und in den kolossalen Nervenfasern vorkommen und wahrscheinlich einen eigenthümlichen Zusammenhang zwischen letzteren beiden Nervenlementen herstellen. *Sthenel.* Subl. May. K.
- Fig. 84b. Zwei der merkwürdigen Nervenlemente x bei sehr starker Vergrößerung aus derselben Längsschnittserie, welcher Schnitt Fig. 84a angehört.
- Fig. 84c. Ein Theil des in Fig. 84a wiedergegebenen Längsschnittes bei starker Vergrößerung, um das Verhalten der Fortsätze der merkwürdigen Nervenlemente x in der nervösen Centralsubstanz zu erläutern.
- Fig. 84d. Ein Theil eines Längsschnittes aus derselben Längsschnittserie. Zeigt eins der merkwürdigen Nervenlemente x an der Grenze der kolossalen Nervenfasern g (cf. Fig. 72) aus der Gegend, wo letztere von der einen Bauchmarkshälfte auf die andere übertritt. Auf der einen Seite treten von x feine Fibrillen in die nervöse Centralsubstanz über, auf der anderen in den weiten Hohlraum der kolossalen Nervenfasern g.
- Fig. 84e. Eine kleine Ganglienzelle des ersten Typus.

## Tafel VII.

- Fig. 85a—e. Fünf in gewisser Entfernung von hinten nach vorn einander folgende Querschnitte durch den Kopflappen zur Demonstration des Verlaufes der kolossalen Nervenfasern a nach ihrem Abgange von der am hinteren Rande des Hirns gelegenen kolossalen Ganglienzelle A. Der Verlauf von a ist genau durch die Bezeichnung a<sup>1</sup>, a<sup>2</sup>, a<sup>3</sup> etc. — a<sup>8</sup> gekennzeichnet. Y kolossale Ganglienzelle im Kommissuralganglion, deren kolossaler Fortsatz y nur eine kurze Strecke in den Schlundkommissuren nach hinten zu verfolgen ist. Die gelb gezeichneten Theile bezeichnen die nervöse Centralsubstanz des Hirns und der Schlundkommissuren (Com.). *Sthenel.*
- Fig. 86a—f. Sechs in gewisser Entfernung von vorn nach hinten auf einander folgende Querschnitte durch das untere Schlundganglion zur Demonstration der Entstehung der kolossalen Nervenfasern b, c, d, e, f aus den kolossalen Ganglienzellen B, C, D, E, F. Das Gelbe stellt die nervöse Centralsubstanz des unteren Schlundganglions dar. *Sthenel.*
- Fig. 87. Uebersichtsbild über den Verlauf der kolossalen Nervenfasern im Nervensystem von *Sthenelais*, genau reconstruirt nach den Schnittserien. Die von vorn nach hinten ziehenden kolossalen Nervenfasern sind sammt den zugehörigen Ganglienzellen gelb gezeichnet, die von hinten nach vorn verlaufenden roth, die peripher ziehenden grün. Abschnitt I erläutert das Verhalten der kolossalen Ganglienzellen und kolossalen Nervenfasern in

den ersten (16) Körpersegmenten, Abschnitt II in den Segmenten der mittleren Körpergegend, Abschnitt III in den letzten (16—18) Körpersegmenten. Von den von hinten nach vorn ziehenden (roth gezeichneten), kolossalen Nervenfasern sind jederseits nur vier angegeben, um die Uebersicht nicht zu stören. In Wirklichkeit finden sich deren jederseits sechs bis sieben.

Fig. 88. (Vier Segmente der mittleren Körpergegend umfassender) Theil des Bauchmarkes von *Polynoe elegans* zur Darstellung des Verhaltens der kolossalen Nervenfasern. Die gelb wiedergegebenen a'' und c'' sind von vorn nach hinten das Nervensystem durchziehende kolossale Nervenfasern, welche aus Ganglienzellen am Vorderende des Nervensystems entspringen und den kolossalen Nervenfasern a und c von *Sihenelais* entsprechen. Die austretenden, grün gezeichneten Nervenfasern h' unterscheiden sich insofern von den entsprechenden von *Sihenelais* (h), als sie nicht zwischen zwei Nerven, sondern gleich von Anfang an innerhalb des einen Nerven zur Peripherie ziehen.

Fig. 89. (Zwei Segmente der mittleren Körpergegend umfassender) Theil des Bauchmarkes von *Aphrodite aculeata*. Das Bauchmark der Länge nach durchziehende kolossale Nervenfasern fehlen hier vollständig, dagegen sind die peripher austretenden in allen Nerven sehr entwickelt. Ihre Zahl beträgt in dem starken Nerven etwa acht bis neun, in den schwachen ungetähr 6—7. Der Deutlichkeit halber sind nur vier resp. drei gezeichnet.



# Ueber den Darmkanal der Arthropoden.

Von Anton Schneider.

Mit Tafel VIII—X.

## Histologie des Hautmuskelschlauchs.

Die Hypodermis der Insecten besteht aus einer Protoplasmaschicht, in welcher in gleichen Abständen stehende Kerne eingebettet sind. Eine Menge Umstände erwecken allerdings den Schein, als ob das Protoplasma durch Zellwände getheilt sei. So bildet mitunter die innere Oberfläche des Protoplasma Hervorragungen, in deren Mittelpunkt je ein Kern liegt, so dass man bei Flächenansicht Zellgrenzen zu erblicken glaubt. Auch auf Querschnitte glaubt man Zellgrenzen zu sehen. Niemals lassen sich aber dieselben auf Membranen sondern immer auf Protoplasmastructuren zurückführen. Leydig, Bertkau, Grassi und ich selbst haben diese Ansicht über die Hypodermis schon längst vertreten. Sie ist aber noch nicht allgemein angenommen.

Das Protoplasma ist meist feinkörnig, nach innen wird es homogen. Die innere Begrenzung wird von einer homogenen Membran gebildet, welche nach der Leibeshöhle einen scharfen Umriss zeigt, in das weiche Protoplasma der Hypodermis aber allmählich übergeht.

An den Stellen, wo sich Muskelfasern an die Leibeswand ansetzen, gehen die Fibrillen durch die Protoplasmaschicht bis zum Chitin (Taf. XI. Fig. 4). Die scharf begrenzte innere Grenzschicht der Hypodermis schlägt sich auf das Fibrillenbündel über und bildet ein Sarkolemma desselben. Nicht blos an der Basis der Muskelfasern sondern auch an anderen Stellen verbinden sich Stellen der innern Grenzschicht der Hypodermis mit einander durch quere Brücken. Eine Trennung zwischen Muskelfasern und Hypodermis besteht also nicht. Eben so geht diese Schicht auf die Nerven über und bildet das Neurilemma (Taf. VIII. Fig. 4).

Aus diesem Befund geht hervor, dass die Trennung von Mesoderm und Ectoderm bei den *Arthropoden* eine sehr unvollkommene ist. Dass vielmehr Ectoderm und Mesoderm eine oder mehrere grosse, vielkernige Zellen bildet. Man kann demnach diese Schicht als Ecto-Mesoderm bezeichnen.

Die Entstehung des Chitin betrachte auch ich, wie dies von vielen Seiten geschieht und zuerst wie ich glaube von Leydig ausgesprochen wurde, nicht als eine Absonderung sondern als eine Erhärtung des Protoplasma, welche allmählich vor sich geht und in deren Anfangsstadien Protoplasma und Chitin noch mit einander zusammenhängen, so dass in dieser Zeit das Chitin noch wachsen kann.

Muskelsätze und Hypodermis verhalten sich in Bezug auf die Chitinbildung gleich. Beide müssen zur Bildung des Chitin beitragen. Meist ist zwischen dem Chitin, welches der Hypodermis und dem, welches den Muskeln aufliegt, kein Unterschied. Nur darin findet mitunter ein Unterschied statt, dass das Muskelchitin härter auch wohl dicker ist als das Protoplasmachitin.

### **Histologie des Vorder- und Hinterdarms.** (Taf. X. Fig. 3—5.)

Der Vorder- und Hinterdarm verhalten sich ganz wie eine Einstülpung des Hautmuskelschlauchs. Zu innerst hat er eine Chitinschicht, welcher nach aussen eine Hypodermisauflage aufliegt, bei welcher der Mangel an Zellgrenzen noch mehr auffällt, da die darin eingebetteten Kerne sehr gross sind aber sparsamer auftreten. Die Chitinschicht ist nicht lamellos, hebt sich auch nicht scharf von der Hypodermis ab, sondern geht allmählich in dieselbe über. In kochender, concentrirter Kalilauge löst sich dieselbe ebenso wenig wie die äussere Körperhülle. Nach der Leibeshöhle wird die Hypodermis von derselben homogenen Schicht wie die Hypodermis der Haut begrenzt. Daran folgen die Muskeln und zwar eine Schicht Quer- und Längsfasern. Diese Muskelfasern des Vorder- und Hinterdarmes verhalten sich sonst ganz wie die des Leibesschlauchs. Sie entspringen von der Hypodermis und ihre Sarkolemma wird von der Peritonealschicht der Hypodermis gebildet. Auch gehen, wie schon oben bei der Hypodermis beschrieben, Brücken zwischen den Grenzschichten der Hypodermis des Darmes und der Haut.

Das Lumen des Hinterdarmes zeigt bei den Raupen eine Anzahl etwa 6 ziemlich weit vorspringende Längsleisten. Zwischen und auf den Hauptleisten verläuft noch eine grössere Anzahl niedrige Leisten. Die Zahl der Hauptleisten wechselt, einige schwinden, andre treten auf. Sie entstehen durch Anhäufung der Längsmuskelfasern, welche bei den Contractionen der Quermuskeln die Chitinschicht nach Innen hervordrängen. Diese Längsleisten drücken sich in den Fäces ab und geben denselben den bekannten Anblick cannellirter Säulehen.

### **Histologie des Mitteldarmes.** (Taf. VIII.)

Die Zellschicht des Ectoderm, welche die Verdauung und Resorption der Nahrung besorgt, übergehe ich. Auf derselben liegt eine Schicht, welche wieder dieselbe Structur zeigt wie der Hautmuskelschlauch und dessen Fortsetzung der Hinter- und Vorderdarm. Sie besteht aus der Chitinlamelle,

der Hypodermis und den Muskeln und zwar aus innern Quer- und äussern Längsfasern. Die Chitinlamelle und die Hypodermis sind bisher gänzlich übersehen worden. Bei kleineren Individuen ist dies Chitin leicht zu übersehen. Es tritt aber überall sofort hervor, wenn man den Mitteldarm unter dem Mikroskop betrachtet, während kalte concentrirte Kalilauge darauf einwirkt. Bei grösseren Individuen z. B. bei grossen Raupen ist die Chitinlamelle jedoch ganz deutlich. Beim Kochen in Kalilauge lässt sie sich dann isoliren.

Durch die Einwirkung der Kalilauge kann man sich auch von dem Uebergang der Chitinlamelle des Mitteldarmes in die Chitinlamelle des Vorder- und Hinterdarmes überzeugen, ob der Ueberzug des Mitteldarms durch eine ectomesodermale Schicht sich bildet, indem diese Schicht vom Hinter- und Vorderdarm aus über den Mitteldarm wächst oder direct, indem sich in dem Ecto-mesoderm die Leibeshöhle ausbildet und so die viscerale Platte des Ectomesoderm entsteht, lässt sich, wie ich glaube, bislang nicht entscheiden. Dasselbe Resultat kann durch beide Vorgänge erreicht werden.

### Verhalten der Chitinlamellen bei der Häutung.

Dass bei den periodischen Häutungen ausser der äusseren Chitinschicht der Haut auch die Chitinschicht des Vorder- und Hinterdarmes abgeworfen wird, steht hinreichend fest. Aber auch die Chitinschicht des Mitteldarmes wird erneuert. Während des Puppenzustandes der Käfer (z. B. *Tenebrio molitor*) fehlt dem ganzen Darm die Chitinschicht. Die Muskelschicht ist vorhanden, wenn auch die Fibrillen das Licht weniger stark brechen. Die Kerne der Hypodermis sind allem Anschein nach zahlreicher als im Larvenzustand. Bei den Puppen der Schmetterlinge ist es wahrscheinlich ebenso, doch eignen sich dieselben nicht so gut zur Untersuchung als die der Käfer, da der Tracheenüberzug sehr dicht ist.

### Darm und Hautmuskelschlauch der Arthropoden und anderer Thiere.

Die hier beschriebenen histologischen und morphologischen Verhältnisse des Darmes gelten nicht bloss für die Insecten sondern für die *Arthropoden* überhaupt<sup>1)</sup>. Die Structur der Leibeswand ist bei allen *Arthropoden* dieselbe, auch die drei Abschnitte des Darmes und ihre Structur wiederholen sich überall. Bei den *Crustaceen* und *Arachniden* ist der Vorder- und Hinterdarm bei weiten der längste Abschnitt des Darmes, so dass der Mitteldarm namentlich bei den *Crustaceen* nur durch die sogenannten Anhangsdrüsen (Leberanhänge) vertreten ist, z. B. bei den *Phyllopoden*, *Isopoden* und *Amphipoden*. In den Lehrbüchern

1) Für die *Chilopoden* hat Erich Haase in seiner Arbeit: Schlundgerüste und Maxillarorgane von *Scutigera* (diese Beiträge Bd. I. S. 102) bereits deutlich ausgesprochen: „Die Längs- und Ringmuskulatur des Oesophagus geht auf den Chylusdarm über.“



werden noch andre Abschnitte des Darmkanals der *Arthropoden* unterschieden, aber die drei hier angenommenen sind diejenigen, welche durchgehends vorkommen und welche sich mit der grössten Sicherheit unterscheiden lassen. Die andern sind nur leichte Modificationen der drei genannten.

Die drei Abschnitte mit denselben Eigenschaften kommen auch andern Typen des Thierreichs zu. Ich nenne zuerst die *Nematoden*. An ihrem Hautmuskelschlauche ist eine Trennung in Hypodermis und Muskelschicht, wie dies Rohde<sup>1)</sup> zuerst genau nachgewiesen hat, nicht vorhanden. Die Hypodermis enthält quere Muskelfibrillen, sagittale Fasern entspringen unmittelbar aus der Hypodermis. Der Vorderdarm (Oesophagus) ist als eine Einstülpung des Hautmuskelschlauchs zu betrachten. (Siehe Taf. X Fig. 5.) Seine innerste Schicht geht in das Chitin der Haut über. Eine besondere Hypodermis lässt sich daran nicht unterscheiden.

Der Vorderdarm besteht, wie man sich für gewöhnlich ausdrücken würde, nur aus einer Muskelschicht, diese selbst aber besteht aus einer feinkörnigen, kernhaltigen, interfibrillären Substanz und den Fibrillen selbst, die interfibrilläre Schicht entspricht der Hypodermis<sup>2)</sup>. Nach aussen wird der Vorderdarm von einer homogenen Membran der Peritonealschicht zusammengesetzt. Die Fibrillen stehen radial, entspringen von der Peritonealschicht und setzen sich an die Chitinschicht, so wie es manchmal auch bei den *Arthropoden* der Fall ist. Die Fibrillen und die interfibrilläre Substanz sind zugleich die Matrix der Chitinschicht des Vorderdarmes.

Der Mitteldarm der *Nematoden* ist bekanntlich aus einer einzigen Lage Zellen zusammengesetzt, welche nach aussen von einer festen homogenen Schicht überzogen ist. An der Stelle, wo sich der Mitteldarm an den Vorderdarm ansetzt, vereinigen sich die Chitinschicht und die Peritonealschicht des Vorderdarmes und die äussere Membran des Darmes (Taf. X. Fig. 5). Die Wand des Vorderdarms ist so weit geschwunden, dass nur noch seine äussere und innere Platte vorhanden sind. Man muss deshalb sagen, dass auch der Mitteldarm von einer Fortsetzung der Leibeswand überzogen ist. In einigen Fällen kann diese, für gewöhnlich nicht einmal kernhaltige, die Leibeswand darstellende Schicht Kerne führen und Muskelfasern entwickeln, der Mitteldarm ist dann mit einer eigenen Muskulatur versehen. Diese Schicht tritt auch durch Brücken mit dem Sarkolemma der Muskelzellen der Leibeswand genauer mit den beutelförmigen Anhängen derselben in Verbindung. Man vergleiche darüber den Abschnitt über den Darmkanal in meiner Monographie der *Nematoden*.

Was ich vom Vorderdarm ausgeführt habe, gilt auch für den Hinterdarm. Letzterer erhält nur eine weniger ausgebildete Muskulatur.

Auch die Geschlechtsorgane der *Nematoden* überziehen sich bis zu den Stellen, an welchen sie mit Muskulatur versehen sind mit einer ectomesodermalen Schicht.

1) Siehe diese Beiträge Bd. I. Rohde, Beiträge zur Kenntniss der *Nematoden*. Seite 11 und an verschiedenen Stellen.

2) Der Oesophagus enthält zugleich Drüsen, als deren Parenchym das Muskelgewebe zu betrachten ist.

Bei den gegliederten *Plathelminthen* entsteht der Vorder- und Hinterdarm ebenfalls aus einer Einstülpung des Ectomesoderm's. Die eingliedrigen *Plathelminthen*, die *Trematoden*, haben keinen Hinterdarm, es dürfte die hintere, dem Hinterdarm entsprechende Einstülpung zu dem unpaaren Ausführungsgang des Wassergefässsystem's geworden sein.

## Besondere Bildungen des Vorder- und Hinterdarms. Stachelbildungen.

### a. Des Hinterdarms (Taf. VIII. Fig. 9).

Der Hinterdarm ist bei einer Anzahl Insecten mit feinen Stacheln, Verdickungen des Chitins besetzt. Ich muss es der Zukunft überlassen, genauere Untersuchungen über die Verbreitung der Stacheln anzustellen. Sie fehlen durchgehends den *Hemipteren*, *Dipteren* und *Hymenopteren*, finden sich bei *Coleopteren* und *Lepidopteren*, *Neuropteren* und *Orthopteren*. Die Richtung der Stacheln ist sehr verschieden. An den Raupen (*Saturnia Perneyi*) habe ich dieselbe genauer verfolgt (Taf. VIII. Fig. 9. A, B, C). Im grössten Theil des Hinterdarmes stehen die Stacheln in zackigen Linien, welche den Grenzen der Zellterritorien der Hypodermis folgen. Nach dem Vorderende zu werden die Stacheln kürzer aber dichter, sie vereinigen sich zu ovalen, büstenartig besetzten Feldern, welche in einer wie es scheint wechselnden Zahl — etwa 8 — in einer Querreihe stehen. Hinten sind die Stacheln nach dem Mund zu, in der Mitte quer, vorn nach rückwärts gerichtet.

### b. Chitinverdickungen im Vorderdarm.

Viel mannigfaltiger als im Hinterdarm sind die Chitinverdickungen im Vorderdarm.

Entweder ist die Chitinbedeckung des Vorderdarmes glatt, dies ist der Fall bei den *Hymenopteren*, *Hemipteren*, *Lepidopteren* und bei den *Dipteren*. Eine Ausnahme bilden unter den *Hymenopteren* die *Tenthrediniden* wo die Chitindecke kleine Höcker besitzt, welche in Reihen stehen den Zellterritorien der Hypodermis entsprechend. Ferner unter den *Dipteren* die Larve von *Corethra* (Taf. VIII. Fig. 1). Der vorderste Abschnitt ihres Vorderdarm's ist mit Stacheln versehen, welche in der dorsalen und ventralen Hälfte entgegengesetzt nach vorn und hinten gerichtet sind. Bekanntlich verschlingen die *Corethralarven* ihre aus kleineren *Arthropoden* bestehende Beute lebendig, saugen dieselbe aus und geben die Chitinpanzer wieder von sich. Sie werden wahrscheinlich den Vorderdarm durch Contraction in zwei Röhren theilen können. Denjenigen Theil, dessen Stacheln nach hinten gerichtet sind, benutzen sie zum Verschlucken, den Theil, dessen Stacheln nach vorn stehen, zum Auswerfen. Auf diesen Abschnitt folgt ein kürzerer, kugelförmiger, welcher mit langen, nach vorn gerichteten Borsten dicht besetzt ist, darauf folgt ein längerer borstenloser. Das hintere Ende des Vorderdarmes, der später zu beschreibende Rüssel, ist mit nach hinten gerichteten kurzen, kegelförmigen Stacheln besetzt. Mit einem allgemeinen Besatz von nach hinten gerichteten Stacheln ist der Vorderdarm besetzt bei den *Coleopteren* (*Tenebrio*, *Dytiscus*). Doch ordnen sich dieselben bei *Bostrychus* in längliche Felder.

Bei den *Orthopteren*, *Neuropteren* und *Pseudoneuropteren* sind die Stacheln auf den hintern Theil beschränkt, von besonderer Grösse, zu Feldern vereinigt und symmetrisch angeordnet. In der Anordnung herrscht entweder der Numerus 3 oder 4. Diese Zähne oder Stacheln sind auch längst bekannt und schon mehrfach beschrieben. Man bezeichnet diese Stelle des Darmes als Kaumagen. Bei *Sialis* (*Neuropter*) (Taf. IX., Fig. 7) sind die Stacheln theils nach vorn, theils nach hinten gerichtet und nach dem Numerus 3 so angeordnet, dass die dorsale und ventrale Linie bezeichnet ist. Bei den *Pseudoneuropteren* (Larven von *Aeschna* und *Agrion*, Taf. IX. Fig. 3 und 4) stehen 4 und 8 Stachelfelder in gleichen Abständen symmetrisch. Unter den *Orthopteren* herrscht der Numerus 3, wie bei *Blatta* (Taf. IX. Fig. 1 und 2) ohne weiteres sichtbar wird. Bei *Locusta* wiederholen sich die Zahnplatten so wie die dazwischen liegenden, zahnlosen Borsten sechsmal. Bei *Bacteria* (Taf. IX. Fig. 6) stehen in der ventralen und dorsalen Linie je ein stachelloses Feld, rechts und links je zwölf mit kurzen Stacheln besetzte Felder. Die Stacheln der letzteren sind vorn und hinten nach rückwärts gerichtet, in der Mitte beiderseits nach der ventralen Linie.

Bei den *Pseudoneuropteren* sind die Stachelfelder nur an den Larven vorhanden, so bei *Agrion*. Bei den *Orthopteren* bleiben sie gleich in der Larve und Imago. Sowohl in biologischer, wie in systematischer Beziehung sind diese Stacheln von grosser Bedeutung.

### Muskeln des Vorderdarmes.

Die Fibrillen der Muskeln des Vorderdarm's laufen im Allgemeinen, wie schon bemerkt, längs und quer. Allein die Quersfibrillen können auch radial sich stellen. Sie werden kürzer und setzen sich mit dem einen Ende an die innere Chitinschicht, mit dem andern Ende an die Grenzschicht der Hypodermis, die ich auch als Peritonealschicht bezeichnet habe. Derartige Radialfasern zeichnen sich durch sehr scharf gezeichnete Querstreifen aus. Es dürfte dies für einen häufigen und kräftigen Gebrauch dieser Fasern sprechen. An dieser Stelle erinnert die Structur an die des Vorderdarm's der *Nematoden*. Auch bei andern *Arthropoden*, so bei *Arachnoideen*, kommt diese Muskelstructur am Vorderdarm vor. Bei dem nunmehr zu beschreibenden Rüssel werden wir diese Structur wiederfinden. Immer ist der Vorderdarm, wo die Radialfasern auftreten, stärker angeschwollen. Bei *Lepisma* ist an dieser Stelle im Innern die Chitinhaut zu drei Zahnplatten verdickt. Wo die Zahnplatten auftreten, ist jedoch keineswegs damit immer ein Auftreten der Radialfasern verbunden.

Unter dem Namen Rüssel bezeichne ich eine Bildung, welche im Vorderdarm vieler Insecten vorkommt, welche jedoch bis jetzt noch nicht bemerkt worden ist. Der Rüssel tritt in zwei Formen auf, von denen die erste, zu deren Beschreibung wir zunächst übergehen wollen, die häufigste ist.

An seinem Hinterende stülpt sich der Vorderdarm um, indem er sich nach vorn und aussen umwendet. Diese Umstülpung, welche ich als Rüssel bezeichne, ragt in das Lumen des Mitteldarmes hinein. Diese Umstülpung

ist mit einer Aenderung im Verlauf der Muskelfasern des Vorderdarm's verbunden, welche vielleicht die mechanische Ursache der Entstehung des Rüssels ist.

Die Muskeln des Vorderdarm's sind im Vordertheil Querfasern, in der Mitte treten die Längsfasern auf, welche nur ein kurzes Stück mit dem Vorderdarm verbunden sind. Dann entfernen sie sich unter einem spitzen Winkel von demselben und gehen frei nach dem Mitteldarm, setzen sich daran und verlaufen eng mit demselben verbunden nach hinten. (Taf. VIII. Fig. 3 und 4.) Der Mitteldarm ist immer weiter als der Vorderdarm, so dass die Längsfasern den Vorderdarm umgeben wie das Balkenwerk einer Thurmspitze. Der Zug dieser Fasern kann sehr wohl die Entstehung des Rüssels zur Folge haben.

Die beiden Blätter der Umstülpung wachsen an einander. Das äussere Blatt unterscheidet sich auch in seiner Structur von dem innern. Ich habe dies genauer beobachtet bei *Chironomus* (Taf. X. Fig. 2), wo man dies am frisch getödteten Thier sehr gut sehen kann. Das innere Blatt besteht aus Querfasern, die sich wie im übrigen Theil des Vorderdarmes verhalten. Das äussere Blatt bildet eine ungetheilte Schicht. Die Fibrillen verlaufen aber nicht, wie man erwarten sollte, quer, sondern radial, indem sie von der äussern (Chitin) Schicht des Rüssels etwas schief nach hinten an die Schicht gehen, in welcher die beiden Blätter des Rüssels verwachsen sind. Da nicht alle Fibrillen dieser Schicht sich gleichzeitig contrahiren, sind eine Zahl derselben nicht gerade Linien sondern gekräuselt. (Siehe Taf. X. Fig. 2.)

Die Umbiegungsstelle ist, wie man nicht anders erwarten kann, aus nicht weiter differenzirter Hypodermis zusammengesetzt. Dieses Stück kann sich mehr oder weniger nach hinten verlängern. Am längsten habe ich dies Stück bei den *Hymenopteren* (Ameisen) gefunden (Taf. X. Fig. 1). Fast ebenso lang ist es verhältnissmässig bei *Corethra* (Taf. VIII. Fig. 1). Diese Umbiegungsstelle, das freie Ende des Rüssels, ist stets mit einer dickeren Chitinlage versehen als der übrige Theil. Der Rand ist entweder einfach oder er bildet Wülste, die in der vier, acht oder sechs Zahl vorhanden sind. Diese Wülste fallen meist wenig auf. Sie können aber, wie z. B. bei *Corethra*, deutlich ausgebildet und zangenartig verlängert sein. Sie sind dort auch mit dicken, stumpfen Stacheln besetzt. (Taf. VIII. Fig. 1.)

Die zweite Form des Rüssels kommt nur bei *Hymenopteren* vor. Man kann sich dieselbe in folgender Weise entstanden denken:

Ein Rüssel der ersten Form bildet an dem freien Ende des zweiten Blattes eine zweite Umstülpung, indem sich der Rand nochmals umwendet und nach hinten wächst. (Taf. X. Fig. 1.) Der primäre Rüssel ist aber unausgebildet geblieben, er ist nicht muskulös, sondern besteht nur aus einer kernhaltigen Protoplasma, ähnlich wie die Hypodermis. Diese Art von Rüssel habe ich bei den Ameisenlarven genauer untersucht, er findet sich auch bei den *Vespiden*. Wegen des Vorkommens des Rüssels verweise ich auf die Uebersicht am Schlusse.

## Trichter.

Die Stelle, wo der Vorderdarm in den Enddarm übergeht, ist noch mit einer Vorrichtung verbunden, welche man bis jetzt nur sehr unvollkommen kennt. Das erste Mal ist der Trichter wahrscheinlich schon von Ramdohr (a. a. O. Taf. XVII. Fig. 9) beschrieben und abgebildet worden bei *Hemerobius Perla*. Er erwähnt eine innere Röhre des Darmes und einen zwischen den beiden Magensäulen befindlichen Raum, in welchem sich der Chylus sammelt. Zum zweiten Mal wird der Trichter von den viviparen *Cecidomien*larven erwähnt. Der Entdecker derselben, Nicolas Wagner<sup>1)</sup>, bemerkt bei der Beschreibung des Darmes: „Durch den ganzen Tractus intestinalis zieht sich eine besondere von den übrigen Wandungen unabhängige Röhre (die die Stelle der Schleimhaut zu vertreten scheint), die weder in die Blinddärme des ersten Magens noch in die Vasa Malpighii des zweiten Magens sich einbiegt. Im zweiten Magen bildet diese Röhre eine grosse Anzahl sehr enger Windungen, die den Magen beinahe ganz ausfüllen, so dass die Länge der gerade ausgezogenen Röhre die Länge der ganzen Larve vielmal übertrifft. In jungen Larven ist diese Röhre farblos und mit einer gelblichen Flüssigkeit oder Nahrung angefüllt; in älteren Larven wird sie braun, ihr Inhalt verdickt sich und verhärtet. Diese Verhärtung ist besonders gross bei Larven, in welchen sich schon junge Larven ganz entwickelt haben. Der Inhalt des ganzen zweiten Magens solcher Larven nimmt das Ansehen einer harten dunkelbraunen Masse an, die sich bis in den Anfang des ersten Magens erstreckt.“

Pagenstecher<sup>2)</sup> hält diese Bildung für ein Sekret der Speicheldrüsen, welche die fein molekulären abgehenden Excremente mit einer glashellen Schicht umziehen und auch bei vielen andern Insectenlarven vorkommen soll. Er erwähnt damit zuerst die weite Verbreitung dieser Bildung bei den Insecten. Erst Mecznikow<sup>3)</sup> erklärt richtig das Rohr für chitinös und als mit dem Oesophagus in Zusammenhang stehend, aber nur bestimmt zur Abführung von Secreten. Mecznicow hat vollkommen Recht, wenn auch das Chitinrohr nicht, wie er glaubt, bloss zur Abführung der Secrete bestimmt ist, sondern die Nahrung und Fäces ebenfalls umhüllt. Das Chitinrohr hat aber, wie sich zeigen wird, zugleich die Eigenschaften eines Secretes, allerdings nicht des Secretes der Speicheldrüsen, sodass auch Pagenstecher's Ansicht berechtigt ist. Seitdem ist diese Bildung nicht wieder erwähnt worden, obgleich sie unter den Insecten häufig vorkommt. Nach eingehenden Untersuchungen ist dieselbe folgendermaassen zusammengesetzt:

- 1) N. Wagner, Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insectenlarven. Siebold u. Kölliker, Zeitschrift f. w. Zoologie. Bd. XII. S. 518.
- 2) Pagenstecher, Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. Siebold u. Kölliker, Zeitschrift f. w. Zoologie. Bd. XIV. (1864) S. 408.
- 3) Mecznikow, Embryologische Studien an Insecten. Siebold u. Kölliker Zeitschrift f. w. Zoologie. Bd. XVI. S. 407.

Der Trichter kommt vor in zwei Formen, welche jede mit einer der beiden oben erwähnten Formen des Rüssels verbunden sind.

Die erste gewöhnlichere Form entsteht auf der äussern Fläche des Rüssels nahe an seinem freien Ende in Gestalt eines mit seiner Chitinschicht verbundenen Rohres (Taf. VIII. verschiedene Figuren), welches zunächst dem Rüssel eng anliegt, sich aber weit über den Rüssel verlängert und als Rohr durch den Mittel- und Enddarm bis an den After reicht. Bei *Dipteren* und Raupen habe ich mich überzeugt, dass er durch Kochen in Kalilauge sich nicht verändert, also aus Chitin besteht. Bei *Dipterenlarven*, bei kleineren und jüngeren Larven überhaupt, auch bei *Hydrophilus* sieht das Rohr schleimig aus und zerreißt leicht. Es lässt aber doch meist eine Spur von lamellösem Bau erkennen. Zwischen den Lamellen erkennt man kleine Ansammlungen einer weichen, körnigen oder fettartig glänzenden Substanz, wahrscheinlich Protoplasma. An älteren Imagines und bei den Raupen ist das Rohr aber fest und besonders bei den Raupen deutlich lamellos (Taf. X. Fig. 3t). Präparirt man den Darmkanal frei, so verletzt man den Mitteldarm leicht, der Trichter tritt dann sehr schnell in einer Schlinge hervor und reisst dabei leicht von dem Rüssel ab. Will man den Trichter in seiner ganzen Länge sehen, muss man den ganzen Darmkanal unverletzt präpariren, dann mit einem Deckglas bedecken und durch Kalilauge durchsichtig machen.

Der Trichter ist auf der Aussen- und Innenseite glatt und ohne jede Zeichnung. Nur am Hinterende bildet er mitunter regelmässige Falten, die wie eine polyedrische Zeichnung aussehen.

Der Mitteldarm vieler Insecten ist im Larven- und Imagozustand bekanntlich mit zahlreichen Blinddärmen besetzt. Im Allgemeinen habe ich nicht gesehen, dass der Trichter in diese Ausstülpungen eindringt, nur die Larven von *Oryctes nasicornis* bilden eine Ausnahme. Wie bei den andern *Lamellicorniern*<sup>1)</sup> treten am Darm der Larve von *Oryctes* drei Kränze von Blindsäcken auf, je einer am Anfang, der Mitte und am Ende des Mitteldarmes, Blindsäcke, welche bei der Imago verschwinden. In die Blindsäcke des hintern Kranzes tritt nun der Trichter mit entsprechenden Blindsäcken ein. Sie lassen sich leicht in Zusammenhang mit dem Hauptrohr des Trichters herausziehen. Wahrscheinlich verhält sich der Trichter bei den übrigen *Lamellicorniern* ebenso.

Von der bisher beschriebenen, gewöhnlich vorkommenden Form, ist diejenige der Wespen und Ameisen sehr verschieden. Ich muss dabei auf eine ältere Beobachtung zurückkommen, welche früher in den Lehrbüchern viel erwähnt, seit 30 Jahren aber ziemlich vergessen zu sein scheint. Ramdohr<sup>2)</sup> giebt, so viel ich weiss, zuerst an, dass die Wespenlarven zwar einen vollständigen Darmkanal besitzen, dass aber die innerste Haut

1) Ramdohr, Abbildungen zur Anatomie der Insecten. 1809. Taf. XII u. S. 12.

2) Siehe z. B. Ramdohr a. a. O. Taf. VII. Fig. 2 von *Cetonia*, Taf. VIII. Fig. 3 von *Melolontha*.

des Magens blind geschlossen sei. Diese Angabe ist seitdem vielfach bestätigt und wiederholt worden von Burmeister, J. Fr. Meckel, Dutrochet, R. Wagner, Frei und Leukart.

Eingehend wurde der Gegenstand zuletzt untersucht von Grube<sup>1)</sup>. Derselbe hat viel neues gefunden. Er stellt zunächst fest, dass der Darm der *Hymenopterenlarven* keineswegs gleich gebaut ist, wie ältere Schriftsteller mehrfach angenommen, dass sich der Darm der Bienenlarven wie der der meisten andern Insectenlarven verhalte. Nur der Darm der Wespen, Hornissen und Ameisen zeigt die von Ramdohr entdeckte merkwürdige Structur. Sie besteht nach Grube's durchaus richtigen Darstellung darin, dass bei den genannten Larven der Darmkanal die gewöhnlichen drei Theile, Vorder-, Mittel- und Hinterdarm besitzt, aber dass die innerste Haut des Mitteldarmes sich zu einem Säckchen abschliesst. Eine Darmentleerung kann also während des Larvenlebens nicht stattfinden. Ich übergehe einzelne Irrthümer und hebe nur das Richtige hervor. Seitdem scheint diese Angelegenheit vollkommen vergessen. Sie verschwindet aus den Lehrbüchern und damit, wie es meistens geht, auch aus den Abhandlungen. Ich war daher selbst nicht wenig überrascht als sich diese Erscheinung als ein besonderer Fall der von mir eben beschriebenen Trichterbildung herausstellte.

Ich habe dieselbe vorzugsweise an den mir allein zu Gebote stehenden Ameisen studirt, welche aber dieselben Verhältnisse wie Hornissen und Wespen zu zeigen scheinen.

Der Vorder-, Mittel- und Hinterdarm unterscheidet sich in nichts von dem der andern Insecten. (Taf. IX. Fig. 8.) Der Vorderdarm bildet einen etwas eigenthümlichen Rüssel. Der Rüssel entsteht auch aus einer Duplicatur. Aber der hintere Rand derselben setzt sich als ein ungetheiltes (einfaches) Stück noch weit nach hinten fort. Der weiche Theil dieses einfachen Stückes ist nicht muskulös wie sonst der Rüssel, sondern besteht nur aus Hypodermis. Auf der Aussenfläche der Chitinschicht dieses Rüsselstückes erhebt sich der Trichter, welcher sich in vielen Punkten von dem gewöhnlichen Trichter unterscheidet. Einmal ist derselbe nicht offen, sondern geschlossen. Derselbe besteht sonst auch aus Lamellen, allein dieselben stehen hier weit von einander ab, indem sich eine reichliche Flüssigkeitsmenge zwischen ihnen ansammelt. Der Trichter ist in der Weise gebildet, dass sich am vordern Theil des Rüssels von der äussern Chitinschicht desselben eine besondere Schicht abhebt, von welcher wieder die einzelnen Lamellen wie von ihrer Basis entspringen (Taf. X. Fig. 1). Die älteren Autoren nannten diese Bildung Magensack und bezeichneten damit richtig ihre physiologische Function. Allein es leuchtet wohl von selbst ein, dass sie morphologisch dem Trichter entspricht.

<sup>1)</sup> Grube, Fehlt den Wespen- und Hornissenlarven ein After oder nicht? Müller's Archiv 1849.

Aus der Entwicklungsgeschichte geht hervor, dass der Trichter immer als ein geschlossener Sack entsteht, denn der Vorderdarm, als dessen innere chitinöse Ausscheidung der Trichter entsteht, ist ein blindgeschlossenes Rohr, also muss auch dessen Auskleidung blind geschlossen sein. Erst später öffnet sich der Vorderdarm, dies geschieht aber wie man sieht nicht überall z. B. bei den Wespen und Ameisen nicht. Der Darm der Wespen- und Ameisenlarven ist demnach auf einer tieferen Stufe stehen geblieben als der der übrigen Insectenlarven.

### Wachsthum, Physiologie und Verbreitung des Trichters.

Aus dem Bau des Trichters folgt schon, dass die Nahrung von demselben vollständig eingeschlossen ist. Sie berührt den Mitteldarm nicht, die Verdauung sowie die Resorption kann nur durch Endosmose stattfinden. Den offenen Trichter findet man bei allen Insecten, welche mit ihrer verdaulichen Nahrung unverdauliche Stoffe zu sich nehmen. Die unverdaulichen Stoffe welche die Insecten fressen bestehen aus Cellulose, Chitin und unorganischen Körpern. Die im Wasser lebenden Larven der *Dipteren* und *Neuropteren* nehmen mit dem feinen Schlamm, welcher in den Infusorien, Pilzen, Algen viel leicht verdaulichen Nahrungsstoff enthält auch reichlich Quarz und andere mineralische Körnchen auf. Sie sind wie die *Dipteren*- und *Neuropteren*larven mit Trichter versehen. Diejenigen Insecten, welche reine Fleischnahrung, thierische oder pflanzliche Säfte geniessen, haben keinen Trichter. Die *Dytisciden* und *Cursoria*, welche nur Fleisch fressen und keine festen Stoffe verschlucken können, weil ihr Oesophagus mit nach dem Mund zu gerichteten Haaren besetzt ist, haben keinen Trichter. Die *Hydrophilus* dagegen nehmen Fleisch und Pflanzentheile zu sich, sie besitzen den Trichter. Die *Hemipteren* und ein grosser Theil der *Hymenopteren* haben ebenfalls keinen Trichter. *Cynips* und *Ichneumon*, welche Säfte von Pflanzen\* und Thieren, *Apis* und *Bombus*, welche Honig und den leicht verdaulichen *Pollen* geniessen haben keinen Trichter, die *Tenthredoniden*larven fressen Blätter, sie haben den Trichter, Die Wespen- und Ameisenlarven fressen nur Fleisch. Ihr geschlossener Trichter hat also eine andere Function als der offene. Unsere Betrachtungen sollen keineswegs teleologisch sein. Jedes Thier findet die zu seinem Bau passende Nahrung. So auch die Insecten mit und ohne Trichter.

Ein Insect mit Trichter kann auch anderweitig z. B. durch seine Mundtheile gehindert sein, feste Stoffe zu sich zu nehmen, so die *Dipteren*, welche im Imagozustand einen Trichter besitzen, obgleich sie saugende Mundtheile besitzen. Allein die Bedeutung des offenen Trichters besteht nicht bloss darin, dass er den Mitteldarm vor der Berührung mit harten Gegenständen schützt und dadurch die Thiere, welche ihn besitzen, befähigt, feste Theile zu verschlucken. Er löst sich auch am Hinterende ab, umhüllt die Fäces und wird mit denselben entleert. Diese für die Bedeutung des Trichters wichtige Beobachtung habe ich bei *Hydrophilus piceus* gemacht. In dem Wasser, worin sich diese Insecten aufhalten, findet man die abgehenden Fäces als feste Packete, an welchen man



die Hülle deutlich erkennen kann. Da der Trichter immer bis an den After reicht, so steht über allen Zweifel fest, dass der Trichter immer von vorn wieder nachwächst.

Eine weitere Beobachtung über die abgelegten Fäces anderer Insecten habe ich nicht machen können. An den Fäces der Raupen von *Bombyx neustria* und *Saturnia Perneyi* finde ich keine Chitinhülle. Allein daraus würde nicht folgen, dass der Trichter der Raupen nicht auch fortdauernd wächst. Die Abstossung des Trichters kann allmählich an seinem Hinterende stattfinden und dadurch der Beobachtung entgehen.

Eine Menge Umstände sprechen dafür, dass der Trichter überall an seinem Vorderende wächst und an seinem Hinterende aufgelöst wird, dass er der Ort einer Chitinsecretion ist. Das Chitin des Trichters ist an seinem Vorderende sehr wasserhaltig und zart, an seinem Hinterende fester. Wie alle Chitinbildungen wird der Trichter bei jeder Häutung abgeworfen und neu gebildet. Bei frisch gehäuteten Larven von *Tenebrio molitor* ist der Trichter gallertartig dicker und mehr farblos als an ältern Larven, bei welchen er gelblich, fester und dünner ist. Der Trichter wird ferner nicht wie andere Chitinstücke der *Arthropoden* in seiner ganzen Grösse auf einmal angelegt, sondern wächst allmählig. In den Puppen der Ameisen, Käfer und Schmetterlinge fehlt er. Es kommt zwar aus dem Oesophagus der Puppen von *Tenebrio molitor* ein Chitinrohr hervor, dies ist aber die Chitinbekleidung des Oesophagus der Larve, welche während des Puppenstadiums stecken bleibt, wie auch der Trichter der Larve gefüllt mit dem Rest der Nahrung, aber abgelöst von seiner Basis in etwas geschrumpftem Zustand im Mitteldarm liegt. Auch an der jungen Imago von *T. molitor*, wenn deren Chitinbedeckung noch farblos ist, finde ich keinen Trichter, er wächst also allmählich in die Länge.

Der geschlossene Trichter der Ameisen und Wespen wird sich ebenfalls vergrössern, da er Raum für die sich mehrenden Speisereste darbietet.

Unter den *Arthropoden* habe ich den Trichter noch gefunden bei den *Chilognathen* und zwar bei *Julus*. Er findet sich im ganzen Mitteldarm. Wahrscheinlich geht derselbe auch aus der Chitinbekleidung des Oesophagus hervor. Ferner fand ich ihn unter den *Crustaceen* bei den *Phyllopoden* (*Daphnia*). Diese weite Verbreitung des Trichters lässt hoffen, dass es eine den *Arthropoden* allgemein zukommende Erscheinung sein wird.

Gewöhnlich nimmt man an, dass Chitingebilde nur vor der Häutung wachsen, nach der Häutung sofort erhärten und zu wachsen aufhören. Allein ich habe schon 1866<sup>1)</sup> darauf aufmerksam gemacht, dass das Chitin der *Nematoden* nach der Häutung noch sehr bedeutend wächst, dass die Thiere auf das Mehrfache ihrer Länge und Dicke wachsen, wobei die Chitinschicht in allen ihren Theilen im Verhältniss des Gesamtwachsthums zunimmt. „Wir können also die Cuticularschicht nicht, wie es wohl bei den

1) Monographie der *Nematoden*. 1866. S. 216 u. ff.

*Arthropoden* möglich ist, als ein von der subcutanen (chitinogenen) Matrix abgelöstes Gebild, Secret, betrachten, sondern sämtliche Schichten der Haut stehen noch in einem lebendigen Zusammenhange.“

Auch bei den gegliederten *Nemathelminthen* muss, wie ich dort nachgewiesen, die Chitinschicht dauernd ohne Häutung wachsen. Damit habe ich bereits meinen Zweifel an der damals allgemein verbreiteten Auffassung der Chitinbildung ausgesprochen. Seitdem hat Leydig dieselbe Ansicht auch auf das Chitin der *Arthropoden* ausgedehnt. Bei Insecten kannte man ein so schlagendes Beispiel von dem dauernden Wachsthum des Chitins, wie der Trichter darbietet, bisher nicht. Ein weiteres sehr schönes Beispiel bietet *Coccus* dar. Wie man gewöhnlich angiebt, spinnt die Puppe, welche sich in ein Männchen zu verwandeln im Begriff steht, um sich ein wolliges Gespinnst, aus welchem dann das fertige Thier hervorgeht. Dieses angebliche Gespinnst entsteht aber in der Weise, dass die Haare der Puppe zu langen sich krümmenden und untereinander verfilzenden Fäden auswachsen. Dadurch wird das auch ausserhalb der Häutungsperiode vorkommende Wachsthum des Chitin unumstösslich bewiesen.

Die Trichterbildung ist sogar nicht bloss auf die *Arthropoden* beschränkt, sondern kommt auch bei den Mollusken so z. B. bei den *Gastropoden* vor. Ich finde sie bei *Lymnæus*, *Helix* und *Limax*. Die Nahrung im Mitteldarm wie die abgelegten Fäces sind von einer festen Haut umgeben, über deren Zusammensetzung und Entstehung ich mir vorbehalte genauere Angaben zu veröffentlichen.

Die Trichterbildung ergibt sich darnach als eine weitverbreitete für das gesammte thierische Leben wichtige Erscheinung.

## Verbreitung des Rüssels und Trichters bei den Insecten.

|                                           |       | Rüssel | Trichter |                                                                                        |
|-------------------------------------------|-------|--------|----------|----------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Diptera</i>                            | Larve | —      | —        | <i>Corethra, Chironomus, Helophilus, Musca.</i>                                        |
|                                           | Imago | —      | —        | <i>Chironomus, Musca.</i>                                                              |
| <i>Orthoptera</i>                         | Larve | —      | —        | <i>Blatta, Locusta.</i>                                                                |
|                                           | Imago | —      | —        | " " <i>Bacillus.</i>                                                                   |
| <i>Forficulidea</i>                       | Larve | —      | —        | <i>Forficula.</i>                                                                      |
|                                           | Imago | —      | —        | "                                                                                      |
| <i>Thysanura</i>                          | Larve | —      | —        | <i>Lepisma.</i>                                                                        |
|                                           | Imago | —      | —        | "                                                                                      |
| <i>Neuroptera</i>                         | Larve | —      | —        | <i>Sialis, Phryganea.</i>                                                              |
|                                           | Imago | ?      | ?        |                                                                                        |
| <i>Pseudoneuroptera</i>                   | Larve | —      | —        | <i>Agrion, Libellula, Ephemera, Potomanthus.</i>                                       |
|                                           | Imago | —      | —        | <i>Libellula.</i>                                                                      |
| <i>Lepidoptera</i>                        | Larve | —      | —        | <i>Tinea, Saturnia, Neustria.</i>                                                      |
|                                           | Imago | —      | O        | <i>Tinea.</i>                                                                          |
| <i>Coleoptera</i>                         | Larve | —      | —        | <i>Tenebrio, Oryctes, Chrysomela.</i>                                                  |
|                                           | Imago | —      | —        | " " " <i>Hydrophilus.</i>                                                              |
|                                           | Larve | —      | O        | <i>Dytiscus, Carabus, Coccinella, Bruchus.</i>                                         |
|                                           | Imago | —      | O        | " " " " <i>Bostrychus.</i>                                                             |
| <i>Hymenoptera</i>                        | Larve | O      | O        | <i>Ichneumon, Cynips, Apis, Bombus.</i>                                                |
|                                           | Imago | O      | O        | <i>Apis, Bombus.</i>                                                                   |
|                                           | Larve | —      | —        | <i>Vespa, Formica.</i> Geschlossener Trichter, <i>Tenthredo</i> ,<br>offener Trichter. |
|                                           | Imago | O      | O        | <i>Formica.</i>                                                                        |
| <i>Hemiptera</i>                          | Larve | O      | O        | <i>Acanthia, Aphis, Coccus.</i>                                                        |
|                                           | Imago | O      | O        | " " "                                                                                  |
| <i>Pediculina</i><br>u. <i>Thripsidea</i> | Larve | O      | O        | } <i>Pediculus, Thrips.</i>                                                            |
|                                           | Imago | O      | O        |                                                                                        |

## Tafel VIII.

vd. Vorderdarm.  
md. Mitteldarm.  
hd. Hinterdarm.  
r. Rüssel.  
t. Trichter.

- Fig. 1. *Corethra plumicoruis*, Larve.  
Fig. 2. *Chironomus plumosus*, Larve. Chitinlamelle des Darmes nach Maceration in Kalilauge.  
Fig. 3. *Chironomus plumosus*, Larve.  
Fig. 4. *Agrion*, Larve.  
Fig. 5. Dipterenlarve von einer der *Mycetophila*.  
Fig. 6. *Blatta germanica*.  
Fig. 7. *Lepisma sacharina*.  
Fig. 8. *Tenebrio molitor*, Larve.  
Fig. 9. *Saturnia Perneyi*, Raupe. Stacheln des Hinterdarmes. A. hinten, B. in der Mitte, C. vorn.

## Tafel IX.

- Fig. 1—7. Chitinverdickungen im Vorderdarm.  
Fig. 1. *Blatta germanica*, vollständig.  
Fig. 2. Dasselbe, ein Theil stark vergrößert.  
Fig. 3. *Aeshna*, Larve.  
Fig. 4. *Agrion*, Larve.  
Fig. 5. *Locusta viridissima*, Imago.  
Fig. 6. *Bacteria*. A. Streifensystem, die Hälfte schwache Vergrößerung. B. die Stacheln aus dem vordern, mittlern und hintern Theil. Starke Vergrößerung.  
Fig. 7. *Sialis lutaria*.  
Fig. 8. Der Darmkanal einer Ameisenlarve.

## Tafel X.

- Fig. 1. Ameisenlarve, Vorder- und Mitteldarm im Längsschnitt.  
Fig. 2. *Chironomus plumosus*. Rüssel im Längsschnitt.  
Fig. 3. *Saturnia*, Raupe. Enddarm mit Trichter im Querschnitt.  
Fig. 4. *Saturnia*, Raupe. Körperwand im Querschnitt.  
Fig. 5. *Ascaris megalcephala*. Oesophagus und Darm im Längsschnitt.  
a. Chitinschicht.  
b. Muskelschicht.  
c. Peritonealschicht des Oesophagus.  
d. Peritonealschicht des Mitteldarmes.  
e. Verbindung zwischen der Schicht und der Sarkolemma der Leibesmuskeln.  
f. Ectodermzellen.  
Fig. 6. Idealer Durchschnitt eines *Arthropoden*. Roth bezeichnet Ecto-Mesoderm, Blau die Chitinschicht, Gelb das Entoderm, die Buchstaben wie Tafel VIII.

# Ueber die Dipnoi und besonders die Flossen derselben.

Von

**Anton Schneider.**

(Mit Tafel XI.)

## Die Speciesunterschiede der Dipneumones.

Eine Beobachtung an den Flossen des *Ceratodus* veranlasste mich, auch die Flossen der andern *Dipnoi* zu untersuchen. Es zeigte sich bald, dass zunächst die in Verwirrung gekommene Systematik der *Dipnoi* in Ordnung gebracht werden musste.

Der von Natterer in Brasilien entdeckte *Lepidosiren paradoxus* war von Natterer selbst 1837, von Bischoff 1840, von Hyrtl 1845, auf das genaueste beschrieben worden. 1840 machte Owen eine neue Species *Lepidosiren annectens* bekannt, welche aus dem Gambiafluss, Westafrika, stammte, Peters entdeckte 1845 eine andre *L. annectens* verwandte Species aus dem Quellimane, Ostafrika, welche er *L. amphibius* nannte. Die Beschreibungen aller drei Species sind ungewöhnlich genau, trotzdem ist der Unterschied der beiden Species *L. annectens* und *L. amphibius* niemals anerkannt worden. Schon van der Hoëven<sup>1)</sup> betrachtet sie als eine Species. Günther<sup>2)</sup> hat diese Vereinigung beibehalten. Owen hat die von ihm entdeckte Species zu einem neuen Genus *Protopterus* erhoben. Es besitzt drei äussere Kiemen, *Lepidosiren* keine. Günther a. a. O. machte noch darauf aufmerksam, dass, wie aus den Untersuchungen von Bischoff, Hyrtl und Owen hervorging, *Lepidosiren* fünf Kiemenbogen und vier Kiemenspalten, *Protopterus* sechs Kiemenbogen und fünf Kiemenspalten hat. Ayer hat in neuester Zeit<sup>3)</sup> sogar die Ansicht ausgesprochen, dass alle drei Species zusammenfallen. Ich selbst<sup>4)</sup> wies aber nach, dass alle drei unzweifelhaft von einander verschieden sind.

1) van der Hoëven, Naturgeschichte der Wirbelthiere (deutsche Uebersetzung 1852). S. 215.

2) Günther, Catalogue of fishes British Museum 1870 und Handbuch der Ichthyologie, deutsche Uebersetzung von Hayek. 1886, S. 246.

3) Howard Ayers, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der *Dipnoer*. Jenaische Zeitschrift f. d. gesammten Naturwissenschaften, neue Folge, Bd. XI. p. 479. 1885.

4) Zoologischer Anzeiger 1886. No. 231

Für die Entscheidung dieser Frage stand mir ein ausreichendes Material zu Gebote, theils aus dem Breslauer, theils aus dem Berliner zoologischen Museum, dessen zahlreiche Exemplare Herr Prof. von Martens mir zu untersuchen gütigst gestattete. *Lepidosiren paradoxa* habe ich nicht selbst gesehen.

Die Angaben von Peters sind musterhaft genau. Einen einzigen für die Kenntniss der *Dipnoerflosse* allerdings sehr wichtigen Punkt hat er übersehen, nämlich den, dass der Saum der Flossen vorn und hinten nicht an derselben, sondern an entgegengesetzten Seiten steht. Vollkommen richtig ist aber seine Angabe, dass die Flossensäume von zweierlei Strahlen, knorplichen und knöchernen, gestützt sind. Peters, der den *P. annectens* Owen nicht vergleichen konnte, glaubte, dass die von ihm gefundene Species möglicherweise mit der Owen's identisch sei. Da man an andern *Protopterusexemplaren* einen Flossensaum fand, welcher nur von knöchernen Strahlen gestützt war, so hat man die Richtigkeit der Peters'schen Angaben bezweifelt, z. B. schon van der Hoëven sagt, die Exemplare, welche nur knöcherne Flossenstrahlen besitzen, gehören zu *Protopterus annectens* Owen. Diese letztere Species ist sehr häufig und von Händlern seit Jahren zu beziehen gewesen, während *Protopterus amphibius* allein von Peters auf seinen Reisen gesammelt worden ist. Nur das Berliner Museum besitzt, wie ich annehmen muss, Exemplare desselben und das Breslauer ein Exemplar, welches aber auch von dem Berliner Museum erworben ist.

Die von Owen untersuchten Exemplare von *Protopterus annectens* hatten grüne Knochen, die von mir untersuchten sind theils grün, theils weiss. Ich glaube, dass die grüne Farbe die ursprüngliche ist, welche mit der Zeit im Alkohol verbleicht.

Die Eintheilung der *Dipnoi* in *Monopneumones* und *Dipneumones*, welche Gegenbaur vorgeschlagen hat, annehmend, theilen wir die *Dipneumones* ein in folgende Genera und Species.

**Lepidosiren** vier Kiemenspalten, Flossen ohne Saum, ohne äussere Kiemen.

*L. paradoxa* Natterer 56 Rippen. Amerika. Amazonenstrom. Länge bis 4 Fuss.

**Protopterus** fünf Kiemenspalten, ein von Hornstrahlen gestützter Flossensaum vorhanden, welcher bei den Brustflossen am ventralen, bei den Bauchflossen am dorsalen Rande steht oder fehlt. Aeussere Kiemen.

*P. amphibius* Peters 30 Rippen. Der Flossensaum auch noch von knorpeligen Seitenstrahlen gestützt. Afrika. Quellimane. (Br. Be.) Länge bis 2 Fuss.

*P. annectens* Owen 35 Rippen. Flossensaum nur an der Brustflosse. Knorpelige Seitenstrahlen fehlen. Afrika. Gambiafluss (Br. Be.)<sup>1)</sup>, weisser Nil Chartum (Br. Be.), Quellimane (Be.) durch Peters, Ugalla, Gebiet des Tanganikasees (Be.) durch den Afrikaforscher Reichert, Länge bis 51 cm.

<sup>1)</sup> Br bedeutet Breslauer Museum. Be Berliner Museum.

### Die Flossen der Dipnoi.

Die Flossen von *Ceratodus* hat Günther in seiner ausgezeichneten Monographie<sup>1)</sup> zum ersten Male beschrieben. Seine Abbildung stimmt im Wesentlichen mit der unsern (Taf. XI. Fig. 2 u. 3) überein. Die Vorderextremität beginnt nach ihm am Schultergürtel mit einem leicht gekrümmten Knorpel, welcher durch ein Gelenk mit dem Schultergürtel verbunden ist. Dies ist das einzige wahre Gelenk der Flosse, im übrigen sind die Knorpelstücke nur durch Bindegewebe verbunden. Dies Glied zeigt keine Theilung im Innern. Es entspricht dem Vorderarm, den stielartigen Vorsprung des Schultergürtels (Taf. XI. Fig. 2 und 5) vergleicht er dem Humerus. Das zweite Glied bildet die Basis der eigentlichen Flosse, es ist ein flaches, breites Stück mit unebener Oberfläche. Die Unebenheiten setzen sich als bindegewebige Scheidewände in das Innere fort und theilen es in drei Stücke, welche den drei Carpalia der meisten *Plajgiostomen* (*Pro-meso-* und *metapterygium* Gegenbaur's) entsprechen. Auf die Basis folgt eine Reihe von etwa 26 viereckigen Stücken, welche in der Mitte der Flosse eine Längsachse bilden. Die Stücke werden allmählig kleiner und gegen das Ende undentlicher. An den beiden hintern Ecken der Stücke sind Aeste aufgesetzt, welche schief nach hinten und nach dem Rand der Flosse laufen. Die ersten acht bis zwölf Aeste sind dreigliedrig, die folgenden zweigliedrig, die letzten Stücke haben überhaupt keine Aeste. Leichte Unregelmässigkeiten, wie der Ursprung von zwei Aesten an einem Achsenstücke, das Auftreten von vier Gliedern an den Aesten oder das Auftreten von vier viergliedrigen Aesten am Basalstück kommen vor. Die Flossenstrahlen sind, wie auch in der medianen Flosse, sehr dünn und stehen zu beiden Seiten der Flossenknorpel.

Die Hinterextremitäten gleichen, wie Günther mehrmals hervorhebt, den Vorderextremitäten, ihre Knorpelskelette sind fast identisch.

Die Flosse von *Ceratodus* und zwar die Brustflosse ist seitdem von Davidoff wieder untersucht worden, er hat eine sehr genaue Darstellung der Nerven, Muskeln und Knorpel gegeben. Die dadurch erlangten Kenntnisse haben theoretische Erörterungen in grosser Zahl veranlasst. Mit Recht, denn wie Günther schon sagte, die Anordnung des Knorpelskelettes steht einzig unter den Wirbelthieren. Allein eine wichtige Untersuchung hat man bisher versäumt, nämlich die, wie sich die vordern zu den hintern Gliedmaassen verhalten. Ich werde es versuchen, diese Lücke auszufüllen.

Vergleicht man die vordern und hintern Gliedmaassen derselben Seite mit einander, so fällt sogleich auf, dass die Blattumrisse derselben verschieden sind (Taf. X. Fig. 2 und 3.) Ich stelle die Flossen in ihre gewöhnliche Lage. Man kann dann einen dorsalen und ventralen Rand, eine äussere und innere oder was dasselbe bezeichnet, eine vordere und hintere Fläche

1) Günther, Description of *Ceratodus*. Philosophical Transactions Part. II. 1871. S. 531.

unterscheiden. Die Curve des dorsalen Randes der einen Flosse gleicht dem des ventralen der andern. Die Curve der dorsalen Seite der Brustflosse erreicht ihr Maximum senkrecht über dem achten Glied der Achse, die Curve der ventralen Seite über dem sechsten Glied. Bei der Bauchflosse liegt das Maximum ventral, über dem ersten dorsal über der Grenze zwischen dem fünften und sechsten Glied. Ich lege auf die Zahlen nur in soweit Werth, als dadurch die Curven characterisirt sind. Das Maximum liegt bei dem einen Rande näher der Basis als bei dem andern Rande und die beiden verschiedenen Ränder liegen an beiden Flossen auf entgegengesetzten Seiten.

Das Knorpelskelett zerfällt bekanntlich in die Achse und deren Aeste; die Achse sowie die Aeste wieder in Glieder.

Das erste Glied der Achse ist das längste und stärkste, es trägt an seinem distalen Ende seitlich eine Verdickung — processus —, welche an der Brustflosse ventral, an der Bauchflosse dorsal steht.

Das zweite Glied der Achse ist durch eine längs und schief zur Achse verlaufende Furche getheilt. Die Furche liegt an der Brustflosse auf der dorsalen Seite, an der Bauchflosse auf der ventralen Seite. An der Bauchflosse trennt die Furche einen freien Fortsatz ab.

Die folgenden Achsenglieder werden nach und nach kürzer und dünner, verhalten sich aber sonst gleich.

Gehen wir nun zu den Aesten. Sie beginnen am zweiten Achsengliede. Die Aeste der ventralen und dorsalen Seite sind verschieden. Die der einen Seite der Brustflosse sind ähnlich denen der anderen Seite der Bauchflosse. An der Brustflosse steht auf der dorsalen Seite vom zweiten Glied am distalen Ende ein Ast, welcher schief distal und dorsalwärts geht. An der Bauchflosse steht je ein Ast an der ventralen Seite der Glieder. Der 1., 2. und 3. Ast dieser Gruppe ist 4gliederig, die folgenden 3 dann zwei- und zuletzt eingliedrig.

Auf der ventralen Seite der Brustflosse tragen die ersten 4—5 Glieder mindestens 2 Aeste, das erste Glied sogar 5 Aeste. Dieselbe Erscheinung findet sich bei der Bauchflosse wieder, aber an der dorsalen Seite. Das erste Glied trägt 3 Aeste, das zweite bis siebente Glied trägt 2 Aeste.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass Brust- und Bauchflosse des *Ceratodus* so stehen, als ob die eine gegen die andere um  $180^{\circ}$  gedreht wäre, also genau so wie die Vorder- und Hinter-Extremitäten der Wirbelthiere mit Ausnahme der Fische<sup>1)</sup>. Wir dürfen deshalb wohl suchen, ob noch

1) Die von mir gegebene Beschreibung des Skeletts der Bauchflosse von *Ceratodus* stimmt genau überein mit der Abbildung bei Davidoff und mit der Abbildung bei Günther Taf. XXX, Fig. 2. Letztere giebt das gesammte Skelett des *Ceratodus*. Brust- und Bauchflosse zeigen deutlich die Unterschiede der beiden Flossenhälften und die entgegengesetzte Stellung der Brust- und Bauchflosse. Da ich von zwei Exemplaren Brust- und Bauchflosse in gleicher Weise fand und zwei durch keinerlei Vorurtheil beeinflusste, offenbar sorgfältige Abbildungen damit übereinstimmten, durfte ich wohl annehmen, dass meine Beschreibung das gesetzmässige Verhalten darstellte.



weitere Aehnlichkeiten dieser Flosse mit den hand- und fusstragenden Extremitäten vorhanden sind.

Das erste Glied können wir unbedenklich dem Humerus und dem Femur vergleichen. Sie sind bereits, wie aus der Stellung der Verdickung (processus) hervorgeht, um  $180^{\circ}$  gegen einander gedreht. Das zweite Glied zeigt, wie schon Günther erwähnt, die Neigung in Stücke zu zerfallen. Wie mir scheint sind es nur zwei Stücke; das grössere, welches die Richtung der Achse beibehält, entspricht der Ulna und der Tibia (Fig. 2 u. 3t), das schmalere, welches vorn dorsal, hinten ventral liegt, ist der Radius und die Fibula. Man könnte versuchen, noch weiter die Knorpel mit den Knochen von Hand und Fuss zu vergleichen, allein es dürfte nicht mit derselben Sicherheit möglich sein als es uns bis zu diesem Punkt gelungen ist.

Die Eigenschaften, welche wir an der *Ceratodus*-flosse gefunden, finden sich an den Flossen der Gattung *Protopterus* wieder, entsprechend der geringeren Ausbildung der Aeste, in geringerem Grade ausgeprägt.

Bei *Protopterus amphibius* treten an jedem Glied mehrere Aeste auf, an der Vorderextremität auf (Taf. XI. Fig. 4 und 5) der ventralen, an den Hinterextremitäten auf der dorsalen Seite oder, wie wir auch sagen können, an der ulnar-tibialen Seite.

Bei *Protopterus annectens* fehlt der Flossensaum an der Hinterextremität und an der Vorderextremität sind nur die knöchernen oder hornigen Flossenstrahlen vorhanden, aber der Flossensaum der Vorderextremität tritt an der ulnaren Seite auf wie bei *P. amphibius*. Es stehen also die Flossen von *Protopterus* ebenfalls um  $180^{\circ}$  gegen einander gedreht.

Aus dem obigen geht nun ferner hervor, dass zwischen der Flosse der *Dipnoi* und der der übrigen Fische ein Vergleich nicht möglich ist. Brust- und Bauchflosse der Fische unterscheiden sich zwar immer, aber darin kommen sie überein, dass ihre dorsalen und ventralen Flächen sich entsprechen, die Brust- und Bauchflossen sind nicht um  $180^{\circ}$  gegen einander gedreht.

Die Muskulatur der Flossen der von mir untersuchten *Ceratodus*-exemplare war immer etwas verkümmert. Die Muskeln schlaff, stark wasserhaltig. Möglicherweise waren sie bereits gealtert.

Fig. 1 ist eine Abbildung nach dem besten Präparate, sie stimmt ziemlich mit der Abbildung Davidoff's überein, nur tritt hier deutlicher der Unterschied der dorsalen und ventralen Seite hervor. Die in Segmente zerfallende Achsen-Muskulatur besteht aus zwei Schichten, am ventralen Rand biegt die obere Schicht in der Richtung der Aeste um, am dorsalen Rande die untere Schicht. Eine genauere Untersuchung an kräftigen Exemplaren wäre erwünscht.

Bis jetzt ist über das Verhältniss der Flossen zu Arm und Bein die Ansicht Gegenbaur's die herrschende gewesen, dass die Flossen der Fische gleichgerichtet stehen, dass bei den Amphibien daraus Arm und Beine hervorgehen, deren gleiche Flächen zunächst auch gleich gerichtet sind, dass aber allmählich durch Drehung des Humerus die Vorderextremität in eine um  $180^{\circ}$  verschiedene Stellung zur Hinterextremität kommt. Diese

scharfsinnig durchgeführte Ansicht hat bis jetzt allgemein befriedigt. Wie wir aber sehen, besitzen bereits die Extremitäten der *Dipnoer*, welche man einstimmig als die älteste und einfachste Form der Wirbelthierextremitäten betrachtet, schon entgegengesetzte Stellung.

### Die Stellung der Dipnoi im System.

*Lepidosiren* wurde von seinem Entdecker Natterer zu den Amphibien gerechnet. Die folgenden Schriftsteller rechnen ihn theils zu den Fischen, theils zu den Amphibien. Joh. Müller<sup>1)</sup> stellte in seinem System der Fische die *Dipnoi*, damals *Lepidosiren* und *Protopterus* enthaltend, zu den Fischen als eine den *Teleostei*, *Ganoidei*, *Elasmobranchii* etc. gleichwerthige Gruppe. Hyrtl, Owen, Gegenbaur haben sich dieser Ansicht angeschlossen. Günther, unter dem Eindruck der Entdeckung des fischartigen *Ceratodus*, vereinigt die *Dipnoi* mit den *Chondropterygii* und *Ganoidoi* zu einer Gruppe der *Palaeichthyes*, während Wiedersheim<sup>2)</sup> die *Dipnoi* als eine Klasse zwischen den Fischen und Amphibien stellt. Die nahe Beziehung der *Dipnoi* zu den Amphibien ist von jedem dieser Autoren hervorgehoben worden. Joh. Müller wies kurz vor seinem Tode, wie ich mich noch sehr wohl besinnen kann, in seinen Vorlesungen darauf hin, dass die Frage, ob die *Dipnoi* zu den Fischen oder zu den Amphibien gehören, kaum zu entscheiden sei. Was mich anbetrifft, so neige ich mich zu der Ansicht, dass die *Dipnoi* den Amphibiencharakter bereits vollkommen ausgeprägt haben. Zwei Punkte bestimmen mich. Kein Fisch hat sonst Lungen, wenn man unter Lungen ein Organ versteht, welches Venenblut empfängt und Arterienblut abgiebt. Die *Dipnoi* würden eine Ausnahme in der ganzen Klasse bilden. Der zweite Punkt wäre der, dass die Nase der *Dipnoi* sich nach hinten in die Mundhöhle öffnet. Auch dadurch unterscheiden sich die *Dipnoi* von allen Fischen.

Nur eine Familie der Fische, die *Myxinoiden*, nähern sich durch ein wichtiges Merkmal den Amphibien. Die Nase der *Myxinoiden* öffnet sich nach hinten auch in den Mund. Sollte man desshalb nicht lieber die *Myxinoiden* als Amphibien betrachten? Dass die *Myxinoiden* und die *Petromyzon* in jeder Beziehung sich unterscheiden, habe ich bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über Wirbelthiere vielfach hervorgehoben. Die *Petromyzon* schliessen sich in Betreff ihrer blind geschlossenen Nase an die Fische an. Im übrigen sind sie von den Fischen durch eine weite Kluft getrennt, die keineswegs geringer ist, als die zwischen den *Myxinoiden* und den *Dipnoi*. Die *Petromyzon* sind cyclostome Fische, die *Myxinoiden* vielleicht cyclostome Amphibien. Aber selbst die Cyclostomie ist bei beiden sehr verschieden.

1) Joh. Müller, über den Bau und die Grenzen der *Ganoiden* und über das natürliche System der Fische, gelesen in der Sitzung der Akademie vom 21. Dez. 1844. Günther a. a. O. S. 554. Die Ansicht von Günther war von Huxley schon angedeutet worden.

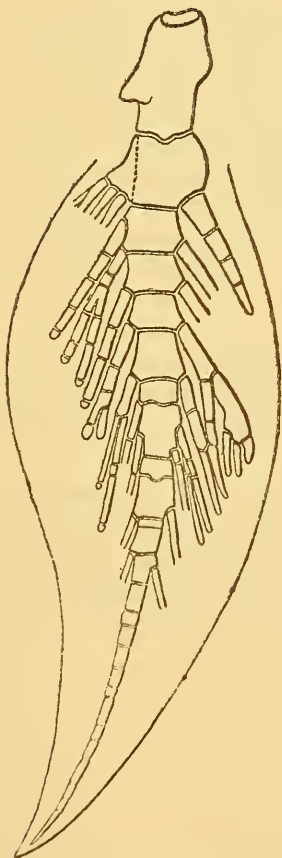
2) Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, S. 14.

Werden aber die *Myxinoïden* als cyclostome Amphibien betrachtet, so treten sie aus der vereinsamten Stellung, welche sie bis jetzt ein nahmen, heraus. Jedenfalls ist es werth, bei ferneren Untersuchungen auch an diese Möglichkeit zu denken.

Dass der Unterschied in den Nasenöffnungen ein wichtiges Merkmal für die Trennung der Fische und Amphibien sei, hat zuerst Oken bemerkt. Cuvier<sup>1)</sup> schliesst sich dem an und später auch Owen, welcher in der hintern Nasenöffnung einen Beweis der Amphibienähnlichkeit von *Protopterus* erkannte. Dass aber dieser Unterschied auch den *Myxinoïden* ihre Stellung bei den Amphibien anweist, scheint man bisher ganz übersehen zu haben.

Stellt man die *Dipnoi* zu den Amphibien, so wird es uns auch weniger auffallen, dass die Flosse derselben sich so wesentlich von der der Fische unterscheidet und vielmehr an die Flosse der Amphibien anschliesst.

Von den Flossen der Fische zu den Extremitäten mit Hand und Fuss oder wie man nun auch sagen kann der Lungenathmenden Wirbelthiere, kenne ich dormalen keinen Uebergang, aber die Lungenathmenden Thiere besitzen, wie wir jetzt sagen können, alle Hand und Fuss.



Brustflosse v. *Ceratodus*. Nat. Grösse.

### Ueber das Wachsthum der *Ceratodus*- und *Protopterus*flosse.

Die obige Beschreibung der *Ceratodus*flosse gilt nur für das erwachsene Thier. In dem Jugendalter ist die Flosse wie es scheint anders. Ich selbst habe diese Jugendzustände nicht beobachtet. Howes<sup>2)</sup> in einem sehr interessanten Aufsatz bildet mehrere *Ceratodus*flossen ab, welche sich wesentlich von denen unterscheiden, welche Günther, Davidoff und ich abgebildet haben. Nebenstehende Figur ist eine Copie nach Howes.

Sämmtliche Flossen bei Howes sind zunächst kleiner als die unseren. Es scheint mir schon daraus hervorzugehen, dass sie zu jüngeren Individuen gehören. Ferner unterscheiden sie sich dadurch, von den bis jetzt bekannten, dass

1) Cuvier, Ossemens fossiles Bd. X. 339, sagt, dass er die hintere Nasenöffnung von *Siren* auf Veranlassung Oken's gesucht habe, um die systematische Stellung von *Siren* zu entscheiden. Cuvier citirt Oken, Isis 1820 No. 12. Es muss wohl ein Druckfehler vorliegen. Ich finde in dem betreffenden Heft der Isis keine derartige Bemerkung.

2) Howes, Proceedings Zoological society Januar 1887.

am distalen Ende des Hauptstrahls keine Nebenstrahlen stehen, während die Nebenstrahlen am proximalen Theil dichter stehen als bei uns. Alles dies bestärkt mich in der Ansicht, dass die von Howes untersuchten Flossen noch junge, in der Entwicklung begriffene, darstellen. Daraus scheint mir ferner hervorzugehen, dass die Zahl der Glieder des Hauptstrahls mit dem Alter zunimmt und dass die neu auftretenden Glieder kleiner als die älteren sind, ferner dass die Seitenstrahlen durch Längsspaltung der alten entstehen. Während ferner bei uns die Glieder des Hauptstrahls nach dem distalen Ende zu allmählich an Länge abnehmen, sind die Glieder bei Howes ungleich, ein sehr kurzes Glied tritt zwischen längeren auf.

Daraus scheint weiter hervorzugehen, dass zwischen den Gliedern des Hauptstrahls neue kleinere Glieder auftreten und dass an dem proximalen Ende neue Nebenstrahlen entstehen dadurch, dass die vorhandenen Nebenstrahlen sich von ihrem distalen Ende aus spalten. Die neu entstandenen Nebenstrahlen rücken allmählich nach vorn.

Howes hat nicht daran gedacht, dass die von ihm abgebildeten Flossen Jugendformen sein könnten und glaubt desshalb, dass die von mir beschriebenen Formen zugleich mit den seinigen vorkommen und die Gestalt der Flossen überhaupt regellos sei, insbesondere die von mir beschriebene Ungleichheit der dorsalen und ventralen Hälfte der Flossen und die zwischen Brust- und Bauchflosse nicht vorhanden sei. Allein wenn man bedenkt, dass meine Angabe, sowie die von Günther und Davidoff sich auf erwachsene, die von Howes auf noch in der Entwicklung begriffene beziehen, so löst sich dieser scheinbare Widerspruch. Dass Missbildungen und Unregelmässigkeiten an der *Ceratodus*-flosse vorkommen können, will ich nicht in Abrede stellen.

Die von mir untersuchten Exemplare von *Ceratodus Forsteri* waren 80 und 85 cm lang. Dies sind noch nicht die grössten, das von Günther abgebildete misst 144 cm. Howes giebt leider nicht die Grösse seiner Exemplare an. Ausser der oben copirten Flosse bildet Howes noch andere kleinere ab.

Bei *Protopterus annectens* sind die Flossen der kleineren Exemplare im Verhältniss zur Körperlänge länger als die der grösseren Exemplare. Bei einem Exemplar von 161 mm Körperlänge beträgt die Länge der Brustflosse 54 mm, also 0,33 der Körperlänge. Bei einem Exemplar von 266 mm ist die Brustflosse = 0,24 und bei einem Exemplar von 510 mm = 0,21 der Körperlänge.

### Erklärung von Tafel XI.

Fig. 1—3 und 7 betrifft *Ceratodus Forsteri*.

Fig. 1. Linke Seite von aussen. Brustflosse. Die Haut abgenommen zeigt die Muskeln und die knöchernen Flossenstrahlen; d. dorsal, v. ventral. Natürliche Grösse.

Fig. 2. Dasselbe wie Fig. 1. Die Muskeln abgenommen, Knorpelskelett. s. Stück des Schultergürtels, r. Radius, u. Ulna

Fig. 3. Bauchflosse, fe. femur, t. tibia, fi. fibula.

Fig. 4. *Protopterus amphibius*. Brustflosse unter den äussern Kiemen sitzend. Natürliche Grösse.

Fig. 5. Derselbe. Bauchflosse in gleicher Stellung wie die Brustflosse in Fig. 4.

Fig. 6. Derselbe. Copie nach Peters. Stück der Flosse um das Knorpelskelett und die Flossenstrahlen zu zeigen. a. Achse, b. Aeste, c. knöcherne Flossenstrahlen.

Fig. 7. Muskeln

Lgd. Musculus longus dorsi.

M. Unterkiefer.

My. hy. Muse. mylohyoideus.

Rabd. Muse. rectus abdominis.

St. Schultergürtel.

St. cop. Muse. sterno copularis.

St. gen. Muse. sterno genioideus.

St. hy. Muse. sterno hyoideus.

Links ist der Mylohyoideus und der Sterno genioideus abgetragen.



2  
Oct. 8. 1888

A. Hassler  
from  
A. Schneider

# Zoologische Beiträge.

Herausgegeben

von

**Dr. Anton Schneider,**

Professor der Zoologie und Director des zoologischen Museums  
der Universität Breslau.

**Band II. Heft 2.**

Mit 6 Tafeln.

Breslau 1888.  
J. U. Kern's Verlag  
(Max Müller).





# Zoologische Beiträge.

---

Herausgegeben

von

**Dr. Anton Schneider,**

Professor der Zoologie und Director des zoologischen Museums  
der Universität Breslau.

---

**Band II. Heft 2.**

---

Mit 6 Tafeln.

---

$\delta^m$   
Breslau 1888.  
J. U. Kern's Verlag  
(Max Müller).



## Inhalt.

---

|                                                                                                                                                              | Seite. |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| Ueber die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten. Von Dr. Ludwig Reichel.<br>(Mit Tafel XII.) .....                                                       | 107    |
| Ueber die Genital- und Segmental-Organen von <i>Lumbricus terrestris</i> . Von<br>Dr. Gustav Goehlich. (Mit Tafel XIII und XIV.) .....                       | 133    |
| Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von <i>Amphioxus lanceolatus</i> .<br>Von Dr. Emil Rohde, Privatdocent in Breslau. (Mit Tafel XV u. XVI.) | 169    |
| Ueber das Sarkolemma. Von Anton Schneider. (Mit Tafel XVII.) .....                                                                                           | 212    |

---



# Ueber die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten.

Von Dr. Ludwig Reichel.

(Hierzu Taf. XII.)

## Geschichtliches.

Die Frage nach der Entstehung des Byssusorganes, mit welchem viele Lamellibranchiaten an fremde sie umgebende Körper, wie Steine, Wurzelstöcke von Pflanzen, Individuen ihrer eigenen Art etc., festgeheftet sind, ist zwar innerhalb des letzten Jahrzehnts zu wiederholten Malen zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht worden. Trotzdem blieben aber noch so viele Bedenken gegen die herrschende und immer wieder geltend gemachte Ansicht bestehen, dass nämlich der Byssus das Sekret von Drüsen sei, welche im Fusse und den Wandungen der Byssushöhle enthalten wären, auch hatten die Einwände, welche von v. Nathusius-Königsborn in seiner Arbeit über nicht celluläre Organismen gegen jene Ansicht erhoben worden waren und geeignet schienen, die Richtigkeit derselben in Frage zu stellen, in den späteren Arbeiten so wenig Berücksichtigung gefunden, dass eine erneute Untersuchung dieses Gegenstandes notwendig erschien und neue Resultate versprach. Diese Erwartung wurde auch keineswegs getäuscht. Meine Untersuchungen führten zu dem Ergebnisse, dass der Byssus weder Sekretionsprodukt von Drüsen sei, noch, wie v. Nathusius-Königsborn meint, aus dem die Byssushöhle bildenden Gewebe hervorwache, sondern als eine cuticulare Bildung entstehe, wobei die Byssusfäden in der Fussrinne, der Stamm mit seinen Wurzellamellen in der Byssushöhle und deren Fächern und zwar beide gleichzeitig und in unmittelbarem Zusammenhange mit einander gebildet werden. Bevor ich jedoch auf die Begründung dieser Ansicht näher eingehe, will ich zur Orientirung erst einen Rückblick auf die geschichtliche Entwicklung der Frage werfen.

Zwei verschiedene Antworten sind bisher auf die Frage nach der Entstehungsweise des Byssusorganes gegeben worden. Die eine, jetzt fast allgemein als richtig anerkannte, giebt dasselbe für das erhärtete Sekret besonderer Drüsen aus, die andere, welcher sich von neueren Autoren nur

v. Nathusius-Königsborn angeschlossen hat, behauptet, der Byssus wachse aus dem die Byssushöhle bildenden Gewebe des Thieres hervor. Hier gehen aber die Meinungen über die Natur und Art der Organisation des Byssus auseinander.

Die Ansicht, dass der Byssus Sekretionsprodukt sei, wurde zuerst von Réaumur aufgestellt. Er erkannte, dass die Fäden in der Fussrinne geformt werden, konnte sich jedoch über die Entstehungsweise des Stammes nicht völlig klar werden. Er fand nur, dass derselbe aus einer ganz ähnlichen Substanz bestehe, wie die Fäden, an seinem Ursprung aber sehnig sei und wie ein Haar wachse, ferner, dass neu sich bildende Fäden immer an dem oberen, in der Höhle steckenden Stamme befestigt werden. Bemerkenswerth ist seine Auffassung über die Befestigung der Fäden am Stamme. Nach seiner Meinung dient die Byssushöhle als Behälter, in welchem sich das aus den in ihren Wandungen befindlichen Drüsenzellen abgesonderte Sekret sammelt. Aus der Höhle steigt dasselbe in Folge des ausgeübten Druckes in die Fussrinne, deren Ränder sich aneinander legen. Eine dünne Schicht des Sekrets legt sich nun dabei um den in der Byssushöhle befindlichen Stamm; diese Schicht steht in Zusammenhang mit dem Klebfaden in der Fussrinne, der allmählich an Consistenz gewinnt und dadurch zu einem gewöhnlichen Byssusfaden wird.

Die andere Ansicht fand ihren ersten Vertreter in Poli, welcher den Byssus für organisirt hält und die Fäden wie Haare entstehen und wachsen lässt.

Dem gegenüber stellte Blainville die Ansicht auf, der Byssus bestehe aus vertrockneten Muskelfasern, welche aber zur Zeit der Anheftung lebend und kontraktile seien und es auch an dem mit dem Körper des Thieres in Verbindung stehenden Ende blieben. Wagner schloss sich dieser Meinung vollständig an, da er nichts Drüsiges finden konnte. Zwar glaubt er, dass der Byssus aus vertrockneten, wahrscheinlich Hornstoff enthaltenden Sehnenfasern zusammengesetzt sei, doch liegt darin kein Unterschied gegenüber der Ansicht von Blainville, insofern als Wagner den Mollusken den Besitz echter Muskeln überhaupt abspricht und die glatten Muskelfasern derselben für Sehnen hält.

Alle diese Behauptungen entbehren jedoch einer eingehenden Begründung. Umfassendere Untersuchungen über den Gegenstand wurden zuerst von A. Müller bei einer grösseren Zahl von byssustragenden Lamellibranchiaten angestellt. Daraufhin gelangte er zu folgendem Ergebnisse: Der Byssus besteht aus zwei Theilen, dem Stamme und den daran sitzenden Fäden. Die Fäden werden gebildet aus dem Sekret einer Drüse, der *glandula byssipara*, welche sich zu beiden Seiten der Längsfurche des Fusses entlang zieht und in das vordere, bei manchen zu der halbmondförmigen Querspalte verbreiterte Ende derselben einmündet. Bei *Mytilus edulis* will Müller die sieben Mündungsöffnungen der Drüse mit Hilfe der Lupe beobachtet haben. Der Stamm entsteht hauptsächlich aus dem Sekret derselben

Drüse, welches durch die Rinne in die Höhle geleitet wird, Byssusmaterie genannt, und zum kleineren Theil aus der von dem Epithel der Byssushöhle abgesonderten Verbindungsmaterie, welche die feste Verbindung der Byssusmaterie mit dem Körper des Thieres vermittelt. Wird die Verbindungsmaterie von der Byssusmaterie umschlossen, wie bei *Mytilus*, *Dreysse* u. a., bei denen die Verbindungsmaterie lamellenförmig aus den Fächern der Byssushöhle hervortritt, dann erhält der Stamm eine Rinde; wird aber die Byssusmaterie von der Verbindungsmaterie umhüllt, wie bei *Pinna*, dann entsteht keine Rinde. In diesem Falle hängt die Stammbildung davon ab, ob die Verbindungsmaterie genug Consistenz besitzt, um das Ganze zu einem Stamme zu vereinigen und zusammenzuhalten. Die Verbindung der Fäden mit dem Stamm geschieht in der Weise, dass der Fuss mit den Oeffnungen der Byssusdrüse an den Stamm angelegt und dieser mit dem Kleber überzogen wird. Derselbe wird dann durch ringförmige Muskeln zwischen die Wurzeln getrieben und durch Zurückziehen des Fusses in einen Faden ausgezogen, welcher der Furche des ausgespannten Muskels an Länge gleicht und in dieselbe zu liegen kommt, weil sie zwischen dem Stamm und den Oeffnungen der Byssusdrüse liegt. Das Ende des Fadens wird dann an einen fremden Körper gedrückt, und, indem aus den Drüsenöffnungen neues Sekret ausläuft, an denselben befestigt, so dass die Gestalt der Endplatte des Fadens der Form der halbmondförmigen Spalte entspricht. Die Bildung der Fäden erfolgt, sobald als die einzelnen Lamellen der Byssuswurzel sich an der Grenze der Scheidewände der Fächer in der Byssushöhle mit einander verbinden, und, indem sie von der Byssusmaterie umfasst werden, den Stamm bilden.

Erst eine lange Reihe von Jahren nach der Veröffentlichung der Arbeit Müllers wurde die Entstehung des Byssus bei *Mytilus edulis* von Tullberg einer erneuten Untersuchung unterzogen. Auch Tullberg gelangt zu der Ansicht, dass der Byssus als Sekret von Drüsen abgesondert werde. Er beschreibt in dem Fusse des Thieres zwei Drüsenmassen, eine grünliche und eine weissliche. Die erstere ist hauptsächlich in der Spitze des Fusses gelegen und entsendet nach hinten zwei Drüsenbänder, welche sich an den Rändern der Fussrinne entlang ziehen. Das Sekret dieser grünlichen Drüsenmasse wird zum grössten Theil in die halbmondförmige Querspalte abgesondert. Ausserdem wird sie von zuweilen verzweigten Schläuchen durchzogen, welche gleichfalls in die Querspalte ausmünden und von dem Sekret der Drüse erfüllt sind. Die weissliche Drüsenmasse, welche an Mächtigkeit die grünliche bei weitem übertrifft, liefert das Haupt-Material für die Bildung des Byssus und ergiesst ihr Sekret in die Fussrinne, zu deren beiden Seiten sie gelegen ist. In den Wandungen der Byssushöhle sowie in den Scheidewänden, welche auf dem Boden der Höhle stehen und dieselbe in Fächer theilen, finden sich Drüsenzellen von ganz derselben Beschaffenheit, wie die der weissen Drüsenmasse im Fuss. Die Drüsenzellen in den Scheidewänden sondern nun die Lamellen ab, welche die Wurzel des Byssus bilden. Wenn

dann diese Lamellen allmählich über die Scheidewände hervorwachsen, legen sie sich aneinander und werden von ringförmigen Scheiden, den sogenannten sekundären Lamellen, umfasst, welche von den Drüsenzellen in der Wandung der Byssushöhle abgesondert werden. Auf diese Weise entsteht der Byssusstamm. Jede dieser sekundären Lamellen steht nun in unmittelbarem Zusammenhange mit einem in der Fussrinne gebildeten Byssusfaden, scheint also mit ihm gleichzeitig gebildet zu sein. Der grünlichen Drüsenmasse kommt, wie Tullberg glaubt, die Aufgabe zu, die Byssusfäden und den nächsten Theil des Stammes mit einer dünnen Schicht ihres Sekrets zu überziehen, um sie gegen äussere Einflüsse widerstandsfähiger zu machen. Den Byssus fand Tullberg nirgends in der Höhle angewachsen, sondern frei in derselben aufgehängt und vom Wasser umspült, welches durch die Flimmerhaare der Epithelzellen der Byssushöhle in Bewegung erhalten wird. Nur dadurch, dass die Mündung der Höhle enger ist als ihr Innenraum und demgemäss die Wurzel bedeutend weiter ist als der Stamm, sitzt der Byssus sicher befestigt und kann ohne Verletzung des Thieres nicht ausgerissen werden.

In demselben Jahre wie die Abhandlung Tullbergs erschien eine Arbeit von v. Nathusius-Königsborn, in welcher er einen kurzen Abschnitt der Entstehung des Byssus von *Mytilus edulis* widmet. v. Nathusius gelangt zu einem völlig anderen Resultat als Tullberg. Er verwirft auf das Entschiedenste die Ansicht, dass der Byssus von Drüsen abgesondert werde, und tritt der Meinung derer bei, welche glauben, dass der Byssus aus dem Gewebe des Thierkörpers hervorwachse. Dass er sich damit, wie Carrière annimmt, der Ansicht von Blainville hat anschliessen wollen, dass der Byssus aus vertrockneten Muskelfasern bestehe, möchte ich bezweifeln. Denn Nathusius betrachtet den Byssus als lebendes organisirtes Gebilde, dessen Stamm Wachsthum von innen heraus zukomme, dessen Fäden kontraktile seien. Ueber die Entstehung der Byssusfäden weiss v. Nathusius nichts Sicheres anzugeben, er glaubt aber, dass sie sich aus Knospen entwickeln, welche am Grunde des Stammes entstehen mögen. Auch den Fäden, welche aus einer inneren fibrillären und kontraktilen Masse und einer äusseren nicht kontraktilen Rindenschicht bestehen, so dass bei Contraction der ersteren die Rindenschicht gerunzelt werden muss, schreibt v. Nathusius auf Grund einer allerdings isolirten Beobachtung die Fähigkeit zu, sich zu verzweigen. Er meint, dass die Seitenfäden aus Knospen sich entwickeln, welche aus der inneren fibrillären Masse hervorbrechen. Namentlich diese Beobachtung einer Verzweigung eines Fadens sowie die fibrilläre Struktur des Byssus führten ihn dazu die Spinnhypothese zu verwerfen.

Ohne die Arbeit von Nathusius auch nur entfernt zu berücksichtigen, bleibt Carrière bei der Behauptung stehen, dass der Byssus aus Sekret gebildet werde. Nur seine Ansicht über die Entstehung der Byssuswurzel und des Stammes ist gegenüber derjenigen der früheren Autoren modificirt. Carrière glaubt, dass die Wurzellamellen des Byssus, welche in den Fächern der Byssushöhle entstehen, nicht von besonderen Drüsenzellen, sondern von



den Epithelzellen secernirt werden, welche die Oberfläche der Scheidewände in der Byssushöhle bilden. Indem die Lamellen aus den Fächern hervordachsen und sich an einander legen, vereinigen sie sich zu dem Stamm. Die Byssusfäden entstehen in der schon von früheren Forschern angegebenen Weise aus dem Sekret, welches von den Drüsen im Fuss in die halbmondförmige Rinne ergossen wird. Da diese Rinne bis in die Byssushöhle und somit bis an den Stamm reicht, werden die Fäden an diesem angeklebt. Nach der Ansicht von Carrière ist ursprünglich ein Byssusorgan allen Lamellibranchiaten eigenthümlich, dasselbe kam aber allmählich bei vielen ausser Gebrauch und verfiel der Reduktion. Die beginnende Reduktion des Byssusorganes lässt sich schon bei Thieren beobachten, welche noch mit einem schwach entwickelten Byssus versehen sind. Bei diesen secernirt nämlich nicht mehr die ganze Oberfläche der Byssushöhle, und die ganz oder theilweise ausser Gebrauch tretenden Fächer sind dann mit Flimmerepithel ausgekleidet, während die Epithelzellen secernirender Flächen keine Flimmerhaare tragen. Bei *Mytilus* und *Dreysena*, bei denen die ganze Oberfläche der Byssushöhle Sekret absondert, findet sich daher auch kein Flimmerepithel in derselben. Rudimente eines Byssusorganes will Carrière noch bei *Unio* und *Anodonta* beobachtet haben.

Bald nach Carrière veröffentlichte Barrois seine Untersuchungen über die Byssusorgane einer grossen Reihe von Lamellibranchiaten und gelangte dabei im wesentlichen zu denselben Resultaten wie Carrière. Auch er kam zu der Ueberzeugung, dass der Byssus von Drüsen abgesondert werde, und jeder der einzelnen Theile des ganzen Byssusapparates, nämlich der Byssus selbst, die Rinne im Fusse, die Byssushöhle, die Byssusdrüsen sowie die Muskeln, in welche die Byssushöhle eingesenkt ist, modificirt oder auch ganz reducirt werden kann, so dass die Byssusapparate nahe verwandter Thiere zuweilen grosse Unterschiede aufweisen. Auch glaubt Barrois, dass allen Lamellibranchiaten wenigstens in ihrem Embryonalzustande ein Byssusapparat zukomme. — Nur in Bezug auf die Bildungsweise der Byssuswurzel weicht Barrois von Carrière's Ansicht ab. Barrois findet nämlich in der Byssushöhle nicht nur die Wandungen derselben im unteren Theile, d. h. in der Nähe der Mündung von Drüsenzellen ausgekleidet, sondern, abweichend von Carrière, auch zwischen den Muskelbündeln, welche sich im oberen Theile der Byssushöhle anheften, kleine Haufen von Drüsenzellen. Die ersteren gleichen völlig den Drüsenzellen im Fusse und münden nicht in die Byssusfächer, die letzteren aber sind von ihnen durch geringere Grösse, eine länglichere Gestalt, stärkeres Lichtbrechungsvermögen und geringere Fähigkeit sich zu färben unterschieden. Diese Zellen münden in die Byssusfächer und sondern hier die Wurzellamellen ab. Diese zuletzt erwähnten Drüsenzellen fand Barrois aber nicht bei allen mit Byssus ausgestatteten Lamellibranchiaten, so dass ihr Vorhandensein für die Byssusbildung nicht absolut erforderlich erscheint, sondern nur bei solchen, welche mit einem sehr ausgebildeten Byssus versehen sind. Er hält sie auch nicht

für eine einfache Modifikation der Drüsen im Fusse, sondern für das Anzeichen einer vollkommeneren Entwicklung des Byssusapparates. Der Meinung Carrière's, dass mit dem Vorhandensein von Flimmerhaaren auf den Epithelzellen der Byssushöhle eine Rückbildung des Byssusorganes verbunden wäre, schliesst sich Barrois nicht an, da er auch bei solchen Thieren, welche mit einem Byssus versehen waren, durchweg Flimmerepithel in der Höhle constatiren konnte, wenn er auch nicht in Abrede stellt, dass bei *Mytilus*, *Arca* und anderen mit einem sehr entwickelten Byssus versehenen Muscheln das Epithel der Byssushöhle keine Flimmerhaare trägt.

### Eigene Ergebnisse.

Meine eigenen Untersuchungen führten ausser zu der bereits erwähnten Ansicht, dass der Byssus als Cuticulargebilde entstehe, zu dem wichtigen Ergebnisse, dass derselbe keineswegs ein dauerndes Organ ist, welches den Thieren lebenslänglich verbleibt, sondern, entsprechend der Häutung der *Arthropoden*, abgeworfen werden kann und dann durch einen sich allmählich neu bildenden Byssus ersetzt wird. Mit dieser Abstossung des Byssus ist eine Rückbildung der Byssushöhle verbunden. Die Scheidewände, welche dieselbe auf ihrem Grunde in Fächer theilen, werden dabei reducirt, so dass die Byssushöhle dann eine einfache Grube darstellt, und bilden sich neu, wenn der Byssus neu entsteht.

### Art der Untersuchung.

Die Resultate meiner Arbeit stützen sich theils auf Beobachtungen an lebenden Thieren von *Dreysena polymorpha*, theils auf die mikroskopische Untersuchung von Schnittpräparaten aus dem Fusse, der Byssushöhle und dem Byssus derselben Art. Zur Vergleichung wurden auch Präparate von *Mytilus edulis* und *Pinna* angefertigt. Die Schnitte wurden mit Hilfe des Microtoms hergestellt, nachdem die Stücke in Alkohol gehärtet und in Paraffin eingeschmolzen worden waren. Als Färbungsmittel bediente ich mich des Carmins in alkoholischer Lösung und zwar wurden die Stücke entweder im Ganzen oder nachträglich die einzelnen Schnitte gefärbt. Dieses Färbemittel lieferte sehr gute Resultate, da es die feineren Verhältnisse sehr deutlich erkennen liess. Das Paraffin wurde in Terpentinöl gelöst und die Schnitte dann in einer Auflösung von Colophonium in Terpentinöl eingeschlossen.

### Der Byssus als Haftorgan.

Der Byssus von *Dreysena polymorpha* besteht aus einem cylindrischen Stamme, welcher aus der an der Basis des Fusses gelegenen Byssushöhle hervorragt, und den Byssusfäden. Der Stamm läuft an seinem oberen, in der Byssushöhle steckenden Ende in eine grössere Zahl feiner, mit der Längsaxe des Thieres etwa parallel stehender Lamellen aus, welche die Wurzel des Byssus bilden. Die Byssusfäden dagegen, welche dem Stamme meist sehr zahlreich ansitzen, verbreitern sich an ihrem Ende plattenförmig zu der sogenannten Endplatte, vermittelt welcher sie an fremde Gegenstände, meist Wurzelstöcke von Pflanzen oder Schalen ihrer eigenen Art, befestigt sind, wodurch die freie Ortsveränderung der Thiere verhindert wird. Allgemein wurde bisher dem Byssus der Lamellibranchiaten die Aufgabe zugeschrieben, diejenigen Muscheln, welche mit diesem Organ versehen sind, dauernd, d. h. für ihr ganzes Leben an den Ort zu binden, an dem sie sich einmal festgesetzt haben. Diese Ansicht wurde zuerst von Réaumur auf Grund seiner Beobachtungen an *Mytilus edulis* ausgesprochen. Er fand nämlich, wenn er einzelne Exemplare davon ganz oder so weit ausserhalb des Wassers brachte, dass nur noch der Rand ihrer Schale von demselben berührt wurde, dass dann die Thiere ihre Fesseln nicht willkürlich zerreißen und sich ins Wasser zurückziehen können, sondern durch ihren Byssus zurückgehalten werden und zu Grunde gehen. Daraus zieht er den Schluss, dass der Byssus die Thiere dauernd befestige, denn, meint er, wenn dieselben überhaupt die Fähigkeit hätten, ihren Byssus zu lösen, so hätten sie in dieser Zwangslage davon Gebrauch machen müssen. A. Müller, welcher die nämliche Beobachtung bei *Dreysena polymorpha* machte, dass die Thiere ausser Wasser an ihrem Byssus befestigt bleiben und verschmachten müssen, gelangte daraufhin zu der gleichen Ansicht wie Réaumur. Dieser Meinung ist noch von keiner Seite widersprochen worden, im Gegentheil finden sich auch in der neueren Literatur einzelne Bemerkungen, welche beweisen, dass der Byssus als ein dauerndes, die mit ihm versehenen Muscheln zeitlebens fesselndes Gebilde angesehen wird. Nach dem Verhalten von *Dreysena polymorpha*, welche ich mir in grösseren Mengen beschaffen und im Aquarium beobachten konnte, bin ich jedoch zu einer ganz anderen Ansicht gelangt. Die Thiere erlangen nämlich zeitweilig ihre freie Beweglichkeit zurück; allerdings nicht dadurch, dass sie die Byssusfäden zerreißen oder ablösen, wie es Réaumur und Müller anfänglich für möglich gehalten hatten — bei der Zähigkeit der Substanz, aus welcher die Fäden bestehen, und der Festigkeit, mit der sie anhaften, ist diese Annahme von vornherein ziemlich unwahrscheinlich — die Thiere können vielmehr, wenn auch nicht willkürlich, den Byssus in seiner Gesamtheit, d. h. mit Stamm und Wurzel, abstossen, wodurch sie die Fähigkeit der freien Ortsveränderung

wieder erhalten und dann das Organ durch eine Neubildung ersetzen. Folgende Thatsachen beweisen die Richtigkeit der aufgestellten Behauptung: Wenn ich Thiere der genannten Art mit ihrem Byssus vorsichtig ablöste und in fließendes Wasser brachte, so setzten sie sich fast stets mittelst neugebildeter Fäden wieder fest, in etwa der Hälfte der beobachteten Fälle aber erst nach Abstossung ihres bisherigen Byssus, den ich dann neben ihnen liegend vorfand. Nicht selten kam es auch vor, dass der Byssus erst abgeworfen wurde, nachdem sich bereits neue Fäden an seinen Stamm angesetzt hatten, der dann natürlicherweise an dem Gefässe befestigt blieb, worauf eine vollständige Neubildung erfolgte. Diese Neubildung des Byssus schliesst jeden Gedanken daran, dass die Thiere etwa vorher abgestorben seien und die Auslösung des Byssus eine Folge eingetretener Maceration wäre, vollständig aus. Zuweilen fand ich auch in dem Behälter, in welchem ich die Thiere hielt, mächtig entwickelte, mit ihren Fäden an der Wandung des Gefässes befestigte Byssusorgane, ohne dass sich ein todtet Thier vorgefunden hätte, es muss also auch in diesen Fällen stets eine Abwerfung des Byssus stattgefunden haben. Die von Réaumur und Müller mitgetheilte Beobachtung, dass die *Byssiferen*, ausser Wasser gebracht, sich von ihrem Byssus nicht zu befreien vermögen, genügt demnach nicht um den Schluss zu rechtfertigen, dass sie zeitlebens an denselben gebunden sind. Uebrigens kann ich die auf diesen Punkt bezüglichen Angaben beider Forscher als ausnahmslos richtig nicht anerkennen. Ich behandelte nach und nach eine Reihe von Thieren in der von Réaumur geschilderten Weise, indem ich den Versuch öfters wiederholte. Mit zwei Ausnahmen bestätigten sich die von Réaumur und Müller gemachten Angaben, die Thiere blieben an ihrem Byssus befestigt und gingen zu Grunde. Hierbei will ich nicht unterlassen auf die ausserordentliche Lebensfähigkeit der Thiere aufmerksam zu machen. Einzelne Exemplare konnten länger als vier Tage ausserhalb des Wassers zubringen ohne zu verschmachten. In jenen beiden erwähnten Ausnahmefällen jedoch liessen die Thiere von ihrem Byssus überraschender Weise ab und gelangten dadurch wieder ins Wasser. Das eine dieser beiden Thiere hatte sich mit nur wenigen Fäden dicht unter dem Niveau des Wassers an der Wand des Aquariums befestigt, es muss also, wie nach den obigen Mittheilungen als sicher anzunehmen ist, vorher seinen alten Byssus abgeworfen haben, da es nur dadurch die Fähigkeit, einen anderen Standort aufzusuchen, erlangt haben konnte. Das andere der beiden in Rede stehenden Thiere war mit einem mächtig entwickelten Byssus versehen und wurde, da es in einem besonderen Gefässe festsass, über Wasser aufgestellt, während ich bei jenem das Wasser aus dem Aquarium so weit abliess, dass seine Oberfläche dicht unter dem Schalenrande des Thieres abschnitt. Dasselbe konnte, nachdem es sich von seinem Byssus abgelöst hatte, nicht weiter beobachtet werden, da es in das Aquarium gefallen war und sich hier unter die übrigen in demselben befindlichen Thiere verloren hatte, das andere dagegen, welches ich in einem besonderen untergestellten Gefässe auffangen

konnte, setzte sich alsbald nach dem Abwerfen seines Byssus wieder fest. Von Wichtigkeit ist hierbei der Umstand, dass der Versuch mit diesen beiden Thieren zu gleicher Zeit, also unter genau denselben Verhältnissen angestellt wurde. Da sich beide abweichend von den übrigen in derselben Weise behandelten Exemplaren, obwohl mit Byssusorganen von ganz verschiedener Entwicklung versehen, in genau der nämlichen Weise verhielten, so dürfte der Schluss zulässig sein, dass nicht allein der Aufenthalt ausserhalb des Wassers, sondern noch andere Bedingungen den Anlass zum Abwerfen des Byssus gegeben haben. Ich vermüthe, dass die Temperatur dabei einen nicht unwesentlichen Einfluss ausübt und stütze mich dabei auf die Thatsache, dass bei *Dreyssena polymorpha* ein solcher Wechsel des Byssusorganes regelmässig bei Eintritt der kalten Jahreszeit stattfindet. Im Sommer fand ich nämlich die Thiere, auf Wurzelstöcken und anderen Gegenständen fest-sitzend, zu Tausenden nahe unter der Oberfläche des Wassers, so dass sie vom Ufer aus leicht mit der Hand erreichbar waren. Am Ende des Herbstes beobachtete ich nun einen solchen Wurzelstock von Byssusorganen ganz bedeckt, ohne dass noch ein einziges Thier an ihm befestigt gewesen wäre. Diese Wahrnehmung in Zusammenhang mit der schon vorher beobachteten Thatsache, dass die Thiere überhaupt im Stande sind, sich unter Umständen von ihrem Byssus zu lösen, führte zu der Vermüthung, dass die Thiere alle beim Beginn des Winters ihren Standort verlassen und in die Tiefe wandern, um dort den Winter zu überdauern. Diese Vermüthung war um so wahrscheinlicher, als sonst die Thiere hätten in das Eis einfrieren müssen. Sobald das Eis geschmolzen war, besuchte ich die nämliche Stelle, an welcher sich die *Dreyssena* im Sommer so massenhaft vorgefunden hatte, es war jedoch nicht ein einziges Thier davon zu sehen, die Wurzelstöcke waren völlig frei von ihnen. Daraufhin war die Richtigkeit obiger Vermüthung nicht mehr zu bezweifeln.

Da anzunehmen ist, dass sich die Thiere in der Tiefe durch einen neu entstehenden Byssus wieder befestigen, sie im Sommer aber nahe der Oberfläche des Wassers leben, so muss ein solcher periodischer Wechsel des Byssus, welcher der Häutung der *Arthropoden* analog ist, zwei Mal im Jahre stattfinden. Damit soll nicht gesagt sein, dass auch die im Meere lebenden *Byssiferen* ihren Byssus in regelmässigen, an den Wechsel der Jahreszeiten gebundenen Perioden abwerfen und wieder erneuern, weil bei ihnen dazu ein äusserer Anlass nicht vorliegt, ich glaube jedoch, dass auch sie nicht zeit lebens an denselben Byssus gefesselt sind, sondern ihn zuweilen abstossen und von Neuem bilden können.

### Die Entwicklung des Byssus.

Bevor ich auf die Bildung des Byssus selbst näher eingehen kann, ist es erforderlich, eine kurze Beschreibung derjenigen Organe vor auszuschicken, welche für die Entstehung des Byssus von Bedeutung sind. Der Byssus ragt aus einer Höhle, der sogenannten Byssushöhle, hervor, welche in die

Byssusmuskeln eingesenkt ist (Fig. 2). Diese werden gebildet aus zwei Muskelpaaren, einem hinteren und einem vorderen (Fig. 1 und 2). Die zwei hinteren Byssusmuskeln sind ausserordentlich kräftig entwickelt, sitzen an der Schale dicht vor dem Eindruck des hinteren Schliessmuskels fest und verlaufen schräg nach vorn und unten. Bei *Mytilus edulis* ist jeder derselben, wie Fig. 1 und 2 zeigen, in eine Anzahl von Bündeln zerfallen, die sich in ihrem Verlauf mit einander vereinigen, während bei *Dreysena polymorpha* jederseits nur ein einziger sehr kräftiger Muskel vorhanden ist. Die beiden vorderen Byssusmuskeln sind dagegen sehr dünn, länger als jene, befestigen sich an der Schale ganz in der Nähe des vorderen Schliessmuskeleindrucks und verlaufen schräg nach hinten und unten, indem sie sich mit den beiden hinteren Byssusmuskeln etwa wie die Kanten einer Pyramide von schmaler rechteckiger Basis und sehr geringer Höhe vereinigen. Nur die hinteren Byssusmuskeln nehmen die Byssushöhle auf (Fig. 2), nachdem sie sich vorher mit einander vereinigt haben. Diese Höhle dringt ziemlich tief in die Muskeln ein und ist in der Tiefe durch senkrechte, etwa in der Längsrichtung des Thieres stehende Scheidewände, welche von dem Boden aus in das Innere der Höhle hineinragen, in Fächer getheilt, deren Zahl der der Scheidewände entspricht. Jedes dieser Fächer enthält eine der bereits früher erwähnten Wurzellamellen des Byssus. Dieser sitzt, da die Byssushöhle in Folge ihrer complicirten Gestalt eine sehr bedeutende Oberfläche besitzt und deshalb mit der Byssuswurzel in weiter Ausdehnung in Verbindung steht, der Wandung der Byssushöhle ausserordentlich fest an und kann, wenn er entwickelt ist, bei gesunden Thieren ohne Verletzung derselben nicht ausgerissen werden.

An der Vereinigungsstelle der Byssusmuskeln sitzt dicht vor der Byssushöhle der sogenannte Spinnfinger der älteren Autoren, gewöhnlich kurzweg als Fuss bezeichnet (Fig. 2), obwohl er dem Fuss einer *Anodonta* nicht entspricht, wie ein Vergleich der Fig. 2 und 3 zeigt. Der Unterschied zwischen beiden ist schon von A. Müller dargelegt worden. Die den Byssusmuskeln der *Byssiferen* entsprechenden Muskelzüge sind bei *Anodonta* nicht so differenzirt wie bei jenen; sie bilden vielmehr nur eine muskulöse Decke über dem Fuss, der hier die Eingeweide enthält. Nur die fleischige Carina an dem Fusse von *Anodonta* (Fig. 3 f.) dürfte dem Fusse der *Byssiferen* als gleichwerthig anzusehen sein. Derselbe erstreckt sich nach dem Maule des Thieres zu, ist in Folge seiner Anheftung an nur einem Ende nach allen Richtungen völlig frei beweglich und kann wegen seiner starken Schwellbarkeit ausserordentlich verlängert werden. Auf seiner Unterseite ist er in etwa zwei Drittel seiner Länge von einer ziemlich tiefen Furche durchzogen. Diese endigt vorn in einem zur Längsrichtung des Fusses quer gestellten Spalt, welcher noch etwas tiefer in den Fuss eindringt, als die Furche selbst, und nach seiner Gestalt halbmondförmiger Querspalt genannt wird. Nach hinten mündet die Furche direkt in die Byssushöhle ein. In dieser lässt sie sich noch ziemlich weit verfolgen, verflacht sich dann aber

allmählich mehr und mehr, so dass schliesslich ihre Wandung in die der Höhle übergeht. Die Furche lässt, wie man auf Querschnitten durch den Fuss deutlich beobachten kann, zwei Abschnitte unterscheiden, einen äusseren, der sich als einfacher Spalt darstellt, und einen inneren von bei *Mytilus edulis* u. a. halbmondförmigem Querschnitt. Dieser ist jedoch nur als die nach beiden Seiten gehende plötzliche Verbreiterung des Spaltes anzusehen und steht demgemäss mit demselben durchweg in der ganzen Länge der Furche in offener Verbindung (Fig. 4). Durch Aneinanderlegen der Spalt-ränder kann er zu einem Kanal geschlossen werden und heisst nach der Form seines Querschnittes halbmondförmiger Kanal. Ausschliesslich in diesem Abschnitte der Längsfurche findet die Bildung der Byssusfäden statt, deren verbreiterte Endplatte in dem halbmondförmigen Querspalt entsteht, und zwar sind sie Cuticularbildungen des Epithels des halbmondförmigen Kanals. Das Epithel, welches die Furche auskleidet, ist nämlich nicht, wie bisher allgemein angenommen und beschrieben wurde, ein gleichartiges Flimmerepithel, welches einfach als die Fortsetzung des die Oberfläche des Fusses bildenden Flimmerepithels anzusehen sei, sondern das Epithel des Spaltes ist von dem des halbmondförmigen Kanals charakteristisch verschieden. Nur das Epithel, welches den Spalt auskleidet, stimmt mit dem Flimmerepithel der Fussoberfläche überein, das Epithel, welches die Oberfläche des halbmondförmigen Kanals bildet, ist überhaupt kein Flimmerepithel. Allerdings sitzen auch diesen Zellen Fortsätze auf, und diese Fortsätze mögen die Veranlassung zu dem Irrthum gegeben haben, dass die Zellen Flimmern tragen, in Wirklichkeit sind die Fortsätze Cuticularbildungen der Epithelzellen und stellen die denselben noch ansitzende Byssussubstanz dar (Fig. 4). Es ist zu verwundern, dass Carrière auf die hier beschriebenen Verhältnisse nicht aufmerksam geworden ist, sondern die Byssusfäden von Drüsen absondern lässt, während er doch ganz richtig erkannt hat, dass die Flimmerung des Epithels, welches die Oberfläche der Byssushöhle bildet, nur scheinbar, in Wahrheit aber auf die den Zellen ansitzende Byssussubstanz zurückzuführen ist, dass also hier die Byssusbildung nicht von besonderen Drüsenzellen, sondern von dem Epithel selbst ausgeht. Damit will ich mich jedoch keineswegs seiner Ansicht anschliessen, dass die Epithelzellen selbst Byssus secerniren, dass sie in ihrem Innern gebildetes Sekret durch ihre Membran hindurchtreten lassen, eine Meinung, auf die ich später noch einmal ausführlicher zu sprechen kommen werde.

Zwei Merkmale machen den Unterschied zwischen dem Epithel des halbmondförmigen Kanals und dem Flimmerepithel des Spaltes augenfällig. Bei diesem sieht man die Flimmern einer deutlichen Zellmembran aufsitzen, welche auf dem Querschnitt durch einen doppelten Contour bezeichnet ist, bei jenem dagegen ist keine Zellmembran wahrzunehmen, welche die vorhin erwähnten Fortsätze trüge, hier zieht sich unter denselben nur eine einfache Linie hin, welche die Grenze darstellt zwischen den Epithelzellen und der von ihnen gebildeten Cuticula. Zweitens ist zu beachten, dass jede dieser Epithelzellen

des halbmondförmigen Kanals nur einen solchen Fortsatz aufweist, während bei dem Flimmerepithel im Spalt jeder Zelle eine ganze Anzahl von Flimmern aufsitzt. Auch unterscheiden sich die Zellen beider Epithelien durch die Gestalt ein wenig; die Epithelzellen des Spaltes sind im Verhältniss zur Länge breiter, haben einen rundlicheren, weniger körnchenreichen Kern als die Epithelzellen im halbmondförmigen Kanal. Die Präparate, an denen diese Beobachtungen gemacht wurden, waren von Thieren hergestellt worden, deren Byssus noch jung und in der Entwicklung begriffen war. In Folge dessen waren die geschilderten Verhältnisse sehr deutlich erkennbar, ein Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtung kann nicht bestehen. Fig. 4, welche mit dem Zeichenprisma entworfen und genau nach dem Präparate ausgeführt ist, wird das Gesagte verdeutlichen. Uebrigens ist die den Epithelzellen aufsitzende Byssussubstanz keineswegs immer für jede Zelle als isolirter Fortsatz vorhanden, sondern häufig vereinigen sich dieselben zu einer zusammenhängenden Schicht, welche dann das Epithel in grösserer Ausdehnung überzieht.

Durch diese Beobachtung, dass der Byssus eine Cuticularbildung ist, wird also die so weit verbreitete Ansicht widerlegt, dass er von Drüsen secernirt werde. Ich will jedoch die Gründe, welche die Secretionstheorie für ihre Ansicht geltend macht, einer eingehenderen Betrachtung unterwerfen. Nach ihren Angaben wird der Fuss, wie bereits im geschichtlichen Theil erwähnt wurde, von einer grossen Zahl von Drüsenzellen erfüllt, welche sich zu beiden Seiten der Furche im Fusse hinziehen und ihr Sekret in dieselbe ergiessen. Ich konnte die in Rede stehenden Zellen auf meinen Präparaten genau beobachten, jedoch keinen Grund finden, welcher berechnete, ihnen einen secernirende Funktion zuzuschreiben.

Diese Präparate waren, wie Fig. 4 zeigt, von einem Thier angefertigt, in dessen Fussfurche sich eben ein neuer Byssusfaden bildete. Es hätte sich hier, falls überhaupt Sekretion stattfindet, das Hindurchtreten des Sekretes zwischen den Epithelzellen, wie die Sekretionstheorie es beschreibt, ganz besonders schön haben beobachten lassen; davon war aber nicht die Spur zu sehen, vielmehr sass die Byssussubstanz, wie bereits beschrieben, überall den Epithelzellen selbst auf. Der hauptsächlichste Grund, durch welchen die Anhänger der Sekretionstheorie die Richtigkeit ihrer Ansicht beweisen wollen, wird in dem Satze ausgesprochen, „es sei an der Drüsenatur der betreffenden Zellen nicht mehr zu zweifeln, nachdem Ausführungsgänge aus ihnen nachgewiesen seien“. Aber gerade dieser Nachweis eines Ausführungsganges wird nirgends erbracht. A. Müller behauptete, die *glandula byssipara* münde hauptsächlich in den halbmondförmigen Querspalt, und will bei *Mytilus edulis* die sieben Oeffnungen, in welchen die Drüsenausführungsgänge mündeten, beobachtet haben. Diese Angabe ist aber irrthümlich und konnte noch von keiner Seite bestätigt werden. Von neueren Autoren ist Tullberg der einzige, welcher versucht hat Ausführungsgänge nachzuweisen, doch muss dieser Versuch als misslungen angesehen werden. Nach ihm



wird die Drüsenmasse von einer Menge kleiner aus Zellen bestehender Kolben gebildet, welche sich zu einem schmalen Hals verlängern, der sich nach der Rinne zu erstreckt. „Dieser Hals muss eine Art Drüsenausführungsgang sein.“ Für diese letztere Behauptung fehlt Tullberg nicht nur jeder Grund, seine eigenen Beobachtungen sprechen sogar dagegen. Er giebt ausdrücklich an, dass er Zellen in der Wandung dieses sogenannten Ausführungsganges nicht entdecken, ja nicht einmal, auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen, ein Lumen in demselben finden konnte. Der Hals zeigte vielmehr dieselbe körnige Struktur wie die Kolben selbst und schien ihm deshalb nur die Verlängerung der Drüsenzelle selbst darzustellen. Das heisst doch aber nichts anderes, als „diese Art Ausführungsgang“ funktioniert keineswegs als einfacher Leitungsweg für das Sekret, welches von den Zellen gebildet wird, sondern theilhaftig an der Sekretion. Damit setzt Tullberg aber etwas voraus, was erst bewiesen werden sollte, weil er von vornherein überzeugt ist, dass die betreffenden Zellen im Fuss die Sekretion der Byssusfäden zur Aufgabe haben. Einen weiteren Grund für die Richtigkeit dieser Ansicht findet Tullberg in Folgendem: „Dass eine solche Absonderung an den obenerwähnten Stellen wirklich stattfindet,“ schreibt er, „davon kann man sich leicht überzeugen. Man braucht nur einen dünnen Schnitt durch die Wand der Rinne bei einem lebenden Individuum zu machen, und man wird mit starker Vergrößerung unter den Flimmerhaaren eine Menge grössere und kleinere Kugeln von Sekret finden.“ Dass bei so behandelten Thieren sich an den wunden Stellen irgendwelche Ausscheidungen in Form von Tropfen finden, ist jedoch nichts Besonderes und berechtigt ganz und gar nicht, diese Kugeln als Sekret anzusprechen. Ein Gleiches findet sich bei jeder Verletzung eines Organismus, man könnte dann das aus einer Wunde ausfliessende und gerinnende Blut eines Wirbelthieres mit demselben Rechte für Sekret erklären. Die Beweise, welche für die Sekretionstheorie angeführt werden, sind also nicht stichhaltig, dagegen sprechen mehrere Gründe gegen dieselbe. Wenn wirklich die in den oben erwähnten Zellen und ihren Verlängerungen beobachteten Körnchen Sekret wären, welches zur Bildung des Byssus diene, dann müssten dieselben plastisch sein, da sie ja in der Furche im Fuss zu den Byssusfäden verkleben sollen. Dann aber ist nicht einzusehen, weshalb sie im Fusse vor ihrem Eintritt in die Furche isolirt bleiben, sich nicht hier bereits mit einander vereinigen, obwohl sie ganz dicht wie an einer Schnur aufgereichte Perlen an einander liegen und unter ziemlich bedeutendem Drucke stehen müssen, da sie ja in die Furche hineingepresst werden. Auch würden sie nach Fig. 5 der Arbeit Tullberg's den Byssus gar nicht bilden können. In dieser Zeichnung wird ein Theil eines Querschnittes durch die Furche im Fusse von *Mytilus edulis* wiedergegeben, und zwar bildet das Epithel hier einen hervorspringenden Winkel. Ein solcher zeigt sich aber auf dem Querschnitt nur da, wo der Längsspalt sich zu dem halbmondförmigen Kanal verbreitert. Nach Tullberg's Zeichnung treten nun die erwähnten Körn-

chen, das Byssussekret, nach beiden Schenkeln des Winkels aus, also sowohl in den halbmondförmigen Kanal wie in den Spalt. Nach den übereinstimmenden Angaben aller, welche diesen Gegenstand behandelt haben, und nach meinen eigenen Beobachtungen findet aber die Bildung der Byssusfäden ausschliesslich in dem ersteren statt, die Körnchen können also gar nicht den Zweck haben, der ihnen zugeschrieben wird. Ich komme zu dem Schlusse, dass die betreffenden Zellen im Fusse nicht nur nicht den Byssus secerniren, sondern überhaupt keine Drüsenzellen sind, weil Gründe, sie dafür anzusehen, nicht vorliegen.

In der Byssushöhle findet die Byssusbildung in der nämlichen Weise statt wie in dem halbmondförmigen Kanal im Fuss, auch hier ist es eine Cuticularbildung des Epithels, welches die Wandung der Byssushöhle und die Oberfläche ihrer Scheidewände bildet, auch hier sieht man die Byssussubstanz noch häufig den Epithelzellen aufsitzen. Fig. 5 zeigt diese Entstehungsweise deutlich und lässt auch die schichtenweise Absonderung erkennen. Auf dieser Zeichnung sind auch die Zellen (z) wiedergegeben, welche als Drüsenzellen in Anspruch genommen worden sind und denen im Fusse gleichen. Sie liegen innerhalb der Muskeln, in welche die Byssushöhle eingesenkt ist. Diese Muskeln endigen jedoch nicht in Bindegewebe, durch welches sie, wie Barrois für alle Fälle und Tullberg für *Mytilus edulis* angeben, von dem Epithel getrennt wären, sondern sie laufen, wie Fig. 5 und auch Fig. 6 beweisen, direkt bis an die Epithelzellen heran. Von Ausführungsgängen kann man bei den sogenannten Drüsenzellen auch nicht die Spur beobachten, sie zeigen nicht einmal eine Verlängerung in einen Hals, der als eine Art Ausführungsgang angesehen werden könnte. Auch Tullberg und Carrière haben, wie sie ausdrücklich angeben, bei diesen Zellen in der Wandung der Byssushöhle Ausführungsgänge nicht beobachten können; die Annahme, dass dieselben secerniren, ist eine rein willkürliche. Uebrigens hat Carrière, wie schon erwähnt, ganz richtig beobachtet, dass die Wurzellamellen des Byssus zwischen den Fächern der Byssushöhle nicht von besonderen Drüsen secernirt werden, sondern dass die Bildung von dem Epithel ausgeht. Er glaubt aber, dass die Epithelzellen selbst als Drüsenzellen fungiren, und dass aus ihrem Sekret, welches also durch die Zellmembran hindurehtreten muss, die Wurzellamellen des Byssus gebildet werden. Carrière will sogar bei *Dreysena polymorpha* an manchen Stellen dem Kern der Zelle das Sekret wie eine Kappe haben aufsitzen sehen. Da das Sekret hier doch nur flüssig sein könnte, in dem halbmondförmigen Kanal jedoch in Form von Körnchen auftreten soll, so erhellt, dass Carrière die Wurzellamellen des Byssus, aus denen nach ihm der Stamm entsteht, aus einer Substanz zusammengesetzt denkt, die völlig verschieden ist von derjenigen, aus welcher die Fäden gebildet sind. Seine Beobachtung, dass die Epithelzellen der Scheidewände secerniren, d. h. in ihrem Innern Sekret bilden, kann ich jedoch nicht bestätigen; ich habe in den Epithelzellen niemals eine Spur von Sekret entdecken können. Auch

gleich das Epithel, welches die Scheidewände bedeckt, völlig demjenigen, welches die Wandung der Byssushöhle in dem unteren, der Mündung näher gelegenen Theile auskleidet, wo Carrière in der Wandung noch Drüsenzellen beobachtet hat, wo demnach das Sekret in ganz analoger Weise gebildet werden müsste wie im Fusse in dem halbmondförmigen Kanal. Andererseits stimme ich mit Carrière darin überein, dass das Epithel der Byssushöhle keine Flimmercilien trägt, und dass die Angabe Tullberg's, wonach dieselbe durchweg von Flimmerepithel ausgekleidet sei, auf irrhümlicher Beobachtung beruhe. Auch bin ich überzeugt, dass Carrière mit seiner auf der Untersuchung einer grösseren Zahl von *Byssiferengeschlechtern* beruhenden Behauptung Recht hat, dass überall da in den Fächern der Byssushöhle, wo Byssusbildung statt hat, sich kein Flimmerepithel findet, und dass Thiere, bei denen solches in grösserer Ausdehnung in der Höhle vorkommt, nur einen schwach entwickelten Byssus besitzen. Mit dieser Ansicht stimmt die von mir oben mitgetheilte Beobachtung, dass das Epithel des halbmondförmigen Kanals keine Flimmercilien trägt, vollkommen überein, und ich glaube daher, dass man allgemein sagen kann, dass an allen Stellen, wo Byssus gebildet wird, es sei in der Byssushöhle oder der Furchen im Fusse, Flimmerepithel nicht vorhanden ist.

Die bisherige Ansicht über das allmähliche Werden des Byssus muss ich als völlig unzureichend und den Thatsachen widersprechend bezeichnen. Es beruht die Unzulänglichkeit derselben theils auf der falschen Voraussetzung, dass der Byssus Sekret sei, theils auch darauf, dass man aus der Untersuchung fertig entwickelter Byssusorgane ihr allmähliches Entstehen erklären wollte, ohne auf ganz junge, in der Entwicklung begriffene Organe Rücksicht zu nehmen. Nach dieser Ansicht kommt der Byssus in folgender Weise zu Stande. Zunächst werden in den Fächern der Byssushöhle die Wurzellamellen des Byssus gebildet, und wenn sich dieselben so weit entwickelt haben, dass sie aus den Fächern über die sie trennenden Scheidewände hervorstechen, legen sie sich mit ihren breiten Seiten aneinander und verbinden sich so zu dem Stamme. Nun entstehen die Byssusfäden, von denen jeder in der Byssushöhle in eine ringförmige Scheide übergeht, welche den Stamm umfasst. Der zuletzt gebildete Byssusfaden sitzt der Wurzel am nächsten und schliesst mit seiner Scheide diejenige des vor ihm gebildeten Fadens ein, so dass die einzelnen Scheiden, welche die Rinde des Byssusstammes bilden, ineinander geschachtelt sind.

Zwei charakteristische Fehler finden sich in der Ansicht über die allmähliche Entstehung des Byssus bei den Anhängern der Sekretionstheorie verbreitet. Der eine liegt darin, dass alle, mit Ausnahme von Tullberg, den Stamm einerseits und die Fäden mit ihren Scheiden andererseits aus verschiedener Substanz zusammengesetzt denken, der andere, und in diesem stimmen alle überein, darin, dass die Bildung des Stammes und der Fäden zeitlich gesondert vor sich gehe. Was den ersten Punkt anlangt, so ist Tullberg der einzige, welcher Stamm und Byssusfäden aus gleichartig

gebildeten Drüsen absondern lässt. Schon Aug. Müller behauptete, dass der Stamm durch die Vereinigung von Verbindungs- und Byssusmaterie zu Stande komme, während die Fäden nur aus der letzteren bestünden. Nach Carrière werden nur die Byssusfäden von besonderen Drüsen abgesondert, während die Wurzellamellen, aus denen ja der Stamm entsteht, das Sekret des Epithels der Scheidewände der Byssushöhle seien. Dass das Sekret dieses Epithels vollständig verschieden sein müsste von demjenigen, welches die Fäden bilden soll, wurde schon oben dargelegt. Barrois ferner behauptet, wenigstens bei den mit einem stark entwickelten Byssusorgane versehenen Lamellibranchiaten wie *Mytilus*, *Dreysena* u. a., im Grunde der Höhle besondere, von den Drüsenzellen im Fusse und im übrigen Theile der Wandung der Höhle abweichende, kleine Drüsen gefunden zu haben, welche die Wurzellamellen und somit den Stamm secerniren.

In Betreff des zweiten Punktes stimmen alle darin überein, dass erst, wenn die Wurzellamellen sich zum Stamme verbunden haben, die Byssusfäden entstehen und mit ihren Scheiden jenen umfassen, ein Stamm muss bereits vorhanden sein, da die Fäden an ihm befestigt werden sollen. Müller glaubte, das Thier überziehe den Stamm mit dem aus dem Querspalt des Fusses austretenden Kleber, der durch Ausstrecken des Fusses zu einem Byssusfaden ausgezogen würde. Nach Tullberg's Ansicht bilden sich die Scheiden der Byssusfäden, welche die Rinde des Stammes bilden, dadurch, dass die Drüsen in der Wandung der Byssushöhle ihr Sekret austreten lassen, wenn die Wurzellamellen den Stamm zu bilden beginnen. Gleichzeitig mit den Scheiden und mit ihnen in Verbindung entstehen die Fäden. Beide versuchen wenigstens die Entstehung der Scheiden, mit denen die Fäden den Stamm umfassen, zu erklären, Carrière begnügt sich mit der Bemerkung, die Fäden werden an den Stamm „angeklebt“.

Ist es schon von vornherein höchst unwahrscheinlich, dass Theile eines und desselben Organes verschiedenen Ursprung haben, so ist es noch viel weniger glaubhaft, dass sie zeitlich getrennt und unabhängig von einander entstehen.

Stellt man sich auf den Standpunkt der Sekretionstheorie und geht von dem Stadium aus, in welchem der Byssus nach Abwerfung des alten sich neu zu bilden beginnt, dann müssten nach dieser Ansicht zuerst die Drüsen in Funktion treten, welche die Wurzellamellen secerniren, und später erst, wenn sich der Stamm zu bilden anfängt, würden die Drüsen im Fusse und der Wandung der Byssushöhle ihr Sekret austreten lassen, um die Fäden und die Scheiden zu bilden, mit denen die Fäden an dem Stamme befestigt sind. Dass es auch sonst für unbedenklich gilt, den Thieren eine so weit gehende Herrschaft über ihre Drüsen zuzuschreiben, geht daraus hervor, dass Tullberg es für möglich hält, dass die Byssusfäden von der weissen Drüse secernirt und dann von dem Sekret der grünlichen Drüsenmasse überzogen werden. Diese Ansicht beruht aber lediglich auf Annahme, ohne sich auf Beobachtung stützen zu können. Die Sekretionstheorie ist ja, wenn sie

das Zustandekommen des Byssus, namentlich die Entstehung der Scheiden, welche die Rinde des Stammes bilden, erklären will, an eine solche Annahme gebunden, aber diese Annahme ist falsch, widerspricht den That-sachen, und damit fällt auch die ganze Theorie. Dass der Byssusstamm und seine Fäden in gleichartiger Weise entstehen als Cuticularbildungen, ist schon oben nachgewiesen worden, aber sie entstehen auch gleichzeitig und in unmittelbarem Zusammenhange mit einander. Dies ist auch ganz natürlich, da die Furche im Fusse in die Byssushöhle mündet und ihre Wandung allmählich in die der letzteren übergeht. Wenn sich nun in der Fussfurche ein Byssusfaden bildet, wird sich naturgemäss die cuticulare Bildung auch über die ganze Oberfläche der Byssushöhle erstrecken, wodurch in der Höhle eine dem Faden entsprechende und mit ihm zusammenhängende Schicht entsteht, welche die Scheide des Byssusfadens darstellt. Dieselbe umfasst aber nicht allein den Stamm, sondern setzt sich auch nach dem Grunde der Höhle zu in die Byssuswurzel fort, da die Cuticularbildung eben an der ganzen Oberfläche der Höhle, also auch in ihrem Grunde, vor sich geht. So kommt es, dass mit der Entstehung jedes Byssusfadens nicht nur ein Dickenwachsthum, sondern auch ein Längenwachsthum des ganzen Byssusorganes von der Wurzel aus verbunden ist. Auf dieser Thatsache, dass sich die Bildung jeder Schicht über die ganze Oberfläche der Höhle erstreckt, beruht die von Müller bereits mitgetheilte Beobachtung, dass, wenn man den zuletzt gebildeten Faden von dem Stamme abzieht, er seine Scheide mitnimmt, die sich dabei umstülpt wie ein Handschuhfinger und sich von den Wurzellamellen in Form von Franzen abspaltet. Ist nun nach Abstossung des Byssus ein neues Organ im Entstehen, dann bildet sich in Zusammenhang mit dem ersten Faden in der Höhle nur eine dünne Schicht, welche den Anfang des Byssusstammes darstellt. Derselbe braucht aber nicht erst bis zu einer gewissen Stufe entwickelt zu sein, ehe sich Fäden bilden können. Ich fand z. B. einen noch ganz jungen Byssus von nur drei Fäden. Bei der Oeffnung der Byssushöhle löste sich aus derselben eine dünne, platte Lamelle ab, mit welcher die Fäden zusammenhingen; diese Lamelle war eben nichts anderes als die Cuticularbildung der Byssushöhle, aus der allmählich durch die sich mehrenden Schichten der Stamm hervorgeht. Dass die Entstehung von Byssusfäden das Vorhandensein eines Stammes nicht voraussetzt, zeigt noch folgender Versuch: Ich riss einem Thiere seinen entwickelten Byssus aus, wobei, wie an dem ausgerissenen Organ kenntlich war, die Wandung der Byssushöhle verletzt wurde, und brachte das Thier in einer Glasschale in fliessendes Wasser. Am anderen Tage fiel zwar das Thier beim Neigen des Gefässes von der Stelle, an welcher es sass, ab, an dieser Stelle fanden sich aber zwei frisch gebildete, noch weisse Byssusfäden, welche jedoch an dem Ende, welches sonst mit dem Stamme in Verbindung steht, nicht zusammenhingen. Das Thier war eben wegen der Verletzung der Höhle nicht im Stande, in derselben eine den Fäden entsprechende Schicht zu entwickeln. Es beweist diese Beobachtung, dass die Voraussetzung der Sekretionstheorie,

wonach die Stammbildung der Entstehung der Fäden vorausgehen soll, un-  
 begründet ist, sonst hätte in diesem Falle die Entwicklung von Fäden unter-  
 bleiben müssen.

Um die allmähliche Entstehung des Byssus richtig zu verstehen, muss  
 man von ganz jungen Organen ausgehen, welche sich eben zu bilden an-  
 fangen. Bevor ich jedoch auf die Bildungsweise des Byssus näher eingehen  
 kann, ist es nöthig, die Beschreibung eines anderen Vorganges voranzuschicken,  
 welcher mit der Abwerfung des Byssus verbunden, respective die Ursache  
 davon ist, es ist das die Rückbildung der Byssushöhle. In Zusammenhang  
 mit der Abstossung des Byssus geht nämlich mit der Byssushöhle eine eigen-  
 thümliche Veränderung vor sich. Die Scheidewände, welche die Byssushöhle  
 in Fächer theilen, werden reducirt und verschwinden, so dass die Byssus-  
 höhle ihre vorher so complicirte Gestalt verliert und nur noch eine ein-  
 fache Höhlung darstellt. Erst allmählich mit der fortschreitenden Entwicklung  
 des neuen Byssus bilden sich die Scheidewände, indem sie von dem Boden  
 und den Seiten der Höhle in dieselbe hineinwachsen, von neuem, wodurch  
 sie dann ihre typische Gestalt wieder annimmt. Fig. 7 zeigt einen Quer-  
 schnitt durch eine Byssushöhle, welche bereits vielfach von Scheidewänden  
 durchzogen ist, die hier aber noch in der Bildung begriffen sind. Fig. 8  
 dagegen stellt einen Querschnitt durch eine Byssushöhle in ihrem reducirt  
 Zustande dar. Beide Zeichnungen sind mit dem Zeichenprisma entworfen,  
 die Umrisse der Byssushöhlen genau wiedergegeben, im übrigen aber schema-  
 tisch dargestellt. Diese Rückbildung der Byssushöhle erklärt es auch, dass  
 die Wurzel ganz junger Byssusorgane nur eine einfache, die Oberfläche der  
 Byssushöhle überziehende Schicht darstellt, welche in die Byssusfäden über-  
 geht, aber keineswegs aus parallel neben einander stehenden Lamellen besteht,  
 während von einem Stamme noch gar nicht die Rede sein kann. Mit jedem  
 neuen entstehenden Faden vermehren sich auch die Schichten in der Byssus-  
 höhle, gleichzeitig beginnen aber auch die neuen Scheidewände in die Höhle  
 hineinzuwachsen, deren Epithel sich ebenfalls an der Byssusbildung betheiliget.  
 Auf diese Weise bilden sich allmählich jene senkrechten, den Raum zwischen  
 den Scheidewänden ausfüllenden Lamellen, welche als die Byssuswurzel  
 bezeichnet werden. Dieselbe ist aber nicht in dieser lamellenartigen Form  
 von vorn herein vorhanden. Fig. 9 giebt eine genaue Ansicht eines noch  
 jungen Byssusorganes. Dieselbe ist auch mit dem Zeichenprisma entworfen  
 und lässt die Entwicklung deutlich erkennen. Sie zeigt, wie der zuletzt  
 gebildete Faden in eine ringförmige Schicht ausläuft, welche die vorher-  
 gehenden scheidensartig umfasst, wie das schon häufig beschrieben worden  
 ist; man sieht ferner die im Grunde der Höhle gebildete Schicht, die hier  
 noch einfach und nicht in Wurzellamellen getheilt ist. Auf dieser Thatsache,  
 dass die Wurzel junger Byssusorgane in der Höhle nur eine einfache Schicht  
 bildet, beruht es, dass sie bei weitem nicht so fest in der Höhle sitzen, wie  
 entwickelte Byssusorgane. Es erklärt sich das daraus, dass jene in nur  
 verhältnissmässig geringer Ausdehnung mit der Oberfläche der Byssushöhle

verbunden sind, während, wenn sich die Scheidewände und mit ihnen die Wurzellamellen entwickelt haben, die Verbindungsfläche zwischen Byssus und Höhle eine weit grössere ist, wodurch die Verbindung eine viel innigere und festere wird. Für diese Festigkeit, mit welcher der Byssus an dem Thiere ansitzt, hat die Sekretionstheorie ganz und gar keine Erklärung. Denn auch nach ihrer Ansicht wächst der Byssus von der Wurzel aus und wird allmählich aus der Byssushöhle herausgehoben; dies könnte aber nur dadurch geschehen, dass zwischen den bereits gebildeten Byssus und die Wandung der Byssushöhle bei der Weiterentwicklung des Organes neue Schichten von Sekret träten. Dieses austretende Sekret kann aber offenbar nur flüssig oder plastisch sein, in solchem Zustande würde es jedoch gar nicht befähigt sein, den Byssus mit der Wandung der Höhle fest zu verbinden, der Byssus würde sich bei ganz geringen Anlässen aus der Höhle auslösen müssen. Die Befestigung des Byssus in derselben würde dann höchstens auf die von Tullberg ausgesprochene Ansicht begründet werden können, dass das Innere der Höhle bedeutend weiter sei als ihre Mündung, und dass in Folge dessen, da auch der Raum zwischen den Wurzellamellen und den Scheidewänden äusserst gering sei, der Byssus in der Höhle festgehalten werde. Die Voraussetzung, von welcher Tullberg ausgeht, trifft ja bei *Mytilus edulis* zu, nicht aber bei *Dreysena polymorpha*. Hier ist wenigstens der Unterschied zwischen der Weite des Innern und der Mündung der Höhle so unbedeutend, dass dadurch die Festigkeit, mit welcher der Byssus dem Thiere ansitzt, nicht erklärt werden kann. Ausserdem ist die Behauptung Tullberg's, dass der Byssus nirgends an die Wand der Höhle angewachsen sei, bereits von anderer Seite widerlegt worden. Dass dagegen der Byssus als Cuticularegebilde in fester Verbindung mit der Wand der Byssushöhle, als seiner Matrix, steht, bedarf keiner weitem Erklärung.

Auch die Wachstums- und Strukturverhältnisse des Byssus sprechen gegen die Ansicht, dass derselbe das Sekret besonderer Drüsenzellen sei. Wie bereits nachgewiesen und wie auch von den Anhängern der Sekretionstheorie schon immer ganz richtig behauptet worden ist, wächst der Byssus von der Wurzel aus, so dass der Stamm allmählich aus der Höhle hervortritt. Aber dieses Wachsthum von der Wurzel aus bleibt vom Standpunkte der Sekretionstheorie für viele Fälle wenigstens ganz unverständlich. Tullberg und Barrois behaupten zwar, in allen Theilen der Wandung der Byssushöhle, auch zwischen den Muskeln, welche an den Boden derselben herantreten, besondere Drüsenzellen gefunden zu haben, und in diesem Falle würden ja die Bedingungen für ein Wachsthum des Byssus von der Wurzel aus gegeben sein. Carrière aber theilte bereits mit, dass bei den von ihm untersuchten Thieren die Drüsenzellen schon im unteren Theile der Wandung der Höhle aufhören, „sie begleiten die Höhle nicht bis zu ihrem Ende“. Dieser Angabe kann ich mich nur anschliessen; auch die Exemplare von *Dreysena polymorpha* und *Mytilus edulis*, von denen ich Präparate anfertigte, entbehrten im oberen Theile der Wandung der Byssushöhle voll-

ständig jener sogenannten Drüsenzellen. Es ist also durch diese übereinstimmenden Beobachtungen jedenfalls festgestellt, dass es Thiere giebt, bei denen die betreffenden Zellen sich nicht bis nach dem Grunde der Höhle erstrecken. Da nun aber auch bei solchen Thieren die Byssuswurzel bis an den Boden der Höhle reicht, so bleibt, wenn der Byssus Sekret besonderer Drüsen ist, gar nichts anderes übrig als die Annahme, dass das Sekret in diesen Theil der Höhle von aussen eindringt, d. h. von unten aus hereingedrückt wird. Dies würde jedoch, wie besonders deutlich wird, wenn man eine Neubildung des Byssus in Betracht zieht, die weitere, durch nichts bewiesene Annahme voraussetzen, dass die Thiere im Stande sind, die Mündung der Byssushöhle zu schliessen, da sonst das Sekret aus derselben herausgedrückt werden würde. Ist diese Voraussetzung richtig, dann müsste sich zunächst der untere Theil der Höhle mit Sekret füllen, welches dann nach oben gepresst würde. Der Byssus würde dann in der That, wie es auch häufig ausgesprochen worden ist, wie ein Guss in einer Form entstehen. Es ist klar, dass er dann durch seine ganze Masse hindurch gleichartig sein müsste, dass von einer Struktur, von einer Schichtenbildung nicht die Rede sein könnte. Weiter würde das Sekret in dem oberen Theil der Höhle, wie jede flüssige oder plastische Masse, welche in ein Gefäss hineingepresst wird, den ganzen Raum ausfüllen müssen. Dies ist nun aber keineswegs der Fall, wie Fig. 6 zeigt. Dieselbe stellt einen Theil eines Querschnittes durch den Theil der Byssushöhle dar, in welchem die besprochenen Zellen bereits verschwunden sind. Die Byssussubstanz bildet hier nur eine dünne Schicht, welche das Epithel der Wandung überzieht, kann also nicht von aussen hereingedrückt worden sein, sie muss an Ort und Stelle entstanden sein, ist demnach nicht das Sekret besonderer Drüsen, da solche hier nicht vorhanden sind. Ausserdem wäre in diesen Fällen ein Wachstum des Byssus von der Wurzel aus vollkommen ausgeschlossen, weil zwischen den Boden der Höhle und die Byssuswurzel, welche ja fest aneinander sitzen, neues Sekret nicht mehr gepresst werden könnte. Es zeigt sich, von welcher Seite man auch die Sekretionstheorie betrachtet, stets stösst man auf Widersprüche. So plausibel ihre Anschauung über die Entstehung des Byssus im ersten Augenblicke auch erscheinen mag, so wenig befriedigend ist sie, wenn man sie näher prüft, sie streitet gegen die That-sachen und verträgt die Consequenzen nicht, zu denen sie führt.

Es bleibt noch übrig, auf die zweite von Poli aufgestellte Ansicht über die Entstehung des Byssus näher einzugehen, nach welcher derselbe aus dem die Byssushöhle bildenden Gewebe hervorwächst. Unter den neueren Autoren wird diese Ansicht allein von v. Nathusius getheilt, der sich dabei jedoch nur auf die Untersuchung fertiger Byssusorgane stützt, ohne an lebenden Thieren Beobachtungen gemacht zu haben. Auf Grund der Struktur und der Wachstumsverhältnisse des Byssus verwirft er die Sekretionstheorie, glaubt vielmehr, dass die Byssusfäden aus Knospen sich entwickeln, welche aus dem Stamme hervorbrechen, und will auch einen continuirlichen Zusammen-



hang zwischen den Fasern des Byssusstammes und der Fasermasse des Leibes beobachtet haben. Dass ein solch inniger Zusammenhang zwischen dem Byssus und dem Thierkörper bestehe, dürfte schon durch die Thatsache widerlegt werden, dass der Byssus abgestossen werden kann. Als ein wesentliches Moment für die Richtigkeit seiner Ansicht und die Verfehltheit der Sekretionstheorie führt v. Nathusius eine Beobachtung ins Feld, welche er allerdings nur einmal machen konnte, dass nämlich aus den Byssusfäden Nebenfäden, etwa wie die Zweige aus einem Aste, hervorzunehmen können. Er macht darüber folgende Mittheilungen: „Endlich muss ich noch eines sehr auffallenden Befundes erwähnen, nämlich eines Byssusfadens, der mit ganz unzweideutigen Fortsätzen oder feinen Seitenzweigen versehen ist. Mehrere derselben stehen ziemlich dicht zusammen in einer Region des Fadens. Es ist ein ganz isolirtes Vorkommen und leider gestattet dieses Präparat die Anwendung der Systeme mit ganz kurzem Fokus nicht überall, so dass mir manches an demselben unklar bleibt. Der eine Nebenfaden liess sich bis zu einer Länge von 1,2 mm verfolgen, wo er stumpf zu enden scheint, ein anderer war bis an seine Basis gesplittert und nur Rudimente desselben vorhanden. Gerade dadurch wird aber der aus einer fein punktirten Masse bestehende stumpfe Kegel, der sich in den Ansatz erhebt, um so deutlicher. Ich gestehe, dass ich die dieser Figur zu Grunde liegende Bildung schwer deuten kann“. Weiter heisst es „erst bei tieferem Senken des Tubus tritt der punktirte Kegel in den Fokus und scheint sein Contour in den des Hauptfadens überzugehen. Die Abbildungen werden genügen, um zu beweisen, dass es sich nicht um zufällige Täuschungen, sondern um wirkliche aus dem Hauptfaden hervorgewachsene Seitenzweige handelt, und dieses würde allein schon genügen, um die Spinnhypothese über den Haufen zu werfen. Ein solches Vorkommen nur einmal beobachtet zu haben, ist ja immer etwas misslich, aber ich wüsste nicht, wie in der Hauptsache eine Täuschung möglich wäre, und möchte auch das für erwiesen halten, dass die Knospen dieser Seitenzweige aus der körnigen Substanz unterhalb oder innerhalb der Rinde des Hauptfadens gebildet werden.“ Wenn die angeführte Beobachtung von v. Nathusius mit der von ihm derselben gegebenen Auslegung, dass die Nebenfäden aus den Hauptfäden wie die Zweige aus einem Aste herausgewachsen seien, richtig wäre, so würde sie in der That ein schwerwiegendes Bedenken nicht nur gegen die Spinnhypothese sondern auch gegen meine Ansicht, dass der Byssus eine Cuticularbildung sei, überhaupt gegen die Meinung, dass die Byssusfäden in der Rinne ihre Entstehung nehmen, bilden. Denn da einerseits die Rinne ihrer ganzen Länge nach einfach ist, keine Seitenkanäle abgiebt, in denen sich etwa Nebenfäden bilden könnten, andererseits aber aus einem in der Rinne entstandenen Faden durch seitliche Sprossung ein Zweigfaden sich nicht entwickeln kann, so lassen sich beide Ansichten nicht vereinigen, sie schliessen einander aus. Ich konnte nun aber nicht allein bei fast allen Querschnitten durch den Fuss mehrerer Individuen von *Dreysena polymorpha* das Vor-

handensein von Byssussubstanz im Innern der Rinne noch constatiren, (Fig. 4), es gelang mir vielmehr mehrfach bei Thieren, deren Byssusorgan in der Entstehung begriffen war, aus der Rinne im Fusse einen Byssusfaden seiner ganzen Länge nach mit der Endplatte heraus zu präpariren. Fig. 10 stellt einen solchen, aus der Fussrinne ausgelösten und noch nicht ganz fertig entwickelten Byssusfaden dar. Danach ist es eine unzweifelhafte Thatsache, dass die Fäden wirklich in der Rinne entstehen und dürfte dieselbe wohl nicht mehr bestritten werden, um so weniger als sich die Beobachtung an lebenden Thieren unschwer wiederholen lässt. Daraus folgt aber zugleich, dass die Beobachtung von v. Nathusius unrichtig ist. Zwar will ich nicht behaupten, dass er nicht thatsächlich an einem Byssusfaden Nebenfäden gesehen habe, glaube jedoch, dass er sich in der Bedeutung dieser Beobachtung getäuscht hat, auch scheint er selbst von der Richtigkeit derselben nicht völlig überzeugt gewesen zu sein. Er giebt selbst zu, dass es etwas misslich sei, die Beobachtung nur einmal gemacht zu haben, und es erscheint allerdings von vornherein sehr auffallend, dass, wenn die Byssusfäden einmal die Fähigkeit haben, sich durch Sprossung zu verzweigen, dieser Fall so ausserordentlich selten eintreten sollte. Denn ausser jenem vereinzelt Vorkommen, welches v. Nathusius selbst beschreibt, findet sich eine gleiche Beobachtung nur noch bei A. Müller erwähnt; auf Seite 22 schreibt er: „Einige Male sah ich auch einen Faden, der durch einen error loci mit seiner Scheide einen anderen Faden umfasste, anstatt sich am Stamme zu inseriren.“ Da Müller diese Beobachtung einer Verzweigung eines Fadens auch nicht mit seiner Spinnhypothese über die Entstehung des Byssus in Einklang bringen konnte, so half er sich mit der Annahme, dass das Thier sich beim Ansetzen des Fadens geirrt habe. Dieser Gedanke war aber nur dadurch möglich, dass Müller der Ansicht war, dass ebenso wie das Ende des Fadens, welches sich an fremde Gegenstände anheftet, auch das Ende, welches dem Stamme ansitzt, von der Spitze des Fusses an diesem befestigt werde. Dies ist nun zwar nicht richtig, da der Faden bereits fertig in der Rinne liegt und in fester Verbindung mit dem Stamme steht, ehe er sich aus der Rinne auslöst. Dennoch aber glaube ich, dass der Gedanke Müller's nicht ohne Weiteres als falsch von der Hand zu weisen ist. Der Fall einer Verzweigung eines Byssusfadens dürfte so aufzufassen sein, dass die Verzweigung nur scheinbar ist, dass der sogenannte Zweigfaden überhaupt nicht demselben Individuum angehört wie der Hauptfaden, sondern ein in der gewöhnlichen Weise gebildeter Byssusfaden eines anderen Thieres ist, welcher mit seiner Endplatte statt an einen anderen fremden Körper, in diesem Falle an einen Faden des beobachteten Thieres befestigt ist. So dicht und massenhaft, wie die Thiere auf und an einander sitzen, ist ein solches Vorkommen keineswegs ungläubhaft; anders lässt sich auch der beobachtete Fall mit der unzweifelhaften Thatsache, dass die Byssusfäden in der Rinne entstehen, gar nicht vereinbaren. Dazu kommt, dass die Abbildungen, welche v. Nathusius giebt, diese Auffassung nur

unterstützen. Denn wenn er auch sagt: „ich möchte es für erwiesen halten, dass die Knospen der Seitenzweige aus der körnigen Substanz unterhalb oder innerhalb der Rinde des Hauptfadens gebildet werden“, so zeigt schon diese Ausdrucksweise, dass das lediglich eine Annahme ist, welche durch die Beobachtung nicht unterstützt wird. Gesehen hat v. Nathusius davon nichts. Seine Zeichnungen geben auch nicht den mindesten Anhalt für diese Behauptung, dass die fibrilläre Substanz des Hauptfadens mit der körnigen Erhebung des Seitenfadens communicire. Der Ansatz des Seitenfadens an dem Hauptfaden stellt sich genau in derselben Weise dar, wie v. Nathusius die Anheftung eines Fadens an einer Muschelschale abbildet. Die Zeichnungen zeigen deutlich, dass die Oberfläche des Hauptfadens unverändert unter dem Seitenfaden fortläuft. Der aus einer fein punktirten Masse bestehende Kegel, der sich in den Ansatz des Nebenfadens erhebt und mit der fibrillären Masse des Hauptfadens in Verbindung stehen soll, entspricht einfach der körnig erscheinenden, kegelförmigen Masse der Endplatte, wie sie v. Nathusius selbst auf Seite 73 beschreibt und auf Tafel IX Fig. 49 B abbildet. Für eine wirkliche Verzweigung des Hauptfadens könnte man den Nebenfaden nur ansehen, wenn v. Nathusius an diesem eine Endplatte beobachtet hätte; nach seinen eigenen Angaben endete der eine derselben aber stumpf, der andere war zersplittert. Dass die Seitenfäden erheblich dünner sind als der Hauptfaden, ist wohl darauf zurückzuführen, dass sie von einem sehr jungen Thiere herrühren mögen, einem älteren Thiere dürfte der Faden eines andern auch keinen genügenden Stützpunkt zur Befestigung eines Byssusfadens bieten.

Ebenso wie v. Nathusius annahm, dass die Seitenfäden aus dem Hauptfaden hervorgewachsen seien, glaubt er auch, dass alle Byssusfäden sich aus Knospen entwickeln, welche sich an dem Grunde des Stammes bilden sollen. Diese Ansicht über die Entstehung der Byssusfäden beruht jedoch gänzlich auf Vermuthung, v. Nathusius hat für dieselbe auch nicht den mindesten Grund auführen können. Hier kann ich jedoch das Irrige dieser Meinung direkt durch die Beobachtung erweisen. Ich beziehe mich dabei auf das bereits früher angeführte Beispiel, dass ein Thier, dem ich den Byssus ausgerissen hatte, wohl Byssusfäden entwickelte, aber der Stamm bildung entbehrte. Es geht daraus ganz unzweifelhaft hervor, dass die Entstehung von Byssusfäden nicht an das Vorhandensein eines Stammes gebunden ist.

Ebensowenig können die Messungen, welche v. Nathusius an Stamm und Fäden von Byssusorganen vorgenommen hat, die Ansicht widerlegen, dass dieselben cuticulare Bildungen sind. Diese Messungen haben ergeben, dass die Fäden eines und desselben Organes verschieden dick sind und dass das Byssusstämmchen eines älteren Thieres stärker war als das eines jüngeren. Aus diesem Befunde schliesst v. Nathusius, dass den Byssusorganen Wachsthum von innen heraus zukommen müsse. Es ist jedoch gar nicht nachgewiesen, dass die Byssusfäden eines Byssusorganes ursprünglich

alle in derselben Stärke entstehen, so dass eine spätere Verschiedenheit nur durch nachträgliches Wachstum zu verstehen wäre, auch müsste dann der zuletzt entstandene Faden immer der schwächste sein, was keineswegs der Fall ist. An dem ganz jungen Byssus, welcher in Fig. 9 abgebildet ist, kann man die Verschiedenheit in der Stärke der Fäden ganz deutlich erkennen, obwohl dieselben doch nahezu gleichartig sind. Durch Dickenwachstum kann hier der Unterschied kaum hervorgerufen sein, die Fäden entstehen vielmehr von vornherein in verschiedener Dicke. Die Byssusfäden von *Dreyssena polymorpha* sind stets vollkommen gleichartig, von einer inneren fibrillären und einer äusseren Rindenschicht ist nichts wahrzunehmen, auch sind sie auf der Oberfläche glatt, eine Runzelung wie bei *Mytilus edulis* zeigt sich nicht. Dass ferner verschieden alte Thiere Byssusstämmchen von verschiedener Stärke entwickeln, ist nicht auffallend. Da mit jedem Faden, der sich bildet, ein Anwachsen des ganzen Stammes verknüpft ist, so ist es natürlich, dass ein älteres und grösseres Thier mit weiter Byssushöhle einen stärkeren Stamm entwickelt als ein jüngeres, kleineres mit enger Byssushöhle. Wie aus Früherem hervorgeht, wäre es übrigens falsch, zu meinen, dass einem grösseren Thiere auch unbedingt ein stärkerer Byssus zukommen müsse als einem kleineren, denn da der Byssus abgeworfen und erneuert werden kann, so kommt es ganz darauf an, in welchem Stadium der Entwicklung man die Byssusorgane beider Thiere vergleicht.

---

Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von Herrn Professor Dr. Schneider, dem ich für die Förderung und die freundlichen Rathschläge, die er mir bei Anfertigung derselben zu theil werden liess, sowie für die Bereitwilligkeit, mit welcher er mir die Benützung der Institutsmittel gestattete, zu ganz besonderem Danke verpflichtet bin.

---

## Literaturverzeichnis.

1. Réaumur: Des différentes manières dont plusieurs animaux de mer s'attachent. (Histoire de l'Académie royale des Sciences. 1711.)
  2. Blainville: Manuel de Malacologie, Paris 1825.
  3. Wagner: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1835.
  4. A. Müller: Ueber die Byssus der *Acephalen*. (Archiv für Naturgeschichte. 3. Jahrgang, 1. Band. 1837.)
  5. Siebold: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin, 1848.
  6. Tullberg: Ueber die Byssus des *mytilus edulis*. (Nov. Act. Reg. Soc. Scient. Upsala 1877.)
  7. v. Nathusius-Königsborn: Untersuchungen über nicht celluläre Organismen. Berlin 1877.
  8. Carrière: Die Drüsen im Fuss der Lamellibranchiaten. (Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut. Würzburg, Band V. 1882.)
  9. Barrois: Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Lille 1885.
-

## Erklärung der Figuren.

- Fig. 1. Die Byssusmuskeln von *Mytilus edulis*, genau von oben gesehen. Unter den vorderen Byssusmuskeln ist der Fuss sichtbar. v vordere Byssusmuskeln, w hintere Byssusmuskeln, f Fuss.
- Fig. 2. Rechte Hälfte des Byssusapparates von *Mytilus edulis*; derselbe ist durch einen Medianschnitt, welcher der Längsfurche im Fusse folgt und zwischen den Byssusmuskeln der rechten und linken Seite durch die Byssushöhle hindurch zieht, halbirt.  
v vorderer Byssusmuskel, w hinterer Byssusmuskel. f Fuss. r Längsfurche im Fusse. c die Stelle im Fuss, an welcher die halbmondförmige Querspalte eindringt. h Byssushöhle. b Byssus.
- Fig. 3. Rechte Hälfte des durch einen medianen Längsschnitt halbirten Fusses von *Anodonta* nach Entfernung der Eingeweide.  
f fleischige Carina des Fusses. v und w sich kreuzende Muskelzüge, welche den vorderen resp. hinteren Byssusmuskeln entsprechen. Beide bilden mit der Schicht m die muskulöse Decke des Fusses. s vorderer, s' hinterer Schliessmuskel.
- Fig. 4. Querschnitt durch die Längsfurche im Fusse von *Dreysena polymorpha*.  
a Spalt. c halbmondförmiger Kanal. b ein quer durchschnittener in der Bildung begriffener Byssusfaden. d Epithel des Spaltes. e Membran. f Flimmerhaare. g Epithel des halbmondförmigen Kanals. h Fortsätze auf den Zellen, die Byssussubstanz.
- Fig. 5. Querschnitt durch den unteren Theil der Byssushöhle von *Dreysena polymorpha*.  
m Muskeln, welche die Byssushöhle begrenzen. n quer durchschnittene Muskeln. h Byssushöhle. b Byssus. e Wandungsepithel der Byssushöhle. f Byssussubstanz, den Epithelzellen noch aufsitzend. z die sogenannten Drüsenzellen.
- Fig. 6. Theil eines Querschnittes durch die Byssushöhle von *Dreysena polymorpha*. m, n, b und e wie in Fig. 5.
- Fig. 7. Querschnitt durch die Byssushöhle von *Dreysena polymorpha* mit entwickelten, zum Theil noch in der Bildung begriffenen Scheidewänden.  
m Muskeln, welche die Byssushöhle begrenzen. e Wandungsepithel der Byssushöhle. s Scheidewände.
- Fig. 8. Querschnitt durch die Byssushöhle von *Dreysena polymorpha* in ihrem reducirten Zustande. m und e wie in Fig. 7.
- Fig. 9. Junger Byssus.  
f der zuletzt gebildete Faden, in eine Scheide auslaufend, welche die anderen umfasst. w Byssuswurzel, noch nicht in Lamellen zertheilt.
- Fig. 10. Ein aus der Längsfurche im Fusse ausgelöster, noch nicht fertig entwickelter Byssusfaden. e Endplatte desselben.

# Ueber die Genital- und Segmental-Organen von *Lumbricus terrestris*.

Von Dr. **Gustav Goehlich**.

(Hierzu Taf. XIII u. XIV.)

## Einleitung.

Die Regenwürmer, ihr Bau und ihre Entwicklung, haben schon seit langen Zeiten die Forscher beschäftigt und sind des Oeffteren der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, aber erst der Neuzeit war es vorbehalten, völlige Klarheit über diese Fragen zu verbreiten. Am wenigsten von allen Organen der Lumbriciden war man über die Gestalt, die Bedeutung und den Zusammenhang der Geschlechtsorgane unterrichtet. Seit den Zeiten des alten Willis, der vor zweihundert Jahren zuerst den Regenwurm untersuchte, bis auf die neuere und neueste Zeit pflegte man die Samentaschen, d. h. die Organe, in denen man reife, sich bewegende Spermatozoen vorfand, für die Hoden des Thieres anzusehen und in den Samenblasen, in denen bekanntlich die Samenzellen ihre Entwicklung bis zur völligen Reife durchmachen, glaubte man eben so allgemein die Eierstöcke zu erkennen, aus dem sehr wenig stichhaltigen Grunde, weil sie Körper enthielten, welche in Form und Grösse ein wenig mit Eiern zu vergleichen waren.

Der erste Schritt zu einer besseren Erkenntniß der Bedeutung und Funktion wenigstens der letzt erwähnten Organe wurde durch Leo<sup>1)</sup> gethan, der im Jahre 1829 die Samenleiter auffand und richtig als solche bestimmte. Seine Entdeckung, welche nothwendigerweise zu einer gänzlich veränderten Auffassung von der Bedeutung der vermeintlichen Eierstöcke und auch anderer Organe hätte führen müssen, ist leider nicht genügend bekannt oder gewürdigt worden und es hat sich durch sie Niemand bewogen gefühlt, die Irrthümer, welche hier offenbar vorhanden sein mussten, aufzuklären.

So vergingen weitere drei Jahrzehnte, ohne dass die Willis'sche Auffassung der Geschlechtsorgane des Regenwurms erschüttert worden wäre. Da erschien im Jahre 1853 die von der Akademie zu Brüssel preisge-

---

1) Vergleiche die Literatur 1.

krönte Schrift: „Ueber die Entwicklung von *Lumbricus terrestris*“ von J. d'Udekem<sup>1)</sup>. Der Verfasser theilte in derselben unter anderem mit, dass er den Eierstock des Thieres im 12. Segment gefunden habe, auf die anderen Geschlechtsorgane ging er jedoch nicht ein. Es war an und für sich also wenig Neues was er brachte, aber es genügte, um die alten Ansichten in's Wanken zu bringen und die Aufmerksamkeit der Forscher auf dieses Gebiet zu lenken.

Zunächst regte d'Udekem durch seine Abhandlung van Beneden und Meissner<sup>2)</sup> zu ihren Arbeiten an. Diesen gelang es jedoch nur den Befund d'Udekem's zu bestätigen, ihre weiteren Ausführungen dagegen zeigten sich bald als irrig.

Von sämmtlichen Forschern, welche sich mit den Geschlechtsorganen der Regenwürmer beschäftigt haben, ist Hering<sup>3)</sup> der bedeutsamste, denn ihm gebührt das grosse Verdienst, die wahre Bedeutung aller Geschlechtsorgane erkannt und ihren Zusammenhang und ihre Zusammenwirkung bestimmt zu haben. Dem Verdienst d'Udekem's zollt er die gebührende Anerkennung, aber er hat, wie viele spätere Forscher, an dessen Arbeit auszusetzen, dass in ihr gesagt ist, die Eierstöcke befinden sich im 12. Ringe, da sie doch in Wirklichkeit im 13. Segment zu suchen sind. Es lässt sich aber bei der Genauigkeit, mit welcher d'Udekem die Ovarien bezüglich ihrer Lage, Beschaffenheit und Form beschreibt, nicht annehmen, dass er irgend ein Organ des 12. Leibesabschnittes damit verwechselt habe, sondern der vermeintliche Irrthum, den auch Beneden und Meissner begangen haben würden, ist wohl darauf zurückzuführen, dass diese Forscher unter dem 12. Segment das 12. borstentragende verstehen, was allerdings nur stillschweigend vorausgesetzt sein würde. Im Uebrigen hat diese Zählmethode noch heut ihre Anhänger, so z. B. zählt Bergh ebenfalls nur die borstentragenden Ringe.

Die Arbeit Herings ist eine äusserst sorgfältige und umfassende, und man hat bis heute, trotz besserer Untersuchungsmethoden, wesentliche Mängel oder Fehler an ihr nicht aufgefunden. Gleichwohl ist sie bei weitem nicht in dem Masse gewürdigt worden, wie sie verdient hätte. Noch heute begegnen wir vielfach irrigen Angaben über die Geschlechtsorgane der Regenwürmer, selbst in den besten und verbreitetsten Lehrbüchern der Zoologie.

Alle neueren Arbeiten, welche denselben Gegenstand behandeln, schliessen sich eng an Hering an, und nehmen seine Angaben zur Grundlage. Sie suchen, unterstützt durch verbesserte Untersuchungsmethoden, insbesondere durch Schnitte, das Wenige zu erforschen, was jenem noch unerreichbar war. Ich erwähne aus der grossen Zahl dieser Abhandlungen zunächst diejenige von Bloomfield<sup>4)</sup>, worin die stufenweise Entwicklung der Samenzellen nach ihrem Austritt aus den Hoden und die Beschaffenheit der Samenblasen

1) Vergleiche die Literatur 2.

2) Literatur 4.

3) = 5.

4) = 9.



beschrieben und durch anschauliche Abbildungen erläutert wird. Der Verfasser giebt darin zu erkennen, dass er die Samenblasen entstanden glaubt durch bedeutendes Wachsthum der Wände der Samentrichter. Der mediane Theil der Samenblasen soll sich dabei bilden durch Verwachsen der vier aus den Wimpertrichtern entstandenen Blasen. Aehnlich ist die Annahme Ray Lankesters, welchem Bloomfield gefolgt ist. Diese Erklärungsweise für das Entstehen der Samenblasen musste schon gewagt erscheinen, wenn man daran dachte, dass nicht vier, sondern ursprünglich acht Samenblasen vorhanden sind, von denen dann zwei verkümmern, so dass ihre Zahl sich auf sechs erniedrigt, wogegen stets nur vier Samentrichter sich vorfinden. Die histologischen Verhältnisse sprachen gleichfalls gegen die Annahme Bloomfields; seine Hypothese ist als abgethan zu betrachten, nachdem Bergh nachgewiesen hat, dass beide Organe an gänzlich verschiedenen Stellen und unabhängig von einander angelegt werden.

Die neueste Arbeit, welche sich mit dem Geschlechtsapparat der Regenwürmer beschäftigt, ist aus der Feder von R. S. Bergh<sup>1)</sup> in Copenhagen hervorgegangen. Sie beschäftigt sich mit der Histologie und Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane. Wesentlich neue Momente, den Bau betreffend, sind darin nicht enthalten, dagegen ist durch die Schilderung der Entwicklung jener Organe eine bis jetzt oft recht merkliche Lücke in sehr aner kennenswerther Weise ausgefüllt worden. Besonders scharfsinnig und plausibel ist auch der Zusammenhang der Geschlechtsorgane von *Perichaeta* nachgewiesen.

Die vorliegende Arbeit verfolgt einen doppelten Zweck. Zunächst soll sie die Ansichten der einzelnen Autoren zusammen fassen und vergleichen, dann aber soll sie auf Grund eigener Untersuchungen und an der Hand von Abbildungen in grösserem Masstabe eine Kritik derselben enthalten und einige Nachträge, auch über die Segmentalorgane, bringen.

### Untersuchungs-Methode.

Die Untersuchung kann sich nicht nur auf Schnitte erstrecken, sie muss auch anatomische Präparate zum Gegenstande haben, weil an ihnen die Lage der einzelnen Geschlechtsorgane klarer wird.

Bevor man zur anatomischen Untersuchung schreitet, thut man gut, die Würmer durch Schütteln im Wasser von dem ihnen anhaftenden Schleim und Sand zu befreien, denn diese werden sonst leicht in den geöffneten Wurm hineingespült und verursachen dort vielfache Unannehmlichkeiten. Man tödtet dann die Thiere am besten durch allmählichen Zusatz von Alkohol oder von heissem Wasser; giesst man auf einmal zu viel von diesen Flüssigkeiten in das die Würmer enthaltende, mit Wasser erfüllte Gefäss, so ziehen sie sich in krampfhaften Windungen und Bewegungen zusammen, wobei vielfach innere Zerreibungen eintreten.

<sup>1)</sup> Literatur 15.

Das getödtete Thier heftet man vortheilhaft am Kopf und hinter dem Magen, dessen Lage von aussen leicht zu bestimmen ist, fest und schneidet es in der Rückenmediane mit der Scheere auf. Es ist dabei nur in der Gegend der Samenblasen Vorsicht anzuwenden, damit man nicht in dieselben einschneidet, was sehr leicht geschieht. Wenn die Leibeswand dann ausgebreitet und festgesteckt ist, entfernt man den Darmkanal mittelst einer Pincette. Hierbei ist nur darauf zu achten, dass die Eierstöcke und Eihälter nicht abgerissen werden, wesshalb unmittelbar vor dem Magen das Ablösen der Dissepimente vom Darm sehr behutsam geschehen muss.

Die frischen Präparate untersucht man am Besten in sehr schwacher (0,5 bis 1 %iger) Kochsalzlösung. Hoden und Samentrichter lassen sich leicht isoliren, wenn man die Samenblasen einen Tag in Alkohol legt. Es gerinnt dann der Inhalt der Samenblasen und lässt sich als fester Klumpen leicht entfernen, so dass nur Samentrichter und Hoden zurückbleiben.

Von grösserer Bedeutung als frische Präparate sind Schnittserien in der Längs- und Quer-Richtung. Sehr belehrend erwiesen sich auch Längsschnitte, welche parallel zur Längsaxe, aber unter einem spitzen Winkel gegen die Bauchfläche geneigt durch die Genitalsegmente des Thieres hindurch gelegt waren. Auf ihnen konnte ich oft alle Theile des Geschlechtsapparates zugleich übersehen.

Bevor man die Thiere, um Schnittserien aus ihnen herzustellen, tödtet und härtet, ist es zu empfehlen, sie zwei bis drei Tage hungern zu lassen, was in einer mit wenigen Tropfen Wasser versehenen und verdeckten Glasschale geschehen kann. Die Exkremente der Würmer sind daraus sorgfältig zu entfernen. Dies Alles ist nöthig, damit der Darmkanal möglichst leer sei, denn sonst verdirbt man sich beim Schneiden nicht nur an den im Darm befindlichen Sandkörnern das Messer, sondern man verliert auch dadurch oft eine ganze Anzahl Schnitte aus der Serie.

Zum Härten gebrauchte ich absoluten Alkohol oder kalte Sublimatlösung; letztere scheint vorzuziehen zu sein. Die Färbung der Präparate gelang mir in alkoholischem Karmin besser als in Pikro-Karmin. Als Einschmelzmasse kann ich Paraffin, dessen Schmelzpunkt etwa bei 50° C liegt, als geeignet empfehlen.

---

## I.

### Die Geschlechts-Organe.

Die Geschlechtsorgane der Regenwürmer liegen stets in den vorderen Körpersegmenten. Männliche und weibliche Organe sind zwar oft zusammen in demselben Leibesring zu finden, aber sie stehen niemals in direkter Verbindung mit einander; beide münden stets in getrennten Kanälen nach aussen. Die männlichen Organe übertreffen an Grösse die weiblichen ganz bedeutend, desshalb waren sie auch früher bekannt.

## A. Weibliche Organe.

Folgende 4 Theile setzen den weiblichen Genital-Apparat der *Lumbriciden* zusammen. 1. Der Eierstock. 2. Die Tuba mit dem Eihälter. 3. Der Eileiter und 4. Die Samentaschen. Letztere werden erst seit kurzer Zeit dem weiblichen Apparat zugezählt. Man begründet dies offenbar damit, dass wir auch in den Weibchen höherer Thiere Organe vorfinden, welche den Samen des Männchens aufnehmen und ihn so lange aufbewahren, bis er zur Befruchtung der Eier benöthigt wird.

### 1. Die Eierstöcke.

Die Zahl der Ovarien im *Lumbricus terrestris* ist wie bei den meisten Regenwürmern zwei. Sie liegen hier im 13. Segment symmetrisch zum Bauchstrang. Ihre Gestalt ist die einer birnenförmigen Platte, deren schmäleres, perlschnurartiges Ende frei in der Leibeshöhle flottirt, während das breitere Ende durch Bindegewebe an die Hinterseite der Scheidewand zwischen dem 12. und 13. Segment ganz unten am Bauch und dicht neben dem Nervenstrang angeheftet ist. Ausserdem steht es jedoch noch durch einige feine Muskelfasern, welche der Ringmuskelschicht zu entstammen scheinen, mit dem Leibesschlauch in festem Zusammenhang.

Die Länge des Ovariums<sup>1)</sup> beträgt nach Hering im Mittel 0,8 mm. Dies scheint mir zu niedrig gegriffen, denn ich habe sehr oft gefunden, dass die Länge des Eierstockes das angegebene Maass weit überstieg. Von Grunde bis zum Ansatz des Zipfels mass ich häufig 1 bis 1,2 mm und der perlschnurartige Zipfel selbst war meist noch 1 mm lang. Die Angaben Herings betreffs Breite und Dicke kann ich dagegen bestätigen. Selbst bei den stärksten Thieren ist das Ovarium nie breiter als 0,5 mm gewesen. Eigenthümlicher Weise kann als Regel hingestellt werden, dass, abgesehen natürlich von der Jahreszeit, die kleineren Thiere relativ grössere Eierstöcke haben als die grösseren. Die grössten Exemplare machten sogar oft den Eindruck, als ob eine Geschlechtsthätigkeit bei ihnen nur in geringem Maasse vorhanden sei. Das untrügliche Zeichen einer kürzlich stattgefundenen Begattung, der gelbe, drüsige Gürtel ist bei ihnen fast nie zu finden, sondern meist nur bei Thieren von mittlerer Grösse. Spermatoophoren habe ich bei besonders starken Würmern ebenfalls nie gefunden.

Die Zahl der Eier im Eierstock ist sehr gross und lässt sich kaum mit einiger Genauigkeit bestimmen, denn die nach dem festsitzenden Ende zu immer mehr abnehmende Grösse der Eier und ihre grosse Aehnlichkeit mit den sie umgebenden Stromazellen, aus denen sie wahrscheinlich auch hervorgehen, setzen dem Zählenden grosse Hindernisse in den Weg. Meist findet man, dass mit der Grösse des Thieres auch das Volumen der Eier zunimmt, während ihre Anzahl sich verringert. Diese grösseren Eier sind

<sup>1)</sup> Vergleiche Tafel XIII. Fig. 3.

tibrigens von den für gewöhnlich in den Ovarien sich findenden dadurch unterschieden, dass sie durchsichtiger sind, weil sie weniger Dotterkörner enthalten.

Die Entstehung der Eier ist noch nicht aufgeklärt. Hering enthält sich jeder Aeusserung darüber und Claparède sagt nur ganz beiläufig, dass nach seiner Meinung die Eier aus dem sie umgebenden Stroma entstehen. Einen gewissen Anhalt für die Entwicklung der Eier bietet eine Arbeit von Fritz Ratzel<sup>1)</sup>: „Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntniss der *Oligochaeten*“, in welcher zwar nicht die *Lumbriciden* behandelt werden, die aber in ihren Resultaten so vollständig mit den bei *Lumbricus* einschlägigen Verhältnissen übereinstimmt, dass ich an dieser Stelle darauf hinweisen will.

Die Ansicht Claparède's<sup>2)</sup>, dass die Eier aus dem Stroma entstehen, ist meiner Meinung nach am meisten berechtigt. Stroma bedeutet dabei ein Bindegewebe, dessen Zellen nicht scharf von einander getrennt sind. Wir erkennen sie am deutlichsten an dem freien Ende des Ovariums, wo sie die reifsten Eier umgeben und mit ihnen den Perlschnurfaden bilden. Dort fallen uns neben ihnen kleine zartwandige Bläschen auf, welche wie Warzen auf der Aussenseite des Zipfels sitzen. Diese Bläschen scheinen junge Stromazellen zu sein, denen die Fähigkeit innewohnt, sich unter günstigen Bedingungen in Eizellen umzuwandeln. In ihnen ist oft ein Kern zu erkennen und so kommt es, dass am Grunde des Ovariums, wo die Eierchen von diesen Bläschen rings umgeben sind, man beide nicht zu unterscheiden vermag, sondern erst da, wo die Dotterkörner in den Eiern auftreten.

Bergh<sup>3)</sup> giebt an, die Ovarien seien von einem Peritonäum umgeben, im Innern aber liege eine kompakte Masse von Keimzellen. Wenn unter letzterer die Eier in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien und die oben erwähnten Bläschen, unter dem Peritonäum aber das eigentliche Stroma zu verstehen ist, so erkläre ich mich mit Bergh im Einverständniss, dagegen scheint mir das Peritonäum der Leibeshöhle wesentlich verschieden zu sein von dem, welches die Ovarien umgiebt.

Ich sagte oben, die jungen bläschenförmigen Stromazellen vermögen sich unter günstigen Bedingungen in Eizellen umzuwandeln. Diese Metamorphose tritt nur dann ein, wenn die Bläschen im Innern des Ovariums liegen oder doch von einer stärkeren Stromaschicht bedeckt sind. An der äusseren Begrenzung des Ovariums, wo die Leibeshöhlichkeit unmittelbar an die Bläschen herantritt, habe ich niemals die Entwicklung einer Stromazelle zum Ei beobachten können, dagegen kann ich folgende Thatsachen konstatiren:

Im jungen Eierstock, an dem man nur schwer das Stroma zu unterscheiden vermag, liegen die grössten Eier nicht an den vom Anheftungspunkt entferntesten Stellen, sondern mehr in der Mitte des Ovars. Sie sind

<sup>1)</sup> Literatur 6a.

<sup>2)</sup> " 7 pag. 618.

<sup>3)</sup> " 15 pag. 311.

umgeben von einer ziemlich breiten Zone von kleinen, kugeligen Zellen, in Betreff deren man nicht zu sagen vermag, ob sie dem Stroma zuzurechnen sind oder ob sie junge Eizellen repräsentieren. Sobald die Eier weiter heranwachsen, nimmt das anfänglich kugelige Ovarium mehr und mehr die bekannte birnenförmige Gestalt an und, indem die grössten Eier die vor ihnen liegenden Zellschichten zurückdrängen, bauchen sie dieselben zu dem bekannten Zipfel aus. Während der ganzen jährlichen Geschlechtsperiode finden sich in diesem Zipfel stets 1 bis 3 der grössten und reifsten Eier. Sobald aber die kältere Jahreszeit eintritt, vielleicht schon unmittelbar nach Beendigung der Brunstzeit, lässt die Intensität der Eientwicklung nach, sowohl bezüglich des schnellen Wachstums als hinsichtlich der Menge der heranreifenden Eier. Im Winter scheint die Entwicklung überhaupt nie bis zur völligen Reife der Eier fortschreiten zu können, selbst nicht, wenn die Thiere in einem nicht gar zu kalten Zimmer gehalten werden. Ich habe nie im Leibe von Würmern, welche im Winter getödtet worden waren, Eier ausserhalb des Ovariums aufgefunden; es findet also ein Ausstossen reifer Eier aus dem Eierstock nicht statt.

Dieses Faktum lässt sich aber auch schon aus dem Anblick, den ein Ovarium im Winter gewährt, erschliessen. Wir finden dann, dass der Zipfel nur selten noch Eier und dann höchstens zwei und offenbar unreife enthält. In der Regel ist er ganz zusammengeschrumpft, was durch die Elasticität des Stromas zu erklären ist. Da nun die reifen Eier das Ovarium nur durch den Zipfel verlassen können, so ist es klar, dass, da in diesem sich keine oder nur unreife Eier vorfinden, eine Eiablage auch nicht stattfinden kann.

Im Anschluss an die Eierstöcke möchte ich noch einer Erscheinung gedenken, auf welche schon Hering aufmerksam gemacht hat. Wenn man den Eierstock aus dem Thiere herausschneidet, so findet man meist an seinem breiten Ende einen Wimperkanal, der in einen Flimmertrichter endet, angeheftet<sup>1)</sup>. In der Regel ist man geneigt, an einen innigen Zusammenhang beider Organe zu glauben, bei vorsichtiger Isolirung des Ovariums stellt sich aber heraus, dass der Flimmertrichter nur durch das Bindegewebe des Septums 12/13 mit ersterem in Verbindung gebracht ist. Der Wimperkanal des Segmental-Organes aus dem 12. Ringe dringt aber nicht in die Basis des Eierstocks ein, sondern geht nur durch das Dissepiment hindurch und ist gewöhnlich an der Stelle, wo das Ovarium an der Scheidewand fest sitzt, abgerissen, so dass man seinen weiteren Verlauf nicht sieht.

## 2. Die Tuba und der Eihälter<sup>2)</sup>.

Diese beiden Organe müssen zusammen genannt und behandelt werden, nicht weil sie ein einziges Organ bilden, — Bergh hat nachgewiesen, dass sie unabhängig von einander angelegt werden — sondern, weil sie in unmittelbarer Verbindung stehen und in einander übergehen.

1) Vergleiche Tafel XIII. Fig. 3.

2) Vergleiche Tafel XIII. Fig. 1 und 2 ovt und ro.

Die Tuba dient dazu, die aus dem Eierstock ausgetretenen reifen Eier durch die Bewegung ihrer Flimmer anzuziehen, und aus der Peritonealhöhle zu entfernen, indem sie dieselben zunächst in den Eihälter schafft. Nachdem sie darin eine Zeitlang verblieben sind, gelangen sie wieder in die Tuba zurück und werden erst jetzt durch den am Grunde des Eitrichters mündenden Eileiter in's Freie geschafft.

Die Tuba ist ein Wimpertrichter, aber nicht in dem Sinne, wie wir die Segmental- oder die Samen-Trichter auffassen. Sie ragt nicht mit langen wimperbekleideten Lappen weit in die Leibeshöhle hinein. Sie ist vielmehr nur anzusehen als eine Anzahl von wulst- oder zottenförmigen Verdickungen des Dissepiments 13/14, welche alle mit einem Wimperepithel bekleidet sind. Durch dies Wimperepithel ist auch die Verbindung zwischen Tuba und Eihälter hergestellt, indem es in den Eihälterkanal hineinwächst. So hat die Tuba eigentlich zwei Trichterrohre aufzuweisen; das eine am oberen Rande führt in den Eihälter, das andere, tief unten am Grunde mündend, ist der eigentliche Eileiter.

Bergh hat gezeigt, dass Tuba und Eihälter ganz unabhängig von einander angelegt werden. Letzterer entsteht als eine mit einer Einstülpung an der Vorderseite des Septums 13/14 verbundene Wucherung desselben. Die Tuba dagegen hat ihren Ursprung viel tiefer und wächst erst allmählich mit ihrem Flimmerepithel in den Eihälter hinein.

Der Eihälter ist ein kleines etwa Stecknadelkopf grosses Bläschen, welches an der Hinterseite des Dissepiments 13/14 leicht als ein röthlich-gelber Knoten zu erkennen ist, wenn man den Magen mit einer Pincette in die Höhe zieht und die Septen bis zur Scheidewand 13/14 durchschneidet. Es lässt sich dann leicht isoliren und man wird bald gewahr, dass seine intensive Färbung von einem ungemeinen Reichthum an Blutgefässen herrührt, welche dieses Organ nach allen Richtungen durchziehen. Hering sagt mit Bezug darauf: „Der grosse Gefässreichthum weist auf die Absonderung einer Flüssigkeit hin, die vielleicht den Transport der Eier durch den Eileiter erleichtert.“ Dieser Ansicht huldigt man bis jetzt noch allgemein und es ist kein Grund vorhanden, an der Richtigkeit derselben zu zweifeln. Ich möchte mir erlauben darauf hinzuweisen, dass die im Eihälter abgesonderte Flüssigkeit auch noch einen anderen Zweck haben kann. Die Leibeshöhlichkeit der *Lumbriciden* enthält offenbar eine Menge Wasser neben wenigen anderen Substanzen. Da nun, wie man sich leicht überzeugen kann, die Eier im Wasser nicht so lange intakt bleiben, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Eihälter-Flüssigkeit die Eier, welche sicher mehrere Tage darin verbleiben, gegen die schädlichen Einflüsse, welche das Wasser der Leibeshöhlichkeit auf sie ausübt, schützt. In welcher Weise dies geschieht, mag dahingestellt bleiben.

Der Innenraum des Eihälters zeigt keineswegs eine glatte Oberfläche, er ist vielmehr durch die starken Blutgefässe und wie Bergh<sup>1)</sup> behauptet,

<sup>1)</sup> Literatur 15 pag. 318.

durch bindegewebige Stränge, welche das Organ durchsetzen, ähnlich wie die Samenblasen in eine grosse Zahl von Kammern getheilt. Ich will die Richtigkeit von Bergh's Angaben nicht verwerfen, aber es ist mir niemals gelungen, diese bindegewebigen Balken und Wände bestimmt zu erkennen. Sie müssen demnach, wenn sie überhaupt vorhanden sind, jedenfalls in viel geringerer Zahl und weniger ausgebildet sein als in den Samenblasen, wo ich sie stets vorfand. Um ihr Vorhandensein in dem Eihälter nachzuweisen, müsste man denselben isoliren und färben, vielleicht, dass dann auf den Schnitten die Wände sichtbar werden. Eine Art von Kammerung des Eihälters vermag ich übrigens auch zuzugeben, aber diese beruht, wie gesagt, nur auf einem Heraustreten von starken Blutgefässen aus den Wänden. Auf diese Weise entstehen die oft ziemlich tiefen Gruben oder Nischen, in denen die Eier festliegen.

Noch muss ich hier erwähnen, dass, wie schon die Zeichnung Hering's<sup>1)</sup> lehrt, auf der äusseren Rückfläche des Eihälters, welche im 14. Segment liegt, eine grosse Menge von Bläschen fest sitzt, welche viel Aehnlichkeit mit den jungen Stromazellen des Ovariums haben. Ob in ihnen allerdings ein Kern vorhanden ist, das kann nicht sicher konstatiert werden. Auch der ganze innere Hohlraum des Eihälters zeigt, mit Ausnahme von wenigen Stellen, eine Unzahl kleiner kugeligter Gebilde. Ob diese Zellkerne sind, ob man sie für junge vom Eierstock losgerissene Stromazellen zu halten hat, oder ob sie endlich nur Sekretkugeln sind, die sich später auflösen, das alles vermag ich nicht zu entscheiden. Die letzte Annahme, dass wir in den Kügelchen Sekrete vermuthen müssen, scheint offenbar die wahrscheinlichste zu sein, denn wenn auch im Eihälter ein Epithel, welches diese Sekretkugeln erzeugt und, wie es z. B. in den Samentaschen sich vorfindet, nicht vorhanden ist, so ist andererseits die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass von den Blutgefässen im Eihälter feste Sekrete ausgeschieden werden. Die erwähnten Kügelchen erinnern im übrigen an die Sekrete, welche verschiedene Theile der Schleifenorgane erfüllen und auch von diesen nimmt man seit Gegenbauer<sup>2)</sup> an, dass sie Ausscheidungsprodukte starker Blutgefässe sind, welche die betreffenden Particlen der Segmentalorgane umziehen.

Wir haben gesehen, dass durch die Flimmerbewegung der Wimpern des Eiertrichters die Eier durch einen mit Wimperepithel ausgekleideten Kanal in den Eihälter hinein getragen wurden und sich in den Kammern oder Nischen desselben festlegten. Es entsteht nun die Frage, wie sie aus dem Eihälter resp. vom Grunde desselben, auf dem sie sich befinden und der stets tiefer liegt, als die innere Mündung des flimmernden Eihälter-Kanales, durch diesen hindurch und auf den Grund der Tuba gelangen, um von da durch den Eileiter aus dem Körper des Thieres entfernt zu werden.

Die erste Frage, wie die Eier vom Grunde des Eihälters durch den

1) Vergleiche Literatur 5.

2) Literatur 3 pag. 227.

Flimmerkanal hindurch wieder in die Leibeshöhle gelangen, ist schwer zu beantworten. Bergh nimmt mit Bloomfield an, dass in den zahlreichen Querwänden der Samenblasen Muskeln vorhanden seien, die durch ihre Kontraktion dazu beitragen, dass die herangereiften Spermatozoen dem Samentrichter entgegen getrieben werden. Wesshalb sollte man hier, sei es in den ebenfalls vorhandenen Querwänden, oder, wenn man diese leugnet, wenigstens in den Umfassungswänden des Eihälters nicht ebenfalls solche verborgene Muskelstränge annehmen? Man könnte wohl behaupten, dass durch die Sekretionen im Eihälter das spezifische Gewicht der darin enthaltenen Flüssigkeit sich soweit steigert, dass die Eier dadurch vom Grunde aufgehoben und bis zur Einmündung des Flimmerkanales empor getragen würden. Wie aber wollte man dann erklären, dass sie letzteren jetzt im umgekehrten Sinne passiren? Eine andere Oeffnung als diesen Flimmerkanal hat der Eihälter nicht. Da nun aber noch niemals beobachtet worden ist, dass Wimpern jetzt nach dieser und dann nach jener Richtung hin schlagen, so kann man auch hier nicht annehmen, dass die Eier durch eine plötzlich nach Aussen gehende Bewegung der Flimmerhaare des Wimpertrichters aus dem Eihälter heraus befördert werden. Es liegt sonach einzig die Vermuthung nahe, dass durch irgend welche Kräfte im Eihälter auf die Eier ein Druck ausgeübt wird, durch den der Widerstand der wahrscheinlich in diesem Moment stillstehenden Flimmern überwunden wird, so dass die Eier in die grosse Höhle des 13. Segments zurück gelangen. Die erwähnte treibende Kraft ist nun aller Vermuthung nach eine Wirkung verborgener Muskelfasern.

Wenn ich oben annahm, dass die Wimpern des Trichters bald schlagen und bald stillstehen, so wird das nicht Wunder nehmen. Eine gleiche Erscheinung ist in den flimmernden Partien der Segmentalorgane oft zu beobachten und sie muss auch im Eileiter vorhanden sein. Die Flimmerhaare dieses können unmöglich in steter Bewegung sein, denn sonst würden sie, da sie stärker sind und wahrscheinlich auch viel lebhafter schlagen als diejenigen des Eitrichters, eine grössere Anziehung auf die herumschwimmenden Eier ausüben und dieselben nicht erst in den Eihälter gelangen lassen, sondern sie vielmehr sofort aus dem Thierkörper herausschaffen. Da ich schliesslich auch niemals Gelegenheit gehabt habe, die Wimpern des Eileiters in Thätigkeit zu sehen, so glaube ich behaupten zu dürfen, daas sie nur zeitweilig sich bewegen. Ich komme aus all diesen Gründen zu der Ansicht, dass in demselben Moment, wo das Thier seine Eier aus dem Eihälter und somit aus seinem Körper in die Eikapseln entleeren will, die Muskeln in den Wänden des *receptaculum ovarum* sich kontrahiren. Zugleich hört die Wimperthätigkeit im Eitrichter auf, um so lebhafter beginnt sie aber im Eileiter, und so werden die durch Muskeldruck aus dem Eihälter entfernten Eier aus der Peritonealhöhle herausgeschafft.

Die eben ausgesprochenen Vermuthungen werden vielleicht weniger gewagt erscheinen, wenn man sich vergegenwärtigt, welche bedeutenden Muskel-



anstrengungen der Regenwurm nicht nur während der Begattung, sondern auch nach den Angaben Ratzel's<sup>1)</sup> bei der Eiablage resp. bei der Abstreifung der Cocons zu vollziehen hat.

### 3. Der Eileiter.

Der Ovidukt ist ein kurzer, schräg von vorn oben nach hinten unten und aussen führender Wimperkanal. Er zeigt nicht überall in seinem Verlauf die gleiche Weite, sondern er nimmt unmittelbar, nachdem er das Septum 13/14 durchbrochen hat, aber noch bevor er in den Leibesschlauch eingedrungen ist, weitere Dimensionen an, baucht sich flaschenförmig aus und läuft dann wieder trichterförmig in ein enges Rohr zu. Bergh konstatierte in der Gegend, wo ich die erwähnte Ausweitung fand, das Vorhandensein zahlreicher Blutgefäße, welche den Eileiter rings umgaben. Vielleicht findet auch dort irgend eine Sekretion statt.

Die innere Mündung des Eileiters ist ganz am Grunde der Tuba zu suchen. Auf anatomischen Präparaten wird man sie kaum finden, dagegen auf Längsschnitten meist sehr gut sehen, wie man denn auf solchen in der Regel den Eileiter in seinem ganzen Verlauf vollständig zu überblicken vermag. Die äussere Mündung liegt in der Mitte des 14. Leibesringes auf der Bauchseite und ist, da sie eine papillenartige Anschwellung nicht besitzt, leicht mit derjenigen des Segmental-Organes der betreffenden Seite des 13. Ringes zu verwechseln, doch liegt letztere nicht in der Mitte des Leibesabschnittes, sondern dicht an seiner hinteren Grenze gegen das 15. Segment.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle der Eikapseln zu erwähnen, in welche die Eier in der Zahl von 2 bis 6 gemeinschaftlich abgelegt werden. Ihre Entstehung haben Ratzel und Warschawsky<sup>1)</sup> in ihrer Abhandlung: „Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms“ beschrieben. Die Cocons sind danach nichts als der über den Kopf abgestreifte Gürtel des Thieres. Wunder nimmt es jedoch, dass die Kapseln nicht länger als 3 mm sein sollen, während doch der Gürtel oder das Clitellum (nach Willis) bedeutend länger ist. Es muss aber dabei berücksichtigt werden, dass nicht der ganze Gürtel des Thieres, welcher bekanntlich aus drüsigem Schichten der Leibeswand und von diesen ausgeschiedenem Schleim besteht, zur Bildung der Cocons verwendet wird, sondern nur ein Theil der Schleimmasse. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man einen geschlechtsreifen Wurm, am besten einen an dem Spermatophoren anhaften, kurze Zeit in sehr verdünnten Alkohol bringt. Fasst man dann am Vorderende des Gürtels mit einer breiten Pincette den Schleimring an, so gelingt es meist, einen Theil desselben von dem Thiere herunterzuziehen, ähnlich wie man von saftreichen Weiden einen Rindenring abziehen kann. Der eigentliche Gürtel aber bleibt selbstverständlich dem Thiere erhalten; er ist an jedem Wurm zu beobachten, der die geschlechtliche Reife erlangt hat. Die Farbe des

<sup>1)</sup> Literatur sub 6 pag. 547.

Clitellums ist bei schwächeren Exemplaren in der Regel gelblich-grau, bei starken dagegen braun bis dunkelgrün, jedenfalls bei letzteren dunkler als der übrige Körper. In der Brunstzeit zeichnet sich der Gürtel durch eine meist intensiv gelbe Farbe aus.

In den Kapseln finden sich neben den Eiern noch Samenfäden, eingehüllt in eine weisse glänzende, gallertartige Masse. Diese Gebilde erklären Ratzel und Warschawsky für Spermatophoren und sind der Meinung, dass dieselben aus einer der Samentaschen dem Cocon bei seiner Entstehung beigegeben würden. Ich komme auf diese Gebilde bei Besprechung der Samentaschen zurück.

#### 4. Die Samentaschen.

Die Samentaschen sind diejenigen Organe der *Oligochaeten*, in welche bei der Begattung die Samen des als Männchen fungirenden Thieres übertragen werden, um darin solange zu verbleiben, bis das Weibchen ihrer zur Befruchtung eines dritten Thieres bedarf.

Die Zahl der Samentaschen ist bei den verschiedenen Gattungen der *Oligochaeten* sehr verschieden. Bei den kürzlich von Benham<sup>1)</sup> beschriebenen riesigen Regenwürmern aus dem Caplande treffen wir oft über 30 Samentaschen an, bei einigen *Lumbriciden* nur zwei. *Lumbric. terrestris* hat ihrer vier, welche zu je zwei symmetrisch zur Längsaxe in den Segmenten 9 und 10 liegen.

Die Grösse der Samentaschen wechselt. Während und kurz nach der jährlichen Geschlechtsperiode, welche vom April bis zum Oktober dauert, sind sie am grössten und erreichen dann eine Grösse von oft 3 bis 4 mm im Durchmesser. Im Frühjahr sind selbst bei den grössten Thieren die Samentaschen winzig klein und kaum aufzufinden. Sie haben dann ihre sonst gelbliche Farbe verloren und sind fast gänzlich von Samen entleert. Das letztere Faktum rührt indessen nicht davon her, dass der ganze Sameninhalt zur Befruchtung verwendet worden wäre, sondern es dringen in der kalten Jahreszeit vielfach Blutkörperchen in die Samentaschen ein und fressen, ähnlich wie es bei *Aulastomum* der Fall ist, die Samenfäden auf<sup>2)</sup>.

Die Form der Samentaschen ist kugelig oder beutelig, je nachdem sie mehr oder weniger angefüllt sind. Bezüglich des Baues derselben hat man sich bis jetzt begnügt zu sagen, dass ihre Wände aus einem schönen Cylinder-Epithel bestehen<sup>3)</sup>. Das ist jedoch nicht richtig. Bei jungen Thieren finden wir zwar scheinbar diese einfache Struktur, aber bei genauerer Betrachtung von Schnitten stellt es sich heraus, dass die vermeintlichen Kerne der Epithelzellen keine solchen sind, sondern aus einer Anhäufung kleiner Kügelchen bestehen. Bei älteren Thieren liegen die Verhältnisse noch anders. Die

1) Literatur 10.

2) Vergleiche Anton Schneider: Das Ei und seine Befruchtung pag. 31.

3) Vergleiche Tafel XIII. Fig. 4 bis 8.

Samentasche ist da zunächst nicht eine einfache Hohlkugel mit glatten Wänden; sie zeigt oft schon äusserlich eine Anzahl Falten, die tief in das Innere eindringen und dann auf Schnitten den Schein erwecken, als ob zwei Taschen neben einander vorhanden wären. So darf man denn die Form der Samentaschen viel berechtigter mit einer Tomate, als mit einer Kugel vergleichen. Ebenso ist das Innere nicht ein kugeliges glattwandiger Hohlraum, denn in ihn hinein ragen von allen Seiten zottenartige Gebilde, deren Zwischenräume allenthalben von Spermatozoen erfüllt sind, welche in einer schwach gelb gefärbten gallertigen Flüssigkeit umherschwimmen. So kommt es häufig vor, dass man auf Schnitten, welche nur erst die Wände und noch nicht den inneren grossen Hohlraum treffen, plötzlich auf mehr oder minder grosse Räume zwischen den Epithelzellen stösst, welche reifen Samen enthalten. Das sind eben solche Zwischenräume zwischen den Zotten, die oft bis tief in die Wände sich fortsetzen.

Das Cylinder-Epithel ändert sich nun mit zunehmender Geschlechtsreife in folgender Weise<sup>1)</sup>. Die Anhäufung von Kügelchen in der Mitte der Zellen, welche man für den Kern hielt, verschwindet und statt ihrer sehen wir am Grunde der Zelle drei bis sechs und mehr etwas grössere Ballen sich bilden, über deren Natur man vorerst nicht klar wird. Dieselben nehmen schnell an Grösse zu, jedoch so, dass der oberste das schnellste Wachsthum zeigt, während die andern, je tiefer sie liegen, desto geringere Zunahme aufzuweisen haben. Alle diese Kugeln liegen in einer Art von Vakuolen des Plasmas und sind durch mehr oder minder breite Zonen von Plasma von einander getrennt. Durch ihre Grössenzunahme werden die oberen Kügelchen immer höher emporgehoben, bis schliesslich die oberste und grösste der Kugeln die obere Wand der Zelle, welche an den inneren Hohlraum unmittelbar angrenzt, berührt. Was nun erfolgt, lässt sich nicht bestimmt nachweisen, sondern ist lediglich aus Vermuthungen zu schliessen. Wahrscheinlich wird durch das fortgesetzte Wachsthum der Sekretkugeln, denn als solche darf man die kugeligen Gebilde bezeichnen, die obere Zellwand erst ein wenig ausgedehnt, dann ausgebaucht und schliesslich bei immer zunehmenden Wachsthum gesprengt. Möglich ist aber auch, dass sich die ganze Zelle auflöst. Als sicher lässt sich konstatiren, dass die Sekretkugeln und das Plasma der Zellen in den Hohlraum der Samentasche hineingelangen. Man findet sie häufig darin und besonders begegnet man ihnen an den Wänden in der Nähe solcher gesprengter oder aufgelöster Zellen. Allmählich werden sie selbst gleichfalls aufgelöst, sie verschwinden und dienen dann, wie ich später besprechen werde, zur Bildung von Spermatophoren. Bemerken will ich noch, dass man diese Sekrete nicht mit den ihnen ähnlich sehenden, aber nur im Winter in den Samentaschen anzutreffenden Blutkörperchen verwechseln darf.

Durch die eben beschriebenen Thatsachen ist der Beweis geliefert, dass

<sup>1)</sup> Tafel XIII. Fig. 4 bis 8.

die Wände der Samentaschen Sekrete bilden, welche in den Hohlraum hineingelangen. Es besteht darin eine gewisse Analogie der Samentaschen mit dem Eihälter, an dem man allerdings die Art der Sekretion nicht beobachten kann. Bei letzterem nimmt man an, dass die Sekrete den Zweck haben, das Passiren der Eier durch den Eileiter zu erleichtern. Ein gleicher Zweck ist hier kaum vorzusetzen, denn fürs erste sind die Spermatozoen weniger umfangreich, als die Eier, werden also auch leichter den Aus- und Einführkanal passiren können, dann aber lässt sich nicht annehmen, dass die Samen leichter in die Taschen hinein als herausgehen. In beiden Fällen spielen die Druckwirkungen, welche durch konvulsivische Zuckungen und Windungen der Thiere bei der Begattung hervorgebracht werden, die Hauptrolle. Beim Herauspressen der Spermatozoen aus den Samentaschen wirken vielleicht Muskelfasern mit, welche in den Wänden derselben verborgen sind. In die Taschen hinein soll, nach Hering, der Same mit Hilfe von saugenden Bewegungen dieser Organe gelangen.

Die Samentaschen enthalten, wie erwähnt, neben den Spermatozoen eine gelbliche gallertige Flüssigkeit. Diese ist wesentlich verschieden von derjenigen, welche wir in den Samenblasen antreffen, sie stimmt auch nicht mit der Leibesflüssigkeit überein. Ihre Farbe ist schwach gelblich, ihre Consistenz ist dickflüssig bis zähe, sie erstarrt an der Luft und erhärtet im Alkohol. Ursprünglich ist sie wohl mit der Leibesflüssigkeit identisch und enthält wie diese viel Wasser, aber durch die in ihr sich auflösenden Sekrete und durch das Plasma der aufgelösten Sekretzellen wird ihre Natur verändert. Der Zweck dieser Flüssigkeit scheint mir darin zu bestehen, dass aus ihr und einem Häufchen von Spermatozoen die Spermatophoren gebildet werden.

Ratzel und Warschawsky<sup>1)</sup>, welche zuerst die Bildung der Eikapseln der *Lumbriciden* beobachteten, fanden darin neben den Eiern ein oder mehrere Klümpchen von in eine Gallerte eingehüllten Samenfäden. Diese etwa 0,2 mm im Durchmesser grossen Gebilde wurden von ihnen für Spermatophoren angesehen. Ueber die Art der Entstehung bemerken die erwähnten Autoren nur, dass die Spermatophoren wohl in den Samentaschen ihren Ursprung haben können; näher sind die beiden Forscher jedoch nicht darauf eingegangen.

Genauer hat sich Fraise mit dieser Frage beschäftigt. In seiner Abhandlung: „Ueber Spermatophoren bei Regenwürmern<sup>2)</sup>“ sucht er den Nachweis zu liefern, dass zunächst die von Hering als nebensächlich bezeichneten Gebilde, welche während der Begattung in der Nähe des 26. Leibesringes entstehen, wirklich Spermatophoren sind, und zweitens, dass diese dazu dienen, den Samen des andern Thieres aufzusaugen. Ihren Ursprung sollen sie aber stets dem Thiere verdanken, an dem sie angeheftet sind.

Es sei mir hier gestattet, auf den Begattungsvorgang näher einzugehen, um auf Grund dessen die Ansicht Fraise's beleuchten zu können.

1) Literatur 6 pag. 548. 2) Literatur 13.

Bei der Begattung legen sich die Würmer nach Hering's Beschreibung zunächst mit den Bauchseiten aneinander, doch in entgegengesetzter Richtung. Jeder vertieft durch Einziehung des Bauches den Gürtel und die benachbarten Ringe zu einer kahnförmigen Grube, in die sich der andre Wurm hineinlegt. Es beginnt nun eine reichliche Absonderung von Schleim, der, indem er an der Oberfläche erhärtet, beide Würmer als eine gemeinschaftliche Hülle umschliesst. Die Vereinigung wird immer inniger, besonders in der Gegend des Gürtels und der männlichen Oeffnungen. Der Leiste des ersteren liegt konstant das 9., 10. und 11. Segment, der letzteren ungefähr das 26. Segment gegenüber. An den dem Gürtel nach vorn benachbarten Ringen erhebt sich zwischen dem oberen und unteren Borstenpaar jeder Seite eine Längsleiste, ein Längswulst, der jederseits von einer Längsfurche begrenzt ist. In die äussere der beiden Längsfurchen, welche von beiden Thieren gemeinschaftlich gebildet werden, wird nun der Same aus der Genital-Oeffnung des einen Thiéres ergossen, fliesst in Form von Perlen in der Furche nach hinten und wird in die Samentaschen des andren Thiéres aufgenommen.

Wir sehen aus dieser Beschreibung, dass eines der Thiere Samen auf das andere überträgt. Fraisse behauptet nun, dass auch das zweite in zwischen seinen Samen ausströmen lasse und dass dieser, um sich nicht mit demjenigen des ersten Thiéres zu vermischen, unmittelbar nach seinem Austritt aus der männlichen Oeffnung von dem ad hoc an der genau gegenüberliegenden Leibespartie des ersten Thiéres entstehenden Spermatophor aufgefangen würde. Diese Ansicht muss bedenklich erscheinen, wenn man sich erinnert, wie sehr verschieden die Anheftungsstellen der Spermatophoren liegen. Nur selten sind sie in der Linie des äusseren Borstenpaares zu finden. Meist treffen wir sie in der Nähe dieser Linie sowohl dorsal wie ventral von derselben, aber auch mitten auf dem Bauche begegnen wir ihnen. Desshalb müsste nach Fraisse angenommen werden, dass auch an diesen Stellen die Spermatophoren entstehen können. Wir hätten also fast überall Drüsen-Organe auf der ventralen Partie des Leibes zu suchen, welche nach Fraisse die Schleimmasse für den Spermatophor liefern könnten. Solche Organe, wie sie bei *Lumbricus olidus* vorhanden sein sollen und wie sie Fraisse ähnlich bei *L. terrestris* muthmasst, sind hier nicht zu entdecken, weder in der Linie der äusseren Borsten noch sonst am Leibe der Thiere. Im Uebrigen würden die Spermatophoren, wenn sie an den Stellen entstünden, welche den männlichen Oeffnungen des anderen Thiéres gegenüberliegen, nicht am 26. Segment, sondern am 20. oder 21. Ringe zu suchen sein. Fraisse kommt zu seinen Resultaten zum Theil auf Grund eines negativen Befundes. Er sieht überall die Spermatophoren, aber er findet nirgends in dem gesammten Genital-Apparat Organe, denen er die Bildung der Spermatophoren zuschreiben könnte. Auch in den Samentaschen fällt ihm nichts auf, was in ihm die Vermuthung weckte, dass hier die Spermatophoren gebildet werden und so sieht er sich genöthigt, die Organe, denen

die Spermatophoren ihr Dasein verdanken, anderwärts zu suchen. Wir haben gesehen, dass die Wände der Samentaschen eine bedeutende Sekretion aufweisen. Es ist Niemand verhindert zu vermuthen, dass diese Sekrete zum Aufbau der Spermatophoren dienen.

Auf Grund meiner Beobachtungen, die ich an sich begattenden Thieren angestellt habe, bin ich zu folgender Ansicht gelangt. Der Befruchtungsvorgang vollzieht sich anfangs genau so, wie ihn Hering beschrieben hat. Es lässt nur das eine Thier Samen aus der männlichen Oeffnung in die erwähnte Längsfurche entströmen, aus der Papille des zweiten Thieres sieht man nichts austreten. Den ausfliessenden Samen des ersten Thieres nimmt das zweite Thier in eine der Samentaschen auf. Während dem tritt aus einer oder mehreren Samentaschen des ersten Thieres eine Portion Schleim aus, erstarrt an der Luft und heftet sich an den Leib des zweiten Thieres fest. Jetzt folgt aus der Samentasche wiederum Schleim nach, der aber ein Klümpehen Samenfäden umschliesst. Dieser setzt sich an die bereits erstarrte Schleimmasse an, wird gleichfalls gallertig und bildet mit ihr zusammen den Spermatophor. Wir sehen also, dass dieser niemals Samen von einem der in der Befruchtung begriffenen Thiere enthält, sondern von einem dritten, welches ihn früher auf eines der beiden übertragen hat. Es ist schon beobachtet worden, dass beide Thiere nach der Begattung Spermatophoren trugen. Das darf nicht Wunder nehmen. In diesem Falle hat auch das die Samen aufnehmende Thier aus einer oder mehreren Samentaschen, die schon bei einer früheren Begattung gefüllt worden waren, Spermatophoren dem anderen Thiere angesetzt.

Wenn wir meist die Spermatophoren an Borsten festsitzend finden<sup>1)</sup>, so ist das nur darauf zurückzuführen, dass die zuerst aus den Samentaschen austretenden Schleimtropfen an den Borsten einen festen Halt finden, nicht aber, dass sie, wie Fraisse glaubt, von Drüsen, welche die Borsten umgeben, ausgeschieden würden.

Fraisse weiss sehr wohl, dass mit seiner Annahme einer Befruchtung der Spermatophoren des ersten Thieres durch das zweite, die Hering'sche Befruchtungstheorie in Widerspruch steht. Nach Fraisse erfüllt das erste Thier die Samentaschen des zweiten mit Samen und das zweite überträgt seine Spermatozoen auf die Spermatophoren des ersten Thieres. Darnach können zwei Arten der Eibefruchtung entstehen: 1. durch Spermatophoren und 2. durch die Samen, welche aus den Samentaschen irgend wie herauskommen und in die Eikapseln gelangen, oder aber, falls das letztere nicht möglich ist, der Zweck der Samentaschen ist nicht zu bestimmen. Diesen Gegensatz zu Hering gesteht Fraisse selbst zu. Er weiss sich indessen nicht aus der Verlegenheit, in die ihn seine Annahme geführt hat, zu helfen.

Durch meine obige Erklärung der Befruchtungsvorgänge werde ich allen Anforderungen gerecht, welche man füglich an eine solche stellen kann. Die Theorie Herings wird durch sie nicht gestört, sondern nur vervoll-

1) Tafel XIV. Fig. 9.

ständig. Nachdem Ratzel und Warschawsky<sup>1)</sup> ermittelt hatten, dass die Cocons durch Abstreifen eines Schleimringes von dem Thiere gebildet werden, war es unklar geworden, auf welche Weise die Befruchtung der Samenkapseln aus den Samentaschen geschehe. Die Zweifel darüber sind jetzt gelöst. Die Spermatophoren, welche dicht vor dem Gürtel oder an ihm selbst sitzen, werden mit ihm zugleich abgestreift und gelangen so in den Cocon.

Hering hat angegeben, dass während der Brunstzeit beständig Samen aus der männlichen Oeffnung ausflesse. Er erwähnt aber nichts davon, ob auch während der Begattung beide Thiere ihre Spermatozoen in die von ihnen gebildete Längsfurche ergiessen. Offenbar ist hier in seinen Ausführungen eine Lücke. Fraisse hat dies gefühlt und dadurch, dass er annahm, die Spermatophoren dienten zur Aufsaugung des Samens eines Thieres, dem Vorwurf einer Vermischung der Spermatozoen und sonach einer theilweisen Selbstbefruchtung entgegenzutreten versucht. Wir haben gesehen, dass die Spermatophoren eine andre Bedeutung haben. Trotzdem kann, selbst wenn man annimmt, dass beide Thiere während der Begattung den Samen ausfliessen lassen, nie eine Selbstbefruchtung eintreten, denn wenn auch die Spermatozoen in die Samentaschen desselben Thieres gelangen, so dienen sie doch stets zur Befruchtung der Eier eines anderen Thieres. Ich kann aber an ein beständiges Schlagen der Wimpern im Samenleiter nicht glauben und habe nie, ausser während der Begattung, und dann nur bei einem Thiere einen Ausfluss von Samen wahrgenommen. Die Wimperbewegung im Eileiter findet also nur dann statt. Eine ähnliche zeitweilige Wimperbewegung liegt auch im Eileiter vor. Wenn dessen kräftige Flimmern beständig schlugen, so würden sie die Eier nicht in den Eihälter gelangen lassen, sondern dieselben vielmehr, da sie einen stärkeren Strom erzeugen als die schwachen Flimmern der Tuba, sofort nach aussen treiben.

## B. Männliche Organe.

Die männlichen Geschlechtsorgane von *Lumbricus terrestris* liegen in den Segmenten 9 bis 12, wobei jedoch zu bemerken ist, dass die Samenleiter noch weiter nach hinten führen und erst im 15. Ringe nach aussen münden. Wir unterscheiden: 1. die Hoden, 2. die Samenblasen, 3. die Samentrichter, 4. die Samenleiter. Alle diese Organe stehen in engem Zusammenhange mit einander, so dass es oft schwer ist, ihre gegenseitigen Grenzen zu bestimmen.

### 1. Die Hoden.

Die Hoden sind diejenigen Organe der Regenwürmer, in Betreff deren noch heute die grösste Unklarheit herrscht. In der Regel bezeichnet man die Samenblasen als Hoden, wobei man von der Annahme ausgeht, dass die Organe, aus denen die reifen Samen hervorgehen, die Hoden sind.

<sup>1)</sup> Literatur 6 pag. 547.

Man bedenkt aber dabei nicht, dass die Samenzellen in Wirklichkeit nur in den Samenblasen heranreifen, nicht aber in ihnen selbst gebildet werden. Die eigentlichen Hoden sind von den Samenblasen durchaus geschieden, ebenso wie die Eierstöcke von der Peritonealhöhle. Der Grund für die erwähnte irrige Ansicht ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, dass die Hoden sehr schwer aufzufinden sind und nur selten Jemand sie zu Gesicht bekommt. Hering hatte allerdings ihre Lage und Form äusserst genau bestimmt und beschrieben, indessen blieb es doch schwer, sie herauszupräparieren. Jetzt aber, wo auf einer grossen Zahl von Längsschnitten die Lage und das Verhältniss der einzelnen männlichen Organe zu erkennen ist, kann sich Jedermann leicht ein Bild der Hoden verschaffen und aus den Lehrbüchern sollten die falschen Angaben verschwinden.

Alle *Lumbriciden* besitzen 4 Hoden, die in 2 Segmenten paarig und symmetrisch zur Längsaxe des Thieres angeordnet sind. Im *L. terrestris* finden wir sie im 10. und 11. Segment an der Hinterseite der Septa 9/10 und 10/11, je einen zu beiden Seiten des Bauchstranges angeheftet. Sie nehmen also in den genannten Leibesringen einen analogen Platz ein, wie die Ovarien im 13. Segment. Mit diesen zeigen übrigens die Hoden im Jugendzustande eine grosse Aehnlichkeit. Auch sie haben zuerst eine kugelige, dann birnenförmige Gestalt und bestehen aus kugeligen Zellen. Ebenso sind sie von einer zarten Membran umgeben, die jedoch mit dem Stroma der Eierstöcke keine Uebereinstimmung zeigt, sondern eine Fortsetzung des Peritonäums der betreffenden Segmente zu sein scheint. An ihrem breiteren Ende sind die Hoden ebenfalls mittelst Bindegewebe und feiner Muskelfasern an den Septen resp. dem Leibesschlauch befestigt und zeigen einen ähnlichen Reichthum von Gefässen, wie er uns an der Basis der Ovarien auffällt. In älteren Thieren bilden die Hoden nicht mehr einen einzigen kompakten Körper, sondern bestehen dann aus mehreren am Grunde zusammenhängenden Lappen, die sich nach ihrem freien Ende zu bedeutend verbreitern <sup>1)</sup>.

Die Samenzellen in den Hoden zeigen im Allgemeinen eine kugelige Gestalt, jedoch sind nur die jüngsten, am Grunde liegenden vollkommene Kugeln, die älteren aber nehmen, je mehr sie sich dem freien Ende nähern, desto mehr eine brombeerförmige Gestalt an. Man kann an ihnen schon den Beginn der künftigen Theilung behufs Spermatozoenbildung erkennen. Die Art und Weise, wie die Samenzellen in den Hoden entstehen, ist noch unbekannt.

Die Hoden <sup>2)</sup> liegen nicht frei in der Leibeshöhle wie die Ovarien, sondern sie sind zu je zwei in einer besonderen Kammer eingeschlossen. Diese Kammern sind unten und an den Seiten von der Leibeswand, hinten und vorn von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 resp. 10/11 und 11/12 begrenzt. Nach oben zu sind sie abgeschlossen durch eine feine bindegewebige, aber auch Muskelfasern enthaltende Haut, die sich annähernd horizontal

1) Vergleiche Tafel XIII. Fig. 1 und 2 t.

2) Vergl. Figur 1 t und Figur 2 t.



unter dem Darm quer durch die Leibeshöhle ansspannt und allenthalben mit dem Peritonäum verwachsen ist. Diese Kammern, für welche Bergh den Namen „Samenkapsel“ eingeführt wissen will, haben je 2 Paar Anhänge oder Ausstülpungen, jedoch ist das vordere Paar der hinteren Samenkapsel niemals ausgebildet, meist ist es kaum zu erkennen. So bleiben noch 6 Anhänge der centralen Samenkapseln übrig und diese sind die später zu besprechenden Samenblasen. Wir sehen also, dass die Hoden nicht Theile der Samenblasen sind, sondern dass diese vielmehr Anhänge der die Hoden einschliessenden Samenkapseln vorstellen.

Hering giebt an, der Nervenstrang liege vollkommen frei in den beschriebenen Kammern und werde von ihrem flüssigen Inhalt umspült. Das ist in sofern nicht richtig, als der Bauchstrang von einem besonderen, nicht überall gleich starken und stellenweise durchbrochenen Bindegewebe-Rohr umgeben ist. Durch dieses Rohr und den Bauchstrang wird jede Samenkapsel nochmals in zwei symmetrische, aber nicht gänzlich von einander abgeschlossene Hälften getheilt.

Die Flüssigkeit, deren Hering erwähnt, ist allerdings vorhanden, woher sie aber stammt, welcher Natur sie ist und welchen Zweck sie hat, ist nicht bekannt. Wahrscheinlich wird sie zum grössten Theil osmotisch aus der Peritonealhöhle aufgenommen werden; ein kleiner Theil stammt wohl auch aus den Blutgefässen, welche die Wände der mit den Samenkapseln communicirenden Samenblasen durchziehen. Der Zweck dieser Flüssigkeit ist offenbar folgender: Sie soll eine Verbindung der Samenkapseln mit den Samenblasen und somit auch den Samentrichtern herstellen, damit die von den Hoden ausgestossenen Samenzellen bequem aus den Samenkapseln in die Samenblasen übergeführt werden können. Ausserdem dient sie jedenfalls auch zur Ernährung der von den Hoden abgestossenen Zellen. Bemerken will ich hierbei, dass für die in den Samenkapseln und Samenblasen verbrauchten Stoffe besondere Exkretions-Organe nicht vorhanden sind. Wahrscheinlich üben für sie die Samentrichter die Funktion der Segmental-Organe aus.

Anhangsweise sei erwähnt, dass die Hoden von *Lumbr. olidus* die Form einer zweikammerigen Fischblase haben, deren einer Schenkel aufrecht und parallel zum Septum steht, während der andere horizontal auf der Bauchwand aufliegt. Wie bei *L. terrestris*, so geht auch hier der Samenleiter des 10. Segments mitten zwischen den Lappen der Hoden des 11. Segments hindurch.

## 2. Die Samenblasen<sup>1)</sup>.

Die Samenblasen sind diejenigen männlichen Organe, in denen die aus den Hoden hervorgehenden brombeerförmigen Samenzellen eine weitere Entwicklung durchzumachen haben, bis sie dieselben endlich als reife Spermatozoen durch den Samentrichter, der in der Samenblase selbst liegt, verlassen, um in die Samentaschen eines anderen Thieres übergeführt zu werden.

<sup>1)</sup> Tafel XIII. Fig. 1 und 2 vs.

Die Samenblasen nehmen von allen Geschlechtsorganen den grössten Raum ein und sie springen beim Oeffnen eines Wurmes durch ihre Grösse, Form und Farbe sofort in die Augen. Desshalb waren sie auch zuerst bekannt, aber sie wurden von Willis bis auf d'Udekem fälschlich als Ovarien gedeutet.

Die Zahl der Samenblasen, welche wir als Anhänge der Samenkapseln ansehen, ist wie erwähnt sechs. Sie liegen symmetrisch zur Längsaxe in 3 Paaren angeordnet. Die beiden vorderen Paare, welche mit der vorderen Samenkapsel in Zusammenhang stehen, haben geringere Ausdehnung als das 3. Paar. Hering beschreibt sie in folgender Weise: „Die vorderen sind die kleinsten, rund oder schwach oval, im neunten Ringe an der hinteren Wand seitlich vom Darmkanal angeliefert. Die mittleren sind grösser, platt wurstförmig, konvex-konkav, mit gebogenen und etwas nach der Konkavseite umgeschlagenen Rändern. Sie sind etwas näher der Mittellinie als das erste Paar an der vorderen Wand des elften Segments befestigt und liegen ihrem Haupttheil nach in diesem Ringe, drängen sich aber regelmässig nach vorn in den zehnten, indem sie das beide Ringe trennende Septum vor sich her stülpen. Sie schlagen sich um den Darmkanal nach oben und stossen über ihm mit ihren freien Rändern zusammen. Zwar grösser, doch sonst den mittleren ganz ähnlich, zeigen sich die hinteren. Sie sind entsprechend im nächstfolgenden zwölften Ringe an der vorderen Wand befestigt und drängen sich, den Darmkanal umfassend, bis ins vierzehnte und fünfzehnte Segment.“

Diese Angaben sind nicht ganz richtig. Das mittlere Paar Samenblasen liegt mit ihrem Haupttheil nicht im elften Ringe, sondern im zehnten, an dessen hinterer Wand sie auch festsitzen. Sie drängen das Septum 10/11 nicht vor sich her, denn dadurch würde eine Verringerung des Lumens des Segments, in welches hinein die Ausstülpung geschieht, hervorgerufen werden, und das ist, wie man auf Längsschnitten sehen kann, nicht der Fall. Es stellt sich vielmehr heraus, dass die mittleren Samenblasen das ganze zehnte Segment erfüllen und sich dicht am Darm durch das Septum 10/11 in den elften Ring eindringen. Die hinteren Samenblasen liegen zum Theil im elften, zumeist aber im zwölften Leibesabschnitt, dessen hintere Wand sie zwar vor sich herdrängen, ohne indessen bis ins fünfzehnte Segment vorzudringen.

Der Bau der Samenblasen ist nicht gerade einfach. Ihre Aussenwand ist gebildet durch eine äusserst zarte und nur wenig Kerne enthaltende Peritonealschicht. Dieselbe steht nach Bergh in unmittelbarem Zusammenhang mit derjenigen der Septen. Es ist das wohl möglich, jedoch geht dann das epithelartige Peritonäum der Samenblasen nur an denjenigen Stellen in das Peritonäum der Septen über, wo erstere an letzteren festsitzen oder dieselben durchsetzen, nicht aber auf der ganzen Fläche, auf der sich die Samenblasen und die Dissepimente berühren. Wenn dies der Fall wäre, so würde man beim Isoliren der Samenblasen unfehlbar ihre Wände zerreißen und ihr Inhalt würde ausfliessen. Es lässt sich aber,

wie man sich leicht überzeugen kann, jede Samenblase schnell und ohne besondere Vorsicht und Geschicklichkeit von den Scheidewänden loslösen.

Den Kanal, welchen Bergh, der sich mit der Entwicklungsgeschichte dieser Organe speziell befasst hat, in Figur 12 <sup>1)</sup> als eine Strecke in die erste Samenblase von der Vorderseite des Septums 8/9 hineinführend darstellt, habe ich nicht auffinden können, trotzdem ich selbst Längsschnitte, welche parallel zur Bauchfläche geführt waren, daraufhin untersuchte. Was Bergh sonst erwähnt, insbesondere die Eintheilung der Samenblasen in eine grosse Zahl von Kammern, welche hervorgerufen ist durch ein verzweigtes System von bindegewebig mit zahlreichen Blutgefässen durchsetzten Strängen, die den inneren Hohlraum nach allen Richtungen durchkreuzen, kann ich auf Grund meiner Untersuchungen vollkommen bestätigen.

Bergh spricht ferner von zahlreichen Muskelfasern, welche von den Septen aus in die Samenblasen einstrahlen. Diese sind in der That vorhanden, nur in noch grösserer Menge, denn sie gehen nicht nur von den Scheidewänden aus, sondern auch von anderen Stellen. Aus Abbildung Nro. 1 <sup>2)</sup> ist ersichtlich, dass von den Dissepimenten 8, 9, 10, 11 und 12 aus, immer nach dem folgenden Septum zu, je zwei starke, guirlandenförmig das Segment durchziehende Muskelbündel hinüberführen. Sie dienen offenbar dazu, die Widerstandsfähigkeit der Scheidewände gegen Zerreißen zu erhöhen. Ob diese Muskelbündel durch die Samenblasen hindurch gehen, vermag ich nicht zu sagen; ich glaube aber, dass sie ausserhalb derselben liegen und nur von ihnen umfasst werden. Wie dem auch sein mag, ihr Vorhandensein bietet eine genügende Erklärung für einen Vorgang, den sich Bergh nicht zu enträthseln weiss. Trotzdem er die Mittel dazu, wenigstens zum Theil, selbst anführt, bleibt es ihm unklar, wie die von den Hoden abgelösten Samenzellen in die Samenblasen gelangen. „Die Muskelfasern, die in die Samenblasen hinein strahlen,“ sagt er, „kontrahiren sich und bewirken so eine Entleerung eines Theiles des Inhalts.“ Es handelt sich dabei natürlich nur um die reifen Spermatozoen, welche dem Samentrichter zgedrängt werden und sich in dessen Falten sammeln, bevor sie in den Samenleiter gelangen. Nun entsteht aber die Frage, auf welche Weise geschieht wieder die Ausdehnung der zusammengezogenen Partien? Elastisch sind die Wände der Samenblasen nicht, sie können sich also von selbst nicht wieder ausdehnen. Da helfen denn die oben erwähnten Muskelbündel. Sie entsenden an die Samenblasen eine grosse Zahl feiner Muskelfäden und dadurch, dass diese, welche vorher ausgedehnt worden waren, sich jetzt langsam zusammenziehen, weiten sich die Samenblasen wieder aus und erlangen dasselbe Volumen, welches sie vorher hatten. Auf diese Weise entsteht nun eine Verdünnung des Inhalts derselben und so strömt wieder aus den Samenkapseln, in denen die Hoden liegen, Flüssigkeit in die Samentaschen herein und führt mit sich eine grosse Menge der brombeerförmigen Samenzellen, die von den Hoden ausgestossen sind.

<sup>1)</sup> Literatur 15.    <sup>2)</sup> Tafel XIII.

Bloomfield<sup>1)</sup> giebt in Bezug auf die Entstehung der Samenblasen an, Ray Lankester habe ihn auf die Vermuthung gebracht, dass dieselben vielleicht ursprünglich taschenförmige Auswüchse der Samentrichterwände seien. Die Samenkapseln müsste man sich dann entstanden denken durch Verwachsung der bei fortschreitender Entwicklung des Thieres sich ausdehnenden und schliesslich sich berührenden Samenblasen sowohl untereinander als mit dem Leibesschlauch resp. dessen Peritonäum. Bergh hat nachgewiesen, dass diese Hypothese über die Entstehung der Samenblasen und Samenkapseln verfehlt ist. Samenblasen und Samentrichter werden von Anfang an völlig unabhängig von einander angelegt. Die Möglichkeit aber, dass die Samenkapseln durch Verwachsen der Samenblasenwände mit einander und mit der Leibeswand entstehen können, gesteht er zu, jedoch „nicht ohne gewisse Bedenken dabei zu empfinden“.

Die von Bloomfield in den Kammerwänden der Samenblasen konstatarnten zahlreichen Blutgefässe dienen wahrscheinlich einem doppelten Zweck. Zunächst sondern sie, wie die Gefässe im Eileiter, gewisse Sekrete ab, die hier jedoch flüssiger Natur sind. Durch diese Flüssigkeit wird eine Kommunikation der männlichen Organe unter einander hergestellt; sie enthält aber jedenfalls auch Nährstoffe für die Spermatozoen, denn diese haben, ehe sie vollständig herangereift sind, so eingehende Veränderungen zu durchlaufen, dass man wohl annehmen darf, es müssen ihnen von irgend woher Nähr- und Bau-Stoffe zugeführt werden. Besonders im Anfang ihrer Entwicklung springen uns grosse Volumen-Veränderungen an ihnen in die Augen. Aus der einzelligen „Spermatospore“ (nach Bloomfield) bildet sich durch bedeutendes Wachsthum und mehrmalige Theilung der meist achtzellige Spermatoblast. Anfänglich besitzt dieser noch die charakteristische Maulbeer-Gestalt, bald aber wachsen die einzelnen Zellen stärker in die Länge als in die Breite und bekommen Stiele, mittelst deren sie an einem neutralen Körper festsitzen. Dieses Stadium, wo man eine neutrale Zelle und die gestielten Köpfchen daran unterscheiden kann, nennt Bloomfield den „Blastophor“. Nachdem auch der Blastophor sein Volumen bedeutend vergrößert hat, theilen sich die Kerne der Köpfchen vielfach. Dadurch entsteht der Sperm-Polyplast, aus welchem sich allmählich durch das Erscheinen von Filamenten an den einzelnen Zellen der Köpfchen und durch bedeutende Längenzunahme derselben ein Gebilde entwickelt, welches an den Haarschweif der Soldaten erinnert. Aus diesem lösen sich dann die einzelnen Fäden ab und sind jetzt als reife Spermatozoen anzusehen.

Aus den beschriebenen Vorgängen wird es deutlich werden, dass die Samenzellen irgend woher Nahrungs- und Baustoffe beziehen müssen. Es liegt nahe, anzunehmen, dass sie solche durch die Sekrete der Blutgefässe zugeführt bekommen. Bloomfield hat wohl ähnliches vor Augen gehabt, als er den „*brown corpuscles*“ einen Einfluss auf die Ernährung der sich

<sup>1)</sup> Literatur sub 9 pag. 81.

entwickelnden Samenzellen zuschrieb. Ich halte indess die erwähnten Gebilde nur für irgendwelche Untergangsprodukte.

Zu erwähnen habe ich noch, dass sich in der kalten Jahreszeit häufig in den Wänden und auch im Innern der Samenblasen intensiv braun-schwarze Kügelchen vorfinden, über deren Natur ich keine Gewissheit zu erlangen vermochte. Sie sind ziemlich hart. Ihre Grösse beträgt etwa 0,2 bis 0,5 mm im Durchmesser. In Säuren und Aetzkali waren sie nicht zu lösen.

### 3. Die Samentrichter<sup>1)</sup>.

Die vier Samentrichter, welche wir im *Lumbricus terrestris* vorfinden, liegen paarweise in den Segmenten 10 und 11 an der Vorderwand der Dissepimente 10/11 resp. 11/12. Sie befinden sich mit ihren Lappen zum grössten Theil in den Samenblasen der genannten Ringe, aber die untere Partie ragt auch in die Samenkapseln hinein. Dadurch wird eine Trennung zwischen den genannten Organen hergestellt und so kommt es, dass wir niemals in den Samenkapseln reifere Stadien der Spermatozoen vorfinden, sondern stets nur die maulbeerartigen Zellen. Wenn die Lappen der Samentrichter aber einerseits verhindern, dass bei Kontraktionen der Samenblasen in die Samenkapseln Spermatozoen eindringen, indem dann die Lappen der Trichter die Oeffnung bedecken, gestatten sie doch andererseits einen Verkehr in umgekehrter Richtung, weil sie in diesem Falle von der Oeffnung fortgedrängt werden.

Die Samentrichter sind wesentlich anders gebaut als die Eitrichter. Während diese nur als Verdickungen der Septen mit daraufliegendem Flimmerepithel angesehen werden können, bestehen die ersteren aus einer Anzahl von langen, wimperbekleideten Lappen, welche weit in die Samenblasen hineinreichen und nur tief am Grunde unter einander und mit dem Septum verwachsen sind. Die einzelnen Lappen liegen dicht aneinander und auf Querschnitten sieht man, wie sie meist nur durch die Wimperhaare, welche sowohl auf der äusseren wie auf der inneren Seite anzutreffen sind, von einander entfernt gehalten werden. Die Trichter bestehen, wo sie nicht auf der Leibeswand oder den Septen aufliegen, aus zwei Lagen von Epithelzellen, die beide auf der äusseren Seite den Cilienbesatz zeigen, der an den Lappenenden kürzer und dünner, nach dem Grunde des Trichters zu länger und dichter ist. Hering behauptet, dass die Samentrichter nur aus einem einschichtigen Epithel bestehen und demgemäss nur auf einer Seite Flimmern tragen. Er erklärt die Erscheinung des zweischichtigen Epithels, das alle Schnitte zeigen, damit, dass sich dort die Wände umgeschlagen haben. Ich will zugestehen, dass er in letzterer Hinsicht im Rechte ist, jedoch muss ich bemerken, dass die beiden Schichten dann mindestens nachträglich mit einander verwachsen sind, denn es gelingt nie, sie zu trennen, ohne die eine oder die andere zu zerreißen.

Die Cilien der Samentrichter befinden sich in immerwährender Bewegung, wodurch ein beständiger, von innen nach aussen gerichteter Strom erzeugt

<sup>1)</sup> Tafel XIII. Fig. 1 und 2 st.  
Schneider, Zoologische Beiträge. II. 2.

wird. Dieser zieht nicht nur die Spermatozoen mit sich fort, sondern er treibt auch eine bedeutende Quantität der in den Samenblasen befindlichen Flüssigkeit nach aussen. Um diese nun zu ersetzen, dazu dienen, wie bereits erwähnt, auch die Sekrete der Blutgefässe in den Wänden der Blasen. Trotzdem nun der Strom, den die Wimpertrichter erzeugen, ein stetiger ist, so werden doch die Spermatozoen nicht ununterbrochen aus dem Thiere herausgetrieben, denn die starken Flimmern der Samenleiter zeigen nur zeitweise eine Bewegung. So kommt es, dass die innere Mündung der Samenleiter und die tieferen Partien der Samenleiter stets mit Spermatozoen erfüllt sind, welche so lange dort festsitzen bis der Samenleiter seine Wimperthätigkeit beginnt.

Die enge Faltung der Samentrichter ist nicht ohne Bedeutung. Durch sie wird eine Art von Filter, ein Sieb gebildet, welches verhindert, dass die unreifen Samen, die doch in grösseren Mengen an einem Blastophor vereinigt sind, in den Trichter und den Samenleiter eindringen. Es ist auf diese Weise unmöglich, dass die Samen noch vor erlangter Reife das Thier verlassen, aber auch, dass durch diese grösseren Samenklümpchen Verstopfungen im Samenleiter erzeugt werden. Die reifen, fadenförmigen Spermatozoen können dagegen jederzeit und ungehindert den Samentrichter passieren.

Die Samentrichter beanspruchen einen bedeutenden Raum in den Samenblasen. Nach vorn hin reichen ihre Lappen bis in die Hälfte der Blase, nach oben erstrecken sie sich bis an die Wände derselben und der Trichter des 11. Segments, welcher auch die Samenprodukte des 12. Ringes ausführt, reicht auch in diesen weit hinein. Im 10. Segment, wo die Samentrichter unmittelbar neben den Samentaschen liegen, scheint es auf Schnitten, als ob die letzteren von den Lappen der ersteren von allen Seiten umfasst würden. Das ist jedoch eine Täuschung, denn zwischen ihnen gewahrt man bei genauerem Zusehen die Wand der Samenblase. Ebenso ist es ein Irrthum zu glauben, dass die Samentrichter bis dicht an die Hoden herantreichen, auch hier liegt die Wandung der Samenkapself dazwischen<sup>1)</sup>.

#### 4. Die Samenleiter<sup>2)</sup>.

Am Grunde jedes Samentrichters beginnt ein Wimperkanal, durch welchen die Spermatozoen nach aussen befördert werden. Jeder der beiden Kanäle aus dem 10. Segment geht, sich verengend, durch das Septum 10/11 hindurch und tritt unmittelbar darauf in den Hoden des 11. Ringes ein. Natürlich durchbohrt er nicht die Hodenwände, sondern er windet sich nur in einem S-förmigen Bogen zwischen den verschiedenen Lappen des Hodens hindurch und dringt dann in die Leibeswand ein. In der Längsmuskelschicht derselben, dicht unter dem Peritonäum, führt er nach hinten und vereinigt sich im 12. Segment nahe dem Dissepiment 12/13 mit dem Samen-

<sup>1)</sup> Vergl. Fig. 2 Tafel XIII.

<sup>2)</sup> Tafel XIII. Fig. 1 und 2 sl.

leiter aus dem 11. Leibesabschnitt, wie Hering schon angiebt. Der Verlauf dieses letzteren ist insofern einfacher, als er einen Hoden nicht zu passiren hat; im Uebrigen weist er im Anfang ebenfalls mehrere Windungen auf, ehe er in die Körperwand eintritt. Dort angelangt, nähert er sich ganz allmählich dem vorigen Samenleiter, bis er schliesslich unter einem spitzen Winkel in ihn einmündet. Auf Querschnitten aus der vorderen Partie des 12. Segments sieht man die beiden Samenleiter, den ersteren seitlicher und mehr dorsalwärts, also höher liegend als den zweiten. Sie bieten dann ein Bild, welches annähernd an einen im Aufriss gezeichneten Krater erinnert. Man erkennt deutlich auf den Schnitten die radienförmig gestellten Wimper-Epithelzellen, welche allein den Samenleiter bilden und oft auch ihren Kern.

Nach ihrer Vereinigung laufen die Samenleiter gerade nach hinten, ohne vorerst tiefer in den Muskelschlauch einzudringen. Erst im 15. Segment senken sie sich ziemlich schräg nach unten und münden schliesslich in der Mitte dieses Ringes und in gleicher Höhe mit dem äusseren Borstenpaar durch eine niereenförmige Papille nach aussen. Ich habe einmal die Beobachtung gemacht, dass die Samenleiter bereits im 12. Segment mündeten. Ein Irrthum meinerseits liegt dabei nicht vor, denn die Schnittserie ist ununterbrochen erhalten. In diesem Falle ist an der Mündung eine Papille nicht vorhanden, sondern das Flimmerepithel des Kanals geht unmittelbar in das Leibese epithel über.

Der Bau der Samenleiter ist ziemlich einfach. Ihre Wände sind gebildet durch etwa 5 bis 8 radiär gestellte Epithelzellen, welche auf ihrer Innenwand einen Besatz von kräftigen Wimpern aufweisen. Aeusserlich ist dieses Epithelrohr, so lange es frei in der Leibeshöhle liegt, von Peritonäum umgeben, so bald es aber in der Leibeswand angelangt ist, wird es von Blutgefässen umspinnen, wie Bergh konstatarirte.

Hering scheint der Ansicht zu sein, dass die Spermatozoen allein durch ihre eigene Beweglichkeit, ganz ohne Hilfe der Flimmern des Samenleiters diesen zu passiren vermögen. Wenn ich auch gefunden habe, dass die Eigenbewegung der Spermatozoen eine beträchtliche ist und zugestehen will, dass dieselbe ein wesentliches Moment bei der Entfernung der Samen aus dem Leibe des Thieres bildet, so glaube ich doch nicht, dass sie ohne die Flimmerbewegung im Samenleiter ins Freie gelangen würden.

Die Papille, durch welche der Samenleiter mündet, ist ein halbkugeliges oder niereenförmiges Gebilde. Seine Grösse ist verschieden je nach der Jahreszeit. Während der Brunst schwillt dieses Organ bedeutend an und erreicht oft die Grösse eines durchschnittenen Stecknadelknopfes. Ueber die Art und den Zweck der Sekrete dieser Papille ist nichts bekannt. Die obere, innere Oeffnung der Papille ist kreisrund, die untere, äussere Mündung dagegen ist spaltförmig und führt senkrecht zur Längsaxe des Thieres nach aussen. Dabei schneidet sie in den Rand der Papille tief ein, so dass diese meist eine niereenförmige Gestalt annimmt. Auch auf der entgegengesetzten Seite ist eine, allerdings nur flache, Furehe zu erkennen,

welche sich auf der Mitte des 15. Leibesringes quer über den Bauch des Thieres bis hinüber zu der anderen Papille verfolgen lässt.

Die Drüsen der Papillen sind traubenförmig und setzen sich häufig in ebenso gebaute Drüsen, welche man in der seitlichen Längsmuskelschicht der Segmente 8 bis 15 und weiter erkennen kann, fort. Die letzteren Drüsen dienen offenbar zur Absonderung von Schleim während der Begattung. Sie treten vielfach so zahlreich auf, dass man die Längsmuskeln zwischen ihnen kaum noch auffinden kann.

## II.

### Die Segmental-Organen<sup>1)</sup>.

Die Segmental-Organen üben im Körper der *Oligochaeten* die Funktion von Nieren aus. Sie finden sich zu je zwei in jedem Körperabschnitt mit alleiniger Ausnahme des Kopfes. Ihre Anordnung im Thierkörper ist folgende. In jedem Segment liegt an der Vorderwand des dasselbe nach hinten begrenzenden Septums jederseits unten am Bauche ein Flimmertrichter, welcher die innere Mündung eines kurzen Wimperrohres bildet<sup>2)</sup>. Dieses Rohr durchsetzt das Dissepiment und führt in einen langen vielfach gewundenen Kanal, der im nächsten Segment mittelst Bindegewebe und feiner Muskelfasern seitlich an die Leibeshöhle befestigt ist. Die äussere Mündung des Schleifenkanales, wie man die Exkretions-Organen auch nennt, liegt noch in demselben Segment, aber dicht an dessen Grenze gegen das nächstfolgende. So befindet sich der grösste Theil der Segmental-Organen des 7. Ringes im 8. Abschnitt und die äussere Mündung endlich ist in der Furche zwischen dem 8. und 9. Segment zu suchen.

In welcher Weise diese Schleifenorgane die Exkretion bewirken, darüber herrscht noch grosse Ungewissheit. Durch den Flimmertrichter gelangen nur flüssige Stoffe aus der Leibeshöhle in die Segmental-Organen hinein und auf einem langen Wege durch diese hindurch begegnen wir nirgends festen Exkretionen. Plötzlich in der sogenannten Ampulle<sup>3)</sup> stossen wir auf eine bedeutende Menge fester brauner Kügelchen. Woher sie kommen ist unbekannt; Drüsen sind an dieser Stelle nirgends zu erkennen. Ein kleines Stück weiter und die festen Stoffe sind verschwunden und erst im letzten, im muskulösen Theile kann man wieder feste Substanzen, wenn auch in geringeren Mengen und in anderer Form bemerken.

Aber es ist noch eine andere Verbindung zwischen der Peritoneal-Höhle und der Aussenwelt vorhanden; sie wird gebildet durch die Rückenporen. Ihre Bestimmung ist bis jetzt noch nicht aufgeklärt. Einige sehen sie für Athmungs-Organen an; andere meinen, dass durch sie Wasser in den Leib aufgesaugt würde. Jedenfalls gestatten sie einen Austritt fester Stoffe aus

<sup>1)</sup> Vergleiche die Abbildung No. 10 Tafel XIV.

<sup>2)</sup> Vergleiche Literatur 3. <sup>3)</sup> Tafel XIV. Fig. 10 c.



dem Leibe, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man auf die Genital-segmente eines brünstigen Wurmes einen kräftigen Druck ausübt. Es wird dann die zarte Wand der Samenblasen gesprengt, eine grosse Zahl unreifer Samenzellen gelangen in die Peritonealhöhle und treten schliesslich zu den Rückenporen heraus. Ich glaube daraus schliessen zu dürfen, dass feste Körper, welche durch besondere Umstände in die Leibeshöhle gebracht werden, direkt durch die Rückenporen daraus entfernt werden können. Damit soll indess nicht ausgeschlossen werden, dass dieselben nicht auch in der Leibesflüssigkeit aufgelöst und in flüssiger Form durch die Segmental-Organen ausgeführt werden können.

Der ganze Exkretions-Vorgang scheint sich nun in folgender Weise abzuspielen. Aus der Leibeshöhle wird mittelst der Wimpertrichter beständig eine Menge Wasser, welches bekanntlich zum grössten Theil die Leibeshöhle bildet, in die Segmental-Organen hinein befördert. Diese Organen sind nun von einer Menge starker Blutgefässe umspinnen, besonders da, wo sie im Innern keine Wimperung zeigen. Alle Sekretionen, welche auf osmotischem Wege durch die zarten Wände aus den Gefässen in die Flimmerkanäle ausgeschieden werden, gelangen, wenn sie flüssiger Art sind, sofort und ohne Störung in's Freie. An den nicht mit Wimpern bekleideten Stellen der Schleifen-Organen, insbesondere an der Ampulle, wo sich eine grosse Zahl starker Gefässe vorfindet, werden nicht nur flüssige, sondern auch feste Stoffe ausgeschieden. Diese können nun nicht durch die flimmernden Partien der Kanäle hindurch und so werden sie durch den Strom, welcher durch die Wimpern in den Segmental-Organen beständig erzeugt wird, so lange umhergewirbelt, bis sie sich in dem Wasser aufgelöst haben. In dem muskulösen Theile ist dies nicht einmal nöthig, weil dort Hindernisse ähnlicher Natur wie hier nicht vorliegen.

Ich hatte bei Besprechung des Eihälters bereits gewisser darin in Menge sich vorfindender Kügelchen Erwähnung gethan und dieselben mit den hier sich bildenden Sekreten verglichen. Auch dort waren Drüsen nirgends wahrzunehmen. Die Sekretion dieser festen Stoffe musste also ebenfalls durch die Wände der Blutgefässe erfolgen. Die Auflösung derselben konnte auch da durch das Wasser der Leibeshöhle geschehen.

Die Segmental Organen von *Lumbricus terrestris* hat Gegenbaur<sup>1)</sup> zuerst untersucht und beschrieben. Er liefert auch eine Abbildung, die den Verlauf derselben sehr deutlich zeigt, aber, vielleicht aus diesem Grunde, ein wenig zu schematisch gehalten ist. Am wenigsten korrekt ist der Wimpertrichter wiedergegeben und diesen Fehler hat Vejdowski<sup>2)</sup>, der in neuerer Zeit detaillirte Zeichnungen von Organen verschiedener *Oligochaeten* brachte, leider auch begangen.

An jedem Schleifen-Organ sind schon äusserlich 4 Theile deutlich zu unterscheiden. 1. Der muskulöse Theil. 2. Eine drüsige Partie. 3. Der kapilläre Theil mit glashellen Wänden. 4. Der Flimmertrichter.

<sup>1)</sup> Literatur sub 3.    <sup>2)</sup> Literatur sub 14.

### 1. Der muskulöse Theil.

Dieses Endstück des ganzen Exkretions-Organes grenzt unmittelbar an die Leibeswand an und hängt fest mit ihr zusammen. Seine Länge ist nicht bedeutend, aber an Breite übertrifft es alle übrigen Partien der Schleifenkanäle. Die Wände des muskulösen Abschnittes sind hauptsächlich durch eine Menge von Muskelfasern gebildet, die sich vielfach kreuzen und verzweigen. An ihnen allen ist jedoch wahrzunehmen, dass sie mehr um das Rohr herumfassen, als lang an demselben hinführen, woraus zu erkennen ist, dass bei Kontraktionen dieser Muskeln sowohl eine Verkürzung als eine Verengung des Schlauches eintreten wird. Zwischen den Muskelsträngen stellt Bindegewebe die Verbindung her und vereinigt sie zu einem festen Schlauche, der im Innern von einem dünnen Platten-Epithel bedeckt ist. Aussen überzieht ihm das Peritonäum der Leibeshöhle.

Die Muskelfasern dieses Rohres stehen mit den Muskeln der Leibeswand in Verbindung. Die meisten durchsetzen, wie man leicht verfolgen kann, noch die Längsmuskeln und entspringen sonach aus der Ringmuskelschicht. Ob die Muskelfasern durch ihre Kontraktion irgend welchen Zweck, vielleicht die Entleerung des muskulösen Theiles zu erfüllen haben, oder ob sie nur vorhanden sind um eine feste Verbindung der Segmental-Organe mit der Körperwand herzustellen, lässt sich nicht entscheiden. Gegenbaur neigt der ersteren Ansicht zu. Er behauptet übrigens, dass auch an anderen Partien der Segmental-Organe Muskelfasern vorhanden seien, welche dieselben an die Leibeswand befestigen. Ich habe ausser am muskulösen Endstück nirgends im ganzen Verlauf der Schleifenkanäle Muskeln aufgefunden. Wenn sie aber dennoch vorhanden sind, so dringen sie doch nie in die Wände der Kanäle ein, sondern können nur an der Oberfläche derselben angeheftet sein. Meiner Ansicht nach besteht der Zweck der im Endstück der Segmental-Organe vorhandenen Muskeln darin, die Stelle einer Ringmuskulatur zu vertreten und durch ihre Kontraktionen peristaltische Wirkungen auf den Schlauch auszuüben. Dadurch würden die Sekrete, welche sich darin vorfinden, ins Freie befördert werden, was auf andre Weise nicht zu erreichen wäre, es sei denn, dass sie aufgelöst würden.

Die helle strukturlose Membran, welche Gegenbaur „mehrere Male zwischen dem inneren glatten Epithel und der Muskelschicht erkannt zu haben glaubt“, ist mir niemals aufgefallen. Vielleicht war dasselbe nur Bindegewebe, welches sich an einzelnen Stellen zwischen den Muskeln hindurchgezängt hatte.

Der Inhalt des muskulösen Theiles der Schleifenkanäle besteht nach Gegenbaur aus einer homogenen feinkörnigen Masse. Kleine *Nematoden*<sup>1)</sup> sind darin meist in grösserer Zahl zu finden. Dass die letzteren höher in die Segmental-Organe hinaufgewandert wären, habe auch ich niemals beob-

1) *Pelodera Pellio* nach A. Schneider.

achtet, dagegen muss ich bestätigen, dass sie zuweilen die Wand des Muskelschlauches durchbohren und in die Leibeshöhle eindringen.

Bezüglich des feinkörnigen Inhalts will ich bemerken, dass ich diesen für eine Sekretion halte, welche entweder aus dem letzten wimperlosen Theil der drüsigen Partien stammt oder durch die Wimperkanäle von irgendwoher herangeführt wird. Für letztere Ansicht spricht die gleiche Grösse der Kügelchen; es lässt sich dagegen einwenden, dass man ausser in der Ampulle nirgends Sekrete fester Natur bemerkt. In dem muskulösen Theile selbst werden diese aber auch nicht entstehen, denn an ihm sind weder Drüsen noch starke Gefässe wahrzunehmen.

## 2. Der drüsige Theil <sup>1)</sup>).

Er schliesst sich unmittelbar an den muskulösen Abschnitt an, ist aber ausser durch sein histologisches Verhalten, sofort durch seine geringere Weite von diesem zu unterscheiden. Man kann ihn in 2 Theile gliedern: a. vom Muskelschlauch bis zur Ampulle und b. von hier bis zu den Capillargefässen.

Der erste dieser Abschnitte <sup>2)</sup> ist ein wenig kürzer als die Capillaren, übertrifft aber alle anderen Theile der Schleifenkanäle an Länge. In seinem ganzen Verlauf zeigt er die gleiche Weite und schwillt nur ganz zuletzt zu einer kolbenartigen Erweiterung der Ampulle an. Da, wo dieser Abschnitt in den Muskelschlauch übergeht, findet sich in ihm keine Bewimperung und ebensowenig in der Ampulle. Im Uebrigen ist jedoch seine innere Wandung mit Wimperepithel überzogen.

Gegenbaur giebt an, dass die diesen Theil der Schleifen-Organen umschliessenden Zellen eine einfache Lage bilden und von ungleicher Dicke, mit einem trüben, sehr feinkörnigen Inhalt, der den Kern verdecke, seien. Ich habe hier die Zellgrenzen nur sehr undeutlich und äusserst spärliche Kerne aufgefunden.

In der Ampulle finden sich eine bedeutende Menge feiner gelblich-brauner Körnchen, die man nur hier zu sehen bekommt. Wo die Cilien beginnen, ist von ihnen nichts mehr wahrzunehmen. Es lässt sich nicht annehmen, dass diese Körnchen durch die Wimpern in die Ampulle gebracht werden, denn dann müsste man sie doch besonders in den durchsichtigen Capillaren einmal zu sehen bekommen. Deshalb meine ich, dass sie sich in der Ampulle oder in den an dieselben grenzenden Partien des zweiten Theiles des drüsigen Abschnittes bilden. Weshalb übrigens Gegenbaur von einem drüsigen Abschnitt spricht, hat er nicht aufgeklärt, denn Drüsen hat er dort nicht konstatiert.

Die Sekrete in der Ampulle werden durch die Wimpern des darauffolgenden Kanales nicht fortgetrieben oder doch erst, wenn sie theilweise aufgelöst worden sind. Man sieht häufig die gelben Körnchen dicht an den schlagenden Wimpern, aber man sieht nie, dass eines von dem Strome fort-

<sup>1)</sup> Tafel XIV. Fig. 10 c, f, g. <sup>2)</sup> ebenda c bis f.

gerissen würde. Möglich ist es, dass durch die aus der Leibeshöhle ausgeführte Flüssigkeit die Farbe der Sekrete und ihre Grösse verringert wird und dass diese dann als winzige und fast farblose Körnchen den Wimperkanal unbemerkt passiren, bis sie schliesslich wieder in Massen vereinigt im muskulösen Theil ins Auge fallen.

Der zweite Theil des drüsigen Abschnittes <sup>1)</sup> ist nur halb so weit als der erste und um mehr als die Hälfte kürzer. Auffallend ist an ihm eine dunkle Färbung, meist braun oder graubraun. Ich glaube diese mit Bestimmtheit den vielen Gefässen zuschreiben zu dürfen, die den Kanal hier umziehen. Sie stempeln ihn allerdings zu einem secernirenden Organ, aber eine Gewissheit, dass hier die Sekrete der Ampulle ihren Ursprung nehmen, liegt nicht vor.

Ueber die Flimmerbewegung in den beschriebenen Partien lässt sich sagen, dass sie theils in Form von Wellen, theils spiralig fortschreitet.

### 3. Die Capillar-Gefässe.

An seinem inneren Ende geht der drüsige Theil, sich plötzlich bis auf  $\frac{1}{3}$  seines Volumens verengend in die Capillar-Gefässe über. Diese zeigen glashelle Wände, an denen weder ein Kern noch eine Struktur zu erkennen ist. Gegenbaur will nur in der einen Hälfte der Capillaren durchgehende Bewimperung gefunden haben. Das ist nicht richtig. Sie sind überall mit Flimmerepithel bekleidet, und wenn es mitunter scheint als sei da oder dort keine Wimperung, so bemerkt man nach einer Zeit, dass an diesen Stellen auch Flimmern vorhanden sind, indem diese plötzlich zu schlagen beginnen.

### 4. Der Flimmertrichter<sup>2)</sup>.

Die innere Mündung der Exkretions-Organe ist gebildet durch den Flimmertrichter. Derselbe besteht aus einer fächerförmigen Ausbreitung des Wimperkanals und trägt an seinem äusseren Rand eine Anzahl von hellen, langgestreckten Cylinderzellen, die ein gleichmässiges Wimperkleid tragen. Die weiter nach innen folgenden Zellen, welche die Grundmasse des Trichters bilden, sind polygonal, oft rundlich und haben einen weniger deutlich erkennbaren Kern als die Cylinderzellen. Ihr Inhalt ist etwas dunkler und ihre Bewimperung kürzer. Sie setzen sich bis in das Trichterrohr fort und verschwinden erst da, wo die Capillaren anfangen. Um sie herum liegt eine zweite Schicht von grösseren Zellen von cylindrischer Gestalt und dunklem Inhalt. Diese werden schmaler und kürzer je mehr man sich den Capillaren nähert und sind bald nicht mehr von den polygonalen Zellen zu unterscheiden.

An dem eigentlichen Flimmertrichter habe ich folgende Beobachtungen gemacht. Man sieht häufig, dass von dem Schlunde des Trichters aus bis an den äussersten Rand dunkle Streifen in verschiedener Zahl und Breite sich hinziehen. Sie erweisen sich bei näherer Betrachtung als Stränge von

<sup>1)</sup> Fig. 10 f bis g.    <sup>2)</sup> Tafel XIV. Fig. 10 und 11.

starken Cilien, welche länger sind als die Wimpern, die man anderwärts im Trichter wahrnimmt. Mitunter scheint es, dass diese Wimperschnüre auf der Aussenfläche von Röhren oder Falten, deren Wandstruktur nicht zu erkennen ist, festsitzen. Oft scheinen diese Röhren im Innern das Wimperkleid zu tragen, oft sind sie nur halb cylindrisch und weisen nur einen oder zwei einreihige Stränge auf. Häufig finden sich an der Mündung dieser Rohre kleine, form- und strukturlose Ballen, welche aus ihnen hervorgegangen zu sein scheinen. Dieselben wurden zwar durch die Flimmerbewegung hin und her bewegt, aber sie lagen am Rande des Trichters fest und wurden nicht in ihn hineingetrieben. Diese Ballen waren meist schwach gelblich angehaucht, boten im übrigen aber keine Aehnlichkeit mit den Körnchen in der Ampulle und im Muskelschlauch. Da sich hier bedeutende Blutgefässe nicht vorfinden, so hat man die erwähnten Ballen wohl eher für Untergangsprodukte als für Sekrete zu halten. Es wird dadurch die Vermuthung erweckt, dass sie die Ueberreste von untergegangenen Cylinderzellen sind, umsomehr als da, wo solche Röhren sich zeigen, nie einer der grossen Kerne der Cylinderzellen wahrgenommen werden kann.

Oft beobachtet man auch, dass sich die langen Cylinderzellen am Rande ablösen und unter ihnen die kleinen polygonalen Zellen zum Vorschein kommen. Danach liegen die ersteren Zellen auf letzteren nur in der Weise auf, wie man oft die Krone von Mauern durch breite Dachziegeln, welche schräg darauf gelegt sind, geschützt sieht. Die Cylinderzellen vergrössern ausserdem die Weite der Trichteröffnung.

Es ist nun schwer zu entscheiden, ob die starken Wimperschnüre aus dem Schlunde des Trichters vordringend die Cylinderzellen zerstören, oder ob sie erst auftreten, wenn eine Randzelle bereits in der Auflösung begriffen ist. Für die erstere Ansicht spricht der Umstand, dass oft ein Theil der Zellen schon von dem Wimperstrang bedeckt oder erfüllt ist, während die Zelle selbst scheinbar noch fest in dem Gefüge des Kranzes sich befindet. Zu Gunsten der zweiten Annahme lässt sich geltend machen, dass häufig schon Zellen sich gelockert haben ehe noch der Wimperstrang ihr unteres Ende erreicht hat. Einmal glaubt man, dass die Stränge tippige Wucherungen von Flimmerepithel sind, welche in radiärer Richtung aus dem Schlunde vordringen und zerstörend auf die Cylinderzellen wirken. Ein ander Mal wieder scheint es, dass sie erst da auftreten, wo bereits etwas zerstört worden ist und dass sie in diesem Falle die Funktion der zerstörten Zellen übernehmen. Ja noch mehr, die Wimperschnüre vermögen auch noch die Thätigkeit der unversehrten Zellen zu erfüllen, denn meist bemerkt man an den Trichtern, welche solche Schnüre aufweisen, wie allein die starken Flimmern dieser sich bewegen, während alle übrigen Wimperhaare in Ruhe verharren. Dadurch wird man leicht zu der Annahme geführt, dass die Wimperstränge in einen theilweise defekten Trichter stets eindringen, um dort allein die Flimmerthätigkeit auszuüben und so den in Ruhe versetzten Flimmerepithelzellen Gelegenheit zu geben sich ganz dem Ersatz der

abgenützten und zerstörten Zellen zu widmen. Gegenbaur giebt an, dass die grossen Zellen, welche die innere Wand des Trichterrohres bilden, aus den polygonalen Wimperzellen entstehen. Ich muthmasse, dass auch die Cylinderzellen des Randes ihnen ihre Entstehung danken. Uebrigens findet man mitunter eine doppelte Lage von Randzellen, selbst da wo der obere Kranz noch keine Lücke aufweist.

Meines Wissens sind die geschilderten Thatsachen noch niemals beobachtet worden. Woran das liegt, weiss ich mir nicht zu erklären, denn es sind nicht temporäre Erscheinungen — zeitweilig allerdings insofern als sie pathologischer Natur sind — sondern man kann sie das ganze Jahr über beobachten. Zwar sind sie nicht an jedem beliebigen Trichter zu bemerken, aber wo sie sich zeigen, da fallen sie sofort in's Auge. Uebrigens sind sie im Grunde fast jedes Trichters zu entdecken, denn quer an den Wänden hin, ziehen sich dort Schnüre von stärkeren Wimpfern als die übrigen Stellen aufweisen. Man kann leicht konstatiren, dass von ihnen aus die Wimper-schnüre als Fortsätze in den Trichter eindringen. Wo sich ferner in einem Trichter mehrere Stränge vorfinden, da ist leicht zu erkennen, dass sie am Grunde mit einander in Verbindung stehen.


Die kalte Jahreszeit ist nicht ohne Einfluss auf die Flimmertrichter. In einem Wurm, der mir im Februar aus dem Freien gebracht wurde, fand ich in keinem Segment einen vollständigen Flimmertrichter. Ueberall fehlten die langen Randzellen. Eine Wimperbewegung war zwar im Trichter und dem daran grenzenden Rohr, sonst aber in keinem Theile der Schleifenkanäle zu bemerken. Genau dasselbe Resultat ergab die Untersuchung eines zweiten Wurmes. Nach zwei Tagen, während welcher die übrigen Thiere im Zimmer gehalten wurden, fanden sich Wimperschnüre und einzelne Cylinderzellen, und in ferneren zwei Tagen war fast überall der vollständige Trichter zu konstatiren.

In den Ampullen und dem muskulösen Theil der zuerst aufgefundenen Würmer war viel weniger von dem körnigen Inhalt zu bemerken als gewöhnlich. Es lässt dies auf eine geringere Sekretion und auf einen schwächeren Verbrauch von Baustoffen des Körpers schliessen. Erklärlich genug ist das freilich, denn der im Winter hartgefrorene Boden hindert die Thiere in ihrer Bewegung. Ich will nicht soweit gehen und mit Brehm einen Winterschlaf annehmen, dazu fand ich zu viel Nahrung im Magen vor, aber ein Zustand grösserer Ruhe tritt für die Regenwürmer im Winter sicher ein.

Anknüpfend an die Arbeit Claparèdes möchte ich noch bemerken, dass ich in ihr eine Erwähnung der speziellen Borsten-Muskulatur vermisste. Die Borstenpaare und selbst die einzelnen Borsten haben eigene Muskeln und Nerven. Erstere stehen mit der Längsmuskelschicht in Verbindung. Am inneren Ende jeder Borste sind zwei Muskelstränge angeheftet, welche nach hinten und nach vorn führen, also eine Bewegung der Borste nach diesen Richtungen hin ermöglichen. Ausserdem sind die beiden Borsten-

paare jeder Seite in der Regel durch einen Muskelstrang in Verbindung gesetzt, welcher wie eine Sehne die Leibeshöhle durchquert. Einen Verbindungsmuskel der Bauchborstenpaare habe ich dagegen niemals gefunden.

Endlich muss ich noch die Behauptung Claparèdes zurückweisen, dass sich in jedem Segment Borsten befinden. Zunächst sind in den Genital-Segmenten regelmässig die inneren Borstenpaare verkümmert oder gar nicht vorhanden, dann aber habe ich einmal in einem noch gürtellosen Thiere in den Geschlechtsringen überhaupt keine Borsten vorgefunden. Wir sehen also, dass es auch Ausnahmen von der durch Claparède aufgestellten Regel giebt.



### Angabe der Litteratur.

1. Leo: „De structura *Lumbrici terrestris*.“ Dissertatio inauguralis 1829.
2. d'Udekem: „Ueber die Entwicklung von *L. terrestris*.“ Bericht von Beneden darüber in: Bulletin de l'Académie Royale de Belgique. XX. 1853.
3. Gegenbaur: „Ueber die sogenannten Respirations-Organen des Regenwurms.“ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 4.
4. Meissner: „Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter.“ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 6.
5. Hering: „Zur Anatomie und Physiologie der Generations-Organen des Regenwurms.“ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 8.
6. Friedrich Ratzel und M. Warschawsky: „Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms.“ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 18.
- 6a. Ratzel: „Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntniss der *Oligochaeten*.“ Ebenda.
7. Claparède: „Histologische Untersuchungen über den Regenwurm.“ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 19.
8. Eine Arbeit von einem unbekanntem Autor in Quarterly Journal of microscopical Science 1864—1865.
9. Blomfield: „The development of the Spermatozoa.“ Part. I. Quarterly Journal XX. 1880.
10. Benham: „Studies on Earthworms.“ Quarterly Journal of microscopical Science XXVI.
11. Bourne: „Certain Points in the Anatomy of Polynoina and on the Polynoe clava of Montagu.“ Transactions of Linnean Society 1883. II. 7.
12. H. Eisig: „Die Segmentalorgane der *Capitelliden*.“ Mittheilungen der zoologischen Station in Neapel. I. 1879.
13. Fraisse: „Ueber Spermatoophoren bei Regenwürmern.“ Arbeiten des zoologischen Instituts zu Würzburg V.
14. Vejdowsky: „System und Morphologie der *Oligochaeten*.“ Monographie. Prag 1884.
15. Bergh: „Untersuchungen über den Bau- und die Entwicklung der Geschlechtsorgane des Regenwurms.“ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 44.



## Erklärung der Figuren.

### Tafel XIII.

- Fig. 1. Halbschematischer Längsschnitt durch die Genital-Segmente.  
 vs Samenblasen. sk Samenkapsel. ovd Eileiter.  
 t Hoden. ov Eierstock. ms Quermuskeln der  
 st Samentrichter. ovt Eitrichter. Genital-Segmente.  
 sl Samenleiter. ro Eihälter. rs Samentaschen.
- Fig. 2. Schematische Totalansicht der Lagerung der Geschlechtsorgane. (Vom Rücken gesehen.) Bezeichnung dieselbe wie oben.
- Fig. 3. Eierstock mit dem daran hängenden Wimpertrichter des 12. Segments. o reife Eier. str Stroma.
- Fig. 4. Querschnitt durch eine sehr junge Samentasche. 4a. Einzelne Zellen derselben.
- Fig. 5. " " " etwas ältere " 5a. " " "
- Fig. 6. " " " voll entwickelte " 6a. " " "
- Fig. 7. " " " " " mit Samen erfüllt.
- Fig. 8. Abschnitt einer völlig ausgebildeten Samentasche mit Spermatozoen darin. a gallertige Schicht, welche die Samen umgiebt.
- Fig. 9. Spermatophor.  
 a Eingangsöffnung zu dem Hohlraum b, der mit Samen erfüllt ist, c Stiel aus Gallerte bestehend, s Borste, auf der der Spermatophor fest sitzt.

### Tafel XIV.

- Fig. 10. Totalansicht des Segmental-Organ.  
 a äussere Mündung, b innere Mündung, c Ampulle, d Capillar-Gefässe, e Uebergangsstelle des muskulären Endschlauches in den drüsigen Theil, f Einmündung des 2. Abschnitts des drüsigen Schlauches in die Ampulle, g Ansatzstelle der Capillaren.
- Fig. 11. Wimpertrichter mit darin sichtbaren starken Wimperschnüren. (Sehr stark vergrössert.)





# Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von *Amphioxus lanceolatus*.

Von Dr. **Emil Rohde**, Privatdocent in Breslau.

Hierzu Tafel XV und XVI.

Vorliegende Arbeit bildet ein Glied einer Reihe von histologischen Untersuchungen über das Nervensystem, welche ich zur Klarstellung des Zusammenhanges zwischen den Ganglienzellen und der Nervenfasersubstanz des Centralnervensystems und der abgehenden Nerven bei den *Chaetopoden* <sup>1)</sup> begonnen habe und über die verschiedensten Thierklassen auszudehnen gedenke.

Das Nervensystem von *Amphioxus* wurde fast ausschliesslich auf lückenlosen Serien von Quer- und Längsschnitten der verschiedenen Körpergegenden studirt. Das Material bestand theils aus Exemplaren, welche ich selbst vor drei Jahren während meines Neapeler Aufenthaltes sammelte und in Alkohol härtete, theils aus mit Osmiumsäure und Sublimat vorsichtig behandelten Thieren, die mir Herr Conservator Lo Bianco aus Neapel im vorigen Jahre die Freundlichkeit hatte zu senden. Die zu schneidenden Stücke wurden stets mit der Mayer'schen alkoholischen Carminlösung gefärbt, welche für Nervenuntersuchungen ausserordentlich gute Dienste leistet.

Zur besseren Uebersicht über die von mir gewonnenen Resultate sind die die Besprechung der Literatur enthaltenden Stellen eingerückt gedruckt.

## Morphologischer Theil.

Das Centralnervensystem von *Amphioxus* stellt einen über der Chorda gelegenen, von einer bindegewebigen Scheide umschlossenen Strang dar (Fig. 31), der in der Mitte des Körpers seinen grössten Durchmesser hat und nach vorn und hinten zu allmählich an Stärke abnimmt. Am Kopfe endigt er stumpf eine Strecke vor der Chorda, am Schwanz spitz und fast gleichzeitig mit dieser. Auf dem Querschnitt zeigt er gewöhnlich die Form eines gleichschenkligen Dreieckes, dessen Höhe die Basis an Ausdehnung übertrifft. Anschwellungen finden sich im Centralnervensystem nirgends.

In der Medianebene wird das Centralnervensystem von dem Centralkanal durchzogen. Derselbe ist ein allseitig geschlossener Spalt, der die oberen

---

<sup>1)</sup> Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der *Polychaeten*. Schneider, Zoolog. Beiträge II. Bd. 1887.

vier Fünftel der Höhe einnimmt. Er ist in der Regel in seinem grösseren dorsalen Abschnitt sehr enge, so dass seine Ränder sich hier gegenseitig berühren, und nur ventral cylinderförmig erweitert (Fig. 31). Bei manchen Exemplaren ist er aber in seiner ganzen Höhe überall gleichmässig weit (Fig. 16, 17, 22). Am Vorderende schwillt der Centralkanal birnförmig an (Fig. 21). Da der Vordertheil des Centralnervensystems auch durch die Form und Gruppierung der nervösen Elemente ausgezeichnet ist, so wird er mit Recht von den Autoren als Hirn dem dahinter gelegenen Abschnitt als Rückenmark gegenübergestellt und die eben erwähnte vordere Erweiterung des Centralkanals als Hirnventrikel bezeichnet.

In der Umrandung des Centralkanals findet sich eine meist einfache Lage von Epithelzellen, aus deren Fortsätzen das Stützgewebe für die nervösen Elemente hervorgeht.

Die nervösen Elemente bestehen aus einer inneren, dem Epithel des Centralkanals anliegenden Ganglienzellschicht und einer äusseren, bei weitem den grössten Theil des Centralnervensystems einnehmenden Nervenfaserschicht.

Aus dem dorsalen Abschnitt des Centralnervensystems entspringen jederseits die sensiblen Nerven. Je einem der in der Regel in der Zahl 62 vorhandenen Myocommata entspricht ein sensibler Nerv. Zu diesen 62 Nervenpaaren tritt vor dem ersten und hinter dem letzten Myocomma noch je ein Paar, so dass die Zahl der sensiblen Nerven jederseits 64 beträgt. Die beiden Nerven des ersten Paares laufen vom Vorderrande des Hirns parallel nach der Kopfspitze; die übrigen treten quer links und rechts vom Centralnervensystem ab, die Nerven des zweiten und dritten Paares symmetrisch, d. h. in derselben Querschnittsebene, die Nerven der übrigen Paare asymmetrisch und zwar so, dass der rechte Nerv gewöhnlich in der Entfernung eines halben Segmentes hinter dem entsprechenden linken das Rückenmark verlässt (Fig. 27a). Das zweite Nervenpaar entspringt am hinteren Ende des Hirnventrikels.

Die sensiblen Nerven, auf welche sich bei ihrem Abgange die bindegewebige Hülle des Centralnervensystems fortsetzt (Fig. 22), treten in die Muskelligamente und von hier in die Unterhaut. Die ersten beiden Nervenpaare gehen sofort in die Unterhaut über. Bald nach ihrem Eintritt in das Ligament theilen sich die sensiblen Nerven in einen meist schwächeren dorsalen und einen ventralen Ast. Ihre weiteren Verzweigungen in der Unterhaut unterliegen nicht unbedeutenden Schwankungen.

Abwechselnd mit den sensiblen Nerven geht jederseits vom Centralnervensystem, aber von der ventralen Seite desselben, ein zweites Fasersystem ab, die motorischen Nerven (Fasern, Wurzeln) der Autoren (Fig. 28—34). Der erste motorische Nerv liegt zwischen dem zweiten und dritten sensiblen Nerven.

Da dieser morphologische Abschnitt nur zum besseren Verständniss des histologischen Theiles vorangeschickt ist und Erörterungen rein morphologischer Fragen ausserhalb des Zweckes dieser Untersuchungen stehen, so

unterlasse ich hier eine zusammenhängende Besprechung der diesbezüglichen Literatur. Ich komme auf die Hauptpunkte derselben in den einzelnen Abschnitten des histologischen Theiles zurück, bemerke aber, dass ich nur die letzten grossen Arbeiten von Owsjannikow<sup>1)</sup>, Stieda<sup>2)</sup>, Langerhans<sup>3)</sup>, Schneider<sup>4)</sup>, Rohon<sup>5)</sup>, Nansen<sup>6)</sup> berücksichtigen werde, da in diesen die älteren Abhandlungen von Rathke<sup>7)</sup>, Goodsir<sup>8)</sup>, J. Müller<sup>9)</sup>, Quatrefages<sup>10)</sup>, Leuckart und Pagenstecher<sup>11)</sup>, Marcusen<sup>12)</sup>, welche die Kenntniss der Histologie des Nervensystems verhältnissmässig nur wenig gefördert haben, zur Genüge besprochen sind.

## Histologischer Theil.

### A. Centralnervensystem.

#### I. Der Centralkanal und die Stützelemente.

(Fig. 25 a, b, c. Fig. 31.)

Die Stützelemente des Centralnervensystems bestehen aus Zellen und Fasern. Die Zellen sind die im morphologischen Theil bereits erwähnten Epithelzellen, welche in einfacher Schicht den Centralkanal allseitig auskleiden (Fig. 25b, 31). Sie haben in der Regel die Form von Kegeln, deren Basis dem Centralkanal zugewendet ist. Die Spitzen der Zellen sind stets in Fäden ausgezogen, welche entweder ungetheilt quer das Centralnervensystem durchsetzen und sich an der bindegewebigen Scheide desselben inseriren, theils sich bald nach ihrem Abgange von der Kegelspitze ver-

- 
- 1) Owsjannikow: Ueber das Centralnervensystem des *Amphioxus lanceolatus*. Bulletin de l'Académie de St. Pétersbourg 1868. Bd. 12.
  - 2) Stieda, Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. Mémoires de l'Acad. de St. Pétersbourg VII. sér. Tome XIX, No. 7 1873.
  - 3) Langerhans, Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
  - 4) Schneider, Beiträge zur vergleich. Anat. u. Entwicklungsgesch. der Wirbelthiere. Berlin 1879.
  - 5) Rohon, Untersuchungen über *Amphiox. lanceol.* Denkschriften der Kais. Akad. d. Wiss. Wien 1882.
  - 6) Nansen, The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergen 1887.
  - 7) Rathke, Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. Königsberg 1841.
  - 8) Goodsir, On the anatomy of *Amphioxus lanceol.* Transact. of the Roy. Society of Edinburgh vol. XV. pars I.
  - 9) Müller, J. Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum*. Berlin 1844.
  - 10) Quatrefages, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du *Branchiostome* ou *Amphioxus*. Annal. d. scienc. nat. 1845.
  - 11) Leuckart und Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seethiere: *Amphiox. lanc.* Müller's Archiv 1858.
  - 12) Marcusen, Sur l'anatomie et l'histologie du *Branchiostoma lubricum*. Compt. rend. des séances de l'Académie des Sc. 1864.

ästeln (Fig. 25b). Im ersteren Falle verlaufen die meist starken, einfachen Fortsätze benachbarter Epithelzellen in der Regel bündelweise zur Peripherie und fahren hier in kürzerer oder weiterer Entfernung von ihrer Insertion pinselförmig auseinander; besonders auf Längsschnitten heben sie sich gegen die Nervenfasern, welche, wie ich vorgreifend bemerke, stets längs verlaufen, scharf ab und erscheinen hier oft quergetroffen als Häufchen starker Körner (Fig. 25b). Im zweiten Falle bilden die sich einfach oder vielfach theilenden Fortsätze der Epithelzellen ein aus feinen Fasern bestehendes Netzwerk, welches den ganzen Raum zwischen Centralkanal und Rückenmarkscheide umfasst und die nervösen Elemente ein- und von einander abschliesst (Fig. 25b, c). Oft tritt die Theilung des Fortsatzes sofort beim Abgange von der Zelle ein, so dass dann die Kegelspitze in zwei, drei oder noch mehr feine Fäserchen ausläuft. Nicht selten sieht man auch das basale Ende der Epithelzelle in meist seitlich abgehende Fäden ausgezogen, welche in der Umrandung des Centralkanals hinziehen und wahrscheinlich ebenfalls unter einander in Verbindung treten (Fig. 25b). An derartig gebauten, an verschiedenen Ecken sich ästig auflösenden Epithelzellen erhält sich öfter nur ein geringer Rest des Protoplasmas in der Umgebung des Kernes. Bei wieder anderen Zellen geht der faserige Zerfall noch weiter, so dass nur der Kern übrig bleibt, von welchem dann nach verschiedenen Richtungen Fasern abgehen (Fig. 25a). Solchen den feinen Fasern eingelagerten Kernen, welche ich fernerhin kurz als Stützfaserkerne bezeichnen werde, begegnet man nicht nur in der Höhe der Kerne der kegelförmigen Zellen, sondern überall unregelmässig zerstreut in der Epithelschicht. Ausserhalb der letzteren, in dem die Nervenfasern umhüllenden feinen Netzwerk der Stütsubstanz, fehlen sie ganz. In Begleitung der starken, ungetheilten, bündelweise quer die Nervenfaserschicht durchsetzenden Fortsätze der kegelförmigen Epithelzellen treten bisweilen Kerne auf (Fig. 25b in der oberen Hälfte von IV.). Diese sind aber wahrscheinlich nervöser Natur und den später (cf. unten S. 195) zu besprechenden Nervenkerne identisch.

Bisweilen trifft man auf Schnitten, namentlich deutlich bei denjenigen Exemplaren, bei welchen der Centralkanal in seiner ganzen Höhe einen gleichbreiten Spalt darstellt (cf. oben den morphologischen Theil), spindelförmige Epithelzellen (Fig. 22), deren einer Fortsatz zur Peripherie gerichtet ist, während der andere quer den weiten Centralkanal durchsetzt und auf die andere Seite hinübertritt. Auf solchen Präparaten beobachtete ich öfter auch Epithelzellen, welche die Form von Kegeln hatten, aber umgekehrt wie die übrigen Epithelzellen lagen, d. h. deren einziger aus der Spitze hervortretender Fortsatz in den Centralkanal hineinlief (Fig. 22).

Die eben beschriebenen Epithelelemente finden sich nicht gleichmässig vertheilt in der ganzen Höhe des Centralkanals. In der oberen (dorsalen) Hälfte derselben (Fig. 25a, Fig. 31) finden sich nur wenige kegelförmige Epithelzellen, meist sind dieselben in der oben angegebenen Weise in Fasern zerfallen, denen in verschiedener Höhe des Epithels die meist jedes Protoplasma-

besatzes entbehrenden Kerne anliegen; in der unteren Hälfte nehmen dagegen die typischen Epithelzellen nach der ventralen Seite hin an Zahl stetig zu, im unteren Drittel der Höhe, (d. h. also in der Umrandung des ventralen cylinderförmig erweiterten Abschnittes und eine kurze Strecke über demselben) (Fig. 25b, Fig. 31), trifft man dieselben stets dicht gedrängt in einfacher Lage nebeneinander, die Stützfaserkerne dagegen nur selten.

Eine andere Substanz als das eben geschilderte Stützgewebe ektodermales Ursprunges existirt neben den gleich zu beschreibenden Nerven-elementen im Centralnervensystem nicht.

Meine Auffassung des Centralkanals weicht von derjenigen der Autoren wesentlich ab.

Owsjannikow bezeichnet den Centralkanal als Cylinder und versteht darunter die centrale Erweiterung desselben; den grösseren dorsalen Theil, in welchem die Ränder des Centralkanals meist dicht aneinander treten, vergleicht er der *fissura posterior* der höheren Wirbelthiere: „Ebensowenig stimmt unsere Beobachtung, was die Form des Kanales anbelangt, mit der Meinung der beiden berühmten Naturforscher J. Müller und Quatrefages überein. Sie beschreiben den Rückenmarkskanal als eng zusammengedrückt. Ich habe denselben auf gut gelungenen Schnitten fast rund gefunden. Freilich sah es auf einigen anderen Schnitten so aus, als ob derselbe nach oben sich öffne und die Form einer langen, mehr oder weniger breiten Spalte habe. Im natürlichen Zustande ist der Kanal nicht offen, die Ränder der beiden oberen Rückenmarkshälften liegen ganz dicht aneinander. Dieses gibt uns Veranlassung, die Spalte mit der *fissura posterior* des Rückenmarkes anderer Thiere zu vergleichen. Der wesentliche Unterschied, der dabei existirt, ist nämlich der, dass die Wände der Fissur beim *Amphioxus* mit Epithelialzellen ausgelegt sind.“ Die Wände des cylindrischen Centralkanals sind nach ihm mit schmalen und zarten Cylinderzellen ausgelegt, deren dünneres inneres Ende in einen langen Faden ausläuft, der sich in der Grundsubstanz des Centralnervensystems verliert.

Auch Stieda bezeichnet nur den centralen im Querschnitt runden Theil als Centralkanal, den darüber gelegenen Abschnitt fasst er aber wesentlich anders, aber richtiger als Owsjannikow auf, indem er folgende mit meinen Beobachtungen fast übereinstimmende Beschreibung von ihm giebt: „Besonders bemerkenswerth ist nun, dass in dem Zwischenraum zwischen dem Centralkanal und der oberen Fläche des Rückenmarkes sich zwei Reihen von Zellen finden, welche genau den Epithelialzellen des Centralkanals gleichen. Sie liegen so, dass in jeder Reihe die einzelnen Zellen ihre Basis zur Medianebene, das zugespitzte Ende zur Seitenfläche gewandt haben. Mitunter hängt die Reihe der Zellen so mit den Epithelialzellen des Centralkanals zusammen, dass alle Zellen wie etwas Zusammengehöriges erscheinen, ja dass es den Eindruck macht, als sei der zwischen den beiden Zellenreihen befind-

liche Raum nur eine Fortsetzung des unter ihm liegenden Centralkanales . . . . Allein ich kann hiermit (mit der Auffassung von Owsjanikow) nicht übereinstimmen und muss mich entschieden gegen die Deutung jener Epithelzellenreihe als hintere (obere) Fissur erklären. Ich finde nämlich auf Querschnitten in der oberen Peripherie stets eine ganz deutliche Vereinigung beider Rückenmarkshälften, so dass jene Epithellage immer innerhalb der Substanz des Rückenmarkes liegt. Die Existenz einer Fissur muss ich demnach in Abrede stellen. Ich deute mir den Befund in anderer Weise: Sobald beim Embryo des *Amphioxus* die beiden Hälften des Rückenmarkes sich geschlossen haben, hat der embryonale Centralkanal die Form eines mit Epithelzellen ausgekleideten Längsspaltcs. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung obliterirt nun der obere Abschnitt des spaltförmigen Kanales sowohl durch Hineinwucherung der bindegewebigen Grundsubstanz als auch durch Hintüberwachsen der Fortsätze der Nervenzellen von einer Seite zur anderen, während die ursprünglichen Epithelzellen als solche sich erhalten. Der unterste Abschnitt, der Grund des spaltförmigen Kanales, bleibt allein offen, und das ist der spätere Centralkanal des ausgebildeten Rückenmarkes“. Wie Stieda richtig betont, ist der Centralkanal, wenn er auch stellenweise sehr hoch emporreicht, doch überall auch dorsal von dem Epithel überzogen und von der Rückenmarksheide stets, wenn auch oft nur durch eine minimal dünne Nervenfaserschicht, getrennt. Wenn ich nun auch die Beobachtungen Stiedas grösstentheils bestätigen kann, so theile ich seine Auffassung doch nicht ganz. Denn ich halte es für nicht gerechtfertigt, den dorsalen Abschnitt des Centralkanales, welcher continuirlich in den unteren übergeht, oft dieselbe Weite wie dieser zeigt und im Wesentlichen von derselben Epithellage bekleidet ist, nur deshalb nicht als Centralkanal zu bezeichnen, weil er von Fortsätzen der Ganglienzellen und Epithelzellen durchzogen wird, zumal diese im Rückenmark durchaus nicht so zahlreich vorkommen, wie Stieda anzunehmen scheint, sondern nur im hinteren Abschnitt des Hirns sehr ausgebildet sind. Auch die verschiedene Form des Epithels berechtigt nicht zur Trennung des dorsalen und ventralen Theiles, da an der oberen (dorsalen) Hälfte stets auch kegelförmige Epithelzellen neben den Stützfaserkernen vorkommen, und letztere nach unten (ventral) zu ganz allmählich in die typische Epithellage übergehen.

Der Grund, warum bei einigen Exemplaren der Centralkanal in seiner ganzen Höhe die gleiche Weite zeigt, während bei der Mehrzahl der Thiere seine Ränder dorsal dicht aneinander treten, ist mir übrigens vollständig unklar, da einerseits jene Exemplare nicht merklich kleiner als die anderen, also jedenfalls keine sehr jungen Stadien waren, andererseits vorsichtig behandelt wurden und die Gewebe gut conservirt zeigten, so dass also auch die Annahme, es sei die dorsale Erwei-



terung des Centralkanales durch die Behandlungsweise hervorgerufen worden, ausgeschlossen scheint.

Rohon schliesst sich der Stieda'schen Auffassung des Centralkanales vollständig an, nur mit dem Unterschiede, dass er in der Umrandung des dorsalen Centralkanalabschnittes, welcher auch nach ihm „von einer zarten, von zahlreichen, quer hin und her verlaufenden Nervenzellfortsätzen durchbrochenen Bindesubstanz erfüllt wird“, die Epithelzellen leugnet und die von Stieda als solche bezeichneten Gebilde ausschliesslich für Ganglienzellen hält. Von den den ventralen, cylinderförmigen Centralkanaltheil auskleidenden Epithelzellen giebt er in Uebereinstimmung mit Owsjannikow und Stieda an, dass sie an der Spitze in einen Fortsatz auslaufen, der tief in die Marksubstanz (d. i. die Nervenfasersparthie) hineinragt und hier frei endigt.

Als Grundsubstanz des Centralnervensystems beschreiben sowohl Owsjannikow als Stieda und Rohon ein faseriges Bindegewebe, welches sie für die innere Fortsetzung der bindegewebigen Rückenmarksscheide ansehen. Der Zusammenhang desselben mit der Epithel Lage ist ihnen entgangen. Stieda und Rohon nehmen ausserdem noch eine feinkörnige, amorphe Masse im Innern des Centralnervensystems an. Stieda schreibt: „Die Betheiligung einer bindegewebigen Grundsubstanz beim Aufbau des Rückenmarkes ist dagegen hier wie bei anderen Wirbelthieren zu constatiren. Zum Theil ist das Bindegewebe faserig, indem von der bindegewebigen Hülle des Rückenmarkes Fortsätze in das Innere des Markes hineintreten; die einzelnen Fortsätze erscheinen als kleine Bündel feiner Fibrillen. . . . Im Innern des Rückenmarkes ist hier ebenso wie sonst eine mehr feinkörnige amorphe Masse zu sehen, welche die Nervenzellen umgiebt; zu dieser amorphen Grundsubstanz mögen die spärlichen, sogenannten freien Kerne gehören, welche hie und da gesehen werden. Es ist meiner Ansicht nach das Rückenmark des Lanzettfisches in Betreff des Bindegewebes mit dem der übrigen Wirbelthiere übereinstimmend beschaffen. Auch nach Rohon ist im Hirn und Rückenmark „die Neuroglia von gleicher Bauart, wie bei den übrigen Vertebraten, und sie besteht demnach aus fein granulirter, in Carminlösungen sich sehr schwach oder gar nicht färbender Substanz, in welcher fein granulirte, sich intensiv färbende und sphärische Kerne, stellenweise dicht und stellenweise weniger dicht, eingestreut sind. Innerhalb der Neuroglia des ganzen Nervensystems befindet sich eine Menge dicht gedrängter und sehr engmaschiger Netze, die unzweifelhaft mit den feinen, elastischen Faser-netzen der höheren Vertebraten identisch sind. . . . Die Neuroglia wird ferner von Bindegewebsfasern in allen möglichen Richtungen durchzogen, welche sich zum Theil zu stärkeren und zum Theil zu schwächeren Bündeln vereinigen“. Auf feinen Längsschnitten überzeugt man sich aber deutlich, dass neben den Nerven-elementen, abgesehen

von den starken, ungetheilten, quer das Centralnervensystem durchziehenden Fortsätzen der Epithelzellen, nur noch das oben (S. 172) beschriebene durch Theilung der Epithelzellfortsätze entstandene Netzwerk feiner Fäserchen besteht, welche oft im Querschnitt getroffen als feine Körnchen erscheinen, und dass dieses Netzwerk im Bereich der Nervenfaserschicht keine Kerne enthält.

Zu ähnlichen Befunden wie ich gelangte dagegen Gierke<sup>1)</sup> über die Stützsubstanz des Centralnervensystems der höheren Wirbelthiere. Seine Resultate fasst er am Ende seiner äusserst sorgfältigen Arbeit in die Worte zusammen: „Die Stützsubstanz des Centralnervensystems darf nicht als Bindegewebe bezeichnet werden, da sie sich embryologisch und histologisch sehr stark von ihm unterscheidet. Sie bildet sich aus dem Ektoderm und zwar aus den gleichen Bildungszellen, aus denen auch die Nervenzellen hervorgehen. Sie besteht aus zwei sehr verschiedenen Elementen, aus der Grundsubstanz und aus den Zellen mit ihren Ausläufern. Die erstere ist homogen, strukturlos und von weicher aber fester Consistenz. Die ihr gewöhnlich zugeschriebenen Einlagerungen, die Molekel, existiren nicht. Ihre Entstehungsart ist noch unbekannt. Vielleicht bildet sie sich an einigen Stellen durch Abscheidung aus den Stützzellen, an anderen durch Umwendung derselben. Die Stützzellen selbst, oder die Neurogliazellen entstehen ursprünglich alle in gleicher Weise aus rundlichen Bildungszellen des Ektoderms. Bei der weiteren Entwicklung nehmen sie sehr verschiedene ihrer Verwendung entsprechende Formen an. Ein Theil von ihnen bildet die weichen und ursprünglich stets Flimmern tragenden Zellen, welche in einfacher Lage die Hirnventrikel und den Centralkanal des Markes auskleiden und welche dieser Verwendung und ihrer Gestalt wegen als Epithelien mit Recht bezeichnet werden. Die Mehrzahl der Stützzellen aber ist bei der Weiterentwicklung einem Verhornungsprocess unterworfen. Das Protoplasma des Zelleibes, die Fortsätze und vielfach, vielleicht immer, die Kerne wandeln sich in eine charakteristische Hornsubstanz, das Neurosteretin, um. . . .“ Ueber diese verhornenden Stützzellen sagt er an einer anderen Stelle<sup>2)</sup>: „Zunächst was ist allen Gliazellen gemeinsam? Am meisten charakteristisch für sie sind jedenfalls die Fortsätze. Ebenso wie im Centralnervensystem keine Nervenzellen ohne Ausläufer vorkommen, so auch sind Zellen der Stützsubstanz ohne solche nicht denkbar. Um eben an der Bildung des Gerüstes für die eingelagerten nervösen Elemente Theil nehmen zu können, müssen die Gliazellen sich mittelst Ausläufer mit andern gleichartigen Elementen verbinden. Ich kann auch auf das Bestimmteste behaupten, dass im Centralnervensystem durchaus keine

1) Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems I. u. II. Theil. Arch. f. mikr. Anat. 1885. 1886.

2) Seite 466 des ersten Theiles.

Gliazellen vorkommen, die ohne Fortsätze sind, und die daher isolirt, ohne Verbindung mit dem allgemeinen Stützgerüst liegen. Hinsichtlich der Anzahl der Fortsätze ist Bestimmtes nicht anzugeben. Meistens besitzen die Zellen sehr viele, doch kommen auch solche mit ganz wenigen vor. Zellen mit einem einzigen Fortsatz sind, wenn sie überhaupt existiren, sehr selten, sie könnten vielleicht ausnahmsweise an der Oberfläche der Hirnrinden vorkommen. Bipolare Stellen kommen in bestimmten Zellen vor, besonders dort, wo lange Fäden nöthig sind. Der Zellleib kann dann hier so sehr in der Bildung der auswachsenden Fortsätze aufgehen, dass er nur noch eine geringe Anschwellung in der Mitte jener ausmacht; ja man findet an jenen Stellen Hornfäden, welche von einem Zellkörper keine Spur mehr an sich haben, aber nachweisbar in der gedachten Weise entstanden sind. Gliazellen mit drei oder sehr wenigen nach verschiedenen Seiten abgehenden Fortsätzen kommen in allen Theilen des Centralorgans vor, doch sind sie viel seltener als die mit vielen Ausläufern versehenen“ etc. Aehnliche Stellen wie diese finden sich namentlich im ersten Theile der Gierke'schen Untersuchungen noch sehr viele, aus denen hervorgeht, dass das Stützgewebe bei den höheren Wirbelthieren dasselbe histologische Verhalten wie bei *Amphioxus* zeigt und bei jenen wie bei diesem die Hauptaufgabe hat, die nervösen Elemente zu stützen, zu schützen und sie „derartig von einander zu trennen und gegeneinander zu isoliren, dass sie nie und nirgends sich berühren und den in ihnen dahinziehenden Nervenströmen eine absolut isolirte Bahn gewähren,“ nur mit dem Unterschiede, dass die eigentlichen Zellkörper resp. die Kerne der Stützsubstanz bei *Amphioxus* auf die Epithellage des Centralkanales beschränkt bleiben, bei den höheren Wirbelthieren dagegen sich über die nervösen Elemente ausbreiten und allenthalben zwischen diesen auftreten. Auch die ungetheilten, dickeren, langen Fortsätze vieler Epithelzellen von *Amphioxus* finden ihr Analogon bei den von Gierke untersuchten höheren Wirbelthieren.

Wie nahe sich bei *Amphioxus* Epithelzellen und Ganglienzellen genetisch stehen, beweist auch die weiter unten (S. 180) näher zu besprechende Thatsache, dass sich zwischen den ausgeprägten Ganglienzellen und den typischen Epithelzellen Uebergangsformen finden, die ebensowohl als Nerven- wie als Stützzellen gedeutet werden können.

Eine Verhornung der Stützelemente, wie sie nach Gierke bei den höheren Wirbelthieren eintritt, habe ich bei *Amphioxus* ebensowenig wie die von diesem Autor constatirte homogene, strukturlose Stützsubstanz nachweisen können. Die Stützfasern verhalten sich histologisch den feinen Nervenfasern vollständig gleich und lassen diesen gegenüber nach Färbemittel durchaus keinen Unterschied erkennen, eine Beobachtung, die schon Rohon hervorhebt. Ich komme später (S. 179) auf diesen Punkt noch einmal zurück.

## II. Die nervösen Elemente.

### 1. Das Rückenmark.

(Fig. 25 a, b, c. Fig. 31. Fig. 27 a, b.)

Die **Nervenfasern** *nf*, welche den bei weitem grössten Theil des Rückenmarkes ausmachen und peripher einen Ring um die dem Epithel des Centralkanales anliegenden Ganglienzellen bilden, sind marklos und Cylinder von sehr verschiedener Stärke (Fig. 31a, b. Fig. 25b, c.). Die meisten sind sehr dünn und von nur feinpunktförmigem Querschnitt. Solche Nervenfasern bilden ziemlich dicht neben einander gelagert fast ausschliesslich den dorsalen Abschnitt des Rückenmarkes (Fig. 31a). Die ventrale Hälfte des Rückenmarkes besteht dagegen zum grösseren Theil aus stärkeren, weiter aus einander liegenden Nervenfasern, unter welchen sich einige durch ganz bedeutende Dicke auszeichnen. Diese letzteren (*v—h*, *h—v*, *nfx*, *a* in Fig. 31a) durchziehen das Rückenmark in seiner ganzen Länge und bewahren dabei überall dieselbe Lage; ich werde sie fernerhin stets als kolossale Nervenfasern bezeichnen. Die stärkste von ihnen ist eine unpaare *a* (Fig. 31a), welche ventral von dem Centralkanal verläuft. Die übrigen sind paarweise vorhanden und zerfallen in drei Gruppen: die erste Gruppe *v—h* (Fig. 31a) findet sich lateral etwa an der Grenze der unteren und oberen Hälfte des Rückenmarkes, sie besteht auf der linken Seite aus fünf, auf der rechten aus sechs Fasern, von denen zwei etwas schwächer sind, während die übrigen drei resp. vier der unpaaren *a* an Dicke wenig nachstehen; die zweite Gruppe *h—v* (Fig. 31a) liegt links und rechts von dem cylinderförmig erweiterten ventralen Abschnitte des Centralkanales dicht neben demselben und enthält etwa 13—14 Fasern, unter welchen 7—8 wieder durch bedeutendere Stärke hervorragen und der unpaaren ziemlich gleichkommen; die dritte Gruppe *nfx*, welche ungefähr 5—6 Fasern aufweist, verläuft auf der ventralen Seite lateral. Von den kolossalen Nervenfasern finden sich in der Dicke alle Uebergänge bis zu den feinsten. Ob die mittelstarken Nervenfasern, welche neben den kolossalen in der ventralen Rückenmarkshälfte in reichlicher Anzahl auftreten, ebenfalls eine ständige Lage haben, und wie lang sie sind, habe ich wegen ihres zu geringen Durchmessers nicht entscheiden können.

Die Nervenfasern zeigen sowohl nach Alkohol- als Sublimat- und Osmiumsäurehärtung auf Längs- und Querschnitten gewöhnlich ein vollständig homogenes Aussehen und färben sich durch die alkoholische Karminlösung sehr dunkel (Fig. 31a, b, Fig. 25b, c). An einem mit Alkohol conservirten Exemplar erschienen aber einige der kolossalen Nervenfasern, so besonders die ventrale unpaare *a* (Fig. 35) und die dicken lateralen, auf Querschnitten deutlich fein granulirt und im Schrägschnitt in zarte Fibrillen zerspalten. Von den lateralen zeigte hier öfter eine und dieselbe Nervenfasern auf ihrer einen Seite eine ausgeprägt fibrilläre, auf ihrer anderen Seite dagegen eine durchaus homogene Struktur, welche letztere in der Mitte der Nervenfasern allmählich in erstere überging. Das Grundelement der Nervenfasern scheint also die Fibrille von unmessbarer Feinheit und das homogene Aussehen der

Nervenfasern nur durch Zusammenbacken der Fibrillen in Folge der Behandlung hervorgerufen zu sein. Merkwürdig bleibt aber die Thatsache, dass bei den vorsichtig mit Sublimat und Osmiumsäure behandelten Thieren und bei der Mehrzahl der mit Alkohol gehärteten Exemplare keine der kolossalen Nervenfasern, obwohl stets nur sehr sorgfältig vorbereitete Präparate geschnitten wurden, auch nur eine Spur eines fibrillären Zerfalles aufwies.

Die Nervenfasern liegen eingebettet in das feine Maschenwerk der Stützelemente stf (cf. oben S. 172), welche sich auf Längsschnitten (Fig. 25b, c) theils als kurze, nach allen Richtungen ziehende Fäserchen, theils als feine Körnchen scharf gegen die längs verlaufenden Nervenfasern abheben, während sie auf Querschnitten (Fig. 31a) nur theilweise deutlich hervortreten, da die quergetroffenen Stützfäserchen von den hier ebenfalls als feine Körnchen erscheinenden zarten Nervenfasern bei der grossen histologischen Aehnlichkeit beider Elemente (cf. S. 177 unten) nicht zu unterscheiden sind.

Auf sehr feinen Längsschnitten ( $\frac{1}{500}$  mm) erkennt man (Fig. 25b, c), dass die Nervenfasern meist in ziemlich weiten Abständen von einander verlaufen. Die den Zwischenraum ausfüllenden nach allen Richtungen ziehenden Stützfäserchen treten an die feineren und mittelstarken Nervenfasern oft so dicht heran, dass sie wie seitliche Fortsätze derselben erscheinen. Anfangs glaubte ich daher auch diese zarten Stützfäserchen für ein die längs verlaufenden Nervenfasern verbindendes Netzwerk nervöser Natur ansprechen zu müssen. Bei genauerer Untersuchung überzeugte ich mich aber an feinen Längsschnitten aufs deutlichste, dass das zwischen den Nervenfasern ausgebreitete Netzwerk in direktem Zusammenhange mit den sich theilenden Fortsätzen der Epithelzellen des Centralkanales steht. Da ferner die kolossalen Nervenfasern einerseits, wie auf Querschnittsserien mit Sicherheit zu verfolgen ist, nur in grösseren Zwischenräumen seitliche Aeste und zwar stets von ziemlich starkem Kaliber abgeben, und andererseits, besonders auf Längsschnitten, zweifelsohne erkennen lassen, dass die feinen Stützfäsern niemals mit ihnen in Verbindung stehen, sondern nur oft nahe an sie herankommen, so wird es schon aus diesen Gründen wahrscheinlich, dass auch von den dünneren Nervenfasern, bei denen die Beobachtung sehr erschwert wird, nur spärliche Seitenzweige abgehen, und dass die unzähligen an sie herantretenden feinen Fäserchen des Netzwerkes bei weitem zum grössten Theil ausser jedem inneren Zusammenhange mit ihnen stehen, nur Stützelemente sind.

Sehr oft kommen bei den Nervenfasern Zweitheilungen vor. Ob durch diese Anastomosen zwischen den verschiedenen Nervenfasern entstehen, habe ich niemals entscheiden können.

Gleich den Nervenfasern variiren auch die **Ganglienzellen** sehr bedeutend in der Grösse; man kann sie darnach ebenfalls in drei Gruppen, in kleine, mittelgrosse und sehr grosse oder kolossale Ganglienzellen zerlegen, die aber wieder durch alle Uebergänge mit einander verbunden sind. Die kleinen Ganglienzellen der ersten Gruppe (Fig. 25a, b, Fig. 31, Fig. 24) sind nur wenig grösser als die Epithelzellen des Centralkanales, von denen

sie sich namentlich durch den etwas grösseren und helleren fein granulirten Kern unterscheiden (Fig. 25b, Fig. 24). Bei ihnen überwiegen die unipolaren und bipolaren Zellformen. Die unipolaren liegen meist mit den Epithelzellen in einer Reihe, ihr dickes Ende gleich diesen dem Centralkanal zugewendet. Sie zeigen öfter die grösste Aehnlichkeit mit den Epithelzellen, so dass bisweilen in dem einzelnen Falle die Entscheidung schwer fällt, mit welchen von beiden Elementen man es zu thun hat. Nur seltener rücken die unipolaren Ganglienzellen aus der Epithelschicht heraus. Fast immer ist dies dagegen bei den bipolaren der Fall. Diese liegen theils allenthalben regellos zerstreut in der Epithelschicht (Fig. 25b), theils, wie namentlich deutlich bei den Exemplaren mit auch dorsal erweitertem Centralkanal (cf. oben S. 174) zu beobachten ist, quer oder schräg durch den Centralkanal, so dass der eine Fortsatz auf der linken, der andere auf der rechten Seite des Rückenmarkes verläuft. Multipolare Formen sind unter den kleinsten Ganglienzellen spärlicher, aber doch vorhanden.

Die mittelgrossen Ganglienzellen der zweiten Gruppe (Fig. 25a, b) zeigen entweder wie die kleinen einen fein granulirten Kern, oder ein einziges grosses Kernkörperchen im sonst hellen Kern. Letztere Kernform tritt um so deutlicher und ausgeprägter hervor, je dunkler das Aussehen der Zelle ist. Auch bei den mittelgrossen Ganglienzellen kommen uni-, bi- und multipolare Formen vor; die bipolaren Ganglienzellen finden sich namentlich häufig in halber Höhe des Centralkanales zu beiden Seiten desselben in einer Längsreihe hinter einander liegend und stehen möglicherweise zum Theil durch ihre Fortsätze mit einander in Verbindung (Fig. 25a).

Die grössten Ganglienzellen, welche ich im Folgenden als **kolossale Ganglienzellen** bezeichnen will, sind nur multipolar. Sie finden sich stets an der Grenze des oberen (dorsalen) und mittleren Drittels des Centralkanales, quer durch denselben gelagert, so dass ihre Fortsätze theils in die linke, theils in die rechte Rückenmarkshälfte hineinstrahlen (Fig. 1—10, Fig. 12, Fig. 13 F, Fig. 14 G, Fig. 16 P, Fig. 17 O, Fig. 24 A). Sie liegen in bestimmten Entfernungen auseinander, die einen am Vorderende, die anderen am hinteren Ende des Centralnervensystems. Ihre Anzahl ist nur eine verhältnissmässig geringe und infolge ihrer Grösse bestimmbar. Aus ihnen entspringen die oben als kolossale bezeichneten, im Rückenmark stets die gleiche Lage bewahrenden Nervenfasern, und zwar die unpaare *a* und die seitlich an der Grenze der oberen und unteren Rückenmarkshälfte hinziehenden *v—h* (Fig. 31a) aus den im Kopftheil gelegenen Ganglienzellen, die ventral neben dem Centralkanal befindlichen *h—v* (Fig. 31a) dagegen aus den im Schwanztheil auftretenden Ganglienzellen. Die kolossalen Nervenfasern zerfallen also in von vorn nach hinten und in von hinten nach vorn ziehende (Fig. 27a, b).

Die Fortsätze dieser kolossalen multipolaren Ganglienzellen sind doppelter Art; die einen gehen bald nach ihrem Abgange in feine Nervenfasern über (Fig. 1—12, Fig. 13, 14), die anderen, welche von jeder Ganglienzelle in der Einzahl abtreten und die übrigen Fortsätze derselben an

Stärke weit übertreffen, durchziehen dagegen in der Form der beschriebenen kolossalen Nervenfasern, ohne schmaler zu werden, die ganze Länge des Rückenmarkes.

Die vorderste Ganglienzelle A (Fig. 1—12, Fig. 24, Fig. 27a) ist zugleich die grösste und die Ursprungsstätte der medianen kolossalen Nervenfasern a, welche ihrerseits, wie erwähnt, ebenfalls die übrigen kolossalen Nervenfasern an Stärke überragt. Sie (A) liegt (Fig. 27a) dicht hinter der Abgangsstelle des sechsten linken sensiblen Nerven, (welcher in einiger Entfernung vor dem sechsten rechten sensiblen Nerven vom Rückenmark abtritt, cf. den morphologischen Theil) und entsendet 8 Fortsätze, 5 rechts, 3 links, von welchen die vordersten 6 paarweise ziemlich je in derselben Querschnittsebene die Ganglienzelle verlassen (Fig. 1—12). Vom Vorderrande der Zelle verlaufen nach vorn und aussen fast genau symmetrisch links und rechts je ein dicker langer Fortsatz b, b', dicht hinter diesen treten seitlich zwei schwächere Fortsätze ab c, d, von welchen der rechte etwas länger ist und gleichfalls eine Strecke nach vorn zieht, das dritte Paar e, f besteht wiederum aus zwei dünnen Fortsätzen, von welchen der rechte ventral, der linke dorsal verläuft (Fig. 6), der siebente Fortsatz g ist ebenfalls ein schwacher aber etwas längerer und geht in etwas dorsaler Richtung nach hinten. Diese sieben Fortsätze werden sämmtlich allmählich dünner, so dass sie sich nach kurzem Verlauf unter den übrigen Nervenfasern nicht mehr verfolgen lassen. Da die beiden vorderen Zellausläufer b, b', bald nach ihrem Abtritt je einen starken Seitenast abgeben (Fig. 3 und 12) und dadurch wesentlich schwächer werden, so scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass das allmähliche Dünnerwerden der eben beschriebenen sieben Ganglienzellfortsätze namentlich durch seitlich abtretende Aeste hervorgerufen wird, welche aber infolge der nur geringen Stärke der meisten Zellausläufer nur schwer zu beobachten sind.

Anders verhält sich der achte bei weitem stärkste Fortsatz a (Fig. 7—12), welcher am Hinterrande der Zelle rechts nach hinten abgeht. Er wendet sich, stets in der Nähe des Centralkanales sich haltend, allmählich nach der ventralen Seite, bis er etwa an der Abgangsstelle des siebenten linken sensiblen Nerven (Fig. 27a) in der Medianlinie angelangt ist, wo er dann dicht unter dem Centralkanal ohne seinen Durchmesser zu verringern als kolossale Nervenfasern a bis ans Schwanzende verläuft (Fig. 11—17, Fig. 27a, b). Bald nach seinem Abgange von der Ganglienzelle entsendet er dorsal einen nicht unbedeutenden Seitenast a' (Fig. 9, 10, 12), welcher nach kurzem Verlauf nach hinten gleich den sieben schwachen Fortsätzen der Ganglienzelle der weiteren Beobachtung sich entzieht.

Die zweite kolossale multipolare Ganglienzelle B (Fig. 27a) tritt bald nach dem Abgange des sechsten rechten sensiblen Nerven auf. Ihr kolossaler Fortsatz b geht nach der entgegengesetzten Seite wie a, also nach links ab und nähert sich bei seinem Verlauf nach hinten, genau wie a, nach und nach der ventralen Seite (= f und g in Fig. 13, 14, 15). Hier bleibt

er aber nicht, sondern er zieht unterhalb a auf die andere Seite hinüber und steigt hier nach aussen sich wendend wieder allmählich die halbe Höhe des Rückenmarks empor, um dann lateral als kolossale Nervenfasern b nach hinten zu verlaufen (= f und g in Fig. 15). Ehe er noch diese seine definitive Lage erreicht, in kurzer Entfernung hinter dem siebenten linken sensiblen Nerven, erscheint die dritte kolossale Ganglienzelle C, deren kolossaler Fortsatz c (wie a) wieder nach der rechten Seite entsendet wird (Fig. 27a). Nachdem c sich hier mit dem aufsteigenden b gekreuzt hat (= f und g in Fig. 14), tritt er genau in derselben Weise wie b auf die entgegengesetzte (linke) Seite hinüber und zieht hier, in derselben Höhe wie b rechts, nach dem Hinterende. Aufsteigend auf der linken Seite kreuzt sich c wieder mit dem kolossalen Fortsatz d der vierten kolossalen Ganglienzelle D, welche kurz vor dem abgehenden siebenten rechten sensiblen Nerven gelegen ist (Fig. 27a) und ihren Fortsatz d zuerst wieder auf die linke Seite und von dieser dann in der wiederholt geschilderten Weise auf die rechte sendet, auf welcher er neben b nach hinten zieht. Auf genau dieselbe Art entstehen die übrigen von vorn nach hinten gehenden kolossalen Nervenfasern (e—l in Fig. 27a, v—h in Fig. 31a) aus den kolossalen, multipolaren Ganglienzellen E—L (Fig. 27a). Die fünfte Ganglienzelle E findet sich in der Gegend des achten linken sensiblen Nerven, die sechste Ganglienzelle F kurz vor dem achten rechten sensiblen Nerven, die siebente G beim neunten linken, die achte H beim neunten rechten Nerven, die neunte I beim zehnten linken Nerven, die zehnte J dicht hinter dem rechten zehnten Nerven, die elfte K beim elften linken Nerven und die zwölfte und letzte L in der Gegend des rechten elften Nerven. Die kolossalen Ganglienzellen treten also ziemlich gleichzeitig mit dem Abgange des sechsten bis elften sensiblen Nervenpaares auf und zwar jede stets ehe noch der Fortsatz der vorhergehenden Zelle seine definitive Lage erlangt hat, so dass sich also immer der aufsteigende Fortsatz der vorhergehenden Ganglienzelle mit dem absteigenden Fortsatz der folgenden Ganglienzelle kreuzen. Die grössten Ganglienzellen nächst A sind F und G, sie stehen A nur wenig nach, nach hinten zu werden die Ganglienzellen H—L stetig etwas kleiner, noch kleiner als die letzte Ganglienzelle L sind aber die Ganglienzellen B—E, welche etwa den grössten der von mir als mittelgross bezeichneten Ganglienzellen gleichkommen.

Im Verhältniss zur Grösse der Ganglienzellen steht die Stärke des kolossalen Fortsatzes, die nächst a mächtigsten Nervenfasern entstehen aus F—J, die schwächsten aus B—E.

Auch die Zahl der Fortsätze scheint mit der Grösse der kolossalen Ganglienzellen abzunehmen. Die Zahl acht, welche ich bei A beobachtete, wird von keiner der folgenden Ganglienzellen erreicht, am meisten zählte ich bei der nächst A grössten F, nämlich ausser dem kolossalen Fortsatz f noch sechs andere (Fig. 13), 4 rechts, 2 links, welche alle verhältnissmässig nur schwach waren, bald dünner wurden und sich gleich den sieben Fortsätzen der Ganglienzelle A nach kurzem Verlauf nicht mehr unter den



anderen Nervenfasern verfolgen liessen. Bei den übrigen Ganglienzellen G—L und B—E beträgt die Zahl der Fortsätze incl. des kolossalen Fortsatzes nie mehr als 4—5.

Von den am Schwanzende des Rückenmarkes befindlichen Ganglienzellen M—Z (Fig. 27 a), aus denen die nach vorn ziehenden kolossalen Nervenfasern m—z (=h—v in Fig. 31 a) ihren Ursprung nehmen, folgen stets je zwei dichter auf einander und sind von dem nächsten Paare durch mehrere Segmente getrennt (Fig. 27 a). Die erste (von hinten nach vorn gerechnet) Z liegt zwischen den Abgangstellen des 61. rechten und 61. linken sensiblen Nerven, die zweite Y zwischen dem 61. linken und 60. rechten sensiblen Nerven; das nächste Zellenpaar X und W folgt erst drei Segmente weiter vorn, nämlich resp. zwischen dem 58. rechten und 58. linken, und zwischen dem 58. linken und 57. rechten sensiblen Nerven; wiederum drei Segmente entfernt findet sich das dritte Paar: V zwischen dem 55. rechten und 55. linken, und U zwischen dem 55. linken und 54. rechten Nerven; abermals drei Segmente nach vorn trifft man genau in demselben Verhältniss zum 52. und 51. Nerven das Ganglienzellenpaar T und S. Bei den übrigen Ganglienzellen R—M ändert sich etwas das Verhältniss zu den abgehenden sensiblen Nerven. Die erste Ganglienzelle des fünften Paares R<sup>1)</sup> liegt zwar noch drei Segmente weiter vorn als die entsprechende T des vorhergehenden Paares, nämlich zwischen dem 49. rechten und 49. linken Nerven, ihre Partnerin Q folgt ihr aber erst zwischen dem 48. linken und 47. rechten Nerven, sie liegt also vier Segmente von der correspondirenden S. entfernt. Ein gleicher Raum von vier Segmenten trennt das sechste Paar vom fünften und siebenten, d. h. Ganglienzelle P tritt erst zwischen dem 45. rechten und 45. linken Nerven, O zwischen dem 44. linken und 43. rechten Nerven, N zwischen dem 41. rechten und 41. linken und M schliesslich zwischen dem 40. linken und 39. rechten Nerven auf.

Aus diesen kolossalen Ganglienzellen Z—M entstehen die nach vorn laufenden kolossalen z—m in genau derselben Weise wie die von vorn nach hinten gehenden b—l aus den Ganglienzellen B—L, d. h. ihre kolossalen Fortsätze, von welchen jede Ganglienzelle wieder nur je einen entsendet, nähern sich bei ihrem Verlauf nach vorn (Fig. 16, 17 p und o) wieder der Bauchseite und biegen hier unter dem Centralkanal resp. unter der kolossalen Nervenfasern a auf die entgegengesetzte Rückenmarkshälfte um, wo sie aber nicht dorsal emporsteigen, wie die von vorn nach hinten ziehenden, sondern ventral neben dem Centralkanal als kolossale Nervenfasern z—m (=h—v in Fig. 16, 17, 31 a) nach vorn ziehen. Der Fortsatz z der hintersten Ganglienzelle Z tritt von der linken Seite auf die rechte hinüber (Fig. 27 a), derjenige der fol-

1) In der vorläufigen Mittheilung (Zool. Anzeiger No. 276 9. April 1888) ist bei der gedrängten Darstellung dieser Verhältnisse die Lage des fünften Ganglienzellenpaares R und Q nicht ganz genau angegeben.

genden Ganglienzelle Y von der rechten auf die linke, X wieder von der linken auf die rechte, W von der rechten nach der linken Seite u. s. w., bis auf jeder Seite 7 solcher kolossaler Nervenfasern nach vorn verlaufen.

Auch diese Ganglienzellen Z—M variiren sehr in der Grösse, sie sind durchschnittlich kleiner als die vorderen A—L, die kleinsten sind die hintersten.

Die Fortsätze der zweiten Art sind bei den Ganglienzellen Z—M sehr zart und lassen sich auf Schnitten bei den meisten nur schwer beobachten. Doch scheint die Zahl noch geringer zu sein als bei den kleinsten der vorderen Ganglienzellen B, C, D, E und höchstens 2—3 zu betragen.

Ich bemerkte oben (S. 178), dass neben den eben beschriebenen 7 stärkeren kolossalen Nervenfasern links und rechts vom ventralen Ende des Centralkanales (Fig. 31a) noch etwa 5—6 schwächere in ständiger Lage zu beobachten sind. Diese entstehen wahrscheinlich in derselben Weise wie z—m. Denn ich sah am Hinterende des Rückenmarkes ausser den beschriebenen 7 Ganglienzellpaaren noch etwa zehn kleinere, gleichfalls durch den Centralkanal gelagerte multipolare Ganglienzellen, deren Fortsätze aber wegen zu geringer Stärke unter den übrigen Nervenfasern auf Schnittserien nicht zu verfolgen waren.

Aus welchen Ganglienzellen die ebenfalls oben erwähnte dritte Gruppe der kolossalen Nervenfasern nfx (Fig. 31a), welche auf der Bauchseite lateral ziehen und schwächer als die übrigen sind, stammen, habe ich nicht ermitteln können.

In der mittleren Körpergegend, zwischen dem Abgange des 12. und 38. sensiblen Nervenpaares, sah ich keine quer durch den Centralkanal liegende Ganglienzellen von dem Typus der kolossalen multipolaren A—Z.

Die kolossalen Nervenfasern werden an den beiden Enden des Rückenmarkes, die nach hinten ziehenden im Schwanz, die entgegengesetzt verlaufenden im Kopftheil, allmählich immer schwächer, bis sie sich unter den übrigen Nervenfasern nicht mehr verfolgen lassen. Wie weit sie reichen, ist daher mit Sicherheit nicht anzugeben. Die mediane Nervenfasern a scheint noch in der Gegend der Ganglienzellen X und W vorhanden zu sein, sicher gilt dies von der Mehrzahl der paarigen nach hinten gehenden Nervenfasern b—l (=v—h in Fig. 16 u. 17); ob die eher entstehenden auch eher aufhören, habe ich nicht entscheiden können. Die nach vorn verlaufenden Nervenfasern z—m verschwinden, die eine nach der anderen, in der Gegend des 8.—5. sensiblen Nervenpaares (Fig. 1—11 h—v).

Die feineren Fortsätze der kleineren und mittelgrossen Ganglienzellen biegen meist bald nach ihrem Abgange von der Zelle in die Längsrichtung um und sind dann unter den übrigen Nervenfasern, wie bereits oben hervorgehoben wurde, nicht mehr zu unterscheiden.

Im äussersten Schwanzende treten in gewissen Entfernungen von einander der Epithellage aussen anliegend, bisweilen paarweise links und rechts, grosse, auf Querschnitten rundlich erscheinende Ganglienzellen auf, deren Fortsätze

mir aber nie zur Beobachtung gekommen sind (Fig. 19). Welche Bedeutung sie haben, ist mir daher unklar.

Owsjannikow, Stieda und Rohon beschreiben übereinstimmend die äussere Parthie des Rückenmarkes richtig aus sehr verschieden starken längs verlaufenden **Nervenfasern** zusammengesetzt. Owsjannikow erkannte auch schon ziemlich genau die kolossalen Nervenfasern und ihre constante Lage im Rückenmark: „Die dicksten Fasern, 5—8 an der Zahl, liegen jederseits nach aussen und unten von dem Centralkanal.“ Sie entsprechen den von hinten nach vorn ziehenden z—m. „Ausserdem,“ fährt Owsjannikow fort, „finden wir noch jederseits zwei kleine Gruppen von diesen Fasern, eine an der äusseren oberen, die andre an der äusseren unteren Fläche.“ Unter der ersten Gruppe sind die nach hinten ziehenden Nervenfasern b—l gemeint; welche Fasern die zweite Gruppe repräsentiren, ist aus dem abgebildeten Querschnitt nicht klar ersichtlich. Die mediane Nervenfaser hält er für ein Blutgefäss, die er irrthümlicherweise in grosser Menge im Rückenmark annimmt. Die kolossalen Nervenfasern entstehen nach Owsjannikow sämmtlich im Rückenmark durch Zusammenschmelzen von feineren Fasern und endigen vorn in grossen Zellen des verlängerten Markes, auf welche ich später (cf. S. 196) noch genauer zurückkomme.

Stieda leugnet das ständige Vorkommen der kolossalen Nervenfasern: „Es ist mir nicht gelungen, diese regelmässige Anordnung (wie sie Owsjannikow von den kolossalen Nervenfasern angiebt) in jedem Querschnitt wieder zu finden: im allgemeinen finde ich Nervenfasern sehr verschiedenen Kalibers regellos durch einander gemengt; jedoch fallen auf jedem Querschnitt eine oder zwei Nervenfasern durch ihre bedeutende Stärke auf. Es liegen diese Fasern, welche Owsjannikow mit Recht den Müller'schen Fasern im Rückenmark des *Petromyzon* vergleicht, entweder unterhalb des Centralkanales oder an der einen oder andren Seite. Eine so regelmässige Stellung, wie die Manthner'schen Fasern im Rückenmark der Knochenfische haben, zeigt sich niemals.“

Dagegen hat Stieda die Zellen, mit denen die stärksten Fasern zusammentreten, theilweise richtig erkannt: „Ausser diesen (den kleinen und mittelgrossen Ganglienzellen) existirt noch die dritte Kategorie der grössten Zellen; sie sind spindelförmig, drei- oder viereckig. Sie messen etwa 0,0286 mm in der Länge und 0,0143 mm in der Breite; einzelne Spindelzellen sind sogar 0,0572 mm lang. Im Verhältniss zum unbedeutenden Volumen des Rückenmarkes sind die Zellen entschieden kolossal, da sie fast ein Drittel, ja vielleicht die Hälfte des Querdurchmessers des Markes erreichen können. Die grössten Zellen liegen quer im mittleren Abschnitt des Markes, sie sind im hinteren (Schwanz-) Theil spärlicher, im vorderen zum Gehirn hin reichlicher vorhanden. Auf Querschnitten sind sie schwieriger zur Anschauung zu bringen, als

auf horizontalen Längsschnitten. Auf Querschnitten sind die Fortsätze, insbesondere der letztgenannten grössten Zellen nur kurz, auf Längsschnitten sehr lang und es ist oft überaus deutlich der continuirliche Uebergang der Zellenfortsätze in eine der starken Längsfasern zu verfolgen. Die Zahl der Fortsätze, welche zu einer Zelle gehören, ist hier ebenso wie an anderen Wirbelthieren schwierig oder gar nicht bestimmbar: auf Schnitten zählte ich 2—3, an einzelnen der grösseren Zellen bis 6 Fortsätze.“ Die Regelmässigkeit, mit welcher die kolossalen Ganglienzellen in den einzelnen Segmenten auf einander folgen, sowie der abwechselnde Uebertritt der kolossalen Nervenfasern von der linken Seite auf die rechte oder umgekehrt, ehe sie zur Ganglienzelle gelangen, und ihr theils nach vorn, theils nach hinten gerichteter Verlauf ist Stieda dagegen noch unbekannt geblieben. Die zur Demonstration des Zusammenhangs der stärksten Nervenfasern mit den grössten Zellen von Stieda gegebene Abbildung eines Längsschnittes kann sich übrigens nicht auf die von mir beschriebenen kolossalen Ganglienzellen beziehen, da einerseits die Fortsätze der von Stieda gezeichneten grossen Zellen auf derselben Seite, auf welcher sie von der Zelle abgetreten sind, im Rückenmark weiter verlaufen und andererseits von den beiden dicht auf einanderfolgenden Ganglienzellen die eine ihren Fortsatz nach hinten, die andere nach vorn entsendet. Ueber die Bedeutung der kolossalen Nervenfasern hat Stieda eine Auffassung, die ich nach meinen Untersuchungen nicht theilen kann. Nachdem er die Annahme eines Uebertrittes der kolossalen Nervenfasern in die abgehenden Nerven sowie die Ansicht von Owsjannikow als falsch zurückgewiesen hat, fährt er fort: „Der dritte Fall wäre der, dass eine Müller'sche Faser (d. i. kolossale Nervenfasern) von einer grossen Nervenzelle entspringend nach einem kürzeren oder längeren Verlauf im Rückenmark abermals in eine andere grosse Nervenzelle direkt überginge. Ich meine die zuletzt ausgesprochene Annahme dadurch stützen zu können, dass ich folgende Beobachtung anführe. Ich sah mehr als einmal eine kolossale Müller'sche Faser als Fortsatz einer Nervenzelle, aber in der Richtung zum Hirn, d. h. nach vorn abgehen. Ich betrachte hiernach die Müller'schen Fasern als sogenannte imminente Fasern, als lang ausgedehnte Commissuren zwischen zwei der grössten Nervenzellen. Letztere haben gewiss die Bedeutung von Sammelzellen.“

Gleich Stieda verneint Rohon die constante Lage der kolossalen Fasern, er schliesst sich in diesem Punkte der Ansicht von Stieda vollständig an. Auch die Stärke und die Anzahl der kolossalen Fasern hält er in den verschiedenen Körpergegenden für sehr wechselnd. Nach ihrem Entstehen theilt er die kolossalen Nervenfasern in drei Gruppen. Von den einen glaubt er in Uebereinstimmung mit Owsjannikow, dass sie in grossen Zellen des Hirns entstehen; von der zweiten Gruppe

berichtet er: „Nervenzellen von verschiedenen Grössen und von verschiedenen Lagerungsverhältnissen senden nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin sehr dicke Fortsätze aus, deren Dicke sowie ihre Länge in jedem einzelnen Falle verschieden ausfallen; dabei erhalten sich die beiden Fortsätze einer solchen Nervenzelle ebenfalls ungleich. Bald ist der eine kürzer und dünner, bald ist der andere länger und dicker (!). Das Ganze bildet aber eine Kolossalfaser, die freilich nicht als solche in allen Fällen weitergeht und endigt. Ich sah oftmals, wie eine Kolossalfaser streckenweise als solche sich erhalten hat, indessen bald darauf eine so starke Verschmälerung erlitt, dass sie zwar noch immer einem starken Achsencylinder gleichsah, jedoch den Charakter einer Kolossalfaser durchaus verloren hat. Mitunter war eine Kolossalfaser dargestellt, als hätte sich das Protoplasma der Nervenzelle nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin sehr stark vermehrt und zu einer voluminösen Faser ausgezogen.“ Welche Zellen resp. Fasern hiermit gemeint sind, verstehe ich nicht. Die Beschreibung erinnert entfernt an die von mir beschriebenen (cf. S. 180 u. Fig. 25a) im mittleren Drittel der Höhe des Centralkanals jederseits desselben in einer Längsreihe hintereinander liegenden mittelgrossen meist bipolaren Ganglienzellen, deren Fortsätze aber weder durch ihre Stärke noch durch ihr sonstiges Verhalten den kolossalen Fasern an die Seite gestellt werden dürfen. Seine dritte Gruppe entspricht den eigentlichen kolossalen Nervenfasern, deren Natur ihm aber vollständig dunkel geblieben ist: „Ausserdem existirt eine dritte Art der Entstehung für die Kolossalfasern beim *Amphioxus*, welche von den zwei vorhin angeführten Entstehungsarten vollkommen abweicht. An guten Zerzupfungspräparaten von frischem Rückenmark, wie auch an sagittalen und horizontalen Längsschnitten von conservirtem Rückenmark, kommen Kolossalfasern zum Vorschein, bei denen es unmöglich ist irgend welchen Zusammenhang mit Nervenzellen nachzuweisen; ich traf sie am häufigsten unter den stärksten Kolossalfasern“ . . . „Es ist die Frage, auf welche Weise die mit keinerlei Nervenzellen verbundenen Kolossalfasern gebildet wurden? Mir scheint es sehr wahrscheinlich, dass sie gleichsam als selbstständige, von den Nervenzellen vollkommen unabhängige Nervenfasern entstanden, und zwar aus einer Reihe von Zellen, deren Protoplasma zu einer Faser verschmilzt“.

Nansen beschreibt ebenfalls die äussere Parthie des Rückenmarkes, welche er direkt als weisse Substanz bezeichnet, richtig, die kolossalen Nervenfasern erkannte er nur theilweise: „As is easily seen in transverse sections, the white substance of *Amphioxus* consists, chiefly, of longitudinal (partly also transverse) nerve-tubes, which in transverse sections are transected and give the section the appearance of containing a reticulation. Some of the longitudinal nerve-tubes are very large and very much resemble, in their appearance, the large nerve-tubes which are, for instance, present in the ventral nerve-cord of

Nereis. They are especially situated in the lateral ventral parts of the white substance. The large tubes, which Owsjannikow has described as blood-vessels, are colossal nerve-tubes. There is one colossal nerve tube running on the ventral side of the nerve-cord, just under the central canal. One colossal nerve-tube generally runs, laterally, in each side of the spinal cord. These three nerve-tubes, especially the ventral one, are so far as my experience goes, the largest ones existing in the nervous system of *Amphioxus*. The small nerve-tubes vary very much in size, and some of them have an extremely small diameter“. Wie die kolossalen Nervenfasern entstehen, erwähnt er nicht; die kolossalen Ganglienzellen sind ihm unbekannt geblieben.

In Betreff der feineren Struktur der Nervenfasern geben Owsjannikow, Stieda und Rohon übereinstimmend nur an, dass sie marklos sind, Stieda hebt noch ihr vollständig homogenes Aussehen und das Fehlen jeder Streifung hervor. Sehr genau, aber wesentlich anders beschreibt Nansen die Struktur der Nervenfasern: „The nerve-tubes have a structure, quite similar to what is found in the invertebrates we have before examined. They consist of a rather deeply staining sheath and a less staining contents. The sheaths are generally very thin. The contents consist of primitive tubes, quite similar to those which are, for instance, present in the nerve-tubes of *Homarus*. The primitive tubes may easily be seen in the large nerve-tubes. The spongioplasmic walls separating the tubes containing hyaloplasm are here very distinct“. Wie bei allen Thieren bestehen also nach Nansen auch bei *Amphioxus* die Nervenfasern aus zwei verschiedenen Substanzen, einer festeren Stützsubstanz, dem Spongioplasma, welches die Form von Röhrechen hat, und einer halbflüssigen hyalinen Materie, dem Hyaloplasma, das die eigentlich nervöse Substanz darstellt. Eine solche Struktur habe ich niemals beobachtet. Die am besten conservirten Nervenfasern (cf. oben S. 178, 179) zeigten in ihrem Inneren keine Spur von feinen, dicht nebeneinander liegenden Röhrechen, welche Nansen abbildet, sondern auf Querschnitten die bereits oben (S. 178) erwähnte von den zarten Fibrillen herführende feine Körnelung.

Nansen giebt ferner eine eigentliche bindegewebige Scheide der Nervenfasern an. Auch das muss ich bestreiten. Niemals sieht man auf Querschnitten die einzelnen Nervenfasern so allseitig von einer Scheide fest umschlossen, wie es Nansen zeichnet, sondern die die Nervenfasern einhüllenden Stützelemente erscheinen hier theils quergetroffen als feine Pünktchen, welche von den Querschnitten der feinen Nervenfasern nicht zu unterscheiden sind, theils längsgetroffen als feine, zwischen den grösseren und kleineren Körnchen, den Querschnitten der verschieden starken Nervenfasern, hinstreichende Fäserchen. Schliesslich liegen auch die Nervenfasern nicht dicht gedrängt ohne jeden Zwischenraum nebeneinander, so dass ihre bindegewebigen

Scheiden auf Querschnitten das Bild eines Netzwerkes hervorrufen, sondern ziemlich weit auseinander, wovon man sich, wie ich bereits oben hervorgehoben habe, besonders auf sehr feinen Längsschnitten (von  $\frac{1}{500} - \frac{1}{600}$  mm) deutlich überzeugen kann.

Dagegen stimme ich mit Nansen überein, wenn er die kolossalen Nervenfasern von *Amphioxus* denjenigen der *Polychaeten* gleichstellt, welche ebenfalls die Fortsätze von kolossalen Ganglienzellen sind und, wie ich für *Sthenelais* nachgewiesen habe, theils von vorn nach hinten, theils von hinten nach vorn verlaufen<sup>1)</sup>. Meiner Ansicht nach haben die kolossalen Nervenfasern bei beiden Thierklassen dieselbe Bedeutung für das Centralnervensystem. Welche Aufgabe sie aber haben, lässt sich vor der Hand noch nicht entscheiden<sup>2)</sup>.

- <sup>1)</sup> cf. das Ende meiner vorläufigen Mittheilung. Zool. Anzeiger, No. 276, 1888.
- <sup>2)</sup> Eisig (Monographie der *Capitelliden*, Fauna und Flora des Golfes von Neapel Monogr. XVI. 1887) giebt von den kolossalen Nervenfasern, welche er als Neurochorde bezeichnet und in Neurochordröhre, Neurochordscheide, Neurochordnerv und Neurochordzelle (d. i. die zugehörige kolossale Ganglienzelle) zergliedert, für die *Chaetopoden* an, dass die Zunahme ihres Durchmessers und der Dicke ihrer Scheide Hand in Hand mit einer Degeneration des eigentlich nervösen Inhalts gehe. Ich kann mich dieser Ansicht nach meinen Untersuchungen der *Aphroditeen* (histologische Untersuchungen über das Nervensystem der *Chaetopoden*, diese Zeitschrift Bd. II. H. 1.) nicht anschliessen, da ich bei *Sthenelais* auch in der Mitte des Körpers, wo die Neurochorde den grössten und theilweise einen ganz kolossalen Durchmesser hatten, stets den Neurochordnerven im Innern vorfand, der sich bisweilen nur in weiter auseinander weichende Fibrillen auflöste. Vielleicht stehen die von Eisig als Degeneration beschriebenen Vorgänge im Zusammenhange mit einer stellenweisen Neubildung der Neurochordnerven. Dagegen freut es mich, dass Eisig den von Spengel (*Oligognathus Bonelliae*, Mittheilungen aus Neapel, III. Band) und mir nachgewiesenen Zusammenhang der kolossalen Nervenfasern mit kolossalen Ganglienzellen bestätigt, indem er sagt: „Wenn es mir auch nicht gelungen ist speciell die Verbindung von Neurochordnerven und Riesenzellen durch Präparate zu demonstrieren, so kann doch eine solche in Anbetracht der Thatsache, dass die Fortsätze jener Zellen den betreffenden Nerven zustreben, kaum einem Zweifel unterliegen.“ Auch meine Beobachtungen über das Abtreten von Seitenästen von den Neurochordnerven (welche in dieser Beziehung wieder den kolossalen Nervenfasern von *Amphioxus* gleichen) werden durch Eisig bestätigt, über die Bedeutung derselben ist er sich dagegen ebensowenig klar geworden wie ich: „Schwer zu verstehen ist das Faktum, dass die je in einer Neurochordröhre vereinigten Nervenfaserbündel jederseits zahlreiche sich verzweigende Aeste in das sie umgebende Mark entsenden. Stellen die in einer Röhre enthaltenen Fasern riesige Achsenzylinder dar, und ist infolge dessen der die Röhre ausfüllende Complex erst als das Faserindividuum zu betrachten? Dienen ferner diese Neurochordnervenäste zur Verbindung mit Elementen des fibrillären Gerüstwerkes, oder vermitteln sie den Uebergang in die (sich vielleicht ähnlich verzweigenden) Riesenzellen? etc.“ Nansen scheint nach seiner letzten Mittheilung (die Nervenlemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem, Anatom. Anzeiger 1888. No. 6) der Ansicht zu sein, dass der weite Hohlraum in der Umgebung des Neurochordnerven innerhalb der Neurochordröhre bei den *Chaetopoden* lediglich durch ungünstige Präpa-

Owsjannikow theilt die **Ganglienzellen**, die nach ihm meist eine dreieckige oder sternförmige Gestalt besitzen, in ganz grosse und

rationsmethoden hervorgerufen sei. Dieses ist nicht der Fall. Ich habe von einem und demselben Thiere (*Sthenelais*) Querschnittserien aus den verschiedensten Körpergegenden untersucht und beobachtet, dass von vorn nach hinten zu in der von mir in meiner Arbeit angegebenen Weise eine allmähliche Dickenzunahme der Neurochordröhre und ihrer Scheide stattfindet, während der Neurochordnerv nur wenig stärker wird, so dass er in der Körpermitte in der Regel von einem weiten Hohlraum umschlossen liegt. Nur zeigte sich stellenweise der Neurochordnerv in auseinander tretende Fibrillen zerfallen, welche dann bei den schwächeren kolossalen Nervenfasern, niemals aber bei der unpaaren enorm dicken, die ganze Neurochordröhre auszufüllen schienen.

Durchaus Unrecht hat ferner Nansen, wenn er in der eben erwähnten Mittheilung die Richtigkeit meiner Angaben über die Struktur der Nerven und des Centralnervensystems der *Chaetopoden*, oft in einer etwas schroffen Form, bestreitet. Ich muss ihm gegenüber bei meiner Ansicht verharren, dass das eigentliche nervöse Primitivelement der Nerven und Nervencentren die feine Fibrille von punktförmigem Querschnitt ist, wie dies zuerst von Waldeyer scharf ausgesprochen wurde, und von scharf begrenzten Nervenfasern in den peripheren Nerven und von einer röhrenartigen Struktur derselben bei den *Chaetopoden* keine Spur zu entdecken ist; die Nerven zeigen auf feinen Querschnitten ( $\frac{1}{500}$  mm) von in Sublimat oder in Osminumsäure gehärteten Thieren stets ein feinpunktirtes Aussehen. Will man sich über die Struktur des Centralnervensystems der *Chaetopoden* klar werden, so genügt es nicht nur Querschnitte aus der Mitte des Körpers zu studiren. Ich habe in meiner oben citirten Arbeit bereits darauf aufmerksam gemacht, dass hier aus mir unbekannt gebliebenen Gründen die Fibrillen auf Querschnitten öfters bogenförmig verlaufend getroffen werden, so dass zwei benachbarte mit den concaven Seiten einander zugewandte derartige Fibrillen auf nicht genügend dünnen Schnitten leicht den Eindruck von Stützfasern, welche eine hellere Nervenfaser umschliessen, hervorrufen und zu dem Glauben verleiten, dass im ganzen Centralnervensystem, wie es Nansen von *Nereis* in Fig. 14 abbildet, nur Nervenfasern von dem Bau der kolossalen vorkommen, welche letztere ja allerdings aus einer nicht nervösen Hüllsubstanz und dem Achseneylinder bestehen. Am Anfang meiner Untersuchungen befand ich mich in demselben Irrthum. Erst als ich auch das vordere Ende des Centralnervensystems, namentlich das untere Schlundganglion und den dahinter gelegenen Abschnitt untersuchte, wo die Fibrillen ziemlich parallel und dichter nebeneinander verlaufen, wurde ich auf die richtige Spur geleitet und erkannte, dass die Fortsätze der meisten Ganglienzellen nach kurzem Verlauf sich in feine Fibrillen auflösen, und nur die Fortsätze der kolossalen Ganglienzellen als eigentliche, scharf begrenzte Nervenfasern nach hinten ziehen. Auf mich macht es den Eindruck, als wenn Nansen von Wirbellosen namentlich den Hummer genau untersucht hat, da die meisten seiner Angaben und Abbildungen sich auf diesen beziehen, und dass er sich durch die beim Hummer gewonnenen Resultate bei der Beurtheilung des Nervensystems der *Chaetopoden* (und Mollusken) hat beeinflussen und irreleiten lassen. Für die Krebse kann ich die Mehrzahl seiner Beobachtungen bestätigen; Krebse und *Chaetopoden* zeigen aber im feineren Bau des Nervensystems und namentlich der Nerven einen gewaltigen Unterschied und keineswegs die grosse Aehnlichkeit, die Nansen bei ihnen und überhaupt allen Thieren gefunden haben will. Ich verspare mir eine eingehendere Besprechung aller dieser Punkte für eine grössere Arbeit.



mittelgrosse ein und beobachtete zuerst ihren direkten Zusammenhang mit den Nervenfasern. Die grössten Ganglienzellen nimmt er im verlängerten Mark an und verlegt in sie den Ursprung der kolossalen Nervenfasern.

Gleich Owsjannikow unterscheidet auch Stieda im Rückenmark die Ganglienzellen nach ihrer Grösse, indem er sie in kleinere, grössere und grösste trennt. Die beiden ersten entsprechen den Kategorien von Owsjannikow, doch mit dem Unterschiede, dass Stieda sie als meist spindelförmig oder birnförmig bezeichnet; als grösste betrachtet Stieda richtig die im Rückenmark quer liegenden Ganglienzellen, welche den kolossalen Nervenfasern den Ursprung geben. Von den Rückenmarkszellen trennt er streng diejenigen des Gehirns, auf welche ich später zurückkomme.

Rohon verwirft die Eintheilung der Ganglienzellen nach ihrer Grösse und unterscheidet sie hinsichtlich ihrer Gestalt in bipolare und multipolare. Die unipolaren leugnet er mit Unrecht; denn ich habe mich auf Schnitten mit Bestimmtheit von ihrer Anwesenheit wiederholt überzeugt. Die multipolaren beschreibt er als die grössten; auch scheinen ihm einige der kolossalen von Stieda und mir beschriebenen quer durch den Centralkanal gelegenen Ganglienzellen zu Gesicht gekommen zu sein, wie aus folgender Schilderung hervorgeht: „Einzelne kolossale Ganglienzellen von den letztgenannten (d. h. multipolaren) tauchen in nicht unbedeutenden Entfernungen von einander in der Mittellinie der dorsalen Markpartie und in der nächsten Nähe des Centralkanales auf. Es kam mir in einzelnen Fällen vor, dass eine derartige Kolossalzelle beinahe das ganze Gebiet des Markes und zwar den zwischen dem Centralkanal und dem dorsalen Rande gelegenen Mittelabschnitt ausfüllte; ihre Bedeutung blieb mir völlig unbekannt; ihr allfälliger Zusammenhang mit Nervenfasern gleichfalls.“ (cf. oben S. 187.)

Nansen hat in seiner grossen Arbeit und in der vor kurzem im Anatomischen Anzeiger erschienenen Mittheilung für alle Thierklassen den Satz aufgestellt, dass bei den multipolaren Ganglienzellen stets nur ein einziger wirklich nervöser Fortsatz existire, die übrigen, von ihm als protoplasmatische bezeichneten Fortsätze dagegen lediglich der Ernährung dienen und theils zu den Blutgefässen (bei höheren Wirbelthieren), theils zu besser ernährten Körpergegenden hinstrahlen. Dieselbe Ansicht vertritt

---

Eisig theilt meine Auffassung, dass die Fibrillen das eigentlich Nervöse sind, aber mit dem Gegensatz, dass er dieselben zu einem Netzwerk zusammentreten lässt. Ich habe niemals eine Anastomose zwischen den Fibrillen beobachten können; wenn wirklich solche vorhanden sind, so sind sie entschieden nur sehr spärlich und keineswegs so regelmässig und ausgebildet, wie es Eisig abbildet.

Golgi<sup>1)</sup>. Meine Beobachtungen an *Amphioxus* lassen diese Annahme als vollständig ungerechtfertigt erscheinen. Ich habe zur Klarstellung dieser Verhältnisse in Fig. 1—11 eine Serie in gewisser Entfernung auf einander folgender Querschnitte durch das Rückenmark aus der Gegend der grössten (und vordersten) kolossalen Ganglienzelle A gezeichnet, an denen das Verhalten der einzelnen Fortsätze von A veranschaulicht wird. Die Fortsätze b—g haben sämmtlich dieselbe Struktur wie der kolossale Fortsatz a, der nach Nansen der einzige nervöse sein würde, und zeigen durchaus kein granulirteres Aussehen als dieser, wie Nansen allgemein angiebt; die beiden vordersten b und b' unterscheiden sich von a auch kaum durch ihre Stärke. Die Protoplasmafortsätze sollen nun nach Nansen alle zur besseren Ernährung der Ganglienzelle zur Peripherie des Rückenmarkes ziehen: „The protoplasmic processes seem generally to traverse the white substance and to extend to the envelope of the spinal cord. In a great many cases, I have been able to trace them to the external layers of the white substance. In some cases I even believe to have observed cells which send protoplasmic processes to the envelope on both sides of the spinal cord . . . the relations of the protoplasmic processes seem, thus, to be the same in *Amphioxus* as are found in the other animals examined, where such processes were present; viz. they are peripherically directed (here traversing the white substance). If we assume that they have a nutritive function this is easily understood, because as there are no blood vessels present within the nerve-cord, the processes must penetrate to the external layers to absorb nutrition“. Was Nansen im allgemeinen von den Protoplasmafortsätzen der Ganglienzellen von *Amphioxus* sagt, kann ich speciell für diejenigen der kolossalen Ganglienzellen, welche letzteren von ihm, wie bereits erwähnt, überhaupt nicht gesehen worden sind, nicht bestätigen. Die Protoplasmafortsätze b—g der Ganglienzelle A ziehen zwar, da ja die Ganglienzellen nach innen von der Nervenfaserschicht liegen, nach aussen, werden aber, ehe sie die Peripherie erreicht haben, je nach ihrer Stärke nach kürzerem oder längerem Verlaufe so dünn, dass sie von den übrigen Längsfasern nicht getrennt werden können, und eine Entscheidung, ob sie wirklich die Peripherie erreichen, unmöglich wird. Auch gehen sie durchaus nicht alle direkt d. h. quer nach aussen, wie Nansen ferner anzunehmen scheint und abbildet, sondern grösstentheils wie die Fortsätze der meisten anderen Ganglienzellen (cf. Fig. 25a u. b) schief nach vorn oder hinten. Ebensowenig wie von A ist es mir von den übrigen kolossalen Ganglienzellen gelungen einen ihrer diesbezüglichen Fortsätze, obwohl ich sie sehr genau studirt habe, zur Rückenmarksscheide zu ver-

1) Golgi, Recherches sur l'histologie des centres nerveux. Arch. ital. de Biologie Tome III. Fasc. III.

folgen. Ferner giebt der kolossale Fortsatz a bald nach seinem Abgange von der Ganglienzelle A einen dicken Fortsatz a' ab, der sich genau wie die ebengeschilderten Fortsätze b—g verhält. Da a' nun als Theil eines selbst nach Nansen sicherlich nervösen Fortsatzes a ebenfalls nur nervöser Natur sein kann, so liegt durchaus kein Grund vor, die ihm vollständig gleichgebauten Fortsätze b—g anders zu deuten. Auch sehe ich nicht ein, aus welcher Ursache in den äusseren Parthieen des Rückenmarkes bessere Ernährungsverhältnisse wie im Innern vorhanden sein, und auf welche Weise die auch nach Nansen (cf. seine Fig. 90 u. 92) nach aussen zu ausserordentlich dünn werdenden Protoplasmafortsätze der multipolaren Ganglienzellen (cf. oben S. 180, 181) wesentlich der Ernährung dienen sollen. Wenn ferner wirklich im Innern des Rückenmarkes so ungünstige Ernährungsverhältnisse vorliegen, wie erhalten sich dann die Unmasse von unipolaren und bipolaren Ganglienzellen, welche zum Theil auch nicht unbedeutende Dimensionen haben, aber keine Fortsätze zur Peripherie senden? Wenn die wichtigste Funktion der Ganglienzelle eine nutritive ist, wie Nansen es ausspricht, muss es dann nicht auffallen, dass bei *Amphioxus* die Ganglienzellen gerade an dem der Ernährung ungünstigsten Orte liegen? Auch können die grössten Ganglienzellen nicht lediglich um der besseren Ernährung willen multipolar sein, da auch unter den kleineren und mittelgrossen Ganglienzellen multipolare Formen vorkommen. Nansen's Auffassung der Funktion der einzelnen Nervenlemente ist rein willkürlich und auf Beobachtungen gestützt, die ganz einseitig in seinem Sinne ausgelegt sind, aber ebenso gut ganz anders gedeutet werden können. Wenn er z. B. zur Stütze seiner Ansicht in seiner jüngsten Mittheilung über die Wirbellosen sagt: „Im Centralnervensystem wirbelloser Thiere (z. B. Ascidien, Mollusken) habe ich öfters beobachtet, dass in den äussersten Schichten beinahe nur unipolare Ganglienzellen auftreten, während in den inneren Schichten bi- oder sogar multipolare Ganglienzellen häufig auftreten können; die protoplasmatischen Fortsätze dieser Zellen halten beinahe immer eine peripherische Richtung. Dieses für die Funktion der protoplasmatischen Fortsätze sehr interessante Verhältniss erkläre ich mir einfach (!) so: die in den äusseren Schichten belegenen Ganglienzellen haben keine protoplasmatischen Fortsätze nöthig, um ihre Nahrung zu erhalten, da sie an der Quelle liegen; die in den inneren Schichten belegenen Ganglienzellen müssen aber zum Theil solche Fortsätze gegen die Nahrungsquelle ausschicken, um sich hinlängliche Nahrung zu holen“, so bleibt er uns erstens wieder den Beweis schuldig, dass in den äusseren Schichten wirklich bessere Ernährungsverhältnisse vorhanden sind als in den inneren, und zweitens, dass die peripher gerichteten Ganglienfortsätze auch alle peripher enden und nicht lediglich Verbindungsfortsätze der Ganglienzellen unter einander sind, wie solche in jüngster Zeit beson-

ders von Haller<sup>1)</sup>, dessen viele darauf bezüglichen Abbildungen doch nicht aus der Luft gegriffen sein können, in ausserordentlicher Ausbildung für die *Rhipidoglossen* nachgewiesen worden sind. Dass in der That die Ganglienzellen oft direkt durch ihre Ausläufer untereinander in Zusammenhang treten, was Nansen leugnet, habe ich oft selbst in Uebereinstimmung mit Schneider, Leuckart, Bütschli namentlich deutlich bei den *Nematoden* beobachtet. Hier kann man sich auch zweifelsohne überzeugen, dass die Fortsätze der multipolaren Ganglienzellen sämtlich nervöser Natur sind, da durch sie häufig getrennt ziehende Nervenfaserränge mit einander verbunden werden. Dasselbe hat Lang für das Nervensystem der *Plathelminthen* zur Genüge bewiesen.

Ganz willkürlich ist schliesslich auch Nansen's Annahme, dass die Ganglienzellen von der Nerventhätigkeit ganz ausgeschlossen sind. Er sagt hierüber in seiner letzten Mittheilung: „Die alte Auffassung von der Zusammensetzung des Reflexbogens wie von der physiologischen Bedeutung der Ganglienzellen ist nicht haltbar, da die Ganglienzellen, wie oben erwähnt, nicht in direkter Verbindung mit einander stehen und da sie im Centralnervensystem auch nicht in direkter Verbindung mit den sensitiven oder centripetalen Nervenfasern stehen. Der Reflexbogen besteht aus der sensitiven oder centripetalen Nervenfasern, dem centralen Röhrengewebe („Fibrillennetz“, Punktsubstanz bei den Invertebraten) und der (oder den) motorischen oder centrifugalen Nervenfasern (oder Nervenfasern). Durch das centrale Röhrengewebe oder Fibrillenflechtwerk wird im Centralnervensystem die Irritation einer centripetalen Nervenfasern direkt von dieser in eine oder mehrere centrifugale Nervenfasern (durch die von diesen abgegebenen feinen Seitenäste) ohne Ganglienzellen zu passiren, geleitet. Dieselbe Irritation wird auch durch das centrale Fibrillenflechtwerk in die nach den höheren Nervencentren gehenden Nervenfasern (durch die von diesen abgegebenen Seitenäste) ohne Ganglienzellen zu passiren, geleitet, und wird also auch den höheren Nervencentren mitgetheilt, ohne direkten Einfluss der Ganglienzellen der niedrigen Nervencentren. Weiter müssen wir auch annehmen, dass die von den höheren Nervencentren kommenden willkürlichen Impulse durch das centrale Fibrillenflechtwerk von den diese Impulse leitenden Nervenfasern direkt in die centrifugalen (motorischen) Nervenfasern der niedrigen Nervencentren (ohne die Ganglienzellen dieser Centren zu passiren) geleitet werden. So sind wir denn zu dem Resultate gekommen, dass jedenfalls die wichtigsten Theile der Nerventhätigkeit, nämlich Reflexbewegungen und willkürliche Handlungen, ohne direkten Einfluss der Ganglienzellen der niedrigen Nervencentren vor sich gehen. Ist das aber erst der Fall mit eini-

1) Béla Haller, Untersuchungen über marine *Rhipidoglossen*. Morph. Jahrb. 1885.

gen Ganglienzellen, so ist wohl Grund anzunehmen, dass es der Fall mit allen Ganglienzellen ist, jedenfalls so lange wir nicht konstatiren können, dass ein anatomischer Unterschied vorhanden ist. Demzufolge müssen wir also annehmen, dass es das centrale Fibrillenflechtwerk ist, welches von grösster, direkter Bedeutung für die Nerventhätigkeit ist; es ist wahrscheinlich der eigentliche Hauptsitz der Seele, und Selbstbewusstsein, Intellekt u. s. w. sind vielleicht zum wesentlichsten Theil daran geknüpft“. Da die nervösen Fortsätze der Ganglienzellen nach Nansen sich theilweise (die motorischen) oder ganz (die sensiblen) in das centrale Fibrillenwerk auflösen, so stehen doch offenbar die Ganglienzellen mit dem letzteren in Zusammenhang und es ist kein Grund ersichtlich, warum sie von der Nerventhätigkeit des centralen Fibrillenwerkes unberührt bleiben sollten. Dieser Nansen'schen Auffassung stehen auch seine eigenen Beobachtungen über *Amphioxus* entgegen, da hier nach ihm ausser den Ganglienzellen nur Nervenfasern vorkommen, welche durch eine Scheide von einander abgeschlossen sind. Wenn diese Nervenfasern aber auch, wie nach meinen Untersuchungen wahrscheinlich ist, durch Seitenäste mit einander in Verbindung stehen, so bleibt es doch immer noch wenig wahrscheinlich, dass diese parallel ziehenden verhältnissmässig nur spärlich mit einander anastomosirenden Nervenfasern allein der Sitz aller Nerventhätigkeit seien. Ich komme, wie schon in der Anmerkung angegeben wurde, auf alle diese von mir berührten Punkte in einer späteren Arbeit noch ausführlicher zurück.

## 2. Das Hirn.

(Fig. 21. 22. 23.)

Der spaltförmige Centralkanal geht am Kopf kurz vor dem Abgange des zweiten sensiblen Nervenpaares in eine birnförmige Erweiterung, den Hirnventrikel (cf. d. morphol. Theil) über (Fig. 21vtr). In der Umrandung desselben findet sich eine mehrschichtige Lage von Zellen und Kernen, welche so gedrängt liegen, dass es schwer fällt den Bau und die Natur der einzelnen Elemente festzustellen. Ein Theil der Zellen zeigt die typische, kegelförmige Gestalt der Epithelzellen des Rückenmarkes, sie erscheinen theils in der ursprünglichen Epithellage, theils sind sie in die äusseren Schichten gerückt. Allenthalben zwischen ihnen begegnet man auf Schnitten rundlichen Zellformen, welche in der Grösse und im Bau ihres Kernes genau mit den kegelförmigen Zellen übereinstimmen und möglicherweise nur die Querschnitte der letzteren darstellen.

Neben den Zellen treten überall in grosser Menge rundliche Kerne nk auf, welche dieselbe Struktur, Form und Grösse wie die Kerne der Zellen haben, aber keine Spur eines Protoplasmabesatzes erkennen lassen (Fig. 21). Nach dem Rückenmark zu werden die Kerne spärlicher, doch fehlen sie auch hier nicht ganz. Die Anhäufung dieser Kerne im Hirn macht eine nervöse Natur derselben sehr wahrscheinlich; ich werde sie daher fernerhin als Nerven-

kerne bezeichnen. Von den Stützfaserkernen unterscheiden sie sich durch etwas bedeutendere Grösse und die rundlichere Form.

Am Ende des Rückenmarks (Fig. 18, 19) sind die Nervenkerne ebenfalls etwas häufiger, hier bleiben sie aber nicht nur auf die Epithellage beschränkt, sondern breiten sich, namentlich auf der dorsalen Seite, über die Nervenfasersubstanz, besonders dicht unter der Rückenmarkscheide, aus und gehen theilweise in die sensiblen Nerven über. (cf. unten S. 199.)

Die Zell- und Kernlagen des Hirnventrikels werden nach allen Richtungen von feinen Fasern durchzogen, welche sich theilweise als die Fortsätze der kegelförmigen Zellen nachweisen lassen. Ein äusserer Unterschied von Stütz- und Nerven-elementen lässt sich im Epithel des Hirnventrikels nicht erkennen, doch sind sicherlich beide wie im Rückenmark vertreten. Nach hinten zu nimmt die Schichtung des Epithels des Hirnventrikels allmählich ab und etwa vom zweiten sensiblen Nerven an findet sich wieder nur die einfache aus kegelförmigen Zellen oder aus Stützfaserkernen bestehende Epithellage des Centralkanales mit wenigen eingestreuten Nerven-kernen und deutlich als solche charakterisirten Ganglienzellen.

Am Vorderende des Hirnventrikels liegt ein grosser in der Litteratur vielfach besprochener und theilweise als Auge gedeuteter Pigmentfleck (Fig. 21pgfl). In der Umgebung desselben trifft man in äusserst dichter Anordnung ein Lager von Kernen, welche sich durch dunkleres Aussehen und geringere Grösse von den Nerven-kernen unterscheiden, aber nach hinten zu allmählich in diese überzugehen scheinen.

Hinter dem Ventrikel liegen folgende für das Vorderende des Centralnervensystems charakteristische Zellgruppen.

Beim Abgange des zweiten sensiblen Nerven beginnt oberhalb des Centralkanales eine Gruppe von mittelgrossen multipolaren Ganglienzellen (Fig. 22, 23), welche den ganzen dorsalen Abschnitt des Centralnervensystems einnehmen und bis in die Gegend des fünften sensiblen Nerven-paares reichen. Ob diese Zellen, unter denen sich besonders im vordersten Abschnitt ziemlich grosse, den kleinsten der kolossalen Ganglienzellen nahe kommende Formen finden, durch ihre nach allen Richtungen ausstrahlende Fortsätze mit einander in Verbindung stehen, habe ich nicht ermitteln können. Nach hinten zu nehmen sie an Zahl und Grösse allmählich ab. Sie liegen je in einer von den Stützfäsern gebildeten sehr deutlichen Scheide, welche auf Schnitten etwas abgehoben erscheint.

Noch vor dem hinteren Ende dieser dorsalen Zellgruppe nimmt auf der Ventralseite des Centralkanales eine ähnliche Lage von mittelgrossen, durchschnittlich aber etwas kleineren Ganglienzellen ihren Anfang (Fig. 23), welche sich aber nicht so weit nach links und rechts ausdehnen wie die dorsalen. Sie erscheinen auf Schnitten stets unipolar oder bipolar. Möglicherweise fehlen auch die multipolaren nicht, doch habe ich sie bei der gedrängten Lage der Zellen nie nachweisen können. Die bipolaren, welche sich namentlich häufig finden, liegen in der Regel mit ihrer Längsachse in

dorso-ventraler Richtung, so dass der eine ihrer Fortsätze den dorsalen Ganglienzellen zustrebt. Zwischen den dorsalen und ventralen Zellen trifft man zu beiden Seiten des Centralkanales bald in geringerer, bald in grösserer Anzahl ihnen gleichgrosse bipolare und multipolare Ganglienzellen (Fig. 23), welche, wie der Verlauf ihrer Fortsätze sehr wahrscheinlich macht, eine Verbindung der dorsalen und ventralen Zellgruppe herstellen. Das ventrale Zelllager erreicht sein Ende in der Gegend des sechsten sensiblen Nervenpaares.

Will man bei *Amphioxus* von einem Hirnabschnitt des Centralnervensystems reden, so muss man nothwendigerweise auch die eben beschriebenen Zellgruppen dazu rechnen. Der Anfang des Rückenmarks wäre demnach ziemlich genau durch das Auftreten der vordersten kolossalen Ganglienzelle A (Fig. 24) gekennzeichnet, und die ersten fünf sensiblen Nervenpaare würden als Hirnnerven anzusprechen sein.

Namentlich in der Gegend zwischen dem zweiten und dritten sensiblen Nervenpaar finden sich ferner zwischen den Epithelzellen des Centralkanales in beträchtlicher Anzahl mittelgrosse uni-, bi- und multipolare Ganglienzellen, deren oft ziemlich starke Fortsätze quer durch den Centralkanal auf die andre Seite treten und so einen engen Zusammenhang zwischen beiden Rückenmarkshälften vermitteln (Fig. 22). Sie sind besonders bei denjenigen Exemplaren, welche den Centralkanal in seiner ganzen Höhe als breite Spalte zeigen, deutlich zu beobachten. An solchen Schnitten traf ich bisweilen auch Zellen, welche mit dem grössten Theil ihres Zelleibes sammt dem Kern mitten im Centralkanal lagen und nach links und rechts Fortsätze in die Epithellage sandten. Nach hinten zu verlieren sich die den Centralkanal durchsetzenden dickeren Ganglienzellfortsätze fast ganz und im hinteren Hirnabschnitt wird der Centralkanal ebenso wie im Rückenmark meist nur von zarten Fortsätzen der Epithelzellen durchzogen (cf. oben S. 172).

Die Nervenfasern sind im Hirn (Fig. 21, 22, 23) durchweg sehr dünn, etwa von der Stärke, wie sie im dorsalen Abschnitt des Rückenmarkes vorkommen. Nur dicht unter der Rückenmarksscheide fallen beiderseits etwas stärkere, enger bei einander gelagerte Nervenfasern auf, deren Ursprung und Bedeutung mir aber unklar geblieben ist. (Fig. 23. 24.)

Owsjannikow giebt in seiner Arbeit nichts Näheres über das Hirn an, aus No. 10 seiner Resultate geht aber hervor, dass er die dorsale Zellgruppe gesehen hat: „In dem Kopftheil des Rückenmarkes ist eine Stelle, die als verlängertes Mark angesehen werden kann. Dort finden sich die grössten Nervenzellen, in die sich die breiten Fasern endigen.“

Stieda beschreibt die nervösen Elemente in der Umgebung des Ventrikels richtig: „Die Hirnhöhle oder der einfache Hirnventrikel ist mit Epithelialzellen ausgekleidet, welche denen des Centralkanales des Rückenmarkes völlig gleich sehen. In der nächsten Umgebung der

Höhle, dicht an dem Epithel, liegen eine grosse Menge rundlicher Gebilde mehr oder weniger dicht aneinander gedrängt: es sind kleine kernhaltige Zellen, welche wohl in nächster genetischer Beziehung zum Epithel stehen, d. h. beide verdanken denselben Bildungszellen ihre Entstehung. Ihre physiologische Bedeutung entzieht sich der Untersuchung.“ Stieda ist auch der einzige, der die beiden Ganglienzellgruppen im hinteren Abschnitt des Hirns erkannt hat: „Anders als im Rückenmark verhalten sich die Nervenzellen im vorderen Abschnitt des Centralnervensystems, im Hirn, insofern als hier zwei besondere, wohl charakterisirte Nervenzellengruppen (Nervenkerne) auftreten . . . ., welche ich als obere Gruppe (oberer Kern) und untere Gruppe (unterer Kern) von einander unterscheide. Die Zellen der oberen Gruppe sind durchschnittlich etwas grösser, als die zweite Kategorie der Rückenmarkszellen, und mit deutlichem Kern und Kernkörperchen, aber viel blasserem, sich weniger intensiv färbendem Protoplasma. Die Gestalt der Zellen ist nicht gestreckt, sondern mehr rundlich oder eckig; Fortsätze sind selten, gewöhnlich garnicht wahrnehmbar. Die Zellen sind sehr dicht an einander gedrängt gelagert. Die Zellen liegen im oberen Theile des Markes ganz nahe der oberen Peripherie, 10—12 an der Zahl an jeder Seite des hier mitunter auch in der ganzen Höhenausdehnung offenen Centralkanales. Die Gruppe beginnt eine beträchtliche Strecke hinter dem Ventrikel und reicht durch die seitlichen Wandungen desselben nach vorn fast bis an das äusserste Vorderende.“ Das letztere kann ich nicht bestätigen; die Zellen reichen, wie Stieda auch in seiner Zeichnung richtig angiebt, nur bis ans Hinterende des Ventrikels und nicht über denselben nach vorn hinaus. Die zweite ventrale Zellgruppe beschreibt Stieda nach meinen Untersuchungen nicht ganz richtig: „Die untere Gruppe oder der untere Kern besteht aus kleinen Zellen; diese sind noch etwas kleiner als die kleinsten Zellen des Rückenmarkes und sind somit diejenigen kleinsten zelligen Gebilde im Centralnervensystem des *Amphioxus*, welche mit Sicherheit als nervöse Bestandtheile gedeutet werden können. Die Zellen sind ebenfalls rundlich und liegen gleichfalls wie die der oberen Gruppe ziemlich dicht bei einander; Fortsätze sind keine an ihnen sichtbar. Die untere Gruppe hat keine so bedeutende Längenausdehnung als die obere, denn sie beginnt in der Gegend des hinteren Endes der oberen Gruppe und reicht, wie auf Längsschnitten ersichtlich, nur wenig darüber hinaus nach hinten.“ Weder beobachtete ich die Zellen so klein noch ihre Ausdehnung so gering wie Stieda angiebt.

W. Müller<sup>1)</sup>, dessen Zeichnungen über das Vorderende des Centralnervensystem sehr genau sind, erkannte das geschichtete Epithel des Ventrikels, die Nervenkerne in demselben sind ihm aber entgangen.

<sup>1)</sup> W. Müller, Ueber die Stammesentwicklung des Sehorganes der Wirbelthiere. Leipzig 1874.



Auch die dorsale Ganglienzellgruppe hat er gesehen, doch scheint er sie nur am Hinterende des Ventrikels anzunehmen.

Rohons Auffassung der Ventrikelwandung weicht insofern von der meinigen ab, als er ein einschichtiges Epithel beschreibt und die nach aussen von diesem gelegenen Zellen ohne weiteres als Ganglienzellen ansieht; die grossen dorsalen Ganglienzellen liegen nach ihm ebenfalls nur im hinteren Ventrikelabschnitt, die ventralen sind ihm wie W. Müller unbekannt geblieben.

## B. Sensible Nerven.

(Fig. 22, 18, 26a, b.)

Die alternierend jederseits (cf. den morphol. Theil) dorsal vom Rückenmark (Fig. 22 u. 27a) abtretenden sensiblen Nerven bestehen gleich dem dorsalen Abschnitt des Centralnervensystems aus meist zarten Fasern von feinpunktartigem Querschnitt (Fig. 26 a, b). So starke Fasern, wie auf der ventralen Seite des Rückenmarkes von *Amphioxus* und in den Nerven der höheren Wirbelthiere vorkommen, fehlen hier vollständig.

Allenthalben liegen den sensiblen Nerven Kerne eingebettet, welche namentlich häufig bei ihrem Abgange vom Rückenmark (Fig. 22) auftreten. Sie haben genau dasselbe Aussehen wie die besonders in der Epithel-lage des Hirnventrikels häufig vorkommenden Nervenkerne und sind diesen sicherlich identisch, also nervöser Natur. Denn ich sah am äussersten Rückenmarksende (Fig. 18) wiederholt die Nervenkerne des Epithels sich quer durch die Nervenfasersubstanz des Rückenmarks hindurch bis zu den Kernen der Nerven fortsetzen. Den Spinalganglien der höheren Wirbelthiere entspricht also bei *Amphioxus* eine Ansammlung nervöser Kerne.

Im Verlauf der hintersten Nerven finden sich die Nervenkerne häufiger wie bei den vorderen.

Owsjannikow und Stieda haben die Asymmetrie der abgehenden sensiblen Nerven richtig gesehen, geben aber von ihnen irrthümlicherweise an, dass sie bald von der oberen (dorsalen), bald von der unteren Seite des Rückenmarkes abgehen. Stieda beobachtete auch die an der Abtrittsstelle der Nerven vorkommende Kernanhäufung und bezeichnet sie als Spinalganglien. Seine Beschreibung derselben stimmt aber nicht ganz mit meinen Beobachtungen überein: „Unterhalb jeder oberen Wurzel fand ich nämlich eine bindegewebige Kapsel von ungefähr eiförmiger Gestalt. Der Längsdurchmesser der Kapsel stand senkrecht; nach oben ging die Kapsel über in die bindegewebige Scheide der abgehenden Nerven. Die Kapsel enthielt einen feinkörnigen Inhalt und darin einige kleine, kugelige oder spindelförmige Körperchen, welche mitunter das Ansehen kleiner Kerne oder kleiner Zellen hatten, d. h. im Innern noch einige feine Körnchen einschlossen. Fortsätze beobachtete ich nicht. Beim Schneiden fiel der ganze Inhalt aus der Kapsel meist heraus, dann war

nur am Rande der Rest der feingranulirten Inhaltsmasse sichtbar. Ich bin sehr geneigt dieses beschriebene Gebilde als Spinalganglien, die in granulirter Substanz eingeschlossenen Körperchen als Ganglienzellen zu erklären.“ Eine eigentliche Anschwellung sah ich an dieser Stelle in den Nerven nicht.

Der erste, der die sensiblen Nerven, sowohl was ihren Ursprung aus dem Rückenmark, als ihren histologischen Bau und ihr peripherisches Verhalten betrifft, vollständig richtig beschreibt, ist Schneider. Er sagt: „An jedem Ligament entspringt aus dem oberen Rande des Rückenmarkes ein sensibler Nerv. . . . . Jeder sensible Nerv kommt als ein geschlossenes Bündel aus dem Rückenmark. Seine Fasern sind sehr zart. Der ganze Strang sieht wie feinkörnig aus, ob diese feinen Körner in den Fasern selbst oder zwischen denselben liegen, lässt sich nicht entscheiden. Eine Anschwellung zu einem Spinalganglion fehlt, aber in den Nervenwurzeln liegt eine grössere Zahl sehr kleiner Kerne, welche vielleicht den Kernen der Ganglienzellen entsprechen. Die Hirnnerven treten sofort in das Gallertgewebe der Unterhaut. Die Spinalnerven treten von einer bindegewebiger Scheide, der Fortsetzung der Rückenmarkshülle umgeben, in querer Richtung hinter den Ligamenten aus dem Rückenmark. Das Ligament steht schief zur Längsachse, nach hinten geneigt, so dass der Nerv nicht sofort das Ligament trifft. Auf dieser kurzen Strecke ist er aber von einer bindegewebigen Scheide umschlossen. Sofort nach dem Eintritt in das Ligament theilt sich der Nerv in einen oberen und unteren Ast, welche zuerst nur wenig divergiren, bis sie an die Unterhaut gelangt in entgegengesetzter Richtung auseinandergehen. Die Nerven verzweigen sich in dem Unterhautzellgewebe.“

Gleich Schneider sah auch ich oft im Innern der sensiblen Nerven bei ihrem Durchtritt durch das Ligament eine feinkörnige Masse; ob diese auf zertrümmerte Fibrillen zurückzuführen ist oder ein zweites Element neben den Fibrillen darstellt, ist mir nicht klar geworden. Am besten lässt sich die Struktur der sensiblen Nerven am Vorderende des Körpers auf der ventralen Seite erkennen, da in dieser Gegend die subcutane Schicht, in welcher die Nerven verlaufen, zu mächtigerer Ausbildung gelangt. Hier zeigten die sensiblen Nerven auf Schnitten stets nur ein feinfibrilläres Aussehen. (Fig. 26a, b.)

Nach Schneider hat Rohon sehr eingehende, mit Schneider's und meinen Ergebnissen in Einklang stehende Untersuchungen über den Austritt und die Ausbreitung der sensiblen Nerven angestellt. Er leugnet aber mit Unrecht die von Schneider und mir beschriebene Kernanhäufung am Abgange der Nerven. Er beobachtete zwar Kerne im Innern der Nerven, hält diese aber identisch den Kernen der die Nerven einschliessenden Scheide, also für bindegewebig.

Nach Owsjannikow, Stieda und Rohon treten Fasern der sensiblen Nerven direkt in Zusammenhang mit den der Abgangsstelle

gegenüberliegenden Ganglienzellen; Owsjannikow sagt: „Mitunter gelang es mir beim *Amphioxus* den Uebergang der Nervenzellfortsätze in Spinalnerven durch die ganze Breite eines gefärbten Rückenmarks zu verfolgen“, und Stieda: „trifft man auf einem Querschnitt eine obere (oder untere) Wurzel, so sind alle Zellfortsätze derjenigen Seite, an welcher die Wurzel sich befindet, mehr oder weniger genau dorthin gerichtet, wo die Wurzel das Mark verlässt. Es sieht mitunter so aus, als ob die Fasern der Wurzeln vom Eintrittspunkt an divergirend direkt zu den Nervenzellen derselben Seite hinziehen . . . . Auf horizontalen Längsschnitten liess sich erkennen, dass die eintretenden Wurzeln ihre Fasern zum Theil gerade zur Medianlinie richteten, d. h. direkt in die hier liegenden Zellen übergingen; zum anderen Theil die Fasern umbiegend nach vorn und hinten schickten, d. h. in Längsfasern übergingen“. Rohon, der diese Beobachtungen voll bestätigt, bezeichnet sogar die bezügliche Ganglienzellgruppe als Hinterhörner. Dies kann ich nicht bestätigen. Es war mir nie möglich die feinen Fasern der sensiblen Nerven nach ihrem Eintritt in das Rückenmark einzeln auf weite Strecken und bis zu den Ganglienzellen zu verfolgen. Dagegen kann man, wie schon oben erwähnt, die meist bündelweise ziehenden ungetheilten Fortsätze der Epithel- (Stütz-) Zellen direkt in die Nerven übertreten sehen, und es ist höchst wahrscheinlich, dass diese die genannten Autoren irre geführt haben.

Ganglienzellen finden sich im Verlauf der sensiblen Nerven nicht; ein einziges Mal beobachtete ich auf einer Längsschnittserie an der äussersten Kopfspitze zwei Ganglienzellen. Was Rohon am Kopf- und Schwanzende als Ganglienzellen ansieht, sind sicherlich keine nervösen Gebilde; sie stehen nach meinen Beobachtungen ausser jeden Zusammenhangs mit den in der Regel nach aussen von ihnen verlaufenden Nerven und sind, wie ich glaube, den Kapillaren oder dem Unterhautgewebe zukommende Kerne und Kerngruppen.

Uebersehen von allen Autoren vor, soweit ich die Litteratur überblicke, bisher der von mir beschriebene hinterste (64.), noch nach dem letzten Muskelsegment aus dem Rückenmark tretende sensible Nerv.

### C. Motorische Nerven.

(Fig. 28—34.)

Abwechselnd mit den sensiblen Nerven geht jederseits vom Rückenmark, aber von der ventralen Seite desselben (Fig. 31a), ein zweites Fasersystem ab, die motorischen Nerven (Wurzeln) der Autoren. Es sind dies Fasern von etwas geringerer Dicke (Fig. 36mf) als die mittelstarken Nervenfasern, wie solche auf der ventralen Seite des Rückenmarkes in grosser Menge neben den kolossalen vorkommen. Sie färben sich mit alkoholischem Karmin weniger als die Muskelplatten der Längsmuskulatur,

aber tiefer als die Nervenfasern. Sehr oft legen sie sich zu zwei oder mehreren zu breiteren Fasern zusammen (Fig. 32, 33, 34) und erhalten dann meist eine gleich der Muskulatur dunkle Färbung. Andererseits gehen aus ihnen stellenweise durch dichotomische Theilungen oder durch seitliche Abzweigung feinere Fasern bis zu der Zartheit der dünnsten Nervenfasern hervor. (Fig. 34 und 36.)

An ihrem inneren Ende (Fig. 31a, 32) durchbrechen die motorischen Nerven in ihrer Gesamtheit als einheitliches Bündel die äusseren Schichten der Rückenmarksscheide, welche sich häufig um sie kuppelförmig erheben (Fig. 32), und treten dann als dünne Fasern durch die inneren Lagen der Rückenmarkshülle. Von der inneren Seite der Rückenmarksscheide hebt sich oft, bei manchen Exemplaren regelmässig, in der Gegend der Abgangsstelle der motorischen Nerven eine zarte Membran weit ab (Fig. 31a), bis zu welcher dann stets die letzteren, indem sie sich in feinste Fäserchen auflösen, vordringen. In den Fällen, in denen diese innere Membran nicht zur Beobachtung kommt, verlieren sich die motorischen Fäserchen in der fasrigen Rückenmarkshülle. Ob ein innerer Zusammenhang der motorischen Fasern mit den Nervelementen des Rückenmarkes besteht, habe ich nicht entscheiden können. Bisweilen glaubte ich aber deutlich die feinen motorischen Fäserchen durch die Membran hindurch ins Innere des Rückenmarkes eintreten zu sehen. Gegen einen continuirlichen Uebergang der Nervenfasern in die motorischen Fasern könnte die leichte Loslösbarkeit der letzteren vom Rückenmark sprechen. Denn behandelt man die Thiere nach der Methode von Langerhans mit 20% Salpetersäure oder kocht man sie, wie Schneider es vorschlägt, in Eisessig, so bleiben die sensiblen Nerven stets in fester Verbindung mit dem Rückenmark, während die motorischen Fasern sich ausserordentlich leicht ablösen und nur nach Anwendung der grössten Sorgfalt zur Ansicht gebracht werden können.

Mit dem entgegengesetzten (peripheren) Ende treten die motorischen Fasern einzeln an die innere Kante je einer Muskelplatte heran (Fig. 31, 32). In der Nähe der letzteren verlieren sie ihre dunkle Färbung, so dass sie fast glashell erscheinen und sich scharf gegen die tiefdunkel gefärbten zwei- bis dreimal so dicken Muskelplatten abheben (Fig. 32).

Dass thatsächlich jede Muskelplatte mit je einer motorischen Faser zusammentritt, davon kann man sich auf Querschnittserien leicht überzeugen. Hier lassen sich an den motorischen Fasern drei auf einanderfolgende Abschnitte unterscheiden.

Im ersten (vordersten) Abschnitt  $mf^I$  (Fig. 28 u. 31a) fahren die motorischen Fasern sofort nach ihrem Austritt aus der Rückenmarksscheide pinselförmig auseinander und verbinden sich je mit einer Muskelplatte des dem Rückenmark gegenüberliegenden, dorsalen Myocommatheiles.

Der zweite, dahinter gelegene Abschnitt  $mf^{II}$  (Fig. 29 u. 32) besteht aus ventral ziehenden Fasern, welche sich zu stärkeren Fasern zusammenlegen und erst in geringer Entfernung von dem ventralen Theil des Myocomma ausein-

ander gehen. Die Längsmuskulatur trennt sich, wie Schneider hervorgehoben hat, in einen *longus dorsi* und in einen am After endigenden *rectus abdominis*. Mit der Mehrzahl der Muskelplatten des letzteren und einem Theil der ventralen Muskelplatten des ersteren verbinden sich die eben beschriebenen motorischen Fasern des zweiten Abschnittes.

Infolge der Convergenz der Muskelplatten des *longus dorsi* und des *rectus abdominis* endigt ein Theil derselben mit ihren inneren Kanten in dem zwischen beiden Muskelsystemen befindlichen Raume (Fig. 28—30). Mit diesen Muskelplatten vereinigen sich die motorischen Fasern des dritten und hintersten Abschnittes *mf<sup>III</sup>* (Fig. 30 u. 33), indem sie gleich denjenigen des zweiten Abschnittes packetweise ventral ziehen und erst in dem Raum zwischen *longus dorsi* und *rectus abdominis* auseinander fahren, um je zu einer Muskelplatte zu treten.

Die motorischen Fasern zeigen oft eine sehr ausgeprägte Querstreifung (Fig. 34), welche in ihrer Struktur genau derjenigen der Längsmuskulatur gleicht. Manche Fasern lassen dieselbe in ihrer ganzen Länge, viele nur an einer Stelle deutlich, an anderen keine Spur von ihr erkennen, in letzterem Falle gehen gewöhnlich die ungestreiften Parthien ganz allmählich in die gestreiften über. Bei weitem die meisten Fasern erscheinen aber vollständig homogen.

Im ersten Abschnitte *mf I* liegen die am meisten dorsal gelegenen Fasern, welche eine Strecke parallel verlaufen, gewöhnlich zu mehreren dicht neben einander und sind dann durch einen dunkleren Farbenton ausgezeichnet (Fig. 34 *mf I'*). Sie fallen dadurch auf Schnitten sofort in die Augen und sind in den einzelnen Segmenten leicht wiederzufinden. Sie zeigen die Querstreifung am häufigsten und ausgeprägtesten. An ihnen habe ich beobachten können, wie entsprechende Fasern in verschiedenen Segmenten eines Thieres oder in gleichen Segmenten verschiedener Exemplare bald in ihrer ganzen Länge, bald nur theilweise die Querstreifung aufwiesen, bald durchweg homogen erschienen.

Doch auch unter den übrigen Fasern des ersten Abschnittes finden sich an den verschiedensten Stellen entweder in ihrem ganzen Verlauf oder nur theilweise quergestreifte Fasern, von denen die letzteren an den der Querstreifung entbehrenden Stellen von den homogen aussehenden nicht zu unterscheiden sind. Bisweilen entdeckt man in einem Packet motorischer Fasern, das auf den ersten Blick homogen erscheint, erst bei genauerem Zusehen und bei richtiger Einstellung des Mikroskopes diese oder jene Faser als quergestreift.

Trotzdem in dem ersten Abschnitte der motorischen Fasern die Querstreifung am häufigsten zu Tage tritt, so überwiegen doch selbst hier bei weitem die durchweg homogenen Fasern; in noch höherem Maasse gilt dies von dem zweiten und dritten Abschnitt, doch trifft man auch hier stellenweise sehr deutlich quergestreifte Fasern, am seltensten im dritten Abschnitt.

Die Querstreifung war besonders bei den mit Osmiumsäure und Sublimat behandelten Fasern deutlich. (Vgl. Schneider, Zoologische Beiträge. II. 2.)

mat behandelten Thieren und namentlich im vorderen Körperviertel sehr deutlich, während manche in Alkohol gehärtete Thiere nirgends eine Andeutung derselben aufwiesen.

Da ich in Uebereinstimmung mit Stieda und Schneider die sensiblen Nerven niemals mit der Längsmuskulatur in Verbindung treten sah, wie dies Langerhans und Rohon (wenn auch letzterer in einem anderen Sinne als ersterer), angeben; da ferner die motorischen Fasern durch ihre Lage an die motorischen Wurzeln der Spinalnerven der höheren Wirbelthiere erinnern, so scheint es mir wahrscheinlich, dass durch dieselben, wenngleich eine direkte Beobachtung für ihre Verbindung mit den nervösen Elementen des Rückenmarkes nicht vorliegt, allein die motorischen Reize der Längsmuskulatur übermittelt werden (cf. unten S. 206 u. 207).

Untersucht man auf einer Querschnittsserie den vordersten Abschnitt des grossen ventralen Quermuskels von *Amphioxus*, so sieht man in seinem vorderen Ende in gewissen Abständen sich quergestreifte Fasern abzweigen, welche zur subcutanen Schicht, in der sich die Nerven verzweigen, hinziehen. Das eine Mal beobachtete ich deutlich, wie sich ein solcher Muskelfaserzug an einen quergeschnittenen sensiblen Nerven anlegte. Da die sensiblen Nerven im Wesentlichen denselben Bau zeigen wie die Nervenfaserschicht des Centralnervensystems, so ist vielleicht die Annahme nicht ganz von der Hand zu weisen, dass der Quermuskel durch abtretende Faserzüge in ähnlicher Weise von den sensiblen Nerven, welchen dann allerdings die Bezeichnung „sensibel“ nicht mehr voll zukommen dürfte, innervirt wird wie die Längsmuskeln durch die motorischen Fasern vom Centralnervensystem aus.

Owsjannikow und Stieda heben hervor, dass zwischen den dorsal und den ventral vom Rückenmark abtretenden Nerven in der Struktur durchaus kein Unterschied existire. Ich habe daher in dem die sensiblen Nerven behandelnden Abschnitt am Anfange der Litteraturbesprechung die Ansicht vertreten, dass beide lediglich die sensiblen Nerven gesehen haben und nur über den Abgang derselben getäuscht worden sind. Von Owsjannikow scheint mir dies auch mehr wie wahrscheinlich. Dagegen wäre es von Stieda nicht unmöglich, dass er wirklich die motorischen Fasern zu Gesicht bekommen, sie aber infolge der noch unvollkommeneren Untersuchungsmethoden seiner Zeit in ihrem histologischen Verhalten nicht richtig erkannt und darum den sensiblen gleichgestellt hat. Denn einerseits zeigt die von ihm auf einem Querschnitt abgebildete ventrale Wurzel eine Verlaufsrichtung, wie sie die sensiblen Nerven niemals, wohl aber die ventralen Parthieen der motorischen Fasern stets einnehmen, und andererseits giebt er an, nur an den dorsal das Rückenmark verlassenden Nerven Spinalganglien gesehen zu haben, weshalb er auch allein diese den sensiblen Wurzeln der höheren Wirbelthiere gleichstellt.

Schneider war wieder der Erste, der die motorischen Fasern klar

erkannte und eine den natürlichen Verhältnissen genau entsprechende Beschreibung von ihnen entwirft. Da er namentlich eingehend das Verhalten der motorischen Fasern auf Zupfpräparaten, die ich bisher unberücksichtigt gelassen habe, schildert und seine Auffassung der motorischen Fasern, der ich mich vollständig anschliesse, sehr ausführlich darlegt, so lasse ich den grössten Theil seiner eigenen Worte folgen: „An einem durch Kochen in Essigsäure isolirten Rückenmark stehen auf der unteren Seitenkante des Rückenmarkes kurze kegelförmige Fortsätze, so dass dasselbe sägeartig aussieht. Die Fortsätze liegen neben und übereinander in dem hinteren Drittel des Segmentes. An Querschnitten erkennt man, dass diese Fortsätze einzeln durch Oeffnungen der Rückenmarksscheide hindurch treten. Von dieser Stelle, der Wurzel der motorischen Nerven, sieht man Fasern ausgehen, welche durchsichtiger und viel dicker sind als die Fasern der sensiblen Nerven. Zuerst bilden sie ein plattes Bündel, dessen Umriss enger ist als die Austrittsstelle, dann strahlen die Fasern aus einander, ein kleiner Theil geht nach oben, ein grösserer nach unten und legen sich dabei an die inneren Kanten der Muskelplatten an. Einige Fasern treten in den Spalt, welcher den Rectus abdominis von dem Longus dorsi trennt. Auf der Muskelschicht angelangt biegen die Fasern nach hinten in die Längsrichtung um und verschmelzen mit den freien Kanten der Muskelplatten. Auf Längsschnitten kann man sich davon überzeugen, dass die Fasern, sowie sie sich dem Rande der Muskelplatte nähern, die Querstreifung erhalten und nun mit den Muskeln verschmelzen. Wer diese Fasern bei kleineren Exemplaren auf Querschnitten oder an Präparaten, welche durch kochende Essigsäure erhellt sind, kennen lernt, wird kaum einen Zweifel hegen, dass es motorische Nerven sind. Allein andere Thatsachen widerlegen diese Auffassung. An den Exemplaren des *Amphioxus* von 4 Cm. zeigten diese Faserbündel eine neue Eigenschaft. In den fünf hinter dem After liegenden Segmenten waren diejenigen Fasern, welche sich nach dem unteren Theil des Myocomma begeben, in ihrer ganzen Länge quergestreift. Man erhält diese Präparate, indem man die Thiere der Länge nach halbirt, in Eisessig kocht und dann die Chorda ablöst. Es entstand nun die Frage, ob nur an dieser Stelle und an diesen Exemplaren eine Umwandlung der Fasern in Muskeln vor sich gegangen, oder ob die Fasern in der ganzen Länge des Thieres und in allen Exemplaren Muskeln sind. Im letzteren Falle würde diese Stelle sich nur dadurch auszeichnen, dass an ihr die Eigenschaft der Querstreifung besonders deutlich hervortritt. Mitten in einem quergestreiften Muskel kann man Stellen finden, welche glatt sind, wie z. B. an dem Quermuskel des *Amphioxus*. Die Querstreifung kann mitunter überaus fein sein, man wird finden, dass die Augen bei längerer Beschäftigung mit Muskeln eine besondere Schärfe in der Auffindung feiner Längs- und Querstreifung erlangen.

In der That wird man bei längerem Suchen, unter Anwendung aller optischen Hilfsmittel, an vielen dieser Fasern nicht bloß an den besonders hervorgehobenen Stellen feine Querstreifen finden. Es wird jedoch schwer halten, dieselben einem Ungeübten zu zeigen. Darnach scheint mir jetzt die Auffassung am meisten berechtigt, dass diese Fasern sämtlich Muskeln sind und dass die motorischen Nerven nur bis an die Grenze der Rückenmarksscheide reichen. Jede Muskelplatte würde also einen Fortsatz nach dem Rückenmark senden und dort seine Innervation erhalten. Wie ich nachgewiesen habe, findet sich dieselbe Erscheinung an den Muskeln der *Nematoden* u. s. w.“

Nach Schneider biegen die motorischen Fasern an der Längsmuskulatur nach hinten um. Herr Professor Schneider hatte die Freundlichkeit mir die von ihm nach seiner Methode isolirten Myocommata, an denen die motorischen Fasern ganz vorzüglich erhalten waren, zur Untersuchung zu überlassen<sup>1)</sup>. An diesen konnte auch ich mich über allen Zweifel deutlich überzeugen, dass ein grosser Theil der motorischen Fasern im Bogen nach hinten zogen und dass quergestreifte Muskelfibrillen aus der Längsrichtung abbiegend ihnen entgegenkamen, so dass es höchst wahrscheinlich ist, dass die motorischen Fasern zum Theil, wie Schneider es abbildet, direkt in Muskelfibrillen übergehen. Auch auf Längsschnitten erkennt man, dass von den pinselförmig auseinander fahrenden motorischen Fasern die nach hinten ziehenden an der Längsmuskulatur in die Längsrichtung umbiegen. Ob sie sich jedoch direkt in eine Muskelfibrille fortsetzen, habe ich nicht entscheiden können. Die Mehrzahl der motorischen Fasern tritt aber, indem sie dorsal, ventral oder direkt quer verlaufen, fast senkrecht an die Muskelplatten heran (Fig. 28—32). Diese lassen auch auf Längsschnitten nie eine Umbiegung in die Längsrichtung erkennen. Es bleibt daher vorläufig noch eine offene Frage, ob die motorischen Fasern sämtlich die direkten Fortsätze der Muskelfibrillen sind, oder ob die Mehrzahl von ihnen nur in sehr enge Berührung mit den Muskelplatten kommen.

Die Muskelplatten der Längsmuskulatur verbinden sich mit den die Myocommata begrenzenden Ligamenten häufig durch bindegewebige (sehnenartige) Ausläufer, welche namentlich bei den inneren, nach dem Rückenmark zu gelegenen Muskelparthieen oft sehr lang sind und sich hier in der Regel an eine dicht neben der Rückenmarksscheide gelegene Verdickung des Ligamentes inseriren (Fig. 37). Da diese bindegewebigen Ansätze

<sup>1)</sup> Will man nach der von Schneider angegebenen Methode die Myocommata mit den motorischen Fasern isoliren, so empfiehlt es sich nach meinen Versuchen nicht zu frische, namentlich nicht in Sublimat gehärtete, sondern längere Zeit in Alkohol conservirte Exemplare zu verwenden. Bei letzteren ist es auch mir wiederholt gelungen die einzelnen Myocommata im Zusammenhang mit den motorischen Fasern zu erhalten.



eine gewisse Aehnlichkeit mit den motorischen Fasern zeigen, und die motorischen Fasern am (vorderen) Ende des Myocomma liegen, so machen die oben erwähnten, nach hinten ziehenden und an der Muskulatur in die Längsrichtung umbiegenden Parthieen der motorischen Fasern auf Längsschnitten den Eindruck von bindegewebigen Ansätzen der innersten Muskelfibrillen, welche die bindegewebigen Ansätze der äusseren Muskelparthieen des Myocomma nach innen, nach der Rückenmarksscheide zu, fortzusetzen scheinen (Fig. 37). Eine Zeit lang neigte ich daher der Ansicht hin, dass die motorischen Fasern sämmtlich lediglich als bindegewebige Ansätze der (inneren) Muskelfibrillen an die bindegewebige Rückenmarksscheide aufzufassen wären. Bei genauerer Untersuchung überzeugte ich mich aber, dass die motorischen Fasern stets eine dunklere, nach Mayer'scher alkoholischer Karminfärbung rosa Färbung zeigen, während die bindegewebigen Ansätze farblos erscheinen; ferner wird die Auffassung der motorischen Fasern als sehnenartiger Ansätze vollständig durch die zur Verlaufsrichtung der Muskelfibrillen fast senkrechte Verlaufsrichtung der Mehrzahl der motorischen Fasern widerlegt.

Im Vergleich zu den Schneider'schen Resultaten sind die fast ausschliesslich durch Zupfpräparate gewonnenen Ergebnisse von Rohon als verhältnissmässig nur unbedeutende zu bezeichnen. Er hat zwar die motorischen Fasern erkannt, sie aber nur als kurze dem Rückenmark anhängende Fäserchen beobachtet und weder ihren Durchtritt durch die Rückenmarksscheide noch ihren Zusammenhang mit den Muskeln constatiren können. Er sagt: „Wir sehen da (an einem im frischen Zustande präparirten Rückenmark) mehrere Colonnen kurzer Fasern, die in senkrechter Richtung zum Rückenmark, parallel und dicht gedrängt zu einander stehen. Jedes der Fäserchen macht sich deutlich bemerkbar, so dass man ganz bequem zur Ernirung ihrer Zahl schreiten kann. Ich zähle durchschnittlich zwischen 40 Fasern, bisweilen auch darüber, in jeder Colonne. Alle diese Fasern entsprechen eben so vielen nackten Achseneylindern; also sind sie die Zellenfortsätze des Rückenmarkes, wie später nachgewiesen werden wird. . . . An Querschnitten war es auch mir unmöglich den motorischen Wurzeln bis zu der Rückenmarkshülle zu folgen. Allerdings kommen und gehen Fortsätze oben und unten vom Rückenmark zu der besagten skeletogenen Membran und umgekehrt; aber das sind keine Nervenfasern, sondern Bindegewebsfasern. Ich für meinen Theil gelangte zu einem diesbezüglichen Wahrscheinlichkeitsschluss bloß durch Zerzupfungspräparate, an denen ich oftmals ganze Stücke von Muskelplatten in Contact mit den motorischen Wurzelfortsätzen fand. Allein ich sah niemals, dass diese Fasern mit den Muskelplatten verschmolzen wären, oder gar eine Continuität mit von Schneider als Muskelfortsätze bezeichneten Dingen gebildet hätten“. Ob Rohon überhaupt die eigentliche Ansatzstelle der motorischen Fasern an die Längsmuskulatur zu Gesicht bekommen

hat, scheint mir nach seiner diesbezüglichen Zeichnung noch sehr fraglich.

Durchaus unrichtig ist ferner Rohon's Schilderung eines Zusammenhanges der motorischen Fasern mit bestimmten Ganglienzellgruppen, welche er Vorderhörner nennt: „Die Existenz der vorderen Wurzeln lässt sich entweder an glücklichen Zerzupfungspräparaten und noch sicherer und deutlicher durch Betrachtung der ventro-lateralen Rückenmarksf lächen nachweisen, die in Glycerin- oder in Nelkenöl, nach vorheriger Behandlung mit Gold, mit Karminammon u. s. w. und im frischen Zustande aufgehell't worden sind. Wir sehen da, wie die vorderen Wurzeln als deutlich wahrnehmbare Fasern das Rückenmark verlassen und frei endigen. Die Zellen, welche die vorderen Wurzeln in der Gestalt nackter Achsencylinder von dem Rückenmark entsenden, liegen lateralwärts und einige davon ventralwärts vom Centralkanal. Besichtigt man die Zellen an Zupfpräparaten, wo sie freier auftreten, so übersieht man die verschiedenen Grössen, mit denen sie sich an der Wurzelbildung betheiligen. Der grössere Theil der motorischen Wurzelfasern nimmt seinen Ursprung in pigmentlosen und multipolaren Nervenzellen, während der mindere Theil von den pigmentirten und ebenfalls multipolaren Ganglienzellen entspringt. Der Verlauf von den in Bündel gruppirten Wurzelfasern ist in einer schiefen unter einem spitzen Winkel gedachten Ebene; dabei convergiren die Fasern beiläufig in der Mitte ihrer Laufbahn und divergiren, sobald sie die Peripherie des Rückenmarkes erreicht haben. Daher erklärt sich auch ihre zackenbildende Erscheinung an der Peripherie des Rückenmarkes“ (cf. auch oben das erste Citat).

Nach meinen Erfahrungen ist es unmöglich, die bei ihrem Durchtritt durch die Rückenmarksscheide in feine Fäserchen zerfallenden motorischen Fasern im Rückenmark selbst einzeln weiter zu verfolgen. Die Richtigkeit von Rohon's Abbildungen, auf denen die Fortsätze verschieden grosser Ganglienzellen quer die Nervenfasersubstanz des Rückenmarkes durchsetzen und dann über dieses hinaus als motorische Fasern weiter ziehen, muss ich aufs Entschiedenste bestreiten. Sie können nur auf Trugbildern beruhen, die durch Zupfpräparate hervorgerufen wurden.

Von einer Querstreifung der motorischen Fasern giebt Rohon nichts an.

## Buchstabenerklärung.

- A—Z kolossale Ganglienzellen.  
a—g die Fortsätze der kolossalen Ganglienzelle A, a ihr kolossaler Fortsatz.  
ba bindegewebiger Ansatz der Längsmuskulatur an die Ligamente.  
ch Chorda.  
ck Centralkanal.  
gz Ganglienzelle.  
h—v die von hinten nach vorn das Rückenmark durchziehenden kolossalen Nervenfasern.  
kn kolossale Nervenfaser.  
lig Ligament.  
m Längsmuskulatur.  
mf motorische Fasern.  
nf Nervenfaser.  
nk Nervenkerne.  
pgfl Pigmentfleck am Vorderende des Hirns.  
rm Rückenmark.  
rsch Rückenmarksscheide.  
sn sensibler Nerv.  
stf Stützfasern.  
stz Stützzellen.  
v—h die von vorn nach hinten das Rückenmark durchlaufenden kolossalen Nervenfasern.  
vtr Ventrikel.

---

## Figurenerklärung.

- Fig. 1—11. Von vorn nach hinten in kürzerer oder weiterer Entfernung auf einander folgende Querschnitte des Rückenmarkes aus der Gegend der kolossalen Ganglienzelle A, um die verschiedenen Fortsätze derselben a, b, b', e, d, c, f, g zu zeigen. b—g werden ebenso wie a' nach kurzem Verlauf so fein, dass sie in der Nervenfasersubstanz nicht mehr zu verfolgen sind. a verläuft, ohne an Stärke abzunehmen, als kolossale Nervenfaser bis ans Hinterende des Rückenmarkes.
- Fig. 12. Schematische Rekonstruktion der kolossalen Ganglienzelle A nach der Querschnittsreihe Fig. 1—11. Sämtliche Fortsätze sind auf einem idealen Längsschnitt durch das Rückenmark in einer Ebene liegend gedacht.

- Fig. 13 u. 14. Zwei Querschnitte des Rückenmarkes aus der Gegend der kolossalen Ganglienzelle F (Fig. 13) und G. (Fig. 14). Die hell gebliebenen Theile der Fortsätze der Ganglienzellen F und G bezeichnen die vor resp. hinter der Schnittebene gelegenen Parthieen derselben. Die Fortsätze f und g treten nach hinten verlaufend auf die entgegengesetzte Seite über, wo sie in halber Höhe des Rückenmarkes als kolossale Nervenfasern (v—h) bis ans Schwanzende ziehen. In Fig. 14 hat f noch nicht seine definitive Lage (neben v—h) erlangt.
- Fig. 15. Querschnitt durch das Rückenmark in geringer Entfernung vor dem Abgange des 10. linken sensiblen Nerven, also kurz vor dem Auftreten der kolossalen Ganglienzelle I.  
 a, f, g die nach hinten verlaufenden kolossalen Fortsätze der kolossalen Ganglienzellen A, F, G.  
 h Fortsatz der kolossalen Ganglienzelle H, welcher noch nicht seine definitive Lage neben f erreicht hat.
- Fig. 16 u. 17. Zwei Querschnitte des Rückenmarkes aus der Gegend der kolossalen Ganglienzellen P und O. Sublimat.  
 Die hell gelassenen Theile der Fortsätze p und o deuten ihren Verlauf nach vorn an, d. h. p und o treten auf die andre Seite über, um hier als kolossale Nervenfasern h—v nach dem Kopfende zu verlaufen.
- Fig. 18. Querschnitt durch das Rückenmark aus der Gegend des vorletzten linken sensiblen Nerven.
- Fig. 19. Querschnitt des Rückenmarkes zwischen dem vorletzten und letzten sensiblen Nervenpaare.
- Fig. 20. Querschnitt durch das äusserste Schwanzende des Rückenmarkes.
- Fig. 21. Längsschnitt durch das Hirn. Alkohol.
- Fig. 22. Querschnitt des Rückenmarkes zwischen dem zweiten und dritten sensiblen Nervenpaar. Sublimat.  
 Das Exemplar, welchem dieser Querschnitt entnommen ist, zeigte gleich dem Exemplar, von dem die Querschnitte in Fig. 16 u. 17 herrühren, den Centralkanal in seiner ganzen Höhe gleichbreit und zwar in der ganzen Länge des Rückenmarkes.
- Fig. 23. Querschnitt des Rückenmarkes aus der zwischen dem vierten und fünften linken sensiblen Nerven gelegenen Gegend. Sublimat.
- Fig. 24. Querschnitt des Rückenmarkes aus der Gegend der kolossalen Ganglienzelle A, aus einer anderen Querschnittsserie als derjenigen, welcher die Querschnitte in Fig. 1—11 entstammen.
- Fig. 25a und b. Zwei Längsschnitte aus einer (horizontal) etwas schräg von oben (dorsal) nach unten durch das Rückenmark gelegten Serie, von dem Anfange des hinteren Körperdrittel. Osmiums.  
 Abschnitt I entstammt dem oberen (dorsalen) Drittel der Höhe des Centralkanales, Abschnitt II dem mittleren Drittel, Abschnitt III u. IV dem unteren Drittel und zwar Abschnitt IV der ventralen cylinderförmigen Erweiterung des Centralkanales. Abschnitt III der dicht über derselben gelegenen Gegend (cf. Fig. 31).
- Fig. 25c. Ein Theil der äusseren aus Nervenfasern bestehenden Rückenmarkspartlie aus einem Längsschnitt derselben Serie, welcher Fig. 25a u. b entnommen sind.
- Fig. 26a. Längsschnitt durch einen sensiblen Nerven. Osmiums.
- Fig. 26b. Querschnitt eines sensiblen Nerven. Osmiums.

Fig. 27a. Genau nach den Querschnittsserien entworfenes Schema des Faserverlaufes der kolossalen Nervenfasern a—z und ihrer Entstehung aus den kolossalen Ganglienzellen A—Z.

Die mit 1—64 bezeichneten schwarzen Striche bedeuten die abgehenden sensiblen Nerven.

Der punktiert gezeichnete Abschnitt repräsentirt den mittleren zwischen dem 12. und 39. sensiblen Nervenpaar liegenden Theil des Rückenmarkes.

Fig. 27b. Schematischer Querschnitt des Rückenmarkes zur Erläuterung der Lage der in Fig. 27a gezeichneten kolossalen Nervenfasern.

Fig. 28, 29, 30. Drei in geringer Entfernung von vorn nach hinten auf einander folgende Querschnitte von *Amphioxus* aus der Gegend einer motorischen Fasergruppe, um die Beziehung der motorischen Fasern (blau) zu den einzelnen Muskelplatten (roth) der Längsmuskulatur zu zeigen.

Fig. 31a. Querschnitt des Rückenmarkes aus der mittleren Körpergegend. Sublimat. Zeigt Abschnitt I der motorischen Fasern (= Fig. 28).

Fig. 31b. Verschieden starke Nervenfasern aus einem Querschnitt durch das Rückenmark. Sublimat.

Fig. 32. Theil eines Querschnittes von *Amphioxus* aus dem Ende des vorderen Kopfviertel. Sublimat.

Stellt Abschnitt II der motorischen Fasern dar (= Fig. 29).

Fig. 33. Theil eines Querschnittes von *Amphioxus* aus dem Ende des vorderen Kopfviertel. Sublimat.

Zeigt Abschnitt III der motorischen Fasern (= Fig. 30).

Fig. 34. Abschnitt I der motorischen Fasern auf einem Querschnitt durch das Rückenmark. Osmiums.

Fig. 35. Querschnitt der kolossalen Nervenfasern a nebst einem Theile der in ihrer Umgebung liegenden feineren Nervenfasern. Alkohol.

Fig. 36. Die Hälfte einer motorischen Fasergruppe im Querschnitt. Alkohol.

Fig. 37. Horizontaler Längsschnitt durch *Amphioxus* aus der Höhe der motorischen Fasern (etwas schematisirt).

# Ueber das Sarkolemma

Von

**Anton Schneider.**

(Mit Taf. XVII.)

Die Muskelfaser der Wirbelthiere wird seit Schwann beschrieben: als ein Fibrillenbündel, welches von einem zarten, strukturlosen Häutchen, dem Sarkolemma, eng umschlossen ist. Die Muskelfaser ist wieder umgeben von einer Bindegewebsscheide, dem Perimysium.

Ueber die histologische Entstehung des Sarkolemma gehen die Ansichten auseinander. Schwann lässt die Muskelfasern aus Zellen hervorgehen, deren Membran zum Sarkolemma wird. Nach Holst (1846) und Reichert dagegen entstehen die Fibrillen nicht innerhalb einzelner Zellen, sondern in einer kernreichen Grundsubstanz. Wagener<sup>1)</sup> hat diese Ansicht angenommen und durch genaue Untersuchungen am Hühnchen besser begründet. Nach ihm treten die Fibrillen in der kernhaltigen Grundsubstanz zu Cylindern zusammen, welche eine feinkörnige Substanz einschliessen. Die Grundsubstanz differenzirt sich zu Embryonalzellen, welche auf den Cylindern wie Beeren aufsitzen. Die Umrisse der Embryonalzellen sinken zusammen, der Cylinder glättet sich, die Kerne treten theils in das Innere des Cylinders, theils auf seine Oberfläche und so entsteht das Sarkolemma. Aus derselben Grundsubstanz entsteht auch das Periost und überhaupt das Bindegewebe. Nach Wagener ist also das Sarkolemma eine bindegewebige Hülle und die Muskelfaser entsteht nicht aus einer oder mehreren gleichen Zellen, sondern ist ein aus verschiedenen Geweben zusammengesetztes Organ.

Auch Eckhardt<sup>2)</sup> hat die Entstehung der Fibrillen in einer kernhaltigen Grundsubstanz für die Herzmuskeln des Hühnchen's nachgewiesen.

Die Muskelfasern der Wirbellosen findet G. R. Wagener in der angeführten Schrift ganz so gebildet wie die der Wirbelthiere, nämlich aus fibrillärer Substanz und einer Scheide.

1) G. R. Wagener, die Entwicklung der Muskelfaser. Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. Supplementheft IV. Marburg 1869.

2) C. Eckhardt, Entwicklungsgeschichte der Herzmuskulatur. Henle u. Pfeufer, Zeitschrift für rationelle Medizin. Bd. XXIX (1869).

Leydig<sup>1)</sup> nimmt ebenfalls die Scheide der Muskelfasern an, lässt sie aber continüirlich mit dem Bindegewebe zusammenhängen.

Ich selbst habe mich früher dahin ausgesprochen, dass die Muskelfasern der *Plathelminthen* nach ihrer Struktur eine gleiche Entwicklungsweise wie die der Wirbelthiere haben müssen<sup>2)</sup>.

Wie sich die Schriftsteller auch die Entstehung des Sarkolemma denken, darin stimmen sie alle überein, dass die Muskelfasern aus einem Bündel fibrillärer Substanz bestehen, welche von einer strukturlosen Membran, dem Sarkolemma, fest umschlossen ist. Diese Fasern sind in Bindegewebe eingebettet, welches von dem Sarkolemma wohl zu unterscheiden ist.

Man kann sich aber an guten Querschnitten überzeugen, dass ein Sarkolemma nicht vorhanden ist, dass vielmehr das Sarkolemma aus den Beschreibungen weggelassen werden muss.

Ich gebe zunächst die Abbildung eines guten Querschnitts der Rückenmuskeln von *Cyprinus carassius*. Die Muskelfasern sind von polyedrischem Querschnitt und bestehen aus isolirten Fibrillencomplexen, welche das Polyeder gleichmässig erfüllen. Der Rand des Polyeders wird nur von Fibrillen gebildet (Taf. XVII. Fig. 1). Bei manchen Fasern bilden die Fibrillen Platten, welche radial angeordnet sind. Diese Radien sind keineswegs in die Fläche projicirte Fibrillen, wie man sie von dickeren Schnitten leicht erhalten kann.

Wäre eine der fibrillären Substanz eng anliegende Membran, das Sarkolemma, vorhanden, so müsste es an diesen Querschnitten sichtbar sein. Es fehlt aber immer. Sind die Querschnitte etwas dicker, so zeigt sich, wenn man das Mikroskop sorgfältig auf die obere Fläche einstellt, das Bild immer noch in der abgebildeten Weise. Stellt man aber etwas tiefer ein, so sieht man eine scharfe zusammenhängende Linie als Begränzung des Fibrillenbündels. Diese Linie ist es, die man immer als Querschnitt des Sarkolemma abgebildet hat. In der That rücken die einzelnen Säulchen fibrillärer Substanz am Rande der Faser näher an einander als in der Mitte und bilden dadurch eine wenn auch unvollständig continüirliche Schicht. Der optische Längsschnitt dieser Schicht giebt isolirten Fasern den Schein, als ob sie von einer strukturlosen Sarkolemmaschicht umgeben wären. Ja bei Zerreiſung kann der festere Zusammenhang der Fibrillen den Schein einer Membran erzeugen. Die genaue Analyse des Querschnittes lässt jedoch den wahren Sachverhalt erkennen.

Die Muskelfasern sind wie überall in ein kernhaltiges Bindegewebe eingebettet, welches immer durch einen grösseren Abstand davon getrennt ist. Die erwähnten Schnitte sind an kleinen Karauschen gemacht, welche in Chromsäure und Alkohol erhärtet waren.

<sup>1)</sup> Leydig, Lehrbuch der Histologie 1826 S. 138.

<sup>2)</sup> Schneider, Untersuchungen über *Plathelminthen* 14. Bericht der Oberhessischen Gesellschaft 1873 S. 81.

Ich habe aber noch andere Präparate dargestellt von Muskeln des Oberschenkels des Frosches, welche in Sublimat und Alkohol gehärtet waren. Sie zeigten dieselben Erscheinungen, nur stehen die Fibrillen dichter (Fig. 2). An einzelnen Stellen treten zwischen den dicht an einander stehenden Fibrillen helle Lücken auf, welche wahrscheinlich feinkörniges Protoplasma einschliessen. Die bekannten Cohnheim'schen Felder treten bei dieser Behandlungsweise nicht auf.

Gehen wir nun zur Untersuchung anderer Typen des Thierreichs über, so werden wir ebenfalls vergeblich nach einem Sarkolemma suchen. Von *Hirudineen* bilde ich Fig. 3 den Querschnitt einer *Clepsine* ab. Die Muskelfasern sind hier in eine faserige kernhaltige Bindesubstanz eingebettet. Die Hohlräume, welche die Muskelfasern enthalten, sind nach Innen sehr scharf begrenzt, die Bindesubstanz bricht an der Begrenzungsstelle das Licht etwas stärker.

Die fibrilläre Substanz besteht bekanntlich bei den *Hirudineen* aus Platten, welche radiär stehend eine Rindenschicht zusammensetzen. Am äussern Rand hängen die Platten durch fibrilläre Substanz etwas enger zusammen. Durch Maceration oder Kochen in Säure löst sich das Bindegewebe auf. Von der Verbindung dieser beiden Eigenschaften kommt es, dass die Muskelfasern der *Hirudineen* sich als scharf begrenzte Gebilde so leicht von einander trennen lassen. Die Querschnitte von *Hirudo medicinalis* zeigen ähnliche Bilder, nur ist das Bindegewebe weniger faserig wie bei *Clepsine*.

Unter den *Nematoden* will ich das Verhalten von *Ascaris megalcephala* schildern (Fig. 4). Sie gehört bekanntlich zu den *Cölomyariern*. Die fibrilläre Substanz derselben besteht aus Platten, welche radial gestellt die Rindenschicht eines Cylinders oder einer Rinne zusammensetzen. Am Aussenrande verbindet sich die fibrilläre Substanz der benachbarten Platten, allein man kann ohne Zweifel erkennen, dass die äusserste Begränzung der Fibrillenschicht nur durch Fibrillen, nicht durch eine strukturlose Membran, ein Sarkolemma, gebildet wird. Die einzelnen Muskelfasern ruhen nach aussen auf der Hypodermis, welche nach der Muskelschicht zu homogener und durchsichtiger wird. Diese homogene Schicht dringt zwischen die einzelnen Muskelfasern ein und grenzt dieselbe gegen einander ab. Man kann sie als Bindegewebe bezeichnen, sie geht nach Aussen allmählich in die Hypodermis über, von der sie also noch nicht differenziert ist. Die Muskelfasern senden bekanntlich je einen Querfortsatz nach den Medianlinien und beutelförmige Ausläufer nach Innen. Sie sind eingebettet in Bindegewebe, welches sich von den Scheidewänden der Muskelfasern fortsetzt und gewissermassen zwischen die Muskeln, deren Fortsätze und Ausläufer ergiesst. Nach dem Darm zu zerfällt das Bindegewebe in dünne Ausläufer, welche sich mit der Hülle vereinen, die den Mitteldarm überzieht und welcher aus dem Oesophagus hervorgeht. Eine scharfe Trennung von Mesoderm und Ectoderm hat bei den *Nematoden* noch nicht stattgefunden.



Der Ueberzug des Mitteldarms wie der Oesophagus bestehen aus dem Ecto-Mesoderm, welches hier mit dem ebenfalls noch Ecto-mesodermatischen Bindegewebe verschmilzt. Dieses Verhalten der *Nematoden* habe ich bereits<sup>1)</sup> ausführlich beschrieben und durch Abbildungen erläutert.

In den Querfortsätzen ziehen sich einzelne Fibrillen, wie man an Schnitten und auch sonst sehen kann, nach den Medianlinien und ermöglichen, indem sie sich an die Längsstränge des Nervensystems ansetzen, die Innervation der Muskeln. Das zwischen den Muskeln sich ergießende Bindegewebe erfährt in der Gegend zwischen den Längsmuskelfasern und dem Darm eine Modifikation, indem sich grosse und kleine längliche Hohlräume darin bilden, welche mit einer Flüssigkeit erfüllt sind.

Die Wände der Hohlräume werden so dünn, dass das Bindegewebe aus Membranen gebildet scheint. An manchen Stellen, besonders an jüngeren Exemplaren von etwa 2 mm Durchmesser, kann aber das Bindegewebe zwischen den Muskelfortsätzen sehr deutlich ausgebildet sein. Die erwähnten Hohlräume mehren sich überhaupt erst mit dem Alter. Im Alter wird ausserdem durch die Ausdehnung der Geschlechtsorgane das Bindegewebe zusammengedrückt und dadurch das wirkliche Bild verwischt. Die Abbildung des Querschnitts von solchen unausgewachsenen *Ascaris*, welche ich im Jahre 1866 gab<sup>2)</sup>, stellt diese Verhältnisse ziemlich richtig dar. Die Hohlräume fehlen noch. Das Eindringen der Hypodermissschicht zwischen die Muskeln ist wenigstens angedeutet. Im Text ist davon nicht deutlich gesprochen, da mir diese Verhältnisse damals nicht klar waren.

Das Bindegewebe der *Ascaris* löst sich in Säuren durch längere Maceration und durch Kochen. Deshalb lassen sich wie bei den Wirbelthieren und den *Hirudineen* die Muskelfasern der *Nematoden* leicht isoliren. Bei den niederen *Nematoden*, wie auch bei den anderen *Plathelminthen*, z. B. den *Trematoden* und *Cestoden*, lassen sich die Muskelfasern durch Säuren nicht isoliren. Ihr Bindegewebe löst sich in Säuren nicht. Die Löslichkeit durch Säuren bezeichnet also eine spätere Stufe der Entwicklung des Bindegewebes. Da die isolirten Muskelfasern von *Ascaris* einen Kern einschliessen, müsste man dieselben ohne Bedenken als Zellen betrachten, während sie doch wie alle Muskelfasern zusammengesetzte Gebilde sind. Dass die Muskelfasern der *Nematoden* aber keineswegs immer nur einen Kern, sondern auch mehrere enthalten, habe ich in der Monographie der *Nematoden* schon nachgewiesen.

Als letztes Beispiel der Muskelstruktur wollen wir die *Arthropoden* betrachten. Sie sind gewiss vielfach als ein hervorragender Beweis dafür angesehen worden, dass die Muskelfasern aus Sarkolemma und Fibrillen bestehen. Denn nirgends tritt ein sarkolemmaartiges Gebilde so deut-

1) Diese Beiträge, dieser Band, A. Schneider über den Darmkanal der *Arthropoden* S. 85.

2) Monographie der *Nematoden* Taf. XVIII. Fig. 1.

lich an den Muskelfasern auf. Allein schon vor einiger Zeit habe ich nachgewiesen, dass das sogenannte Sarkolemma aus Hypodermis oder vielmehr dem Ecto-mesoderm entsteht, da das Ectoderm und Mesoderm bei den *Arthropoden* noch nicht getrennt sind.

Wo die Muskelfasern sich an die Körperwand ansetzen, reichen die Fibrillen bis zur Chithinschicht und die interfibrilläre Substanz geht in die Hypodermis über, die feste Grenzschicht der Muskelfaser ist die Fortsetzung der visceralen Grenzschicht der Hypodermis<sup>1)</sup>.

Der Querschnitt einer Muskelfaser (Fig. 5) zeigt zunächst die Hülle, welche aus der Grenzschicht der Hypodermis hervorgeht. Darin liegen die Fibrillen, welche in Platten angeordnet stehen, die mehrfach wellenförmig gekrümmt sind. Die Fibrillen liegen ohne ein Sarkolemma unmittelbar in dem Bindegewebe (dem Ecto-Mesoderm) eingebettet. Indem der grosse Blutsinus der Leibeshöhle ringsum in die Fibrillenbündel eindringt und dadurch die Muskelfasern von der Leibeshöhle abhebt, so dass sie nur an ihren Enden mit derselben zusammenhängen, entstehen die isolirten Muskelfasern der *Arthropoden*. In welcher Weise die innere oder viscerele Begrenzungsmembran der sogenannten Hypodermis auf die Muskel und Nervenfasern übergeht, habe ich schon früher abgebildet<sup>2)</sup>.

Die *Pentastomen* sind das einzige Beispiel unter den *Arthropoden*, wo noch keine solche Ausbreitung des Blutsinus stattgefunden hat, oder wie man sagt, die Leibeshöhle fehlt. Bei *P. denticulatum* kann man die Fibrillenbündel noch in einer Grundsubstanz (Hypodermis) eingebettet sehen.

Dass die Hypodermis der *Arthropoden* auch noch andre bindegewebsartige Gebilde liefert, zeigt sich daran, dass die sogenannten Fettkörper unmittelbar in die Hypodermis übergehen. Die Fettkörper sind bekanntlich Lappen, welche segmental angeordnet von der Körperwandung entspringen. Sie bestehen aus Zellen mit grossen Kernen. Indess nicht immer tritt eine Abgrenzung der Zellen ein, so z. B. bei den Raupen sind keine Zellwandungen vorhanden, sondern die Kerne liegen in den Lappen, welche mit einem gemeinsamen Protoplasma erfüllt sind. Den Kernen entsprechend sind die Lappen nur in Zellterritorien eingeschnürt. Auf Querschnitten kann man die Basis der Fettlappen in die Hypodermis übergehen sehen. Da die Basis im Verhältniss zur Grösse der Fettlappen sehr klein ist, muss man natürlich Schnittreihen sorgfältig verfolgen, bis man eine Basis findet (Fig. 6).

Die sogenannten Muskelfasern würde man also besser als Fibrillenbündel bezeichnen. Die Fibrillenbündel sind bei allen Thieren im Bindegewebe unmittelbar eingebettet und von keiner eigenen Membran — Sarkolemma — umgeben. Bei den *Hydroiden* wissen wir durch die ausgezeichneten Untersuchungen Kleinenberg's, dass die Fibrillen ein-

1) A. Schneider, der Darmkanal der *Arthropoden*. Dieser Band. S. 82.

2) Dieser Band Taf. X. Fig. 4.

zeln in Zellen liegen. Bei *Actinien* — den *Medusoiden* — habe ich die Fibrillenbündel und ihre Entwicklungsstufen nachgewiesen. Diese Fibrillenbündel liegen also wohl in einer kernhaltigen Grundsubstanz.

Bei den Wirbelthieren kennen wir an *Amphioxus* die Muskulatur in dem Zustande, in welchem noch keine Muskelfasern vorhanden sind, sondern die Fibrillen zu Platten angeordnet eine ununterbrochene Schicht der Leibeshöhle bilden: Beim *Ammocoetes* und *Petromyzon* können wir das Eindringen bindegewebiger Scheidewände der Kästchenwände und die fernere Ausbildung der einzelnen Fibrillenbündel mit ihrem Perimysium deutlich verfolgen, dass bei den *Nematoden* eine ganz ähnliche Entwicklungsreihe vorliegt, habe ich seiner Zeit so ausführlich dargelegt, dass ich darauf nicht wieder einzugehen brauche.

Das Sarkolemma ist also ein Trugbild. Es ist so fest in den Vorstellungen der Histologen eingewurzelt, dass es diesem kurzen Aufsätze kaum gelingen wird, dasselbe zu zerstören. Indess mit der Zeit wird es aus den Büchern verschwinden.



3  
A. Agassiz

MAR 9 1891

9100.

# Zoologische Beiträge.

Herausgegeben

von

**Dr. Anton Schneider,**

Professor der Zoologie und Director des zoologischen Museums  
der Universität Breslau.

**Band II. Heft 3.**

Mit 10 Tafeln.

Breslau 1890.

J. U. Kern's Verlag  
(Max Müller).

~~RS~~ Diesem Hefte sind Titel und Register zu Band II. (erstes bis drittes Heft) beigegeben.

## Erklärung von Tafel XVII.

f Fibrillen.

p Bindegewebige Scheide.

- Fig. 1. *Cyprinus Carassius*, Querschnitt der Rückenmuskel. m Platten der fibrillären Substanz.
- Fig. 2. *Rana esculenta*, Unterschenkelmuskel, Querschnitt, die hellen Räume sind grössere Lücken in der fibrillären Substanz.
- Fig. 3. *Clepsine complanata*, Querschnitt der Längsmuskel. g Grenze des Bindegewebes nach dem Fibrillenbündel scharf begrenzt.
- Fig. 4. *Ascaris megalcephala*, Querschnitt. h die Hypodermis, d Darm.
- Fig. 5. *Liparis dispar*, Raupe, Muskelquerschnitt.
- Fig. 6. dgl. Querschnitt der Haut, um den Uebergang der Fettlappen in die Hypodermis zu zeigen. c Chitinschicht, f Fettlappen.

# Zoologische Beiträge.

---

Herausgegeben

von

**Dr. Anton Schneider,**

Professor der Zoologie und Director des zoologischen Museums  
der Universität Breslau.

---

**Band II. Heft 3.**

---

Mit 10 Tafeln.

---

Breslau 1890.  
J. U. Kern's Verlag  
(Max Müller).





## Inhalt.

---

|                                                                                                                                                                                                                  | Seite. |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| Beiträge zur Kenntniss der Metamorphose des <i>Ammocötes branchialis</i> in <i>Petro-<br/>myzon</i> . Von Dr. phil. Carl Conrad Kaensehe, Assistent am zool.<br>Institut zu Breslau. (Mit Tafel XVIII—XXI.)..... | 219    |
| Zur frühesten Entwicklung besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Von<br>A. Schneider. (Mit Tafel XXII.).....                                                                                                 | 251    |
| Studien zur Systematik und zur vergleichenden Anatomie, Entwickelungsge-<br>schichte und Histologie der Wirbelthiere. Von A. Schneider. Fragment.<br>(Mit Tafel XXIII—XXVII.) .....                              | 268    |

---



# Beiträge zur Kenntniss der Metamorphose des *Ammocötes branchialis* in *Petromyzon*.

Von Dr. phil. **Carl Conrad Kaensche**,

Assistent am zool. Institut zu Breslau.

(Hierzu Tafel XVIII—XXI.)

## Geschichtliches.

Die Entdeckung der merkwürdigen Metamorphose des *Ammocötes branchialis* in *Petromyzon* rührt bekanntlich von August Müller her.

Dieser Forscher machte die Beobachtung, dass sich aus den befruchteten Eiern von *Petromyzon Planeri* Embryonen entwickelten, welche in ihrem Aussehen von jungen *Ammocötes* nicht zu unterscheiden waren.

Infolgedessen schien die Vermuthung gerechtfertigt, dass der *Ammocötes* das Jugendstadium von *Petromyzon* sei. Als A. Müller, um diese interessante Frage endgültig zu lösen, versuchte in der Verwandlung begriffene Exemplare aufzufinden, sah er seine Bemühungen von Erfolg gekrönt. Er vermochte an lebenden Quertern die allmähliche Verwandlung in *Petromyzon* genau zu verfolgen. In seinem „Vorläufigen Bericht über die Entwicklung der Neunaugen“<sup>1)</sup> giebt er schon eine ziemlich genaue Beschreibung der Metamorphose, allerdings nur soweit sie äusserlich sichtbar ist.

Einen eingehenderen Bericht über die Einzelheiten der Verwandlung behielt sich A. Müller für eine spätere Zeit vor. Derselbe ist jedoch nie erschienen.

Seit der Veröffentlichung des „Vorläufigen Berichtes“ verging eine längere Reihe von Jahren, ohne dass unsere Kenntniss der Metamorphose über die Angaben Müllers hinaus gefördert worden wäre.

In seinem sieben Jahre später erschienenen Werke: „Die Süßwasserfische

<sup>1)</sup> Joh. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1856.  
Schneider, Zoologische Beiträge. II. 3.

von Mitteleuropa<sup>1)</sup> giebt v. Siebold lediglich eine Bestätigung der Befunde Müllers und erläutert dieselben näher durch eine Anzahl von Holzschnitten.

Die Hauptgründe für den Mangel einer erfolgreichen Bearbeitung dieses Problems lagen einmal in der Schwierigkeit eine genügende Anzahl von in der Metamorphose befindlichen Thieren zu erlangen, sodann aber besonders daran, dass, abgesehen von den älteren Arbeiten von Rathke<sup>2)</sup> und Joh. Müller<sup>3)</sup>, Untersuchungen, welche eine genaue Darstellung und Vergleichung der gesammten Anatomie und Histologie von Ammocötes und Petromyzon zum Ziele hatten, nicht vorhanden waren.

Von neueren Arbeiten sind in dieser Hinsicht die Abhandlungen von Langerhans<sup>4)</sup>, Fürbringer<sup>5)</sup> und Schneider<sup>6)</sup> zu erwähnen. Vor allem aber gilt dies von Schneiders Untersuchungen. Dieser Forscher lieferte durch eine sorgfältige Beschreibung der anatomischen und histologischen Verhältnisse der einzelnen Organe sowie durch eine eingehende Vergleichung des Baues derselben bei Ammocötes und bei Petromyzon, die Grundlage, auf der eine Untersuchung der Vorgänge während der Metamorphose erfolgreich in Angriff genommen werden konnte.

Durch denselben wurden ferner eine Reihe von interessanten, auf die Metamorphose selbst bezüglichen Thatsachen entdeckt. Hierher gehört besonders die Rückbildung der visceralen Muskulatur des Ammocötes und ihre vollständige Neubildung während der Metamorphose, die Entstehung des Oesophagus aus einem soliden Zellstrange, ferner die Rückbildung der Thyreoiden und die Entwicklung des Kiemenskeletes.

Das Material zu den vorliegenden Untersuchungen wurde mir von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. Schneider in Breslau in gütigster Weise zur Verfügung gestellt. Es bestand ausser zahlreichen Exemplaren von Ammocötes aus einer grösseren Anzahl von im Uebergange befindlichen Thieren. Letztere bildeten eine continuirliche Reihe vom ersten Beginn der Metamorphose an bis zum völlig entwickelten Thiere. Mit geringen Ausnahmen waren die einzelnen Stadien in zwei- bis dreifacher Anzahl vorhanden. Die Exemplare waren sämmtlich in Alcohol vorzüglich conservirt.

Petromyzon wurde theils frisch, theils in Alcohol conservirt untersucht.

Als Färbeflüssigkeit für die verschiedenen Serien von Quer- und Längsschnitten diente in den meisten Fällen Carmin in alcoholischer Lösung. Nur selten wurde Carmin in 45% Essigsäure gelöst angewendet.

1) Leipzig 1863.

2) Rathke: Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. IV.

Ders.: Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1826.

3) Joh. Müller: Osteologie der Myxinoiden.

4) Langerhans: Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*: Berichte über die Verhandlungen der naturw. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. VI. (1873.)

5) Fürbringer: Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Muskulatur d. Kopfskeletes der *Cyclostomen*. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. IX. (1875.)

6) A. Schneider: Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgesch. d. Wirbelthiere. Berlin 1879 p. 55—102.

## Specieller Theil.

### I. Das Geruchsorgan.

Am Geruchsorgane von *Petromyzon* lassen sich drei Abschnitte unterscheiden, das Nasenrohr, die Nasenkapsel und der in seinem hinteren Theile sackartig erweiterte Nasengaumengang (Fig 49 Nr, Nk, Ngg).

Dieselben drei Theile sind schon am Geruchsorgane des *Ammocötes* vorhanden, erscheinen jedoch hier naturgemäss viel schwächer entwickelt, als beim geschlechtsreifen Thierte.

#### a. Nasenrohr.

Das Nasenrohr behält bei *Petromyzon* im Wesentlichen dieselbe Gestalt, die es schon bei *Ammocötes* besessen hat. Bei beiden stellt es einen kurzen Ausführungsgang von ovalem Querschnitt vor.

Indessen treten in seinem feineren Bau während der Metamorphose bedeutende Unterschiede auf. Diese bestehen einmal in Veränderungen des Epithels, welches das Rohr auskleidet, sodann in der Bildung einer Querfalte in seinem Innern und drittens in dem Auftreten einer zarten knorpligen Umhüllung in seinem ganzen Umfange.

Das Epithel des Nasenrohres besteht bei *Ammocötes* aus hohen cylindrischen Zellen, die, wie Schneider<sup>1)</sup> richtig angiebt, an ihrer freien Fläche sehr dicht bei einander stehende, feine Wimperhärchen tragen. (Taf. XVIII. Fig. 13.)

Durch ihre Schwingungen bringen diese Härchen einen Wasserstrom hervor, der dem *Ammocötes* die Geruchswahrnehmungen ermöglicht. Das Geruchsorgan des *Ammocötes* ist also nicht, wie Dohrn<sup>2)</sup>, der die feinen Wimperhärchen nicht erwähnt, vermuthet, functionslos.

Gleichzeitig dienen die Wimpern als Filtrirapparat, der die Nasenkapsel frei von etwa eindringenden Schlammtheilchen erhält.

Im Verlaufe der Metamorphose wird das einschichtige Wimperepithel durch ein mehrschichtiges, aus niedrigen polygonalen Zellen ohne Wimpern bestehendes Epithel ersetzt. (Taf. XVIII. Fig. 19 Nr.) Letzteres unterscheidet sich von demjenigen, welches bei *Petromyzon* den Körper bedeckt, nur durch die geringere Stärke der porösen Cuticula.

Es ist klar, dass bei *Petromyzon* mit dem Wegfall der Wimpern auch das Aus- und Einströmen des Wassers in das Geruchsorgan auf eine andere Weise stattfinden muss, als bei *Ammocötes*.

Bekanntlich geschieht dies bei dem erwachsenen Thierte durch die rythmische Zusammenziehung und Erweiterung des Nasensackes.

Wenngleich die Angaben der Forscher über die Stärke des hierdurch hervorgerufenen Inspirations- und des Expirationsstromes auseinander-

1) l. c. Taf. I. Fig. 2.

2) A. Dohrn: Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitheil. d. zool. Station zu Neapel. Bd. IV. p. 187 ff.

gehen, so steht doch immerhin so viel fest, dass mit dem eindringenden Wasserströme zahlreiche fremde Körperchen in das Nasenrohr gelangen.

Um nun die Falten der zarten Riechschleimhaut vor Verletzungen durch dieselben zu schützen und gleichzeitig die Nasenkapsel frei von ihnen zu erhalten, ist bei *Petromyzon* das Nasenrohr in seinem hinteren Ende, kurz vor der Einmündung in die Nasenkapsel, durch eine Querfalte bis auf eine kleine Oeffnung verschlossen. Diese Falte ist schief von hinten und unten nach vorn und oben geneigt. An ihrer frei in das Lumen des Rohres hineinragenden Kante ist sie herzförmig ausgeschnitten. (Taf. XVIII. Fig. 12 Q. F. und Taf. XXI. Fig. 49 Q. F.)

Wenn sich bei der Inspiration des Wasserstromes das Lumen des Rohres erweitert, wird sie straff angespannt. Die gröberen Schlammtheilchen werden dann in dem spitzen Winkel, den die Falte mit dem Boden des Rohres bildet, zurückgehalten. Bei der Expiration dagegen wird die Falte schlaff und legt sich an die Wandungen des Rohres an.

Der Knorpel, welcher bei *Petromyzon* das Nasenrohr in seiner ganzen Länge umhüllt, entsteht erst während der letzten Stadien der Metamorphose. Er ist durchweg aus grossen hyalinen Zellen mit dünnen Wänden und deutlichen Kernen zusammengesetzt. Wegen seiner Zartheit liess er sich weder durch Maceration in 20% Salpetersäure, noch durch Kochen in Essigsäure, das sonst vorzügliche Resultate lieferte, isoliren. Er konnte deshalb nur auf Schnittserien beobachtet werden.

#### b. Nasenkapsel.

Bei *Ammocötes* besitzt die Nasenkapsel ungefähr die Form einer hinten etwas in die Länge gezogenen Halbkugel, deren Wölbung nach oben und hinten gerichtet ist. Ventral steht sie durch einen medialen, in ihrer ganzen Länge verlaufenden Einschnitt mit dem Nasenrohre in Verbindung. Letzteres erscheint unter dem vorderen Theile der Kapsel als tiefe Rinne (Fig. 14 V. G.); nach hinten wird dieselbe allmählich flacher, bis sie schliesslich nur noch als schwache Einsenkung zu bemerken ist (Fig. 15 V. G.).

Die Nasenkapsel ist allseitig von festem Bindegewebe umschlossen. Knorpel nimmt nur in geringem Umfange an ihrer Begrenzung theil. Derselbe beschränkt sich auf ein kleines, in das feste Bindegewebe eingelagertes Stück von der Gestalt eines lateinischen U und begrenzt die Kapsel zum Theil oben und seitlich. Der Bogen des Knorpels lagert dem hinteren Theile der dorsalen Wand der Nasenkapsel auf und stösst mit seinem Hinterrande an die vordere Wand der häutigen Schädelkapsel. Letztere wird beiderseits durch die beiden Riechlappen halbkugelartig vorgewölbt. Dementsprechend weist der Knorpel an seinem hinteren Rande zwei schwach concave Einschnitte auf. Seine beiden Schenkel gehen, sich nach unten ein wenig verbreiternd, etwas schräg nach vorn und unten und bilden so einen Theil der seitlichen Begrenzung der Nasenkapsel.

Dieser Knorpel wurde von Langerhans<sup>1)</sup> entdeckt und von Schneider<sup>2)</sup> zuerst genau abgebildet. Von ihm aus geht die Bildung der vollkommen knorpeligen Nasenkapsel des Petromyzon in der Weise vor sich, dass er im Perichondrium nach vorn, hinten und seitlich auswächst.

Anfänglich besteht der neugebildete Knorpel ausschliesslich aus runden oder unregelmässig polygonalen Zellen mit dünnen Wänden und grossen Kernen. Die Intercellularsubstanz entsteht erst allmählich, bleibt aber stets schwach entwickelt. Im Gegensatz zu den übrigen Knorpeln bilden im Nasenknorpel stets die Zellen die Hauptmasse desselben. (Fig. 24 a.)

Der Knorpel der Nasenkapsel besitzt bei Petromyzon nicht durchweg die gleiche Dicke. Er erscheint vielmehr an einzelnen längs verlaufenden Stellen schwach leistenartig verdickt. Dadurch dass nun an den dünn bleibenden Stellen das reichlich entwickelte tiefschwarze Pigment der Schleimhaut hindurchschimmert, erscheint die Kapsel in der Längsrichtung gestreift. (Fig. 11.)

Die Form der Nasenkapsel ist bei Petromyzon ungefähr die gleiche wie bei Ammocötes. Ihre hintere Wand ist in ihrem unteren Theile stark nach hinten vorgewölbt. Der obere Theil dieser Wand wird durch eine deutliche, median verlaufende, verticale Leiste in einen rechten und einen linken Abschnitt zerlegt. (Fig. 11.) Letztere sind durch die kugelförmigen *Lobi olfactorii* nach dem Innern der Kapsel eingestülpt und besitzen in ihrem Grunde eine weite theilweise wieder durch Bindegewebe verschlossene Oeffnung für die Riechnerven. (Fig. 11. F. O.)

Johannes Müller<sup>3)</sup> und Langerhans<sup>4)</sup> beschreiben ausser diesen beiden Löchern in der Nasenkapsel von Petromyzon nur noch eine median verlaufende Oeffnung, die sich über einen kleinen Theil der vorderen und fast die ganze untere Fläche der Kapsel erstreckt. (Fig. 10. M. L.) Es sind jedoch ausserdem noch einige kleinere Oeffnungen vorhanden. Zunächst bemerkt man, mitten auf der Unterseite, dicht neben dem Rande des medianen Ausschnittes, jederseits ein kleines ovales Loch (Fig. 10). Zwei ähnliche Löcher liegen neben einander im vorderen Rande derselben Oeffnung. (Fig. 10 u. 11.)

Das Innere der Nasenkapsel des Ammocötes ist von einer Schleimhaut ausgekleidet, die sich nach Langerhans<sup>5)</sup> in zehn bis zwölf in der Längsaxe des Schädels angeordneten niedrigen Falten erhebt. Eine weitere Längsfalte, welche ventral in der Mediane entspringt, soll nach demselben Forscher alle übrigen an Grösse übertreffen.

Diese Beschreibung entspricht indessen, wie schon Schneider<sup>6)</sup> auf der Abbildung eines Querschnittes durch den Kopf eines Ammocötes angeibt, und wie von Pogojeff<sup>7)</sup> in neuester Zeit ausführlich beschrieben wird,

1) l. c. p. 43. 2) l. c. Taf. X. Fig. 3. 3) l. c. p. 178. 4) l. c. p. 51.

5) l. c. p. 52. 6) l. c. Taf. I. Fig. 3.

7) Pogojeff: Ueber die feinere Structur des Geruchsorgans des Neunauges. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXI. p. 1—14.

nicht den thatsächlichen Verhältnissen. Die Schleimhaut der Nasenkapsel des *Ammocötes* ist vielmehr bis auf eine einzige Längsfalte vollkommen glatt. Dieselbe entspringt in der Medianlinie, aber nicht, wie Langerhans will, vom ventralen Boden der Kapsel, sondern dorsal. (Fig. 14—18. M. F.)

Die Falte ist sehr kräftig entwickelt und nimmt fast die ganze Höhe des Lumens der Kapsel ein. Vorn springt sie frei in das Innere derselben vor, ohne den Boden, von dem sie durch einen kleinen Zwischenraum getrennt bleibt, zu erreichen (Fig. 14. M. F.); weiter nach hinten verwächst sie mit demselben in der Mediane (Fig. 15. M. F.).

Hierdurch wird eine Zerlegung der Nasenkapsel des *Ammocötes* in eine rechte und eine linke symmetrische Hälfte hervorgerufen. Vorn ist diese Theilung, weil hier die Falte noch nicht mit dem Boden verwachsen ist, allerdings nur angedeutet, weiter hinten jedoch ist sie deutlich ausgesprochen.

Nach ihrer völligen Sonderung ziehen die beiden Abtheilungen des Geruchsorgans, indem gleichzeitig ihr Lumen bedeutend kleiner wird (Fig. 15), nur noch eine kurze Strecke nach hinten, um dann durch follikelartige Ausstülpungen ihrer Wände, die sich bald vollständig absehnüren, in eine kleine Anzahl von kurzen Drüsenschläuchen zu zerfallen. (Fig. 16. Dr.)

Bei *Ammocötes* wurden dieselben bisher übersehen. Selbst Pogojeff<sup>1)</sup>, der in neuester Zeit im Geruchsorgane von *Petromyzon* Drüsen auffand, giebt ausdrücklich an, dass bei der Larve ähnliche Gebilde fehlen.

Am Anfange der Metamorphose beginnt die Schleimhaut der Nasenkapsel sich in zahlreichen radial gestellten, in das Lumen der Kapsel vorspringenden Längsfalten zu erheben.

Zuerst entsteht jederseits eine horizontale, von vorn nach hinten verlaufende Falte, durch welche jede der beiden bei *Ammocötes* vorhandenen Abtheilungen des Geruchsorgans in eine obere und eine untere zerfällt (Fig. 17. S. F.). Durch weitere, gleichfalls längs verlaufende, radial gerichtete Erhebungen der Riechschleimhaut zerfällt dann jede dieser vier Abtheilungen in eine Anzahl von Taschen, so dass deren in der Nasenkapsel von *Petromyzon* insgesamt etwa 17—19 vorhanden sind. (Fig. 21, 22. N. F.)

Dieser Faltungsprozess erstreckt sich auch auf die rinnenförmige Vertiefung des Bodens der Nasenkapsel, welche, wie schon oben bemerkt, bei *Ammocötes* als directe Verlängerung des Nasenrohres noch keine nervösen Elemente enthielt. Das indifferente Wimperepithel derselben wird dabei während der Metamorphose durch charakteristisches Sinnesepithel ersetzt.

Je nach der Zeit ihrer Entstehung besitzen die Falten bei dem in der Umwandlung begriffenen Thiere ungleiche Höhe. (Fig. 19—22. N. F.) Dieser Unterschied verschwindet gegen das Ende der Metamorphose allmählich, so dass bei dem ausgewachsenen Thiere alle Längsfalten ungefähr gleichweit in das Lumen der Kapsel vorspringen.

Nur die mediane Falte, die schon bei *Ammocötes* vorhanden ist, über-

<sup>1)</sup> l. c. p. 3.



trifft während des ganzen Verlaufes der Verwandlung und bei dem erwachsenen Thiere alle anderen durch ihre Grösse. Bei *Petromyzon* ist sie mit dem Boden der Kapsel in noch grösserer Ausdehnung verwachsen, als bei *Ammocötes*. Sie ist hier fast in ihrer ganzen Länge mit demselben vereinigt (Taf. XXI. Fig. 49. M. F.) und nur an ihrem vorderen Ende ein kurzes Stück frei. (Taf. XVIII. Fig. 21. M. F.)

Wie hieraus hervorgeht, ist der bilateral symmetrische Bau der Nasenkapsel bei *Petromyzon* noch vollkommener, wenn auch wegen der zahlreichen anderen Längsfalten nicht mehr so deutlich wie bei *Ammocötes*.

Trotzdem schon Langerhans<sup>1)</sup> auf die bilateral symmetrische Anordnung der Schleimhautfalten bei *Petromyzon* aufmerksam gemacht hatte, vermochte Pogojeff<sup>2)</sup> eine solche nicht zu erkennen. Nach ihm ist die Nasenkapsel nur bei *Ammocötes* bilateral gebaut, bei *Petromyzon* dagegen radiär.

In Betreff der medianen Falte bedürfen dagegen die Angaben von Langerhans einer Richtigstellung. Nach seiner Beschreibung<sup>3)</sup> verläuft bei *Petromyzon* in der Medianebene nicht eine einzige Falte, sondern zwei, eine grössere ventral und eine kleinere dorsal entspringende.

Es zeigt sich jedoch leicht, dass diese Angaben dem wahren Sachverhalt nicht entsprechen. Die mediane Falte besitzt, wie auf einem Längsschnitte, der genau durch die Mitte der Kapsel gelegt ist, deutlich zu erkennen ist, in ihrer vorderen Kante eine ziemlich tiefe Einbuchtung. (Taf. XXI. Fig. 49. M. F.) Dieselbe liegt nicht genau in der Mitte der vorderen Kante, sondern ist mehr der dorsalen Wand der Kapsel genähert. Auf Querschnitten, welche durch den vorderen Theil der Kapsel gelegt sind, wird dann allerdings der Anschein hervorgerufen, als seien in der That zwei Falten in der Mediane, eine grosse ventrale und eine kleine dorsale, vorhanden.

Vorn und hinten verwachsen zunächst je zwei Längsfalten mit einander an ihren in das Lumen der Kapsel hineinragenden Kanten. Hinten vereinigen sie sich ausserdem mit der medianen Falte. So entsteht eine der Zahl der Falten entsprechende Anzahl von blindsäckähnlichen Taschen, die ihrerseits wieder, ähnlich wie bei *Ammocötes*, kurz vor ihrer Endigung in Drüsenschläuche zerfallen.

Die Menge dieser Drüsenschläuche ist im Verhältniss zu der reicheren Entwicklung der Schleimhaut bei *Petromyzon* erheblich grösser als bei *Ammocötes*. Der nach hinten etwas verlängerte Theil der Nasenkapsel ist bei *Petromyzon* vollständig von ihnen erfüllt. (Taf. XXI. Fig. 49. Dr.)

Das Sinnesepithel, welches bei *Petromyzon* die Schleimhautfalten der Nasenkapsel bedeckt, unterscheidet sich nicht von dem des *Ammocötes*. Im Wesentlichen wurde dasselbe schon von Langerhans<sup>4)</sup> richtig beschrieben. In neuester Zeit hat Pogojeff<sup>5)</sup> das Riechepithel der Nasenkapsel von *Petromyzon* zum Gegenstande eingehender Untersuchungen ge-

1) l. c. p. 52. 2) l. c. p. 4. 3) l. c. p. 51. 4) l. c. p. 53. 5) l. c.

macht und die Angaben des erstgenannten Forschers vervollständigt. Ich kann desshalb auf seine diesbezüglichen Angaben verweisen.

Das Epithel der Drüenschläuche ist, wie Pogojeff richtig angiebt, aus zwei verschiedenen Formen von Becherzellen zusammengesetzt. Die Zellen der einen Form sind hoch und schmal, die der andern niedriger und breiter. Der grosse Kern liegt in den meisten Fällen im basalen Theile der Zelle, seltener central. Weitaus am zahlreichsten sind die niedrigen, breiten Zellen; die Schläuche werden fast ausschliesslich von ihnen ausgekleidet.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Schleimhautfalten findet eine ausserordentliche Vermehrung der bei Ammocötes nur spärlich in die Schleimhaut eingelagerten sternförmigen Pigmentzellen statt, so dass dieselbe bei Petromyzon tiefschwarz gefärbt erscheint, ein Umstand, welcher die histologische Untersuchung ausserordentlich erschwert.

Die Kommunikation der Nasenkapsel mit dem Nasenrohre einerseits und dem Nasengaumengange andererseits wird, wie schon angegeben, bei Ammocötes durch den rinnenförmig vertieften Boden der Nasenkapsel hergestellt. Da sich jedoch, wie wir gesehen haben, die Schleimhaut der Rinne im Verlaufe der Metamorphose ebenfalls in Falten erhebt, und an die Stelle des dieselbe auskleidenden indifferenten Epithels, Sinnesepithel tritt, so wird eine neue Verbindung zwischen Nasenrohr und Nasengaumengang angelegt. Dieselbe entsteht in der Weise, dass sich der Boden der Rinne durch eine ventral gerichtete Zellwucherung in seiner ganzen Länge, vom Hinterende des Nasenrohres an, nach unten ausbuchtet. (Fig. 21. V. G.)

Dadurch, dass die mediane Falte fast in ihrer ganzen Länge mit den Rändern der neu entstandenen Rinne verwächst, wird letztere zu einem geschlossenen Rohre (Fig. 22 Vg., Taf. XXI. Fig. 49 Ngg.), das nur an seinem Vorderende gegen die Nasenkapsel eine kurze Strecke offen ist. (Fig. 21 Vg., Taf. XXI. Fig. 49 Ngg.)

Seiner Entstehung gemäss bildet dieser neue Verbindungsgang nicht mehr, wie bei Ammocötes, die gerade Verlängerung des Nasenrohres, sondern erscheint von letzterem fast unter einem rechten Winkel nach unten abgesetzt. (Fig. 49 Ngg.)

Das Epithel des neuen Ganges ist wie das des Nasenrohres bei Petromyzon ein mehrschichtiges Pflasterepithel, dessen obere Zellenreihe eine schwache Cuticula aufweist.

### c. Nasengaumengang.

Der Nasengaumengang ist bei Ammocötes im Verhältniss zu der Grösse, die er bei Petromyzon erreicht, ausserordentlich schwach entwickelt. Er zieht hier dicht unter dem Vorderhirn und dem Zwischenhirn nach hinten, um kurz vor der Spitze der Chorda dorsalis unterhalb der regio infundibuli zu endigen. Vorn sind seine Wände fest auf einander gepresst, so dass er hier theils gar kein, theils nur ein sehr geringes Lumen aufweist. (Taf. XVIII. Fig. 16 Ngg.) Hinten dagegen treten seine Wände zur Bil-

dung eines kleinen Sackes, dessen Breite die Höhe um das vier- bis fünf-  
fache übertrifft, aus einander.

Unmittelbar nach dem Anfange der Metamorphose beginnt dieser Gang  
sich bedeutend nach hinten zu verlängern. Da die Chorda dorsalis ein  
Weiterwachsen in horizontaler Richtung verhindert, so wendet der Gang  
sich ein wenig ventral und durchbohrt die noch häutige Basis der Schädel-  
kapsel kurz vor der Spitze der Chorda. Dann wächst er in dem zwischen  
der letzteren und der Rachenhöhle gelegenen lockeren Bindegewebe nach hinten.

Das Längenwachsthum des Ganges geschieht nicht ganz gleichmässig,  
sondern in der Weise, dass der mediale Theil seines hinteren Endes stets  
hinter dem rechten und linken Zipfel etwas zurückbleibt. Erst später gleicht  
sich dieser Wachsthumunterschied aus<sup>1)</sup>.

Gleichzeitig gewinnt der Gang ein grösseres Lumen dadurch, dass seine  
Wände auseinander weichen. Die häutige Schädelbasis wird hierdurch  
zwischen den Trabekeln hindurch nach unten gedrängt, so dass die später  
in ihr entstehende knorpelige Schädelbasis rinnenförmig ausgehöhlt erscheint.  
(Taf. XIX. Fig. 28, 29. Sch. K.)

Sobald der Gang seine volle Länge erreicht hat, d. h. bis zum ersten  
Paare der Kiementaschen, resp. dem sie umgebenden Blutsinus vorgedrungen  
ist, erweitert sich sein hinteres Ende zu einem verhältnissmässig grossen  
Sacke. (Taf. XXI. Fig. 49 Ns.) Hierbei vergrössern die seitlichen Theile  
desselben zuerst ihr Lumen. In der Medianebene bleiben seine Wände,  
solange der Oesophagus des in der Metamorphose befindlichen Thieres noch  
durch einen soliden Zellstrang repräsentirt wird, eng zusammengepresst.  
(Taf. XIX. Fig. 23 Ngg.)

Bekanntlich wird bei *Petromyzon* durch die rhythmische Zusammen-  
ziehung und Erweiterung des Nasensackes das Aus- resp. Einströmen eines  
Wasserstromes in die Nase hervorgebracht.

Die Muskulatur, welche zu diesem Zwecke in seiner Umgebung entwickelt  
ist, wurde zuerst von H. Rathke<sup>2)</sup> beschrieben. Nach der Angabe dieses  
Forschers ist der Sack in seinem ganzen Umfange von einer ziemlich deut-  
lichen Lage von Muskelfasern umgeben.

Schneider corrigirte diese nicht ganz zutreffende Beschreibung Rathkes.  
Er wies nach, dass auf der dorsalen Seite des Nasensackes Muskelfasern  
überhaupt nicht entwickelt sind. Seitlich und ventral inseriren dagegen  
zahlreiche zum System des Pharyngeus gehörige Muskelfasern, deren Verlauf  
er eingehend beschreibt<sup>3)</sup>.

1) Rathke giebt an, dass er auch bei dem erwachsenen *Petromyzon* einigemal  
„das hintere Ende des Sackes mit einer (verticalen) Furchung gesehen habe, als  
hätte sich der Sack in zwei Hälften theilen wollen“, lässt jedoch unentschieden,  
ob diese Form die natürliche sei. (l. c. p. 82 Anm.)

2) l. c. p. 82.

3) l. c. p. 67.

## 2. Die Hypophyse.

Der Nasengaumengang, der sich, wie Dohrn<sup>1)</sup> nachgewiesen hat und neuerdings von Shipley<sup>2)</sup> bestätigt wird, ursprünglich als besondere zwischen Mund- und Nasenbucht gelegene Einstülpung des Ectoderms anlegt und erst secundär zur Riechgrube in Beziehung tritt, gewinnt noch dadurch ein besonderes Interesse, dass von ihm aus, wie Scott<sup>3)</sup> zuerst angegeben hat, die Hypophyse entsteht. Dohrn, dem wir eine genaue Beschreibung der hierauf bezüglichen Vorgänge verdanken, nennt ihn deshalb Hypophysengang.

Nach diesem Forscher bildet sich bei den Embryonen von *Petromyzon* die Hypophyse in der Weise, dass sich die dorsale Wand des Ganges, soweit sie vom *Tuber cinereum* und der Basis der *regio infundibuli* bedeckt wird, in 8—10 follikelartigen, längsgerichteten Säcken gegen die Zwischenhirnbasis hin ausstülpt. Dieselben sind bedeutend höher als breit und liegen nur durch schwache Bindegewebszüge getrennt, dicht neben einander. Sie verlaufen ziemlich gerade von vorn nach hinten. Ein Lumen ist in ihnen nicht vorhanden, ihre Wände sind vielmehr eng an einander gepresst. (Taf. XIX. Fig. 28 Hyp.)

Bei *Ammocötes* besitzt die ganze Hypophyse ungefähr die Gestalt eines Brotlaiibes, dessen ebene Fläche dem Nasengaumengange aufrucht, während die convexe Fläche sich gegen das Zwischenhirn richtet.

Die Verbindung der Follikel mit dem Gange erhält sich nur kurze Zeit. Sie beginnen sich bald von ihm abzuschnüren, so dass schon bei dem erwachsenen *Ammocötes* ihr Zusammenhang mit demselben schwer zu erkennen ist.

Während der Metamorphose wird die Trennung der Follikel von dem Gange immer deutlicher. Bei *Petromyzon* endlich sind beide Theile durch eine dicke Schicht von Bindegewebe geschieden. (Taf. XIX. Fig. 26—28 Hyp.)

Die einzelnen Follikel verlaufen hier nicht mehr in gerader Richtung von vorn nach hinten, sondern bilden in Folge stärkeren Wachstums unregelmässige Windungen. Auch die Gestalt des ganzen Organs ist etwas anders geworden. Bei dem erwachsenen Thiere ist es keilförmig und besitzt in seinem vorderen Theile, unter dem *Tuber cinereum* seine grösste Dicke. Nach hinten nimmt es allmählich an Dicke ab, wächst dagegen etwas in die Breite.

Wie schon bemerkt, wird die Hypophyse bei der Larve dorsal vom *Tuber cinereum* und der Basis der *regio infundibuli* bedeckt. Von ersterem ist sie durch das feste Bindegewebe der Schädelkapsel getrennt; weiter nach

1) Dohrn: Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. der zool. Stat. zu Neapel. Bd. IV. p. 187.

2) A. E. Shipley: On some points in the development of *Petromyzon fluviatilis*. Quarterly Journal of Microscop. Science. Jan. 1887.

3) Scott: Vorläufige Mittheil. über die Entwicklungsgeschichte d. *Petromyzonten*. Zool. Anz. Nr. 63 u. 64.

hinten durchbohrt sie dasselbe, so dass sie hier vom Infundibulum nur durch die Pia mater getrennt wird. (Fig. 25 Hyp.)

Die Lage der Hypophyse zum Tuber einereum ändert sich während der Metamorphose nicht. Auch bei *Petromyzon* ist sie durch festes Bindegewebe von ihm getrennt.

Anders dagegen verhält es sich mit der Lage der Hypophyse zur regio infundibuli. Die diesbezüglichen Veränderungen werden hervorgerufen durch Veränderungen in der Gestalt des Infundibulums, auf die ich deshalb kurz eingehen muss.

Während bei *Petromyzon* am Boden des Infundibulums zwei Abschnitte unterschieden werden können, ein vorderer, nach unten sackförmig erweiterter, dessen dünne Wände nur aus Ependymzellen und der Pia mater bestehen (*saccus infundibuli* Ahlborn) und ein hinterer dickwandiger (*Lobus infundibuli* Ahlborn), ist bei *Ammocötes*, wie Ahlborn<sup>1)</sup> richtig bemerkt, von einer solchen Differenzirung noch nichts zu bemerken. Sie ist nur insofern angedeutet, als auch hier der vordere Theil des Infundibulums etwas dünnwandiger ist, als der hintere.

Im Verlaufe der Metamorphose beginnt der vordere Theil der Basis des Infundibulums sich sackartig nach unten zu erweitern. Gleichzeitig wölbt er sich zwischen der Basis des dickwandigen Theiles und der Hypophyse nach hinten, so dass bei *Petromyzon* der hintere Theil der Hypophyse vollständig von ihm bedeckt wird. (Fig. 29 Si.)

Dohrn<sup>2)</sup> giebt an, dass bei *Petromyzon* eine „augenscheinlich schon bei *Ammocötes*“ angelegte Verbindung mit dem hinteren Theile des Infundibulums weiter ausgebildet sei.

Wie ich schon oben bemerkt habe, ist bei *Ammocötes* die Hypophyse vom Infundibulum durch die Pia mater geschieden. Während der Metamorphose konnte ich eine Verbindung beider Theile ebenfalls nicht constatiren. Auch bei *Petromyzon* lässt sich die Pia mater als Grenzscheide erkennen.

### 3. Muskulatur.

Die quergestreifte Muskulatur ist bei *Ammocötes* und *Petromyzon* bekanntlich in zwei von Stannius<sup>3)</sup> entdeckten Modificationen entwickelt. Schneider<sup>4)</sup> bezeichnet dieselben als Leibes- und viscerele Muskeln.

Die zur Gruppe der Leibesmuskulatur gehörigen Muskeln zeichnen sich durch die eigenthümliche Vereinigung einer Anzahl von Fibrillenbündeln in sogenannte Muskelkästchen aus. Nach ihrer Lage im Kästchen unterscheidet man wieder parietale und centrale Bündel (Grenacher).

1) F. Ahlborn: Untersuchungen über das Gehirn der *Petromyzonten*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39. p. 225.

2) l. c. p. 179.

3) Stannius: Ueber den Bau der Muskeln bei *Petromyzon fluviatilis*. Göttinger Nachrichten. 1851. p. 225.

4) l. c. p. 58.

Sämmtliche übrigen quergestreiften Muskeln fasst Schneider zur Gruppe der visceralen Muskulatur zusammen.

Nach Grenacher<sup>1)</sup>, dem wir die erste eingehende Beschreibung der Leibesmuskeln verdanken, sind dieselben bei Petromyzon ihrem histologischen Bau nach vollkommen denen des Ammocötes gleich. Insbesondere bemerkt er, dass sowohl bei der Larve als beim entwickelten Thiere den parietalen wie den centralen Fasern ein Sarcolemma fehlt.

Schneider hingegen wies nach, dass in der That ein Unterschied vorhanden ist, indem bei Petromyzon die centralen Fasern zwar frei von einem Sarcolemma sind, die parietalen jedoch ein solches besitzen.

Dasselbe entsteht erst spät, wenn die Metamorphose schon fast völlig beendet ist, in der Weise, dass von der bindegewebigen Wand des Kästchens aus zwischen die einzelnen parietalen Fasern dünne Scheidewände hineinwachsen. Auf der nach innen liegenden Fläche der Fasern treten dieselben dann durch eine schwache Membran mit einander in Verbindung.

Dies ist der einzige, aber wie Schneider mit Recht bemerkt, sehr wichtige Unterschied im Bau der Leibesmuskeln.

Weit durchgreifender sind die Veränderungen, welche mit der visceralen Muskulatur des Ammocötes vor sich gehen. Letztere bildet in der Kopf- und Kiemengegend desselben ein complicirt gebautes System von Quer- und Längsfasern. Der sehr eingehenden und sorgfältigen Beschreibung, die es durch Schneider<sup>2)</sup> erfahren hat, vermag ich Neues nicht hinzuzufügen, so dass ich auf seine diesbezüglichen Angaben verweisen kann.

Wie schon dieser Forscher angiebt<sup>3)</sup>, gehen alle visceralen Muskeln des Ammocötes am Anfange der Metamorphose völlig unter. Die gesammte viscerele Muskulatur von Petromyzon wird durchweg neu gebildet.

Die Rückbildung der einzelnen Muskelfasern geht in der Weise vor sich, dass, unter gleichzeitigem Auftreten von zahlreichen Zellen und Kernen im Innern derselben, die Fibrillen resorbirt werden. (Fig. 44 a. u. b.) Schliesslich verschwindet die fibrilläre Struktur gänzlich. Der Rest der Faser erscheint dann als feinkörnige, fast homogene Masse, in der die Zellen und Kerne liegen<sup>4)</sup>. (Fig. 44 c.)

Entsprechend der allmählichen Resorption der Fasern wird auch ihre Querstreifung immer undeutlicher.

Sobald dieselben völlig zurückgebildet sind, erscheint das sie einschliessende Bindegewebe auf dem Querschnitt von zahlreichen grösseren und kleineren Spalten durchsetzt. (Taf. XXI. Fig. 50.)

Die neuen Muskelfasern differenziren sich in folgender Weise:

In der bindegewebigen Grundsubstanz, in welcher sich bei dem in der

1) Grenacher: Beiträge zur näheren Kenntniss der Muskeln der *Cyclostomen* und *Leptocardier*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. p. 577.

2) l. c. p. 60. 3) l. c. p. 62.

4) Aehnliche Vorgänge hat Schneider bei der Degeneration der Leibesmuskulatur von Petromyzon nach dem Laichen beschrieben. (l. p. 152 Nachtrag zu p. 59.)

Verwandlung begriffenen Ammocötes die Kerne ausserordentlich vermehren, gruppieren sich die Fibrillen um je einen Kern, zunächst in einem einfachen Kreise. (Fig. 45 a.) Dadurch, dass immer zahlreichere Fibrillen in der Umgebung des Kernes auftreten, wird der anfänglich ziemlich weite Hohlraum um den Kern allmählich ausgefüllt. (Fig. 45 b. u. c.) Bei Petromyzon sind schliesslich alle visceralen Muskelfasern solid.

#### 4. Die Entstehung der Knorpel.

Das Perichondrium ist bei Ammocötes nicht auf die Umhüllung des schon vorhandenen Knorpels beschränkt, sondern erhebt sich zunächst von den Schädelbalken nach oben und medial nach innen zur Bildung der festen, fibrösen Schädelkapsel. Ausserdem aber weichen, wie Schneider <sup>1)</sup> zuerst angegeben hat, die Platten desselben an den äusseren Rändern der Knorpel etwas auseinander und setzen sich als sehr dünne Lamellen in ganz bestimmten Richtungen durch den Körper fort. Der Raum zwischen je zwei Platten des Perichondriums ist von einer eigenthümlichen Modification des Bindegewebes, die Schneider Schleim- oder Vorknorpel <sup>2)</sup> genannt hat, ausgefüllt.

Dieser Schleimknorpel besteht aus feinen Fibrillen, die, parallel zu einander, senkrecht zwischen den Platten des Perichondriums stehen. Unter einander sind die einzelnen Fibrillen wieder durch zahlreiche schief verlaufende Fibrillen verbunden, so dass auf diese Weise ein lockeres Maschenwerk entsteht. (Fig. 31, 32 Sk.) In dasselbe sind spärliche, sternförmige Kerne eingestreut. Am deutlichsten lässt sich die Structur des Schleimknorpels auf Schnitten erkennen, die mit Essigcarmin behandelt worden sind. Unter der Einwirkung dieses Reagens treten auch die sternförmigen Kerne besonders scharf hervor.

Die Verbreitung des Schleimknorpels ist sehr charakteristisch. An allen denjenigen Stellen, an denen bei Ammocötes Schleimknorpel entwickelt ist, findet sich bei Petromyzon Knorpel, während eine dem Schleimknorpel gleiche oder ähnliche Modification des Bindegewebes hier fehlt.

In der Kopfgegend des Ammocötes ist Schleimknorpel an folgenden Stellen entwickelt:

Eine grosse ziemlich dicke Platte liegt in der dorsalen Wand der Mundhöhle. Sie nimmt den grössten Theil des Raumes zwischen der visceralen und der Leibesmuskulatur ein. Vorn beginnt sie in der Oberlippe, eine kurze Strecke vor der Nasenöffnung. Weiter hinten senkt sich die Nasenkapsel in sie hinein und theilt sie in einen rechten und einen linken Abschnitt. Letztere ziehen dann getrennt von einander nach hinten bis zum

<sup>1)</sup> l. c. p. 43.

<sup>2)</sup> Der Name Schleimknorpel ist vorzuziehen, weil Fährbringer als Vorknorpel bei Petromyzon die vor dem eigentlichen Schädel belegenen Knorpel (*Cartilago annularis*, *semianularis* u. *lateralis (rhomboidea)*) bezeichnet.

Beginne der Trabeculae. Ihrer Lage nach entspricht diese Platte den sogenannten Vorknorpeln (*Cartilago annularis, semiannularis, rhomboidea*), sammt dem Ethmoid von *Petromyzon*.

Eine zweite, weiter hinten gelegene Platte von Schleimknorpel setzt sich jederseits an die Seitenränder der Trabeculae bis zu den Ohrkapseln an und umgiebt den ganzen vordersten Abschnitt des Darmes seitlich und ventral (Fig. 31 Sk.). In ihr entstehen: der Suborbitalbogen, das Hyomandibulare und das Hyoideum.

In dem grossen Tentakel, der sich bei *Ammocötes* an der Grenze zwischen Mund- und Rachenhöhle ventral in der Medianlinie erhebt (Fig 42 M. T.) und nach hinten in die in seiner directen Verlängerung belegene Bauchkante (Fig. 42 Bk.) fortsetzt, ist ebenfalls Schleimknorpel eingelagert. (Taf. XIX. Fig. 31 u. 32 Sk.) Die genaue Verbreitung desselben wird weiter unten (pag. 238) angegeben werden.

Ausserdem findet sich Schleimknorpel im Velum, das bei *Petromyzon* ebenfalls Knorpelstücke besitzt.

Die neuen Knorpel entstehen in der Weise, dass an allen eben erwähnten Stellen zahlreiche rundliche Zellen, mit grossen Kernen, die fast das ganze Lumen der Zelle einnehmen, auftreten. Dieselben vermehren sich rasch, so dass sie bald, dicht aneinander gedrängt, den Raum, den der Schleimknorpel vorher einnahm, ausfüllen. (Fig. 34 J. K.)

Dies sind die ersten Anlagen der Knorpel. Die Intercellularsubstanz fehlt anfänglich noch vollständig. Sie entwickelt sich erst allmählich und zwar tritt sie zuerst in der Peripherie des jungen Knorpels auf. Von hier dringt sie allmählich in das Innere desselben vor. Bei *Petromyzon* erreicht die Intercellularsubstanz in der Peripherie des Knorpels eine so starke Entwicklung, dass sie die Zellen an Masse weit übertrifft. (Taf. XXI. Fig. 48 C.a.) Nach innen wird sie allmählich schwächer. Hier ist der Knorpel fast nur aus grossen, dicht an einander gelagerten Zellen mit schwach verdickten Wänden zusammengesetzt. (Fig. 24b.) Hiermit Hand in Hand geht ein ziemlich bedeutender Unterschied in der Festigkeit des Knorpels: aussen ist er sehr fest, innen dagegen weich.

Einlagerungen von kohlensaurem Kalk, welche die Härte des Knorpels hätten hervorrufen können, liessen sich trotz der Behandlung mit concentrirter Salzsäure nicht nachweisen.

Etwas anders als die oben angegebenen Knorpel entsteht die knorpelige Schädelkapsel. Die Platten des Perichondriums sind hier bei *Ammocötes* nicht durch Schleimknorpel getrennt, sondern schliessen fest an einander.

In ihrem Innern treten, zunächst gesondert von einander, kleine Zell-complexe auf. Dieselben vergrössern sich sehr rasch durch Theilung und vereinigen sich schliesslich mit einander.

Im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung umwachsen sie dann die Schädelbalken des *Ammocötes* und schliessen sie vollständig ein.

Auf Querschnitten durch die Schädelkapsel eines völlig erwachsenen



Petromyzon lassen sich, wie schon Langerhans<sup>1)</sup> bemerkt hat, noch deutlich die Schädelknorpel der Larve erkennen; sie sind von den neu entstandenen Knorpeln durch eine breite Schicht von Intercellularsubstanz scharf abgegrenzt.

### 5. Mund- und Rachenhöhle.

Den Theil des Darmes vom Munde bis zum Eingange in den Magen kann man bei Ammocötes nach H. Rathke in 3 Abschnitte, die Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle eintheilen.

Ich gehe zunächst nur auf die Veränderungen ein, welche in der Mundhöhle und in der Rachenhöhle stattfinden.

Diese beiden Abschnitte besitzen bei dem Jugendstadium ein im Verhältniss zum erwachsenen Thiere ausserordentlich weites Lumen. (Taf. XIX. Fig. 31 Mdh. u. Taf. XX. Fig. 39 Mdh.) Ihre sehr dünnen Wandungen werden von einer complicirt gebauten, aus quer und längs verlaufenden Fasern zusammengesetzten Muscularis gebildet. Schneider giebt in seiner schon mehrfach erwähnten Abhandlung eine sehr sorgfältige und genaue Beschreibung derselben.

Die von den beiden Lippen gebildete Mundhöhle des Ammocötes grenzt sich gegen die Rachenhöhle durch eine ringförmige, querverlaufende Kante ab. (Fig. 42 Rk.) Letztere zieht wenig geneigt von hinten und unten nach vorn und oben. Ihre grösste Höhe erreicht sie auf der ventralen Seite.

Unmittelbar vor dieser Kante erhebt sich ein dichter Kranz von radial gestellten, in die Mundhöhle hineinragenden Tentakeln. (Taf. XX. Fig. 42 e.) Es sind dies ziemlich hohe, fadenförmige, sich baumartig verästelnde Erhebungen des Epithels der Mundhöhle und des darunter liegenden, von zahlreichen Capillaren durchzogenen lockeren Bindegewebes. Sie besitzen durchweg die gleiche Form und Grösse. Nur derjenige Tentakel, welcher sich ventral in der Mediane erhebt (Fig. 42 M. T.), unterscheidet sich, wie schon Schneider<sup>2)</sup> hervorhebt, von den übrigen in morphologischer wie histologischer Beziehung sehr wesentlich. Da derselbe im Laufe der Metamorphose eine wichtige Rolle spielt, werde ich im nächsten Abschnitte auf seinen speciellen Bau näher eingehen.

Die Rachenhöhle nimmt den Raum von der ringförmigen Kante bis zum Velum (Fig. 42 Vel.), das sie gegen die Kiemenhöhle abgrenzt, ein. Ventral in der Medianlinie dieses Darmabschnittes verläuft als die directe Verlängerung des medianen Tentakels eine kantenförmige Erhebung, die Bauchkante (Fig. 42 Bk.), welche sich von der ringförmigen Kante ohne Unterbrechung durch die ganze Rachenhöhle und etwa das vordere Drittel der Kiemenhöhle bis zur Ausmündung der Thyreoidca erstreckt. (Fig. 42 Bk.)

Auch im Bau des sie auskleidenden Epithels sind beide Darmabschnitte verschieden. Wie bereits Langerhans<sup>3)</sup> angiebt, besitzt die Mundhöhle

1) l. c. p. 35. 2) l. c. p. 83. 3) l. c. p. 38.

ein mehrschichtiges Pflasterepithel, dessen oberste Zellenreihe eine starke Cuticula trägt, während das Epithel der Rachenhöhle nur zweischichtig ist und eine sehr schwach entwickelte Cuticula aufweist.

Die Metamorphose überhaupt wird durch Veränderungen im Bereiche der Mund- und Rachenhöhle eingeleitet. Dieselben, sowohl die äusserlich sichtbaren, als auch diejenigen, welche den inneren Bau betreffen, sind so durchgreifend, dass das ganze, vom Beginn der Kiemenhöhle an nach vorn belegene Stück des Kopfes fast vollständig neu gebildet wird.

Die Veränderungen in der äusseren Form des Kopfes werden schon von A. Müller in seinem „Vorläufigen Berichte“ ausführlich beschrieben (pag. 329). v. Siebold bestätigte später die Angaben dieses Forschers und erläuterte sie durch eine Reihe von Holzschnitten. Die Abbildungen, welche in der vorliegenden Abhandlung (Taf. XVIII. Fig. 1—9) gegeben werden, sind in grösserem Massstabe als die v. Siebold's ausgeführt und lassen deshalb die einzelnen Details genauer erkennen.

Zuerst beginnt die Oberlippe, welche die Unterlippe schildartig bedeckt (Taf. XVIII. Fig. 1 O. L.), sich an der Stelle, wo sie in den Kopf übergeht, seitlich einzuschnüren. Hierdurch nähern sich ihre ventralen Ränder bis auf einen kleinen Zwischenraum einander (Taf. XVIII. Fig. 3). Gleichzeitig wird der Vorderrand der Oberlippe nach unten gezogen. Indem hierauf die Oberlippe mit der Unterlippe verwächst, erhält der Mund die für die *Cyclostomen* typische Gestalt; er ist aber noch sehr schmal und stellt sich als längsgerichteter enger Spalt dar. (Fig. 4.) Der Kopf, dessen vorderer Theil von der Nasenöffnung ab sich unterdessen ungefähr um das Doppelte in die Länge gestreckt hat<sup>1)</sup>, besitzt jetzt die Gestalt eines Kegels mit abgestumpfter Spitze. (Fig. 5—8.)

Nach der Anlage des ringförmigen Lippenknorpels (*Cartilago annularis*) wird die enge Mundspalte allmählich kreisrund. (Fig. 6 u. 8.) Das Vorderende des Kopfes gliedert sich dann ab und wird zu dem frei beweglichen Saugnapfe von *Petromyzon*. (Fig. 9.)

Auf dem Rande desselben erheben sich gegen Ende der Metamorphose aus einer rinnenartigen, ringsum verlaufenden Vertiefung zahlreiche lamellenartige, fingerförmig gelappte Cirren. Sie sind radial gestellt und umgeben den Mundrand in einem dichten Kranze. (Fig. 9.)

Rathke<sup>2)</sup> fasste, ohne jedoch näher anzugeben mit welchem Rechte, diese Papillen als Tastorgane auf. Später beschrieb Langerhans<sup>3)</sup> in dem Epithel derselben „lange Zellen, die an ihrer freien Oberfläche ein feines Büschel kurzer starrer Haare tragen.“

Auf der entgegengesetzten Fläche derselben soll, wie er weiter angiebt, vom Zellkörper ein Fortsatz entspringen, mittelst dessen die Zelle der

1) Nach A. Müller beträgt die Entfernung des Nasenloches vom vordersten Rande der Mundöffnung beim Querder 4,5 mm, beim entwickelten Neunauge 9 mm.

2) l. c. p. 79. 3) l. c. p. 18.

Lederhaut fester als die anderen Zellen aufsitzt. Seiner Ansicht nach sind diese Zellen Gebilde nervöser Natur.

In wie weit diese Angaben von Langerhans den thatsächlichen Verhältnissen entsprechen, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. An den Papillen von Spiritusexemplaren, die mir zur Zeit, wo ich die diesbezüglichen Untersuchungen anstellte, allein zur Verfügung standen, ist es mir weder auf Querschnitten, noch auf Zupfpräparaten gelungen, derartige Zellen aufzufinden.

Im Innern der Mund- und Rachenhöhle sind unterdessen ebenfalls Veränderungen in bedeutendem Umfange vor sich gegangen.

Zunächst werden sämtliche Tentakel, mit alleiniger Ausnahme des schon erwähnten, der in der ventralen Mediane entspringt, vollständig zurückgebildet. Die Resorption derselben geschieht in der Weise, dass ihre Epithelschicht auf Kosten der Bindegewebspapille fortwährend an Dicke zunimmt. Die obersten Schichten des Epithels werden dann allmählich in Schuppen abgestossen, bis schliesslich der ganze Tentakel in kurzer Zeit verschwunden ist.

Infolge der Entstehung der neuen Knorpel und Muskeln nehmen die bei Ammocötes sehr dünnen Wände der beiden Darmabschnitte beträchtlich an Dicke zu. Das auf diese Weise wesentlich verkleinerte Lumen derselben wird im weiteren Verlaufe der Umwandlung durch die Entwicklung der Zunge noch mehr verengert, so dass es auf Querschnitten nur als enger Spalt erscheint. Fig. 31 auf Tafel XIX., welche einen Querschnitt durch die Mundhöhle des Ammocötes und Fig. 40 auf Taf. XX., die einen solchen durch Petromyzon darstellt, geben eine Vorstellung von der Verschiedenheit der Grösse der beiden Lumina. Gegen das Ende der Metamorphose erweitert sich der enge Spalt wieder etwas.

Auch die ringförmige Querfalte (Figur 42 Rk.) wird wegen des bedeutenden Dickenwachsthums der Wandungen undeutlich und ist bei Petromyzon nicht mehr zu erkennen. Deshalb ist hier eine Trennung des vordersten Darmabschnittes in eine Mund- und Rachenhöhle nicht mehr so deutlich ausgesprochen, wie bei Ammocötes. Untersucht man jedoch den histologischen Bau des Epithels des Vorderdarmes, so lässt sich auch bei Petromyzon eine solche Unterscheidung durchführen.

Nach Rathke<sup>1)</sup> reicht bei Petromyzon die Mundhöhle vom äusseren Mundrande bis zum hinteren Ende der *Cartilago semiannularis* (halbringförmiger Knorpel), von dem aus eine quer ausgespannte, mässig lange Hautfalte, das sogenannte Gaumensegel nach hinten und unten vorspringt.

Langerhans<sup>2)</sup> wies indessen schon darauf hin, dass diese Eintheilung dem histologischen Bau der Schleimhaut nicht entspricht. Aehnlich wie bei Ammocötes ist nämlich der vorderste Theil des Darmes von einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, dessen oberste Zellen eine dicke Cuticula tragen. Dieser Abschnitt, welcher demnach der Mundhöhle des Ammocötes

1) l. c. p. 31. 2) l. c. p. 38.

entspricht, reicht nur bis zum Hinterrande der *Cartilago annularis* (ringförmiger Lippenknorpel) und umfasst nur den eigentlichen Saugmund.

Der vom Hinterrande der *Cartilago annularis* an bis zum Velum verlaufende Theil des Darmes ist als Rachenhöhle anzusehen. Die ihn auskleidende Epithelschicht ist ebenso gebaut wie die des Ammocötes.

Gegen das Ende der Metamorphose bildet im vorderen Theile der Rachenhöhle die Schleimhaut der dorsalen Wand einen kurzen, nach vorn gerichteten Blindsack. Bei dem erwachsenen Thiere reicht er vorn bis zum Hinterrande der *Cartilago semiannularis*, an den er durch dichte Bindegewebszüge befestigt ist.

Seiner ersten Anlage nach ist der Blindsack paarig, indem zwei nach vorn divergirende Ausstülpungen der Schleimhaut zwischen die Quermuskulatur des Pharynx hineinwachsen. Bei ihrem weiteren Vordringen wird indessen die zwischen ihnen bestehende Scheidewand resorbirt. Sie fließen dann zu einem einzigen Blindsacke zusammen. (Taf. XX. Fig. 47 Bs.) Nur ihre beiden vordersten Zipfel bleiben stets von einander getrennt. (Taf. XX. Fig. 46 Bs.)

Die Muskulatur, welche diesen Blindsack umgibt, ist sehr complicirt gebaut. Sie besteht aus einer inneren, mit der Schleimhaut fest verwachsenen Schicht von Längsfasern und zwei Schichten von Querfasern, von denen die eine den Blindsack dorsal (Taf. XX. Fig. 47 Ph.), die andere denselben ventral umschliesst. (Taf. XX. Fig. 47 Ph.) Die beiden letzteren Schichten entstehen dadurch, dass die Schleimhaut der Rachenhöhle, wie oben angegeben, zwischen die Querfasern des Pharyngeus hineinwächst. Der Verlauf der Fasern des Pharyngeus wird beim Beginne des Blindsackes ausserordentlich verwickelt. Von den beiden Schichten entspringt die, welche den Oesophagus sammt dem Blindsacke umfasst, noch eine kurze Strecke wie vorher in der Mediane (Taf. XX. Fig. 47 Ph.), weiter nach vorn gehen dagegen die Fasern allmählich jederseits auf die *Cartilago lateralis* (*rhomboides*) über (Fig. 46 Ph.). Das zweite Fasersystem, das zwischen Oesophagus und Blindsack verläuft, letzteren also ventral umfasst, entspringt umgekehrt hinten jederseits von der *Cartilago lateralis* (Fig. 47 Ph.), vorn dagegen in der Medianlinie (Fig. 46 Ph.). Beide Schichten kreuzen sich also.

Die ventrale Wand des Blindsackes wird von Rathke<sup>1)</sup> als Gaumensegel bezeichnet. Nach diesem Forscher spielt es bei dem beim Festsaugen stattfindenden Abschlusse des Saugmundes eine wichtige Rolle. Durch die Contraction der Faserschicht, welche den Blindsack ventral umgibt, und namentlich des hinteren Theiles derselben wird das Gaumensegel aus seiner gewöhnlichen horizontalen Lage nach unten herabgezogen. Es legt sich dann dicht an die beiden oberen Zungenlappen, die bekanntlich im Augenblicke des Ansaugens mit der ganzen Zunge nach hinten gezogen werden. So ist die Mundhöhle zur Bildung eines luftverdünnten Raumes vollkommen abgesperrt<sup>2)</sup>.

1) Vergl. hierzu auch Fürbringer l. c. p. 58. 2) l. c. p. 31.

## 6. Die Zunge.

Die Zunge von *Petromyzon* besteht aus drei Abschnitten, einem unteren (unterer Zungenlappen) und zwei ihm aufgelagerten oberen (obere oder seitliche Zungenlappen Rathke).

Der untere Zungenlappen bildet den eigentlichen Körper der Zunge. An seiner vorderen Kante ist er mit einer Hornplatte bewaffnet, welche eine Anzahl scharfer Zähnen, von denen das mittelste das grösste ist, trägt. Im Inneren dieses Lappens liegt der mittlere oder U-förmige Zungenknorpel (Taf. XX. Fig. 40 M. Z.). Die beiden oberen Zungenlappen (Taf. XX. Fig. 38, 39 Sl.) liegen neben einander in einer längsgerichteten, rinnenartigen Vertiefung der dorsalen Fläche des unteren Lappens. (Fig. 38.) In jeden von ihnen ist ein kleiner Knorpel eingelagert (seitlicher Zungenknorpel), der einer längsgerichteten, mit kleinen Zähnen versehenen Hornplatte zur Stütze dient.

Nach August Müller ist die Zunge schon bei dem *Ammocötes* in ihrer ersten Anlage vorhanden. Wie er glaubt, entwickelt sie sich aus einem „langeiförmigen Organe im Grunde der Kiemenhöhle“<sup>1)</sup>, welches schon von Rathke mit „dem grossen Muskel, der bei *Petromyzon* den schwertförmigen Zungenknorpel (Zungenstiel) umhüllt“<sup>2)</sup>, verglichen wurde.

Schneider<sup>3)</sup> und Wilh. Müller<sup>4)</sup> wiesen indessen gleichzeitig darauf hin, dass dieses Organ nicht der Zunge, sondern der Thyreoidea von *Petromyzon* entspricht.

Aus meinen Befunden an Uebergangsstadien ergab sich, dass allerdings die Zunge bei *Ammocötes* schon klar angedeutet ist, aber an einer ganz anderen Stelle, als A. Müller angegeben hat. Dieselbe entsteht vielmehr aus dem grossen, schon früher erwähnten Tentakel, der in der ventralen Mediane entspringt, sowie aus der seine Verlängerung nach hinten bildenden Bauchkante. (Taf. XX. Fig. 42 M. T. u. Bk.)

Bei der Wichtigkeit, welche demnach dieser Tentakel besitzt, erscheint eine genauere Beschreibung desselben geboten.

Schon bei der Betrachtung mit dem blossen Auge fällt er durch seine Grösse auf. Vorn ist er frei über die Unterlippe vorgewölbt, weiter hinten verwächst er mit ihr in der Medianebene durch einen anfangs dünnen (Taf. XIX. Fig. 31 M. T.), an Breite jedoch stetig zunehmenden Stiel, bis er schliesslich der Unterlippe mit der ganzen Breite seiner Basis aufsitzt (Fig. 32 M. T.). Dann geht er allmählich in die ringförmige Kante über. In seinem vorderen, freien Theile ist er ziemlich hoch und schmal (Fig. 30 M. T.). Von den übrigen Tentakeln unterscheidet er sich hier nur durch seine kräftigere Entwicklung. Sobald er jedoch mit der Unterlippe zu verwachsen

1) l. c. p. 327. 2) Rathke: Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. IV. p. 79.

3) l. c. p. 85.

4) Wilh. Müller: Ueber die Hypobranchialrinne der *Tunicaten* und deren Vorhandensein bei *Amphioxus* und den *Cyclostomen*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. u. Medicin. Bd. VII. (1873.) p. 327.

beginnt, wird er bedeutend niedriger, dafür aber um so breiter. Im Querschnitt erscheint er dann birnförmig. (Fig. 31 M. T.)

Die Bauchkante, welche, wie schon oben angegeben, von der ringförmigen Kante durch die ganze Rachenhöhle und einen Theil der Kiemenhöhle zieht, ist im Querschnitt etwa dreiseitig. An Breite nimmt sie von vorn nach hinten allmählich ab, ihre Höhe bleibt aber fast in ihrem ganzen Verlaufe die gleiche. Nur kurz vor dem Eingange in die Thyreoidea (Fig. 42 b.) wird sie niedriger, um bald darauf gänzlich zu verschwinden.

Auch in seinem histologischen Bau unterscheidet sich der mediane Tentakel bedeutend von den übrigen. In das Bindegewebe desselben ist nämlich Schleimknorpel, auf dessen Structur und Bedeutung schon oben näher eingegangen worden ist, eingelagert. Derselbe besitzt die Gestalt eines langen Stabes, der vorn im Tentakel beginnt (Taf. XIX. Fig. 31 u. 32 Sk.) und, sich allmählich verjüngend, in der Bauchkante nach hinten verläuft.

Ventral davon tritt in der ringförmigen Kante ein zweiter Stab von Schleimknorpel hinzu. Vorn stark verbreitert zieht er, allmählich schmaler werdend, in derselben Richtung wie der erste Stab nach hinten. Er ist viel kürzer als der obere und erstreckt sich nur ungefähr durch die vordere Hälfte der Bauchkante.

Das hohe und schmale Vorderende des Tentakels (Fig. 30 M. T.) wird bald am Beginn der Metamorphose auf dieselbe Weise wie die anderen Tentakel zurückgebildet. Der niedrige und breite Theil dagegen nimmt beträchtlich an Höhe und Breite zu, so dass er schon im ersten Stadium der Metamorphose die ventrale Hälfte der Mundhöhle, deren Lumen allerdings bereits kleiner geworden ist, ausfüllt. (Fig. 33 M. T.) Er verwächst ferner nicht mehr ausschliesslich ventral mit der Mundhöhle, sondern auch seitlich. (Fig. 33.) Auf der dorsalen Fläche des medianen Tentakels bildet sich, ebenfalls schon sehr zeitig, eine median von vorn nach hinten verlaufende Furche. Anfänglich nur angedeutet (Fig. 33 Z. F.), wird sie dadurch, dass die beiden sie seitlich begrenzenden Ränder sich immer höher erheben, allmählich tiefer (Taf. XX. Fig. 35 u. 36). Schliesslich reichen die Ränder fast bis an die dorsale Wand der Mundhöhle, so dass das Lumen der letzteren, welches durch die Verschmelzung der beiden Lippen mit einander und das Dickenwachsthum der Wände schon an sich stark verkleinert ist, bis auf den Raum zwischen den Rändern der Rinne völlig ausgefüllt wird.

Vorn ist die Rinne am tiefsten (Fig. 35), weiter nach hinten wird sie immer flacher (Fig. 36 u. 37), um schliesslich ganz zu verschwinden.

Im weiteren Verlaufe der Metamorphose entstehen die beiden oberen (seitlichen) Zungenlappen. Dieselben sprossen von den beiden nach innen gelegenen Kanten der Seitenränder medianwärts aus und legen sich an die Wände der Zungenfurche an. Vorn bleiben sie stets von einander getrennt (Fig. 38 S. I.); hinten dagegen erreichen sie sich in der Mediane und verschmelzen mit einander (Fig. 39). Später verwachsen sie hier auch mit den Wänden der Zungenrinne (Fig. 40).

Die Zahnplatten der Zunge entwickeln sich erst sehr spät; auf ihre Entstehung wird im nächsten Abschnitte näher eingegangen werden.

Die Bauchkante nimmt an Grösse beträchtlich zu. Sie ist jedoch wegen des allgemeinen Dickenwachstums der Wandungen der Rachenhöhle bei *Petromyzon* nicht mehr so deutlich, wie bei *Ammocötes*. Immerhin aber lässt sie sich auch hier noch erkennen. (Fig. 43 Bk.)

Die histologischen Veränderungen, welche bei der Zurückbildung der alten und der Entstehung der neuen Gewebe im medianen Tentakel und der Bauchkante vor sich gehen, sind in ihrem allgemeinen Verlaufe schon oben in besonderen Abschnitten beschrieben worden, so dass ich hier nur die specielleren Verhältnisse anzugeben habe.

Die beiden Stäbe von Schleimknorpel, die in den Tentakel und die Bauchkante eingelagert sind, bilden auch hier die Grundlage der neuen Knorpel. Von letzteren tritt zuerst der unpaare U-förmige Zungenknorpel und der Zungenstiel auf. Beide entwickeln sich in dem laugen Schleimknorpel und bilden anfänglich ein einziges zusammenhängendes Stück. Die Differenzirung in die beiden Teile vollzieht sich erst später. Letztere treten dann durch ein festes, aus Bindegewebe bestehendes Polster mit einander in Verbindung. Bald nach der Entstehung dieser Knorpel bildet sich in dem ventral davon gelegenen zweiten Schleimknorpel die *Copula* (Taf. XX. Fig. 40 Co.). Sie tritt von Anfang an selbständig auf.

Fast gleichzeitig mit dem U-förmigen Zungenknorpel entsteht der *Musculus Hyomandibulari-glossus*, dessen Fasern bei *Petromyzon* von der Y-förmig auslaufenden Sehne des *M. Longitudinalis linguae* zum Hyomandibulare verlaufen. Nach dem Auftreten der in die oberen Zungenlappen eingelagerten seitlichen Zungenknorpel differenzirt sich dann die starke quergestreifte *Muscularis* der Zunge und der vom U-förmigen Zungenknorpel zur *Copula* ziehende *M. Copulo-glossus obliquus*. Von der *Muscularis* erscheinen zuerst die Fasern, welche jederseits von der Aussenseite der seitlichen Zungenknorpel entspringend, sich zum Theil an die Aussenseite des U-förmigen Zungenknorpels, zum Theil an die Schleimhaut der Zunge ansetzen. (*Lingualis proprius* Fürbrg.) (Fig. 41 B. p.) Nach ihnen entstehen die von der Innenfläche der seitlichen Knorpel zu der median verlaufenden Sehne des *Longitudinalis linguae* ziehenden Fasern des *Tendino-glossus*. (Fig. 41 Tg.)

Die gesammte übrige Muskulatur der Zunge entsteht in der Bauchkante. (Fig. 43 Bk.) Ihre Anlage geht die Resorption der in derselben sich kreuzenden, kräftig entwickelten Fasern der Quermuskulatur der Rachenhöhle des *Ammocötes* voran.

Die neu entstehenden Knorpel und Muskeln der Zunge sind ebenso wie diejenigen, welche in der Mund- und Rachenhöhle sich bilden, anfänglich durch nur dünne Schichten festen Bindegewebes mit einander verbunden. Später weichen sie dadurch, dass sich das Bindegewebe auflockert, weiter auseinander. In den so entstandenen Zwischenräumen treten dann Blutgefässe auf, die an Zahl, wie an Weite stetig zunehmend, schliesslich unter

theilweiser Resorption des Bindegewebes mit einander verschmelzen und die bei Petromyzon in grosser Ausdehnung entwickelten Blutsinus bilden.

### 7. Die Entwicklung der Zähne.

Bei dem erwachsenen Petromyzon ist die Mundhöhle und die Zunge mit einer Reihe von Zähnen verschiedener Grösse besetzt. Die grösseren Zähne, welche im Grunde der Mundhöhle und auf der Zunge stehen, werden durchweg von Knorpelstücken gestützt. Bei den kleineren dagegen, die sich zerstreut auf der Innenfläche der Mundhöhle finden, fehlt eine derartige Unterlage.

Beide Gruppen von Zähnen sind ausschliesslich epitheliale Bildungen; sie entstehen beide in gleicher Weise durch Verhornung von Schichten von Epithelzellen.

Nach A. Müller<sup>1)</sup> entwickeln sich die Zähne in den zu länglichen Papillen reducirten Tentakeln der Mundhöhle. Dies ist jedoch nicht der Fall. Wie angegeben, gehen alle Tentakel bis auf den grossen medianen spurlos unter.

Bei dem in der Metamorphose befindlichen Thiere erhebt sich vielmehr an denjenigen Stellen, welche ihrer Lage nach den Zähnen von Petromyzon entsprechen, das unter der Epidermis gelegene Bindegewebe zu einer, je nach der Grösse des definitiven Zahnes, mehr oder minder hohen Papille. Die Epithelschicht, welche diese Papille bedeckt, unterscheidet sich anfangs in ihrem Bau nicht von derjenigen, welche die übrigen Stellen der Mundhöhle auskleidet. Wie diese besteht sie aus zwei Schichten, einer dem Bindegewebe unmittelbar aufgelagerten Matrix, die von hohen, spindelförmigen, pallisadenartig neben einander stehenden Zellen gebildet wird, und einer oberen Schicht von rundlichen oder unregelmässig polygonalen Zellen, die unter einander durch kurze Intercellularbrücken in Verbindung stehen (Stachelschicht Unna). (Taf. XXI. Fig. 48 Ri.)

Bald macht sich jedoch hier eine, durch intensive Zellvermehrung hervorgerufene starke Verdickung der Stachelschicht bemerkbar, so dass schon ziemlich zeitig, wenigstens die grösseren Zähne als höckerartige Hervorragungen in der Mundhöhle sichtbar sind. (Taf. XVIII. Fig. 6 Z.)

Die bindegewebige Papille ist an der nunmehr vor sich gehenden Entwicklung der Zähne gänzlich unbetheiligt.

In den Zellen der Stachelschicht treten in einer genau begrenzten Zone, parallel der ganzen Oberfläche der Papille, im Protoplasma feine, stark lichtbrechende Körnchen auf. Dieselben bezeichnen den Beginn der Verhornung. Sie werden von Waldeyer<sup>2)</sup> als Keratohyalin, von Ranvier<sup>3)</sup> als Eleidinkörnchen bezeichnet. Anfänglich sind

1) l. c. p. 329.

2) Waldeyer: Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn: Beiträge zur Anatomie und Embryologie als Festgabe J. Henle dargebracht. Bonn 1882. p. 141—163.

3) Ranvier: Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de kératinisation du revêtement épidermique. Comptes rendues T. 68 p. 1361.



sie nur in geringer Zahl vorhanden; allmählich jedoch vermehren sie sich beträchtlich.

Gleichzeitig finden eingreifende Veränderungen in der Gestalt und dem Bau der einzelnen Zellen, welche von den Körnchen erfüllt werden, statt. Dieselben erhalten an Stelle ihrer ursprünglichen rundlichen oder unregelmässig polygonalen Form die Gestalt von langen flachen Spindeln. Ihren grössten Durchmesser besitzen sie in der Mitte, in der regelmässig der Kern liegt; nach den Enden zu flachen sie sich schnell ab.

Während in der Stachelschicht die Zellen in unregelmässiger Anordnung neben einander lagen, ordnen sie sich hier sämmtlich in der gleichen Richtung zu einer fest zusammenhängenden, der Oberfläche der Papille parallelen Zellschicht. (Stratum granulosum.) (Fig. 48 Str. gr.) Diese Schicht besitzt an der Spitze der Papille ihre grösste Dicke. Sie besteht hier aus 3 bis 4 Zellreihen. An den Seiten wird sie etwas schwächer.

An Stelle der früheren Verbindung der einzelnen Zellen durch die Inter-cellularbrücken tritt eine feste Verschmelzung der Zellwände mit einander ein. Auf Querschnitten bilden dieselben jetzt ein engmaschiges, zusammenhängendes Netzwerk, dessen Lücken von Protoplasma, Kernen und Eleidin-körperchen ausgefüllt werden. (Fig. 48 Str. gr.)

Die Säume der einzelnen Maschen sind breit und stark glänzend.

Die Veränderungen, welche im Innern der Zelle vor sich gehen, betreffen hauptsächlich den Kern. Er behält zwar zunächst noch seine frühere Gestalt bei und erscheint scharf contourirt, hat aber die Fähigkeit, sich zu färben, verloren. Nach und nach werden seine Contouren ebenfalls undeutlich, bis er schliesslich völlig verschwunden ist.

In der kernlosen Schicht (stratum corneum) endlich sind die Wände der Zellen noch mehr verdickt und näher an einander gedrängt, so dass die Lumina derselben nur noch als schmale, dicht von Eleidin erfüllte Spalt-räume erhalten bleiben. (Fig. 48 Str. c.)

Die Eleidinkörnchen sind im stratum corneum bedeutend grösser, als im stratum granulosum.

In der vollständig verhornten Oberfläche des stratum corneum können schliesslich die einzelnen Zellen auf Quer- und Längsschnitten nicht mehr von einander unterschieden werden. Auf Präparaten dagegen, die man durch Kochen eines Stückchens der Hornsubstanz des Zahnes in concentrirter Kalilauge erhält, lassen sich in der Flächenansicht die Grenzen der einzelnen Zellen noch deutlich erkennen.

Auf seiner Oberfläche wird der fertige Zahn von einer feinen Cuticula überzogen.

Sobald die erste Hornschicht gebildet ist, tritt eine Unterbrechung in der Verwandlung der obersten Lagen der Stachelschicht in eine Körnerschicht ein, so dass auf die Hornschicht unmittelbar eine Stachelschicht folgt.

Erst in einiger Entfernung von der Hornschicht erfolgt die Anlage einer zweiten Körnerschicht, die sich dann genau in der bei der Bildung des

ersten Zahnes angegebenen Weise weiter entwickelt. (Taf. XX. Fig. 40 Z., Taf. XXI. Fig. 48.)

Nachdem auch diese zweite Schicht fast völlig verhornt ist, erleiden die zwischen beiden Zähnen befindlichen unveränderten Stachelzellen eine sehr eigenthümliche Veränderung. Die einzelnen Zellen werden nämlich sternförmig und hängen durch feine Fortsätze unter einander zusammen. (Fig. 48 Stz.) Ihre Kerne verschwinden nicht, sondern bleiben stets deutlich und färben sich in Carmin tief roth.

Auf Längsschnitten lässt sich der allmähliche Uebergang der Stachelzellen in die sternförmigen Zellen deutlich verfolgen. (Fig. 48.) Wie aus Fig. 48 hervorgeht, sind die feinen Fortsätze der letzteren die stark in die Länge gezogenen Intercellularbrücken der ursprünglichen Stachelzellen. Durch die Dehnung, welche die Schicht der Stachelzellen zwischen den Spitzen der beiden Zähne erleidet, werden die einzelnen Zellen auseinander gezerrt und infolgedessen die sie verbindenden Intercellularbrücken sehr lang.

An den Seiten bleiben die zwischen den Hornplatten liegenden Stachelzellen unverändert, weil hier eine Spannung nicht stattfindet.

Die Zellen der untersten Reihe dieser Schicht, welche der Oberfläche des zuletzt entstandenen Zahnes unmittelbar auflagern, werden nicht sternförmig, sondern flachen sich ab und bilden eine fest zusammenhängende dünne Schicht (Fig. 48), die sich auf Längsschnitten durch den Zahn, besonders wenn, wie sehr häufig geschieht, beim Schneiden die oberste Hornschicht zerrissen wird, leicht in toto abhebt.

Von dieser einfachen Zellschicht aus geht wahrscheinlich die Bildung der feinen Cuticula des darunter liegenden Zahnes vor sich.

Gegen die benachbarten Epithelschichten der Mundhöhle grenzen sich die Hornzähne sehr deutlich ab. F. E. Schultze beschreibt in einer Abhandlung: „Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren“<sup>1)</sup> dieses Verhalten der Zähne von *Petromyzon* sehr genau, so dass ich die diesbezügliche Stelle hier folgen lasse: „Auf senkrechten Durchschnitten einer solchen Grenzregion lässt sich leicht erkennen, dass der dünne äussere Rand der Hornschicht unter die oberste Hornschicht der umgebenden Epithelparthie mehrere Zellenbreiten weit eindringt, um hier als stark und gleichmässig lichtbrechende helle Platte mit glatter oberer Begrenzung mitten im Epithellager zu enden“<sup>2)</sup>.“ (Taf. XXI. Fig. 48.)

1) Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. V. p. 295—316.

2) Die richtige Auffassung der in diesem Abschnitte beschriebenen einzelnen Stadien des Verhornungsprocesses wurde mir durch Zanders: „Untersuchungen über den Verhornungsprocess“ (Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Jahrg. 1888), zu dessen Ergebnissen die meinigen in manchen Punkten eine Bestätigung bilden, wesentlich erleichtert.

### 8. Die Buccaldrüse und ihre Entstehung.

Die ersten Angaben über diese Drüse stammen von G. Born<sup>1)</sup> her, welcher den secernirenden Drüsenschlauch sammt seinem Ausführungsgange richtig beschreibt und abbildet.

Später treffen wir eine eingehende Schilderung derselben in den schon mehrfach erwähnten Untersuchungen von P. Fürbringer<sup>2)</sup>. Schneider<sup>3)</sup> erwähnt sie nur kurz bei Gelegenheit der Beschreibung des *M. basilaris*, giebt aber auf Querschnitten eine deutliche Uebersicht über ihre Lage.

Der secernirende Abschnitt der Drüse liegt im hinteren Theile der ventralen Portion des kräftig entwickelten *M. basilaris*, der bei *Petromyzon* den grössten Theil des Bodens der Rachenhöhle bildet, und stellt sich als einfacher glatter, keineswegs wie Fürbringer angiebt, „mit flachlappiger Oberfläche“ versehener Schlauch von etwa 7 mm Länge dar. In der Mitte ist der Schlauch schwach eingeschnürt. Aussen ist er von einer dünnen Schicht von ringförmig angeordneten Muskelfasern, die an den beiden Enden jedoch zum Theil in die Längsrichtung übergehen, umgeben. (Taf. XXI. Fig. 51 u. 52.)

Das Epithel des Drüsenschlauches lässt zweierlei Arten von Zellen erkennen. Die eine besteht aus hohen schmalen Cylinderzellen mit stark körnigem Protoplasma und in der Regel central gelagertem Kern, die andere Form dagegen wird von niedrigen Zellen mit hellem Protoplasma, in dem nur wenig Körnchen suspendirt sind, und basal liegendem Kern repräsentirt. Beide Zellformen besitzen einen stark lichtbrechenden, glänzenden Saum.

Das Secret der Zellen ist tiefbraun. Der mit ihm meist prall angefüllte Schlauch erhält dadurch selbst eine dunkle Farbe und schimmert, auch wenn er noch nicht frei präparirt ist, durch die ihn umhüllende Muskelschicht hindurch.

Der Ausführungsgang entspringt nicht direct von der Spitze des Schlauches, sondern etwa 1 mm unterhalb desselben von der der Mediane zugekehrten Fläche. Er durchsetzt zunächst den *M. basilaris* in fast gerader Richtung und zieht dann an die mediale Fascie desselben, welche einen Theil der Wandungen des Kanales, in dem sich der Zungenstiel bewegt, bildet, angeheftet, parallel dem Zungenstiel nach vorn. Kurz vor seiner Endigung durchbohrt er die Fascie und verläuft zwischen dem vordersten Theile des *Basilaris* und dem *Copulo-glossus obliquus*, um dann in der Mundhöhle, dicht am Grunde des unteren Zungenlappens, etwas nach unten und aussen von ihm auf einer kleinen Erhebung der Mundschleimhaut auszumünden.

Das zweischichtige Epithel des Ganges besteht aus niedrigen Pflasterzellen.


Die Drüse, welche bei *Ammocötes* noch nicht vorhanden ist, entsteht

<sup>1)</sup> G. Born: Observations anatomiques sur la grande Lamproie. Annal. d. Scienc. natur. 13. (1828) p. 28.

<sup>2)</sup> Fürbringer l. c. p. 75.

<sup>3)</sup> Schneider l. c. p. 66.

auf folgende Weise: Bald nach Beginn der Metamorphose senkt sich die Epithelschicht der Mundhöhle zu beiden Seiten der Basis des medianen Tentakels als solider Strang in das Bindegewebe ein. (Taf. XXI. Fig. 50 u. 51 Bu.) Noch bevor irgendwelche Differenzirung der neuen Muskeln und Knorpel der Zunge erfolgt ist, hat derselbe schon seine volle Länge erreicht. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung verdickt sich dann sein hinteres Ende, welches dem secernirenden Abschnitte der Drüse entspricht, kolbenförmig und erhält allmählich ein Lumen. Später wird der vordere Theil des Stranges ebenfalls hohl.



## Zusammenfassung der Ergebnisse.

Während das Nasenrohr des Ammocötes einer knorpligen Hülle vollkommen entbehrt, ist bei Petromyzon eine solche vorhanden. Das einschichtige cylindrische Wimperepithel, welches bei ersterem das Nasenrohr auskleidet, wird während der Metamorphose durch ein mehrschichtiges, aus polygonalen Zellen bestehendes ersetzt. Gegen die Nasenkapsel ist das Nasenrohr bei Petromyzon durch eine querverlaufende, halbmondförmige Hautfalte zum grossen Theile verschlossen. Bei Ammocötes ist eine solche nicht vorhanden.

Der rinnenförmig vertiefte Boden der Nasenkapsel des Ammocötes ist von einem Epithel ausgekleidet, welches sich von dem Sinnesepithel des übrigen Theiles der Kapsel wesentlich unterscheidet. Dasselbe ist ein dem Epithel des Nasenrohres völlig gleichgebautes, einschichtiges Wimperepithel. Im Verlaufe der Metamorphose erhebt sich auch die Schleimhaut dieses Theiles der Nasenkapsel in Falten und erhält charakteristisches Sinnesepithel.

Die Verbindung des Nasenrohres und der Nasenkapsel mit dem Nasengaumengange wird bei Petromyzon dadurch hergestellt, dass sich von dem rinnenartig vertieften Boden der Nasenkapsel des Ammocötes aus ventralwärts ein neuer Gang bildet. Derselbe erhält ein mehrschichtiges Pflasterepithel.

Entgegen der Angabe von Langerhans, bildet bei Petromyzon die Riechschleimhaut, ausser den symmetrisch zu einander angeordneten seitlichen Falten, nur eine einzige mediane Falte. Der bilateral symmetrische Bau der Nasenkapsel ist bei Petromyzon ebenso deutlich wie bei Ammocötes.

Drüsen sind nicht nur im Geruchsorgan von Petromyzon, sondern auch schon bei Ammocötes vorhanden.

Der Nasengaumengang wächst während der Metamorphose in der Weise nach hinten, dass der mediane Theil seines Hinterendes stets etwas hinter den beiden seitlichen Abschnitten zurückbleibt. Desgleichen vergrössern auch die beiden seitlichen Abschnitte zuerst ihr Lumen.

Die Hypophyse schnürt sich während der Metamorphose immer mehr vom Nasengaumengange ab, bis sie schliesslich bei Petromyzon durch eine starke Schicht von Bindegewebe von ihm getrennt ist.

Sämmtliche Tentakel, mit alleiniger Ausnahme desjenigen, welcher in der ventralen Mittellinie entspringt, gehen unter; aus letzterem, sowie aus der seine directe Verlängerung nach hinten bildenden Bauchkante entsteht die Zunge nebst der zu ihr gehörigen Muskulatur und den Zungenknorpeln. Von diesen Knorpeln bilden der mittlere, U-förmige, und der Zungenstiel anfänglich ein einziges Stück.

Der Blindsack, der sich bei *Petromyzon* in der dorsalen Wand der Rachenhöhle befindet, besteht seiner ursprünglichen Anlage nach aus zwei, nach vorn gerichteten, divergirenden Taschen. Später verschmelzen dieselben im grössten Theile ihrer ganzen Länge zu einem einzigen Sacke, nur in seinem vorderen Ende bleibt derselbe stets paarig.

Bei *Petromyzon* findet während des ganzen Lebens nur ein einmaliger Zahnwechsel statt. Die beiden Zahnschichten, sowohl die obere, wie die unter ihr belegene zweite, erscheinen in ihrer ersten Anlage ziemlich gleichzeitig in dem stark verdickten Epithel der betreffenden Stellen der Mundhöhle. Die obere Schicht ist dabei von der unteren durch eine dünne Lage von Epithelzellen, welche zuerst ihre ursprüngliche polygonale Form behalten, später aber sternförmig werden, geschieden.

Die Buccaldrüse entsteht als solider Zellstrang, der von der Epithelschicht der Mundhöhle aus, zu beiden Seiten des medianen Tentakels, noch vor der Differenzirung der neu entstehenden Knorpel und Muskeln, in das Bindegewebe hineinwuchert.

---

## Litteraturverzeichnis.

1. Friedrich Ahlborn: Untersuchungen über das Gehirn der *Petromyzonten*.  
Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 39 p. 225.
2. Dohrn: Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. d. zool.  
Station zu Neapel. Ed. IV. p. 187.
3. Grenacher: Beiträge zur näheren Kenntniss der Muskeln der *Cyclostomen* und  
*Leptocardier*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17 p. 577.
4. Langerhans: Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*. Berichte über die Ver-  
handlungen d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. VI. (1873.)
5. August Müller: Die Entwicklung der Neunaugen, ein vorläufiger Bericht:  
Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. 1856.
6. Joh. Müller: Osteologie der *Myxinoïden*.
7. Wilh. Müller: Ueber die Hypobranchialrinne der *Tunicaten* und deren Vor-  
handensein bei *Amphioxus* und den *Cyclostomen*. Jenaische Zeitschr. für  
Naturwiss. u. Medizin. Bd. VII. (1873.)
8. Pogojeff: Ueber die feinere Structur des Geruchsorgans des Neunauges. Archiv  
f. mikroskop. Anatomie. Bd. 31.
9. Rauvier: Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de  
Keratinisation du revêtement épidermique. Comptes rendus T. 88. p. 1361.
10. Rathke: Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1826.
11. — Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. IV.
12. Schneider: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte  
der Wirbelthiere. Berlin 1879.
13. Scott: Vorläufige Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte der *Petromyzonten*.  
Zool. Anzeiger No. 63 u. 64 (1880).
14. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Petromyzonten*. Morphol. Jahrbuch  
Band VII.
15. Shipley: On some points in the development of *Petromyzon fluviatilis*: Quar-  
terly Journal of Microscop. Science Jan. 1887.
16. F. E. Schulze: Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen  
bei Wirbelthieren. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. V. p. 295.
17. v. Siebold: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.
18. Stannius: Ueber den Bau der Muskeln bei *Petromyzon fluviatilis*. Göttinger  
Nachrichten 1851.
19. Waldeyer: Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere  
der Haare und Federn: Beiträge zur Anatomie und Embryologie, als Fest-  
gabe J. Henle dargebracht. Bonn 1882.
20. Zander: Untersuchungen über den Verhornungsprocess. Archiv für Anatomie  
und Entwicklungsgesch. 1886 u. 1888.

## Erklärung der Abbildungen.

Die Knorpel sind auf allen Tafeln mit Ausnahme der Fig. 24 a. u. b. und 48 blau gezeichnet.

### Auf allen Tafeln wiederkehrende Bezeichnungen.

- |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p>A. Auge.</p> <p>Ao. Aorta.</p> <p>A. br. Arteria branchialis.</p> <p style="padding-left: 20px;">b. Eingang in die Thyreoidea.</p> <p>Ba. Musculus basilaris.</p> <p>Br. Bronchus.</p> <p>Bk. Bauchkante.</p> <p>Bs. Blindsack des Pharynx.</p> <p>Bu. Buccaldrüse.</p> <p>Ca. Cartilago annularis.</p> <p>Cg. Musculus Copulo-glossus obliquus.</p> <p>Ch. Chorda.</p> <p>Co. Copula.</p> <p style="padding-left: 20px;">d. Kante, welche die Kiemenhöhle gegen die Rachenhöhle abgrenzt.</p> <p>Dr. Drüsen des Geruchsorgans.</p> <p>Drz. Drüsenzellen.</p> <p style="padding-left: 20px;">e. Tentakel.</p> <p>Ep. Epithel.</p> <p style="padding-left: 20px;">f. Fibrillen.</p> <p>FO. Durchtrittsstelle des Nerv. olfact.</p> <p style="padding-left: 20px;">g. Kiemenöffnung.</p> <p>H. g. Musc. Hyo-glossus.</p> <p>Hhs. Musc. Hyo-hyoideus superior.</p> <p>Hy. Hyoideum.</p> <p>Hyp. Hypophyse.</p> <p>Hz. Horuzahn.</p> <p style="padding-left: 20px;">J. Intercellularsubstanz.</p> <p>J. K. Junger Knorpel.</p> <p>Inf. Infundibulum.</p> <p style="padding-left: 20px;">K. Knorpel.</p> <p style="padding-left: 40px;">k. Kern.</p> <p>K. L. Kiemenlöcher.</p> <p style="padding-left: 20px;">Kz. Knorpelzellen.</p> <p>Lg. i. } ventraler }<br/>         Lg. s. } dorsaler } Theil des durch den Auge<br/>         und Ohr enthaltenden Spalt getheil-<br/>         ten parietalen Längsmuskels.</p> <p>L. i. Lobus infundibuli.</p> <p>L. l. Musc. longitudinalis linguae.</p> <p>l. m. viscerala Längsmuskeln.</p> | <p>M. Musc. hyomandibulari-glossus.</p> <p>Mdh. Mundhöhle.</p> <p>M. F. Mediane Falte.</p> <p>M. L. Medianer Ausschnitt in der Nasenkapsel.</p> <p>M. T. Medianer Tentakel.</p> <p>M. z. mittlerer(U-förmig.)Zungenknorpel.</p> <p>N. F. Falten der Riechschleimhaut.</p> <p>Ngg. Nasengaumengang.</p> <p>Nk. Nasenkapsel.</p> <p>Nr. Nasenrohr.</p> <p>Ns. Nasensack.</p> <p>Oe. Oesophagus.</p> <p>O. L. Oberlippe.</p> <p style="padding-left: 20px;">p. Perimysium.</p> <p>PC. Parachordalia.</p> <p>Pch. Perichondrium.</p> <p>Ph. Musc. Pharyngeus.</p> <p>Q. F. Querfalte im Nasenrohr.</p> <p>qm. viscerala Quermuskeln.</p> <p>Rh. Rachenhöhle.</p> <p>Ri. Riff- (Stachel)zellenschicht.</p> <p>rm. ringförmige Muskelschicht der Buccaldrüse.</p> <p>Rk. ringförmige Kante.</p> <p>Schk. Schädelkapsel.</p> <p>S. i. Saccus infundibuli.</p> <p>Sk. Schleimknorpel.</p> <p>S. l. seitlicher (oberer) Zungenlappen.</p> <p>Str. c. stratum corneum.</p> <p>Str. gr. stratum granulosum.</p> <p>St. z. sternförmige Zellen.</p> <p>S. v. Sinus venosus.</p> <p>S. z. seitlicher Zungenknorpel.</p> <p>Tr. Trabeculae.</p> <p>V. G. Verbindungsgang zwischen Nasenrohr und Nasengaumengang.</p> <p>Vel. Velum.</p> <p>Z. Zahn.</p> <p>Zu. Zunge.</p> <p>Zs. Zungenstiel.</p> |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|



### Tafel XVIII.

Fig. 1—9. Entwicklung des Ammocötes in Petromyzon.

- Fig. 1. Ammocötes von der ventralen Seite.  
 Fig. 2. Ammocötes von der Seite.  
 Fig. 3. Beginn der Metamorphose.  
 Fig. 4. Oberlippe und Unterlippe verschmolzen mit einander (ventrale Ansicht).  
 Fig. 5. Dasselbe Exemplar in seitlicher Ansicht.  
 Fig. 6. Etwas älteres Exemplar in ventraler Ansicht.  
 Fig. 7. Dasselbe Exemplar in seitlicher Ansicht.  
 Fig. 8. Fast vollendete Metamorphose.  
 Fig. 9. Petromyzon (ventral).

Fig. 10—22. Geruchsorgan von Ammocötes und Petromyzon.

- Fig. 10. Nasenkapsel von Petromyzon von unten gesehen.  
 Fig. 11. Dieselbe von hinten und oben gesehen.  
 Fig. 12. Frontalschnitt durch Nasenrohr und Nasenkapsel, zur Demonstration der Querfalte (Q. F.).  
 Fig. 13. Querschnitt durch das vordere Ende des Nasenrohres von Ammocötes.  
 Fig. 14—16\*). Querschnitte durch die Nasenkapsel des Ammocötes (in der Reihenfolge von vorn nach hinten).  
 Fig. 17 u. 18. Querschnitte durch die Nasenkapsel eines im Beginn der Metamorphose befindlichen Thieres (Stadium der Fig. 3).  
 Fig. 19—22. Querschnitte durch Nasenrohr und Nasenkapsel eines Exemplares, dessen Metamorphose fast völlig beendet ist. (Stadium der Fig. 8.)

### Tafel XIX.

- Fig. 23. Querschnitt durch den Nasengaugengang und Oesophagus eines Exemplars vom Stadium der Fig. 8.  
 Fig. 24a. Schnitt durch den Knorpel der Nasenkapsel eines in der Metamorphose befindlichen Ammocötes.  
 Fig. 24b. Schnitt durch den halbringförmigen Knorpel (*Cartilago semiannularis* (Fürbringer) desselben Exemplares.  
 Fig. 25—29. Entwicklung der Hypophyse und des Infundibulum während der Metamorphose.  
 Fig. 25. Querschnitt durch das Gehirn und die Hypophyse eines Ammocötes.  
 Fig. 26 u. 27. Desgl. von einem Exemplare im Stadium der Fig. 3. (Fig. 26 vorn, Fig. 27 hinten.)  
 Fig. 28 u. 29. Desgl. von einem Exemplar im Stadium der Fig. 8.  
 Fig. 30—32. Querschnitte durch die Mundhöhle von Ammocötes in der Reihenfolge von vorn nach hinten.  
 Fig. 33. Querschnitt durch die Mundhöhle von Stadium Fig. 3.  
 Fig. 34. Querschnitt durch die Rachenhöhle desselben Stadiums.

### Tafel XX.

- Fig. 35—41. Entwicklung der Zunge.  
 Fig. 35—37. Querschnitte durch die Mundhöhle von Stadium Fig. 6.  
 Fig. 38—41. Desgl. durch Mund- und Rachenhöhle von Stadium Fig. 8.

\*) Auf Fig. 14—22 ist mit Ausnahme von Fig. 15 u. 16 stets nur die linke Hälfte der Nasenkapsel abgebildet.

- Fig. 42. Ansicht der ventralen Hälfte der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle. Ein Schnitt durch die Kiemenlöcher geführt. (Copie nach Schneider op. cit. Taf. II. Fig. 2.)
- Fig. 43. Querschnitt durch die Rachenhöhle von Stadium Fig. 8.
- Fig. 44 a., b., c. Querschnitte zur Darstellung der allmählichen Resorption der visceralen Muskelfasern des Ammocötes.
- Fig. 45 a., b., c. Querschnitte zur Darstellung der Entstehung der visceralen Muskelfasern während der Metamorphose.
- Fig. 46 u. 47. Querschnitte durch die Rachenhöhle und den Blindsack derselben. (Fig. 46 vorn, Fig. 47 weiter hinten.)

### Tafel XXI.

- Fig. 48. Längsschnitt durch einen Zahn von Petromyzon.
- Fig. 49. Medianer Sagittalschnitt durch das Geruchsorgan von Petromyzon.  
Fig. 50—52. Entwicklung der Buccaldrüse.
- Fig. 50. Schnitt durch die Rachenhöhle von Stadium der Fig. 3.
- Fig. 51. Desgl. vom Stadium der Fig. 5.
- Fig. 52. Querschnitt durch den secernirenden Abschnitt der Drüse von Petromyzon.

# Zur frühesten Entwicklung besonders der Muskeln der Elasmobranchier.

Von **A. Schneider.**

(Hierzu Tafel XXII.)

## Die Zellen und Kerne des Mustelusembryo.

Die frühesten von mir beobachteten Stadien gehören Embryonen von 5 mm Länge an. Das Hinterende des Schwanzknotens (Taf. XXII. Fig. 1) besteht aus Kernen, welche in ein nur wenig Körnchen enthaltendes homogenes Protoplasma eingebettet sind. Die Kerne stehen so dicht, dass man bei Anwendung 2—300 facher Vergrößerung das Vorhandensein des Protoplasma übersehen kann. Die Kerne sind im Ectoderm mässig plattgedrückt, im Mesoderm und Entoderm kugelförmig. Der Kern besteht aus einer Membran und darin eingeschlossenen Körnchen (nucleoli). Zellen fehlen also vollständig, der ganze Embryo besteht aus einer vielkernigen Zelle. Die Kerne sind in lebhafter Theilung begriffen. Hat der Embryo in alkoholischer Karminlösung gelegen, so bleiben die ruhenden Kerne ungefärbt. Die sich theilenden Kerne färben sich und zeigen auch sonst viele Veränderungen. Die Membranen sind geschwunden. Die Kerne sind homogen, die nucleoli des bläschenförmigen Kernes sind geschwunden. Der homogene Kern theilt sich nun in kleinere Körnchen, welche noch immer die starke Tinctionskraft besitzen. Diese Körnchen theilen sich darauf in zwei gleiche Haufen, die nun wieder erst zu homogenen Kugeln verschmelzen, darauf die Bläschenform annehmen, womit der Theilungsprocess vollendet ist. Die chromatischen Körper zeigen niemals eine strahlige Anordnung.

Das Protoplasma hat von Anfang an das Streben, sich um die Kerne zu sammeln und von dort aus Strahlen zu bilden. Am deutlichsten bilden sich sternförmige Zellterritorien im Mesoderm. Durch solche Anläufer steht das Ectoderm und Entoderm mit dem Mesoderm in Verbindung. Die Körperschichten sind nur unvollkommen getrennt. (Taf. XXII. Fig. 3.) Doch sind diese rhizopodalen Ausbreitungen sehr veränderlich, dieselben können verschwinden, das Protoplasma kann wieder homogen werden. Bei einer starken Vergrößerung ist z. B. das Protoplasma des Rückenmarks und der Urwirbel in Fig. 56 Taf. XXII. abgebildet, wo die Maschen des Protoplasma abgerundete Räume bilden.

Ich möchte als allgemeines Gesetz behaupten, dass ausser den reifen Ei- und Samenzellen keine isolirten Zellen existiren, sondern dass alle Metazoën aus kernhaltigem Protoplasma bestehen, welches in verschieden geformte Territorien zerfällt. Man kann den Ausdruck Zelle wohl gebrauchen, allein dabei den Vorbehalt machen, dass er nur annähernd gilt.

In manchen Fällen hat man Zellen zu unterscheiden geglaubt, wo keine vorhanden sind. So sind z. B. die sogenannten Zellen der Chorda keineswegs solche. Vielmehr hat Götte Recht, wenn er behauptet, weder die Balken noch die Räume zwischen ihnen entsprechen den Zellen. Götte betrachtet die Balken der Chorda als Intercellularsubstanz, ausgeschieden von einem Protoplasma, welches verschwunden ist und nur die Kerne behalten hat. Dass die Kerne in den Balken, nicht in den Hohlräumen, wie man seit Schwann annahm, liegen, darin stimme ich mit Götte überein. Ob man die Balkensubstanz als Protoplasma oder als Intercellularsubstanz bezeichnen soll, ist fraglich. Bei den Embryonen sind die Balken jedenfalls Protoplasma, mit dem Alter geht die Structur des Protoplasma Veränderungen ein. Das sogenannte Chordaepithel ist mit dem kernhaltigen Protoplasma der Balken gleichwerthig.

### Entwicklung der Schwanzspitze.

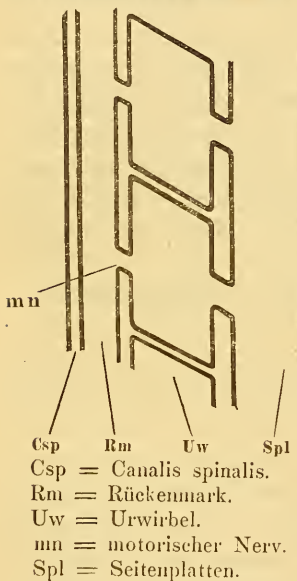
Die Schwanzspitze zeigt bei Embryonen von 5 mm Länge eine Differenzirung in eine Hautschicht und eine centrale Masse, aus welcher Rückenmark, Mesoderm und Darm entstehen (Fig. 1). Diese beiden Schichten sind nicht vollständig getrennt, ihr Protoplasma verbindet sich durch Ausläufer an verschiedenen Stellen des Umfanges. Die Hautschicht zeigt von Anfang an auf der Rücken- und Bauchseite eine Verdickung, welche über die Schwanzspitze ununterbrochen hinweggeht. Die Verdickung wird dadurch bewirkt, dass die Kerne elliptisch sind, mit der grossen Axe radial gestellt. Hinten ist diese verdickte Stelle zu einer Falte erhoben, nach vorn wird sie allmählich glatter, ist aber als solche bis an die künftige Afterstelle zu verfolgen. Die dorsale Flosse erstreckt sich bis in die Kopfgegend.

Während die Haut nahe der Schwanzspitze glatt, d. h. concentrisch mit der Oberfläche der centralen Masse gestaltet ist, wird dieselbe weiter vorn (Fig. 3) zackig mit vielfachen Hervorragungen versehen. Diese Zacken erstrecken sich bis zum Mund und finden sich schon bei Embryonen von 4 mm. Bei Embryonen von *Spinax Acanthias* liegt die Haut vollständig der inneren Masse an. Ebenso fehlen sie an den Embryonen von *Pristiurus*, an welchen Balfour die zahlreichen Abbildungen in seiner Monographie genommen hat. Ihre Anwesenheit wäre ihm schwerlich entgangen. Sollten nicht diese Zacken von *Mustelus laevis* Bildungen analog der Dottersacksplacenta sein und dort nur vorkommen, wo sich eine Placenta ausbildet? Dafür spricht auch, dass die Zacken in der Nähe des Nabelstranges Blutgefässe führen. Mit der Ausbildung des Embryo schwinden diese Zacken, und die Placenten vom Dottersack sind vielleicht nur der Rest derselben.

Ueber das Verhältniss des Rückenmarkes, Darmes, der Chorda und des Neuroporus habe ich nichts Neues zu melden. Die Abbildungen Fig. 2—4 sind von selbst verständlich und stimmen mit den von Balfour (Taf. IX. 7, Taf. XVII. 5 u. 6) gegebenen im Wesentlichen überein. Nur ist zu bemerken, dass der für Rückenmark und Darm gemeinsame Kanal nach hinten mit zwei getrennten Blindsäcken (Fig. 2) beginnt. Dies Verhältniss scheint nicht zufällig zu sein, ich habe es an drei Embryonen von 4 und 6 Millimeter gefunden. Bei *Pristiurus* kommen nach Balfour diese Blindsäcke nicht vor.

### Urwirbel und motorische Nerven.

Verfolgt man die auf einander folgenden Querschnitte eines Embryo von 4—6 mm, so treten die verschiedenen Stadien der Bildung des Mesoderm schon hinter dem neuroporus ein, indem die Zellterritorien weiter auseinanderrücken, als um das künftige Rückenmark und den Darmkanal, und sternförmig werden. Zwischen der Rücken- und Seitenplatte ist zunächst kein Unterschied, etwas weiter nach vorn rücken die Kerne etwas dichter, und nun tritt die Abzweigung der Rückenplatten und Bildung der Urwirbel in der bekannten Weise ein. Die Urwirbel sind getrennte Höhlen, die Seitenplatten eine gemeinsame Höhle, welche durch engere, eingeschnürte Kanäle mit den Urwirbeln zusammenhängen. Aber das Rückenmark ist keineswegs von den Urwirbeln vollkommen geschieden. An einer schmalen Stelle bleibt das Rückenmark mit den Urwirbeln in Verbindung. Fig. 5 b. zeigt eine solche Stelle, an welcher die Zellen von Rückenmark und Urwirbeln unterschiedslos in einander übergehen. Fig. 5 a. sollte dies ebenfalls zeigen, allein es müsste ein grösserer Maassstab angewendet werden, um ein deutlicheres Bild zu gewinnen.



schon hinter dem neuroporus ein, indem die Zellterritorien weiter auseinanderrücken, als um das künftige Rückenmark und den Darmkanal, und sternförmig werden. Zwischen der Rücken- und Seitenplatte ist zunächst kein Unterschied, etwas weiter nach vorn rücken die Kerne etwas dichter, und nun tritt die Abzweigung der Rückenplatten und Bildung der Urwirbel in der bekannten Weise ein. Die Urwirbel sind getrennte Höhlen, die Seitenplatten eine gemeinsame Höhle, welche durch engere, eingeschnürte Kanäle mit den Urwirbeln zusammenhängen. Aber das Rückenmark ist keineswegs von den Urwirbeln vollkommen geschieden. An einer schmalen Stelle bleibt das Rückenmark mit den Urwirbeln in Verbindung. Fig. 5 b. zeigt eine solche Stelle, an welcher die Zellen von Rückenmark und Urwirbeln unterschiedslos in einander übergehen. Fig. 5 a. sollte dies ebenfalls zeigen, allein es müsste ein grösserer Maassstab angewendet werden, um ein deutlicheres Bild zu gewinnen.

Diese Brücke zwischen Urwirbel und Rückenmark ist die künftige motorische Wurzel. Die motorischen Nerven wachsen also nicht in das Muskelgewebe herein aus dem Rückenmark oder heraus aus dem Muskelgewebe in das Rückenmark, sondern Rückenmark und Muskel sind von Anfang vereinigt und entstehen gleichzeitig.

Nachdem die Urwirbel die platte Gestalt angenommen, ändert sich die innere Platte. (Fig. 6.) Die Kerne des Protoplasma lösen sich zum Theil auf. Die Reste erhalten sich in Gestalt von stark lichtbrechenden Körnchen. Etwas tiefer, in der Höhe des Muskelansatzes des motorischen Nerven, treten die Fibrillen auf. Die Fibrillen bilden zuerst Fasern, später (Fig. 12 mp.)

vereinigen sich die Fibrillen zu Platten, ähnlich wie sie als bleibende Gebilde bei *Amphioxus* gefunden werden.

Der motorische Nerv ist in seinem Ursprung in vollkommener Continuität mit dem Rückenmark (Fig. 7 Embryo von 7 mm). Er geht etwas nach unten und verschmilzt dort mit dem interfibrillären Theil der Muskelsubstanz. Einzelne Fibrillen sind zu dieser Zeit noch nicht vorhanden, ebensowenig aber Nervenfasern oder Scheidewände derselben.

### Sensible Nerven.

Das Rückenmarks-Rohr in der Schwanzknospe zeigt noch keine Spur der sensiblen Nerven. Indess in einem gewissen Sinne ist eine Innervation schon vorhanden. Durch feine Fortsätze tritt das Protoplasma des Ectoderm mit dem Protoplasma des Rückenmarks in Verbindung. Es mag dies nur eine provisorische embryonale Verbindung sein, welche nach Bildung der sensiblen Nerven aufgelöst wird. Erst weiter vorn — d. h. später — tritt der sensible Nerv in Gestalt der von Balfour entdeckten Leiste an der seitlichen dorsalen Kante des Rückenmarks auf. Aus dieser Leiste kommt auf jeden Urvirbel ein sensibler Nerv, der nach seinem Ursprung eine leichte Anschwellung, das Spinalganglion, trägt. Weiter nach der Peripherie, als bis zum Ansatz des motorischen Nerven, ist der sensible Nerv nicht mehr zu erkennen (Fig. 8), noch bei Embryonen von 9 mm in den vordersten Spinalnerven. Ich habe seine Entwicklung nicht weiter verfolgt.

### Geschichtliches über die Entstehung von Rückenmuskel und Nerv.

Diese bis jetzt vorgetragenen Ansichten über Entstehung der Muskelstructur und Nerven stimmen mit den bisherigen vielfach überein, in anderen weichen sie ab.

Ueber die früheste Bildung der Muskeln hat Balfour in seiner berühmten Monographie Untersuchungen angestellt. Bei der Beurtheilung jeder Untersuchung muss man sich immer bewusst bleiben, welche Methode der Forscher angewendet hat. Balfour kannte die Methode der Härtung in Sublimat noch nicht. Er wandte Chromsäure, Osmium- und Picrinsäure an. Offenbar konnte er aus Querschnitten nichts lernen. Denn soviel er Querschnitte und mit grossem Erfolg untersuchte, er hat aber über Muskelstructur keinen abgebildet, nur Längsschnitte, die ja hinreichend bekannt sind. Indess auch die Längsschnitte haben weniger Aufschlüsse gegeben, als unsere besser conservirten Exemplare.

Einen sehr guten Querschnitt hat Rabl gegeben<sup>1)</sup>. Die muskelbildende Stelle der Urvirbel ist abgebildet mit zwei charakteristischen Kennzeichen, einmal mit weniger Kernen und dann mit den Fibrillenplatten. Rabl's

<sup>1)</sup> Oscar Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 1. Auflage. 1888. S. 259. Dieser Querschnitt soll einen andern Gegenstand, Rabl's Ansicht über die Anlage der Wirbelsäule erläutern.

Abbildung ist offenbar sehr treu, obgleich sie keineswegs von ihm in dieser Weise ausgelegt wird. Die Muskeln werden überhaupt nicht erwähnt. Eine zweite Abbildung<sup>1)</sup> findet sich bei Ziegler. Diese Arbeit beschäftigt sich mit einem andern Gegenstand, von den Muskeln ist keine Rede und die betreffenden Stellen sind nur zur grösseren Genauigkeit in den Zeichnungen eingetragen. (Taf. XIII. verschiedene Figuren.) Auf Muskel-Querschnitten ist das kernlose, Fibrillen bildende Protoplasma mehrfach abgebildet und Fig. 1 sehe ich vielleicht sogar die Querschnitte von Fibrillen. Auch die Abbildungen Dohrns<sup>2)</sup> entsprechen schon genauer dem wirklichen Sachverhalt als die Balfour's. Die Abbildung Oscar Hertwig's<sup>3)</sup> von *Petromyzon* (*Ammocötes*) betrifft ein späteres Stadium; wir kommen darauf später zurück.

Was die Entstehung der motorischen Nerven betrifft, so ist dieselbe bisher von allen Forschern erst später gesetzt worden. Theils nahmen sie, wie His und Sagemehl, an, dass sie als blasse Nervenfasern auftreten, theils, wie Balfour und Dohrn<sup>4)</sup>, dass sie als protoplasmatische Auswüchse aus dem Rückenmark kommen, immer aber erst später an die Rückenplatten treten. Durch meine Beobachtung werden die Ansichten von Hensen bestätigt, dass die Nerven nicht hineinwachsen, sondern dass Rückenmark und Muskeln schon bei ihrer Entstehung in Zusammenhang stehen, eine Ansicht, die ich für die *Nematoden* bereits 1863<sup>5)</sup> und für *Amphioxus* 1879<sup>6)</sup> als Zustände des erwachsenen Thieres nachgewiesen habe. Letzteres hat E. Rohde<sup>7)</sup> bestätigt und noch weiter verfolgt.

Die Muskeln des *Amphioxus* befinden sich auf derselben Entwicklungsstufe wie die Haifisch-Embryonen des von uns beschriebenen Stadiums. Nur ist alles deutlicher, da die *Amphioxus* ihre Muskeln schon gebraucht haben; die motorischen Nerven der Wirbelthiere scheinen jedoch das Stadium des *Amphioxus* schnell zu durchlaufen.

Die weiteren Beobachtungen Dohrns werden durch meine Untersuchungen vollkommen bestätigt.

- 1) H. Ernst Ziegler: Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den *Selachiern*. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 32. 1888. S. 378.
- 2) Dohrn: Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der *Selachier*. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. 5. S. 302. Taf. 8 Fig. 3—11.
- 3) Entwicklungsgeschichte S. 255.
- 4) Dohrn: Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XIV. Ueber die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den *Selachiern*. Mittheilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel. Bd. 8. S. 441. Dasselbst siehe auch die Litteratur.
- 5) Schneider: Neue Beiträge zur Anatomie und Morphologie der *Nematoden*. Reichert u. Dubois, Archiv für Anatomie u. Physiologie. Jahrgang 1863. S. 1.
- 6) Derselbe: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. S. 16.
- 7) E. Rohde: Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von *Amphioxus lanceolatus*. S. 204. Diese Beiträge II. Bd. 2. H.

## Seitenplatten.

Der Unterschied von Seiten- und Rückenplatten besteht von Anfang an darin, dass das Protoplasma der Rückenplatten scharf nach Aussen und Innen begrenzt ist. Die Kerne sind etwas später sämmtlich Ellipsen, deren grosse Axen bekanntlich nach einem Mittelpunkt convergiren, ihr Protoplasma ist im Inneren durch Lücken getheilt, wie Fig. 5b. abgebildet ist. Die Kerne der Seitenplatte bleiben immer rund, das Protoplasma ist in dünner Schicht um die Kerne gelagert, von dem Protoplasmaleib gehen dünne Fortsätze nach den benachbarten Zellen. Das so entstehende sternförmige Bindegewebe (Rabl) oder Mesenchym (Hertwig, Rückert, Ziegler) ist, wenn auch die Fortsätze noch weniger deutlich und an Zahl geringer sind, schon vor der Trennung in die beiden Platten vorhanden, das ganze Mesoderm besteht daraus. Die daraus entstehenden Organe, Chorda, Rückenmark, Rückenplatten, differenziren sich in der Weise, dass die Fortsätze eingezogen werden und die freien Flächen sich schärfer begrenzen. Nur das Protoplasma der Seitenplatten auf der Aussenfläche des Peritonealsackes bewahrt den sternförmigen Charakter. Sofort beginnt nun eine starke Wucherung desselben, indem sich nach Aussen des Peritonealsackes zahlreiche Gefässe bilden, deren Wandungen ausschliesslich aus den Bindegewebszellen bestehen<sup>1)</sup>. Sie sind besonders in den hohlen Räumen vorhanden, die wir als Zacken bezeichnen und die, wie schon erwähnt, ein hervorragendes Merkmal der Embryonen von *Mustelus* zu bilden scheinen. Ebenso entstehen solche Gefässe zwischen der Peritonealschicht des Darmes und dem Darm selbst. Innerhalb des Peritoneum fehlen solche Gefässe vollständig.

Nun beginnt die Wucherung des Bindegewebes. Eine Wanderung der sternförmigen Zellen ist an den Querschnitten, wie begreiflich, nicht zu sehen, sie ist aber auch nicht nöthig vorauszusetzen — wie bereits Rückert<sup>2)</sup> Gründe dagegen angeführt hat — da an allen Punkten sich theilende Kerne vorhanden sind. Die Aorta war in dem vordern Theil des jüngsten Embryo von 4 mm bereits vorhanden. Dieselbe entsteht augenscheinlich aus dem sogenannten subchordalen Strang, welcher seinerseits, wie Balfour gefunden hat, aus den medianen und dorsalen Zellen des Darmes sich abschnürt, hinten noch einen soliden Strang bildet, welcher zum Theil als Aorta zu einem Gefäss wird, indem ein Lumen in seinen Zellen auftritt, während ein anderer Theil solid bleibt und zwischen Aorta und Chorda liegend — als sogenannter subchordaler Strang — übrig bleibt.

Ziegler<sup>3)</sup> hat die Blutbildung bei Knochenfischen in einen Zellstrang verlegt, welchen er als *intermediäre Zellmasse* bezeichnet (S. 643 u. ff.).

1) Ich bemerke, dass ich leider keine Abbildung davon gegeben habe.

2) Rückert l. c.

3) Ziegler: Entstehung des Blutes bei Knochenfischen. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXX. S. 596.



Dieselbe ist beim Hecht zugleich die solide Anlage der Aorta. Danach wäre bei den Knochenfischen die Anlage der Aorta längere Zeit solid als bei den *Selachiern*, und bei den Knochenfischen entstünden die Blutkörperchen wie bei den Haifischen aus den Zellen des Endothels. Die intermediäre Zellmasse der Knochen ist, wie mir scheint, gleichbedeutend mit dem subchordalen Strang der Haifische.

Bindegewebszellen sind bereits in dem Raum zwischen Chorda und Rückenmark einerseits und den Rückenplatten andererseits vorhanden und reichen bis zum Rücken. Man kann fragen, ob dieselben wuchernde Gefäße oder Bindegewebszellen sind. Ich glaube, dass ein solcher Unterschied nicht vorhanden ist. Dieselben Zellen bilden die Wand der Gefäße und das Gewebe zwischen den Gefäßen sowie dasjenige, welches die Nervenwurzeln umhüllt. (Fig. 6 u. 8.)

Die Gefäße laufen intervertebral in ein Gefäß in jedem Ligament. Dies Verhältniss bleibt noch lange bestehen. Wie bereits v. Baer bei Embryonen von Knochenfischen nachgewiesen, sind diese Gefäße nach der Richtung des Kreislaufs abwechselnd Venen und Arterien. Diese Thatsache ist von Reichert bestätigt worden<sup>1)</sup>.

Das Bindegewebe sammelt sich, wie man noch an Querschnitten von 8 mm (Fig. 12) sehen kann, ausser am angeführten Orte, besonders mächtig unter den künftigen Brustflossen an.

Bis jetzt haben wir nur die Seitenplatten der Rumpfgegend betrachtet. Die Seitenplatten der Kopfgegend bedürfen in zwei Beziehungen einer besondern Beachtung.

Im vordersten Segment des Körpers tritt überhaupt eine Trennung in Rücken- und Seitenplatten nicht ein, sie bleiben vereint. Die Seitenplatte geht in Gefäße und Bindegewebe auf. Die Rückenplatte wandelt sich in Muskeln um. Indess verhält sie sich auch anders als sonst in allen andern Segmenten. Die parietale Schicht der Rückenplatte bewahrt sonst noch eine lange Zeit ihren epithelialen Character, während die des ersten Segmentes von Anfang an in Protoplasmafortsätzen den Character von Bindegewebe erhält. Wir werden darauf später, wenn wir das weitere Schicksal des Muskelgewebes besprochen, zurückkommen.

Auch die Seitenplatten, soweit sie von den Rückenplatten sich trennen, haben in der Kopfgegend ein besonderes Schicksal.

Eine der wichtigsten Entdeckungen, welche Balfour in seiner ausgezeichneten Monographie niedergelegt hat, war bekanntlich die der Kopfhöhlen.

Balfour<sup>2)</sup> beschreibt zwei Kopfhöhlen, welche getrennt von einander nach vorn blind endigend, liegen, nach hinten mit der allgemeinen Körperhöhle communiciren. In einem späteren Stadium tritt die erste Kiemenspalte

1) Reichert, Arbeiten des physiologischen Instituts zu Breslau.

2) Monograph. S. 206.

auf, und es sondert sich die primäre Kopfhöhle in zwei Kopfhöhlen, worauf dann mit der Bildung der andern Kiemenspalten die weiteren Kopfhöhlen entstehen. Die Kopfhöhlen wandeln sich in die Kiemenmuskeln um. Milnes Marshall<sup>1)</sup>, van Weyhe<sup>2)</sup> und Dohrn<sup>3)</sup> haben sich sehr eingehend mit diesem Gegenstand beschäftigt und bestätigen vollständig die Angaben Balfour's.

Ich gehe dabei von dem Embryo von 4 mm aus. Das zweite Stadium Balfours rührt von einem Embryo von 10 mm her (Stadium K).

Auch van Weyhe hat nur das Stadium J. Balfours oder ein wenig jüngeres abgebildet. Ich bin also sicher, dieselben Entwicklungsstufen wie Balfour und Weyhe besessen zu haben.

Wir wollen von hinten beginnen. Die Peritonealhöhle ist in der Gegend des Herzens wie gewöhnlich. Nur zeichnet sie sich dadurch aus, dass eine Subintestinalvene vorhanden ist, welche von der Peritonealschicht zuerst in einem ungewöhnlichen Abstand in Gestalt einer Rinne umgeben ist. Die oberen Ränder dieser Rinne nähern sich, verwachsen, und es trennt sich dadurch der Herzschlauch, welcher nun aus dem Endothelialrohr und dem Peritonealrohr besteht und in dem Peritonealsack liegt. Fig. 12. Weiter nach vorn, Fig. 16 f., geht dieser Process gewissermassen umgekehrt vor sich. Das geschlossene Rohr öffnet sich zur Rinne. Die Rinne wird wieder glatt und geht in die Begrenzung des Peritonealsackes über, Fig. 16 e—a, worauf dann das Endothelrohr — die *Arteria branchialis* — sich in zwei Aeste theilt. Die Peritonealhöhle sendet jederseits dünne Ausläufer in jeden Kiemenbogen, welche blind endigen. Der Winkel der Zweitheilung der *Arteria branchialis* umfasst die Thyreoidea, welche eine Einstülpung der Schleimhaut des Unterkieferwinkels ist.

Fig. 15 u. 17 enthält Längsschnitte in senkrechter und horizontaler Richtung.

Bei Embryonen von 6 mm entstehen noch keine *arteriae branchiales*.

Der Unterkiefer verhält sich wie jeder Kiemenbogen. In jedem Bogen läuft von der *Arteria branchialis* ein Ast nach oben, der schmale Blindsack, in welchen der Peritonealsack ausläuft, sendet in jeden Kiemenbogen einen schmalen Ausläufer, welcher nach hinten vor der Arterie liegt und zum Muskel des Kiemenbogens wird.

Aus jenem schmalen Blindsack wird der Mylohyoideus gebildet, der in der That nur das Mittelstück ist, von welchem rechts und links die einzelnen Kiemenmuskeln ausgehen.

Die Peritonealhülle wird zur äusseren Muskulatur des Herzens. Das

1) Milnes Marshall, On the head cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XXI. S. 72. 1881.

2) van Weyhe, Ueber Mesodermsegmente und die Nerven des Selachierkopfes. Naturk. Verh. d. Königl. Akademie. Deel XXII.

3) Dohrn, Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. V. S. 102.

Endothelrohr wird dicker und ebenfalls muskulös. Allein ohne die Peritonealhülle würde das Herz eine gewöhnliche Arterie werden, der röhrenförmige Theil hinter der *Arteria branchialis* wird zum *Conus arteriosus*, dessen Klappen ausschliesslich aus dem Endothel hervorgehen.

Die Anlage des Herzens ist ungenau. Paorig ist nur die Theilung der *Arteria branchialis*, welcher wahrscheinlich auch bei den übrigen Wirbelthieren die sogenannte paarige Anlage des Herzens entsprechen wird.

Der Pericardialraum ist ein Theil der allgemeinen Peritonealhöhle. Bei den Fischen ist derselbe ausser von der Peritonealhülle umgeben von einer Muskelhülle, welche von dem *Rectus abdominis* gebildet wird und in folgender Weise entsteht. Ursprünglich liegen die Rückenplatten der beiden Seiten weit von einander getrennt, die Bauchwand wird von der sogenannten *Membrana reunicus inferior* gebildet. Allein allmählich vereinigen sich die beiden Hälften der aus den Rückenplatten entstehenden Längsmuskulatur. Diese beiden Hälften sondern sich in *Rectus abdominis* und den *Longus dorsi*. Während vom Becken bis zum *Sternum* — Schultergürtel — der *Rectus* und der *Longus dorsi* immer in einer gewissen Berührung bleiben, werden beide vor dem Schultergürtel schmaler. Bei den Haifischen setzen sich die oberflächlichen, äusseren Schichten an den Unterkiefer. Die tieferen Fasern gehen schief nach dem Zungenbein-Kieferapparat und setzen sich jederseits in einer schiefen Linie an die Kiemenbogen an, bei den hintern Kiemenbogen mehr nach aussen, bis die vordersten an dem Winkel der beiden Unterkieferhälften endigen. Dadurch entsteht ein pyramidaler Raum, der von dem Kiefergerüst und den beiden Hälften des *Rectus abdominis* gebildet wird. Die Basis stellt der Boden der Pericardialhöhle vor. Diesen Theil des *Rectus abdominis* habe ich als *Sterno* oder *genio hyoideus* bezeichnet.

Dieser Theil des *Rectus abdominis* tritt wahrscheinlich in späterer Zeit in ein Stadium des Wachstums. Sicher ist dies bei *Petromyzon* der Fall. Während bei *Ammocötes* der gesammte *Rectus*, der nur ein kurzes am Mund liegendes Stück darstellt, aus einem Segment gebildet wird, d. h. keine *Inscriptio tendinea* besitzt, ist derselbe Muskel im *Petromyzon* mit 9 Inscriptiones versehen. Sie sind aber zum Theil unvollständig, sie greifen vom dorsalen Rande desselben her ein und endigen unter spitzem Winkel auf den vollständigen Inscriptionen<sup>1)</sup>.

In ähnlicher Weise wird nun, wie ich vermuthe, das vordere Ende des *Rectus abdominis* auch bei den übrigen Wirbelthieren geändert. Der *Rectus* der Haifische hat mehrere Inscriptiones, sie verlaufen aber schief nach Innen und vorn. Eine Regel ihres Verlaufs konnte ich noch nicht finden, weitere Untersuchungen sind nöthig. Ich bin aber durch diesen Befund zu der

<sup>1)</sup> Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Taf. XI. Fig. 2, 3 u. 4. Zoologischer Anzeiger. 1882. No. 107. Ueber den *Rectus* von *Petromyzon* von A. Schneider.

Ansicht verleitet worden, dass dieser Muskel bei den Fischen zweierlei Ursprungs sein wird. Eine oberflächliche Schicht *Rectus abdominis*, eine tiefere Schicht *Coraco arcualis* (Vetter). Ich freue mich, zugleich die Ansicht van Weyhe's<sup>1)</sup> und Dohrn's<sup>2)</sup> bestätigen zu können, dass der *Coraco arcualis* nicht gleichen Ursprungs ist als die Kiemenmuskeln. Allein bei der engen Verwachsung des Rectus und der Kiemenmuskeln ist die ältere Ansicht von Vetter nicht ohne Berechtigung gewesen<sup>3)</sup>. Dass aus dem Peritoneum die Kiefer- und Kiemenmuskulatur hervorgeht, dürfte das Wesentliche in der Entdeckung Balfour's sein. Balfour's und seiner Nachfolger grosses Verdienst der Entdeckung der sogenannten Kopfhöhlen und ihre Umwandlung in Muskeln wird nicht geschmälert, wenn man sich weiterer theoretischer Folgerungen enthält.

Gegenbaur hat, soviel ich weiss, zuerst von einem Kopfskelett gesprochen, welches den Schädel und die Kiemenregion umfasst. Hirnnerven versorgen allerdings auch die Kiemenregion. Indessen gehen bei den Fischen die Hirnnerven bis in den Schwanz. Balfour glaubte durch seine Kopfhöhlen Gegenbaur's Ansicht zu unterstützen. Folgerungen daraus für die Wirbeltheorie des Schädels ergeben sich nicht.

Niemand kann den Kopf begrenzen. Schädel ist ein bestimmtes Gebilde. Ueber die Bildung des Schädels lehren die sogenannten „Kopfhöhlen“ nichts. Man ersieht daraus nur das, was die Anatomie des fertigen Thieres uns lehrt. Urwirbel und Kopfhöhlen sind zwar beide isolirte Abschnitte des Muskelsystems, aber die Urwirbel gehören zur Längsmuskulatur, Kopfhöhlen zur Quermuskulatur. Beide könnte man, um das zu bezeichnen, worin sie sich gleichen, als Myocommata bezeichnen und Myocommata der Längsmuskulatur und der Quermuskulatur unterscheiden. Auf ein Myocomma der Längsmuskulatur kommen mehrere der Quermuskulatur.

### Entstehung der Flossen.

Die erste Spur der Flossen besteht nach Balfours Entdeckung in einem lateralen Streifen (Tidge), einer Verdickung des Ectoderms<sup>4)</sup>. Während dasselbe im allgemeinen aus Protoplasma und einer Schicht Kernen besteht, welche platt sind und mit ihrer grossen Axe in der Fläche liegen, ist der Streifen ausgebildet, entweder durch 2 Schichten von Kernen, oder die Kerne stehen senkrecht zur Fläche. Soweit kann ich Balfour's Angaben vollkommen bestätigen. Allein in anderer Beziehung muss ich von ihm abweichen. Dieser Streif ist keineswegs, wie Balfour annimmt, ein zusammenhängendes Gebilde für Brust- und Bauchflosse.

Der Epithelstreif der Brustflosse entsteht zuerst und sehr früh schon

1) van Weyhe l. c. S. 11.

2) Dohrn l. c. S. 114.

3) Vetter, Jenaische Zeitschrift für die gesammte Naturwissenschaft. 1876.

4) Monograph. (S. 101).

bei Embryonen von 4 mm. Dieselbe bildet sich bis zu ihren Muskeln aus, wenn der Streif für die Afterflosse entsteht. Die laterale Verdickung hebt sich scharf von ihrer Umgebung ab, so dass sie nicht zu übersehen ist. Bei 12 mm ist schon die äussere Gestalt der Brustflosse vollkommen deutlich, während erst der Streif der Afterflosse sichtbar ist und zwar ausser Zusammenhang mit dem Streifen der Brustflosse. Ferner ist diese Verdickung der Brustflosse nach vorn nicht abgegrenzt, sondern eine gleiche, ja fast noch stärkere Verdickung findet sich am Ectoderm der Kiemenbögen.

Zwischen diesem verdickten Epithelstreifen und dem Bauchfell bildet sich nun, soweit die Brustflosse reicht, eine Wucherung des Bindegewebes, also der Zellen der Seitenplatten. Gefässe entstehen in dieser Wucherung nicht, während ventralwärts deren zahlreiche entstehen. Sobald nun die Brustflosse bereits ihre eigenthümliche Gestalt erhalten hat, bei einer Grösse von 18 mm, bilden sich nahe an der äusseren Spitze der Flosse, etwas unterhalb derselben, kleine Verdickungen (Fig. 9), welche zuerst nur aus Protoplasma bestehen, in welches dann Kerne eintreten. Sie heben das Ectoderm etwas vor und scheinen vollständig isolirt in dem Raum, dann aber sinken sie in das Protoplasma des Bindegewebes zurück und werden von demselben eingehüllt. Dies ist die Anlage der Muskeln der Flosse. Wahre Muskelknospen entstehen am Rande der Flosse, differenziren sich und schieben sich nach der Basis, während die Spitze weiter wächst und ihren embryonalen Character behält.

Da der freie Rand der Flosse halbkreisförmig ist, trifft man auf Schnitten, welche quer durch die Flosse und in der Längsrichtung des Thieres gehen, Muskelknospen in verschiedener Höhe und hat eine ganze Entwicklungsreihe derselben. Untersucht man mehr nach der Basis, so entwickeln sie sich, wie mir scheint, sehr schnell, schneller als an den Urwirbeln die Muskeln. Man sieht quer durch die Knospen, in welchen sich die Kerne vermehrt haben, Platten fibrillärer Substanz entstehen und damit ist ihre Muskelstruktur hergestellt.

Die Flosse zeigt schon früh (Fig. 9) einen Unterschied des Vorder- und Hinterrandes; der Vorderrand ist stumpf abgerundet, der Hinterrand läuft in eine scharfe Spitze aus. Diese scharfe Spitze wird dadurch gebildet, dass das Bindegewebe sich nicht bis in dieselbe erstreckt, sondern dass sie nur durch eine Ectodermfalte gebildet wird. Diese scharfe Spitze bildet später den Rand der Flosse, in welchem die Bindegewebsstrahlen enden.

Gleichzeitig mit den Muskelknospen tritt die Cutis auf. Sie entsteht zuerst an den Brustflossen und zwar in Gestalt von feinen durch eine Membran verbundenen parallelen Fasern, welche man wohl mit Muskelfasern verwechseln könnte. Die Cutis ist zu dünn, um zu entscheiden, ob diese Fasern Spalten sind. Die Cutis entsteht vom Bindegewebe her. Das Ectoderm liefert zur Haut nichts weiter als das Epithel. Die Bindegewebschicht theilt sich also in die Cutis und die subeutane Schicht. Letztere ist nicht scharf von der Cutis getrennt, sondern geht allmählich darin über, indem

die Schichten der Cutis lockerer werden. Diese subcutane Schicht wird am Erwachsenen zu Fett. Ein Bindegewebe, welches Vacuolen mit Fett enthält, keineswegs Zellen.

Nach Innen von der Cutis liegen die Flossenstrahlen, welche man gewöhnlich ihrer Consistenz wegen Hornstrahlen nennt. Ich will sie ihrer Entstehung nach lieber Bindegewebsstrahlen nennen.

Ueber die Structur dieser Fäden habe ich bereits früher geschrieben<sup>1)</sup>. Ihre Substanz verhält sich ungefähr wie die der Sehnen. Auch liegen sie ungefähr wie die Sehnenfasern in epithelartigen Scheiden. In den jungen Flossen fehlen dieselben noch. Wahrscheinlich sind die Muskelknospen gleichzeitig die Scheiden der Bindegewebsstrahlen (Fig. 11).

Aus dem Bindegewebe des Inneren der Flosse entsteht der Flossenknorpel, indem sich das sternförmige Protoplasma in dichtes umwandelt. Die Formveränderung der Flossenknorpel geben mancherlei Aufschluss über allgemeine Fragen. Der Flossenknorpel ist zunächst ein ungetheiltes Gebilde. Darin treten Gefässe auf und diese veranlassen einen Zerfall in kleinere Knorpel. Es scheint dies im Allgemeinen der Weg zu sein, auf welchem die Knorpel gebildet werden. Die grossen zusammenhängenden Knorpel sind das frühere, die Theilung in kleinere Knorpel das spätere.

Balfour<sup>2)</sup> hat an den Brustflossen von *Scyllium* einen Zustand der Brustflosse gezeigt, wo der Flossenknorpel noch nicht in die Strahlen getheilt ist, sondern eine halbkreisförmige Platte vorstellt.

Etwas anders lässt Dohrn die Muskulatur der Brust- und Bauchflossen entstehen. Danach producirt jedes Myotom — Urwirbel — zwei Säckchen oder Knospen von derselben Gestalt, wie hier beschrieben sind. Abbildungen wie Taf. 9 Fig. 10 sind ohne Zweifel mit meiner Abbildung Taf. XXII. Fig. 9 identisch. Allein mit seiner Deutung dieser Bilder kann ich nicht übereinstimmen. Aus den Rückenplatten (Urwirbel — Myotomen) entstehen keine Muskelknospen. Die Bilder, welche Dohrn an Längsschnitten gewinnt, sind keine Muskelknospen, sondern abgeschnittene untere Enden der Rückenplatten (der Urwirbel) selbst. Die Muskeln der Brust- und Bauchflossen entstehen aus dem Bindegewebe, ausser allem Zusammenhange mit den Rückenplatten und zwar die Muskeln der dorsalen und ventralen Flossenseite zugleich.

### Bildung der Blutkörperchen.

Die Gefässe sind zuerst nur mit einer Flüssigkeit erfüllt. Beim Hecht ist diese schon längst durch die Untersuchungen von Aubert<sup>3)</sup> entdeckt

1) Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. S. 117.

2) F. M. Balfour, On the development of the skeleton of Elasmobranchis. Proceedings of the Zoological Society June 7. 1881.

3) H. Aubert, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. Siebold und Kölliker, Zeitschrift f. w. Z. Bd. VII. 1856.

worden. Plötzlich bemerkt man in allen Theilen des Gefäßsystems Blutkörperchen. Sie fallen an den durch Karmin gefärbten Embryonen leicht auf, da ihre Kerne sich stark färben. Die Kerne sind durchaus homogen, nicht Bläschen, wie die ruhenden Kerne, sondern wie die sich zur Theilung vorbereitenden, wie dies bereits oben beschrieben war. An den Kernen des sternförmigen Bindegewebes fällt noch eine andere Eigenschaft auf. Bei den Kernen, welche tief gefärbt sind, also im Begriff stehen, sich zu theilen, ist der Protoplasmaleib dicker und nimmt eine mehr umschriebene kugelförmige Gestalt an. In Fig. 4 befinden sich einige solche Zellen. Bei genauerer Untersuchung hängen aber diese Zellen doch mit dem übrigen Protoplasma zusammen. In den Gefäßen nun sind diese Zellen vollkommen frei. Das Blutkörperchen ist eine zur Theilung sich anschickende Zelle; Theilungen der Blutkörperchen habe ich aber bei *Mustelus* nie gesehen. Die Angaben von Remak über Theilung der Blutkörperchen bei Hühnerembryonen scheint mir den jetzigen Merkmalen von Theilung nicht zu entsprechen<sup>1)</sup>. Eine besondere Bildungsstätte habe ich nicht gesehen. An verschiedenen Stellen sieht man solche Zellen zu einem oder mehreren mitten im Bindegewebe, ohne dass man ein Anzeichen der Gefäßbildung entdecken könnte.

### Bildung des Corium.

Zur Zeit, wo die Muskelknospen der Brustflossen auftreten, tritt auch das Corium auf. Noch wenn die Knospen aus dem Bindegewebe hervortreten, ist dasselbe über den ganzen Körper verbreitet. Es ist zuerst nur eine Lage Fasern vorhanden, während das Corium bekanntlich später aus mehreren Lamellen mit sich kreuzenden Fasern besteht. Unter diesen Fasern des Corium bilden sich nun die sogenannten Hornstrahlen der Flossen aus. Dieselben sind z. B. schon bei Embryonen von 30 mm vorhanden. Sie erinnern in ihrer Structur etwas an die Muskelknospen. Sie bestehen aus einer Scheide von Bindegewebsprotoplasma, ähnlich wie ein Epithel, in welchem die dicken Fasern stecken. Eine Verbindung der Muskelknospen oder Flossennuskeln und Hornstrahlen fehlt jedoch. An den meisten Flossen sind beide Gebilde vorhanden, allein in der Rückenflosse der Schwanzspitze fehlen bei den Haifischen die Muskeln, während die Bindegewebsstrahlen bestehen.

### Weiterbildung der Muskelfasern.

Wir haben die Muskeln verlassen bei dem Stadium, wo sich die Fibrillen in Form von Platten zeigten. Dieses Stadium wird bei 12 mm verlassen. Es tritt eine Neubildung von Fibrillen ein, in welchen Querschnitte derselben die Plattenform nicht mehr beibehalten, sondern sich Fibrillen zu Kreisen anordnen. Die Muskelfasern werden Röhren, welche eine Marksubstanz mit

<sup>1)</sup> Remak, Müllers Archiv 1852.

Kernen umschliessen. Dies zeigt es also auch, dass eine bedeutende Vermehrung der Kerne der interfibrillären Substanz stattgefunden hat. In Fig. 12 ist das Stadium abgebildet, bei welchem die Fibrillen zu Platten angeordnet sind; das Myocomma ist quergeschnitten und besteht aus einer inneren Schicht von Platten und einer äusseren aus Protoplasma mit Kernen, die länglich sind und deren Richtung senkrecht nach Innen steht.

Einmal dringt das Bindegewebe in grösserer Menge zwischen die Myocommata, dann zwischen die Platten, welche dadurch, indem die Platten in eine Anzahl Röhren oder Muskelfasern aufgelöst worden, zu sogenannten Kästchen umgestaltet werden. Die sogenannten Sarcolemmaschläuche sind demnach aus Bindegewebe zusammengesetzt und nicht etwa Zellmembranen, als welche man sie bisher fälschlich betrachtet<sup>1)</sup>. Zugleich wird jetzt diejenige Zellmasse, welche die äussere Seite der Urwirbel bildete, zu ausgesprochenem sternförmigen Bindegewebe, welches sich in nichts von dem Bindegewebe der Seitenplatte unterscheidet. Vgl. wieder Fig. 12 mp. Den embryonalen Character behalten diese Zellen am längsten auf der dorsalen und ventralen Mittellinie bei. Auf diesen Stellen wächst der Rand der Urwirbel am längsten nach dieser Seite zu. Auch die kegelförmigen Linien der Ligamente entstehen jetzt.

Die Seitenplatten in der Schwanzgegend verlieren ihre Höhlung und liefern nur das Bindegewebe.

### Resultate.

Das Gewebe des Embryo besteht aus Protoplasma mit Kernen. Der Schwanztheil besteht aus Mesoderm und Ectoderm. Im Mesoderm sammelt sich das Protoplasma um die Kerne, und die Zellterritorien stehen durch Ausläufer in Verbindung, sternförmiges Gewebe. Im Ectoderm bleibt das Protoplasma continuirlich. Ectoderm und Mesoderm verbinden sich durch sternförmiges Gewebe.

Aus dem Mesoderm entsteht Rückenmark und Gehirn, Urwirbel und Seitenplatten. Im Schwanz entsteht Rückenmark und Hirn röhrenförmig aus dem Mesoderm. Im vorderen Theil bildet sich aus der äusseren Schicht in der Mittellinie Mesoderm, zu den Seiten derselben das Ectoderm. Im hintern Theil entsteht das Rückenmark röhrenförmig aus dem Mesoderm.

Das Mesoderm trennt sich in Gehirn, Rückenmark, Urwirbel und Seitenplatten. Die Urwirbel hängen durch die motorischen Nerven mit dem Rückenmark von Anfang an zusammen. Auch die Seitenplatten und Urwirbel hängen anfangs zusammen, trennen sich aber. Aus Urwirbel und Seitenplatten entsteht Bindegewebe und Muskeln. Aus den Urwirbeln entstehen Längsmuskeln. Aus den Seitenplatten entsteht 1. Darm und Herzmuskulatur, 2. Flossenmuskeln, 3. Kiemen- und Kiefernuskulatur, 4. Gefässe.

<sup>1)</sup> Diese Beiträge Bd. II. S. 212.



## Figurenerklärung.

### Tafel XXII.

Fig. 1—4. Querschnitte des Schwanzendes (Schwanzknoten), von hinten nach vorn folgend. Die rothen Punkte die sich theilenden Kerne. Vergr. 160.

d unpaare Rückenflosse. rm Rückenmark.

v unpaare Bauchflosse. dk Darmkanal.  
mes Mesoderm.

Fig. 5—8. Entwicklung der Urwirbel, der Nerven und des Bindegewebes. Frontalschnitte.

uw Urwirbel. ns sensibler Nerv.

rm Rückenmark. nm motorischer Nerv.

eet Ectoderm. va Gefässe.

Fig. 5a. Urwirbel, hinterer Theil eines Embryo von 5 mm Länge, Stelle wo Urwirbel und Rückenmark zusammenhängen.

Fig. 5b. Stärker vergrössert. Gewebe von Urwirbel und Rückenmark. Zellen sternförmig, mit breiten Fortsätzen zusammenhängend.

Fig. 6. Embryo von 7 mm, etwas unterhalb des Ursprungs der sensiblen Nerven. Urwirbel in der muskelbildenden Schicht, die runden Körnchen zeigend, welche von untergehenden Kiemen herrühren.

Fig. 7. Die muskelbildende Schicht der Urwirbel, Fibrillen zeigend. Motorischer und sensibler Nerv.

Fig. 8. Sensibler Nerv nicht vorhanden. Motorischer Nerv nur den Ansatz an den Muskel zeigend.

Fig. 9. Brustflosse, Längsschnitt 0,35 mm Länge. nk Muskelknospen. va Gefässe. a Vorderrand. p Hinterrand.

Fig. 10. Muskelknospe, Muskel bildend. Querschnitt der plattenförmigen Fibrillenbündel. va Gefässe, stärker vergrössert.

Fig. 11. Embryo von *Spinax Acanthias* mit Schuppen. hs Hornstrahlen, sch deren Scheide.

Fig. 12. Embryo von 8 mm.

sn sensibler Nerv. ph Peritonalhöhle.

mn motorischer Nerv. pe Pericardium.

mp Urwirbel. end Endothellage.

mh Mundhöhle. eet verdickte Ectodermsschicht.

Fig. 13. Brustflosse. Embryo von 12 mm. eet verdickte Ectodermsschicht.

Fig. 14. Bauchflosse. 80 malige Vergrösserung.

hd Hinterdarm.

eet verdicktes Ectoderm.

f Flosse, mit dem Ectoderm verwachsen.

mm Muskel der Leibeswand.

Fig. 15. Längsschnitt nahe der Mittellinie, die Thyreoidea ist nicht getroffen.

- o Mundrand.
- end Endothel der Arteria branchialis.
- ab Arteria branchialis.
- k Klappe des conus arteriosus.
- ph Peritonealhöhle.
- h Herz.

Fig. 16. Querschnitte der Arteria branchialis, von vorn nach hinten folgend.

- a. th Thyreoidea. ab zweigetheilte Arteria branchialis, der Peritonealsack beiderseits zwei Aeste zeigend.
- b. Arteria branchialis, Beginn der Zweitheilung, der Peritonealsack und jederseits ein Ast.
- c. Die Haut, zwei Placentar-Fortsätze.
- d. Der Peritonealsack, die Arteria umfassend.
- e. f. Schluss des Pericardium. ph Peritonealhöhle.

Fig. 17. Frontalschnitt durch Kiemenarterie. Bezeichnung wie in Fig. 15.



Vorstehender Aufsatz enthält einen kleinen Theil von weitgehenden Untersuchungen über die Systematik und vergleichende Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Histologie der Wirbelthiere, denen Herr Professor Schneider in den letzten Jahren seines Lebens seine ganze Kraft und Zeit geopfert hat. Leider wurde er, im Begriff, die gewonnenen Resultate niederzuschreiben, Anfang November des vergangenen Jahres von einer schweren Krankheit befallen, der er Ende Mai dieses Jahres erlag. Noch auf dem Krankenbette übernahm er die Korrektur der vorstehenden Abhandlung. Wie Herr Professor Schneider es oft hervorhob, suchte er seinen Stolz darin bei seinen Studien nie etwas niederzuschreiben, sondern alles im Kopfe zu verarbeiten. Daher hat sich auch nur äusserst wenig Manuscript über diese letzte Arbeit in seinem Nachlass gefunden, und dieses Wenige ist so fragmentarisch, dass dem Unterzeichneten eine Veröffentlichung desselben nicht im Interesse des Verstorbenen erschien. Die vorhandenen Aufzeichnungen beziehen sich auf die Weiterentwicklung der Ursegmente, auf vergleichend anatomische Verhältnisse des *m. obliquus* und der Flossen, und auf Unterschiede von Plagiostomen.

Dagegen hatte Herr Professor Schneider noch vor der Erkrankung bereits mehrere auf seine Untersuchungen bezügliche Tafeln vollständig fertiggestellt und die Erklärung dazu aufgeschrieben. Der Unterzeichnete veröffentlicht sie einerseits aus Pietät gegen den Verstorbenen, andererseits in der Hoffnung, dass auch der Wissenschaft damit ein grosser Dienst erwiesen wird, insofern sie jedem in den Gegenstand Eingeweihten verständlich sein und über die von dem zu früh Dahingegangenen gewonnenen Resultate den sichersten Aufschluss geben werden.

---

Auf Anregung des Herrn Verlegers, der es für seine Ehrenpflicht hält, die „Zoologischen Beiträge“ nicht mit dem Tode des Herrn Geheimrath Schneider sofort eingehen zu lassen, will der Unterzeichnete versuchen, diese Zeitschrift vorläufig fortzusetzen.

Breslau, December 1890.

**Dr. Rohde,**

Privatdocent der Zoologie an der  
Universität Breslau.

# Studien zur Systematik und zur vergleichenden Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Histologie der Wirbelthiere.

Von A. Schneider.

(Fragment.)

## Tafel XXIII — XXVII.

### A. Buchstabenerklärung.

|                                |                                                |
|--------------------------------|------------------------------------------------|
| ao. Aorta.                     | md. Muskel der Rückenflosse.                   |
| c'. äussere Schicht der Cutis. | o. <i>Obliquus</i> .                           |
| c. innere Schicht der Cutis.   | oi. <i>Obliquus inferior</i> .                 |
| ch. Chorda.                    | p. Pigmentschicht.                             |
| df. Rückenflosse.              | pe. <i>porus excretorius</i> d. Schleimdrüsen. |
| e. Epithel.                    | st. ad. <i>stratum adiposum</i> .              |
| kn. Knorpel.                   | sv. <i>Sinus venosus</i> .                     |
| l. Längsmuskel des Rückens.    | vf. Bauchflosse.                               |
| ma. Muskel der Afterflosse.    | Wg. Wolff'scher Gang.                          |

### B. Figurenerklärung.

#### Tafel XXIII.

- Fig. 1—5. *Myxine glutinosa*.  
 Fig. 1. Querschnitt durch den Schwanz. Der Querschnitt trifft die Fasern des *obliquus inferior* fast senkrecht.  
 Fig. 2. Querschnitt durch den Schwanz kurz hinter dem After. Der *obliquus inferior* umfasst die Schleimdrüsen. Vereinzelt Knorpelstücke treten auf ohne Zusammenhang mit dem Schwanzknorpel.  
 Fig. 3. Querschnitt kurz vor dem After. *obliquus superior* (os) und *obliquus inferior* (oi) verschmelzen zum Theil, letzterer umfasst auch den Wolff'schen Gang. Die Bauchflosse ist 2 theilig.  
 Fig. 4. Querschnitt durch den Bauchtheil.  
 Fig. 5. Längsschnitt durch den Schwanzknorpel.  
 Fig. 6—9. *Petromyzon fluviatilis*.  
 Fig. 6. Querschnitt durch den Schwanz.  
 Fig. 7. Längsschnitt durch die Rückenflosse in der Höhe der Flossenmuskeln.  
 Fig. 8. Längsschnitt durch die Rückenflosse über den Flossenmuskeln.  
 Fig. 9. Querschnitt durch den After. Im After liegt der Querschnitt des Penis.

#### Tafel XXIV.

- Fig. 1. *Raja*. Ansicht der Muskeln von der Bauchseite, natürliche Grösse.  
 fm. Muskeln der Brust- u. Bauchflosse, | My. Constrictoren des Mundes (*Mylo-*  
 roth. | *hyoideus*).  
 o. Quermuskeln der Kiemen. | Sl. Schulterbogen.  
 oi. *obliquus inferior*. | stg. *sternogenioideus*.  
 os. *obliquus superior*.  
 Fig. 2. *Raja*. Ansicht der Muskeln von der Rückseite. Die Bezeichnung wie Fig. 1.  
 au. Auge. | J. *Interstitium laterale*.  
 l. Rückenmuskeln. | sp. *Spiraculum*.

- Fig. 3. *Torpedo marmorata*. Ansicht von der Bauchseite. Bezeichnung wie Fig. 1.  
M. Maxillarknorpel (?). | Br. Kiemenöffnung.
- Fig. 4. Dasselbe Thier. Rückseite.
- Fig. 5. *Torpedo ocellata*. Muskeln des Kopfes von der Bauchseite.  
sthy. *Sternohyoideus*.
- Fig. 6. *Torpedo* (spec.?). Querschnitt durch das Pericardium,  
D. Darm. | V (Vi). *Vena intestinalis*. | W. Wirbelsäule.
- Fig. 7. *Torpedo* (spec.?). Querschnitt hinter dem Sternum.

### Tafel XXV.

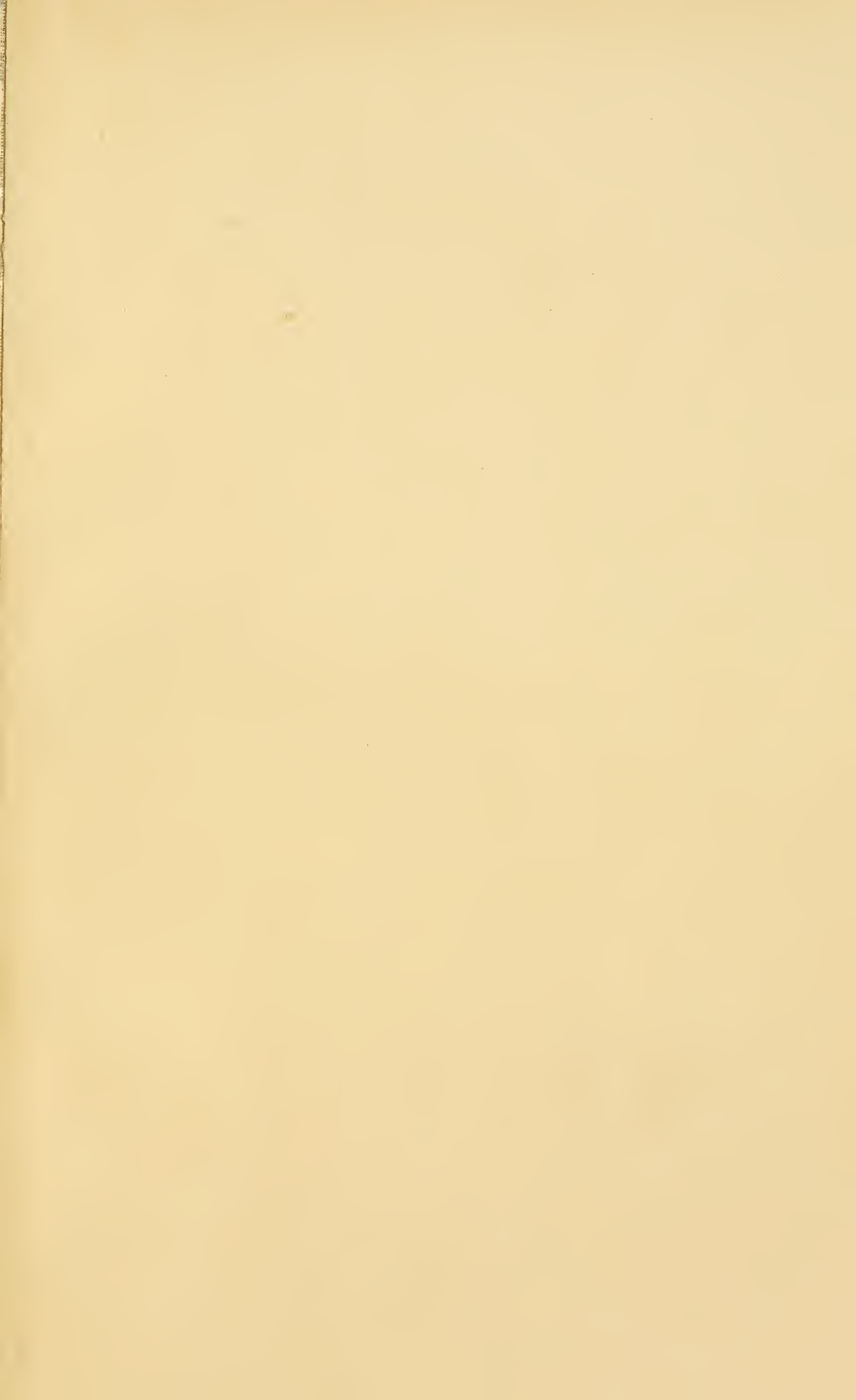
- Fig. 1. *Raja* (spec.?). Querschnitt der Brustflosse. Vergr.  $6\frac{1}{2}$ .  
d. Dorsal. | e. äussere Schicht des Myotom. | g. Gefäss.  
k. Knorpel mit Verkalkungsstellen. | v. Ventral.
- Fig. 2. *Raja clavata*. Querschnitt der Brustflosse, mehr distal als Fig. 1, nat.  
Grösse. Bezeichnung wie Fig. 1.
- Fig. 3. Dasselbe, mehr distal als Fig. 2.
- Fig. 4. Dasselbe, nahe vor der Spaltung der Flossenknorpel.  
n. Nerv.
- Fig. 5. Dasselbe, kurz vor dem freien Rand der Flosse. Knorpel gespalten. Dor-  
sale Muskel erhalten, ventrale geschwunden.  
t. Sehnen.
- Fig. 6. *Raja clavata*. Weibchen. Bauchflosse. Querschnitt.  
a. Vorderer Rand. | g. Gefässe.
- Fig. 7. *Spinax Acanthias*, Brustflosse. Querschnitt. Vergr.  $4 \times$ .  
e. äussere Muskelschicht. | i. innere Muskelschicht. | t. Sehnen.
- Fig. 8. Längsschnitt in der Richtung der Flossenstrahlen, von der Stelle, wo die  
Muskelschicht am längsten.  
e. Aeussere Muskelschicht. | i. Innere Muskelschicht.  
h. Hornstrahlen. | k. Knorpel.
- Fig. 9. Längsschnitt der Rückenflosse. Bezeichnung wie Fig. 8.  
ep. Epithel.
- Fig. 10. Brustflosse von oben und hinten.
- Fig. 11. *Mustelus laevis*. Brustflossen und Bauchflossen mit Saamenblasen. Die  
Cutis entfernt. Bauchseite.

### Tafel XXVI.

- Fig. 1—3. *Squatina angelus*.
- Fig. 1. Bauchseite.
- Fig. 2. Rückseite.
- Fig. 3. Schwanzflosse.
- Fig. 4. *Torpedo electrica*. Schwanzflosse.
- Fig. 5. *Spinax Acanthias*. Schwanzflosse. Skelet.
- Fig. 6a. Desgl. äussere Umrisse und Muskel des Schwanzes.
- Fig. 6b. Querschnitt des Schwanzes.
- Fig. 7. *Accipenser Sturio*. Schwanzflosse.
- Fig. 8. *Ania calva*. Schwanzmuskulatur. Die obere Lage der Muskeln ist abprä-  
parirt und rückwärts gerückt. Die Enden der Sehnen (t) würden sich an-  
schliessen.
- Fig. 9. *Perca fluviatilis*. Schwanz eines frisch ausgeschlüpften Embryo, die Spalten  
der Cutis zeigend.

## Tafel XXVII.

- Fig. 1. *Gadus aeglefinus*. Schwanzflosse.  
 l. Ligamente des Rückenmuskels. | oa. Vordere Bündel des *Obliquus*.  
 op. Hintere Bündel des *Obliquus*.
- Fig. 2. *Perca lucioperca*. Schwanzflosse. Buchstaben wie Fig. 1.
- Fig. 3. *Mustelus lävis*. Bauchseite des Kopfes. Links ist die oberflächliche Schicht des *Myloideus (sublimis)* entfernt.
- |                                             |                                       |
|---------------------------------------------|---------------------------------------|
| Cm. <i>Musculus cranio — mandibularis</i> . | Ram. vorderstes am Unterkiefer sich   |
| Ml. = <i>mandibulo — labialis</i> .         | ansetzendes Segment des <i>Rectus</i> |
| Ms. = <i>Myloideus sublimis</i> .           | <i>abdominis</i> .                    |
| Mp. = <i>Myloideus profundus</i> .          | St. <i>Sternum</i> .                  |
| Ras. = <i>Rectus abdominis</i> .            |                                       |
- Fig. 4a. *Accipenser sturio*. Bauchseite des Kopfes. Rechts ist die oberflächliche Schicht abgetragen.
- Fig. 4b. Derselbe. *Palato quadratum* von oben gesehen.
- Fig. 5a. *Leptocephalus diaphanus*. Schwanz.
- |                                               |                                               |
|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| a. After.                                     | p. Pigmentzellen, nach Ligamenten ge-         |
| bs. Bindegewebsstrahlen.                      | ordnet.                                       |
| ch. Chorda.                                   | ot. querlaufende Fasern des <i>Obliquus</i> . |
| o,o <sup>2</sup> . <i>musculus obliquus</i> . | t. Flossenträger.                             |
| rm. Rückenmark.                               |                                               |
- Fig. 5b. Derselbe. Der Rücken abgeschnitten und aufgeklappt.
- d. Rückenlinie. | l. Bündel des Rückenmuskels. | o. *Musculus obliquus*.
- Fig. 6. *Leptocephalus diaphanus*. Schwanz. Bezeichnung wie in Fig. 5.
- Fig. 7. *Myxine glutinosa*. Schwanz.
- |                                |                            |
|--------------------------------|----------------------------|
| a. After und Aftermuskeln.     | s. Schleimbeutel.          |
| K. Strahlen der Knorpelplatte. | s'. Deren äussere Mündung. |
| O. <i>Obliquus</i> .           |                            |
- Fig. 8—15. *Amphioxus lanceolatus*.
- Fig. 8. Längsschnitt der vordern Quermuskeln.  
 My. Scheidewand eines *Myocomma*. | p. Platten fibrillärer Substanz.
- Fig. 9. Längsschnitt durch die Rückenflosse. (Copie von Stieda Taf. II. Fig. 13).
- Fig. 10. Querschnitt durch die beiden seitlichen Hautfalten in der Gegend ihrer grössten Entfernung.
- a. Quermuskel. | f. Bindegewebige Flosse.
- Fig. 11. Querschnitt weiter nach hinten. Der Hohlraum der Falten wird kleiner, die Entfernung der Flossen ist geringer.
- Fig. 12. Querschnitt. *Porus abdominalis*.  
 a. Muskeln der Papille.
- Fig. 13. Querschnitt hinter dem *Porus*. Auftreten der paarigen Flossenkästchen.
- Fig. 14. Querschnitt. Unpaare Bindegewebs-Flosse, unpaares Flossenkästchen mit paarigen Verdickungen.
- Fig. 15. Querschnitt. Schwanzende.
- ch. Chorda. | f. Flossen. | My. *Myocomma*. | m. Muskeln desselben.  
 v. Gefässe (= Ausstrahlungen des *Myocomma*.)

























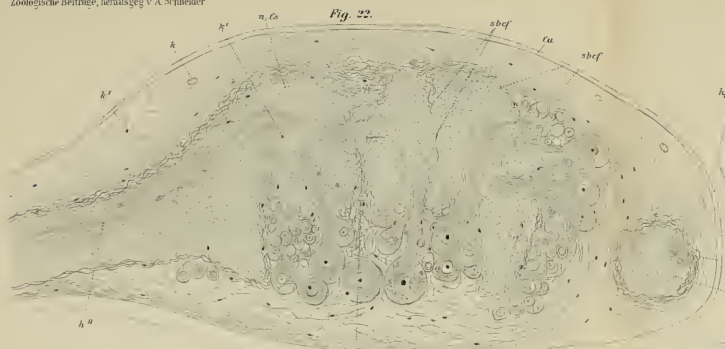


Fig. 22.

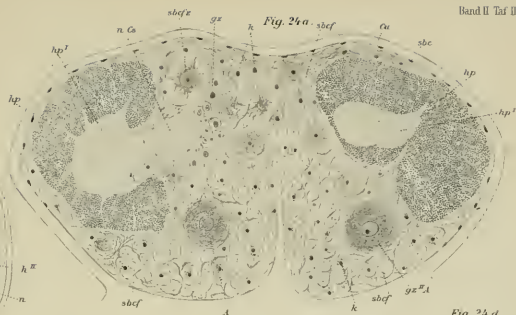


Fig. 24 a

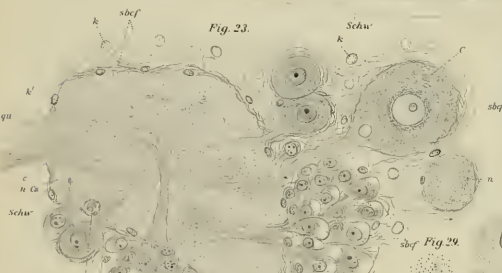


Fig. 23.



Fig. 26.



Fig. 24 b.



Fig. 24 c.

Fig. 24 d.

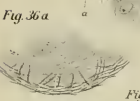


Fig. 25 a

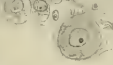


Fig. 29.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 30.



Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 33.



Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 37.



Fig. 38.



Fig. 39.



Fig. 40.



Fig. 41.



Fig. 42.



Fig. 43.



Fig. 44.



Fig. 45.



Fig. 46.



Fig. 47.



Fig. 48.



Fig. 49.



Fig. 50.



Fig. 51.



Fig. 52.



Fig. 53.



Fig. 54.



Fig. 55.



Fig. 56.



Fig. 57.



Fig. 58.



Fig. 59.



Fig. 60.



Fig. 61.



Fig. 62.



Fig. 63.



Fig. 64.



Fig. 65.



Fig. 66.



Fig. 67.



Fig. 68.



Fig. 69.



Fig. 70.



Fig. 71.



Fig. 72.



Fig. 73.



Fig. 74.



Fig. 75.



Fig. 76.



Fig. 77.



Fig. 78.



Fig. 79.



Fig. 80.



Fig. 81.



Fig. 82.



Fig. 83.



Fig. 84.



Fig. 85.



Fig. 86.



Fig. 87.



Fig. 88.



Fig. 89.



Fig. 90.



Fig. 91.



Fig. 92.



Fig. 93.



Fig. 94.



Fig. 95.



Fig. 96.



Fig. 97.



Fig. 98.



Fig. 99.



Fig. 100.

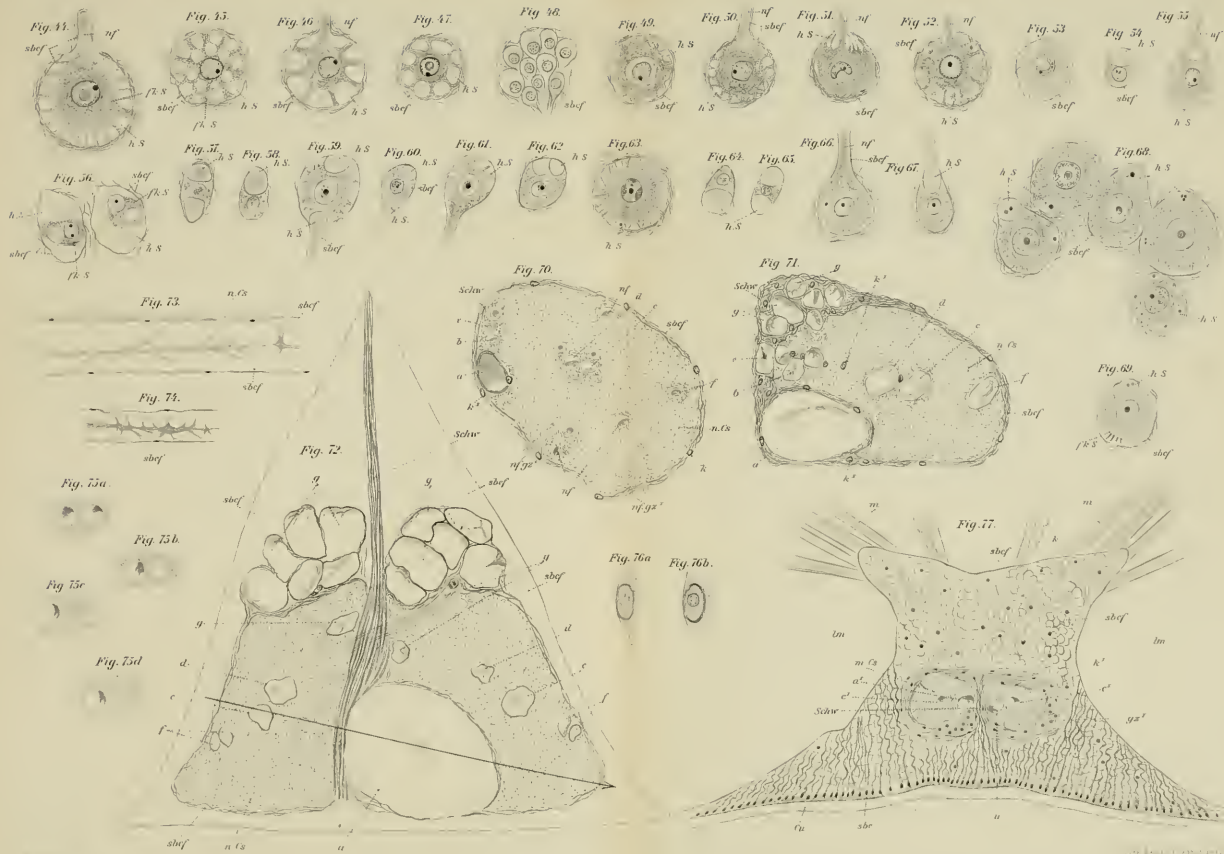
Fig. 25.



















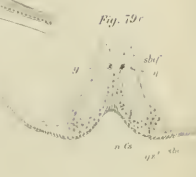
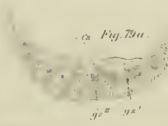






Fig. 80 a.

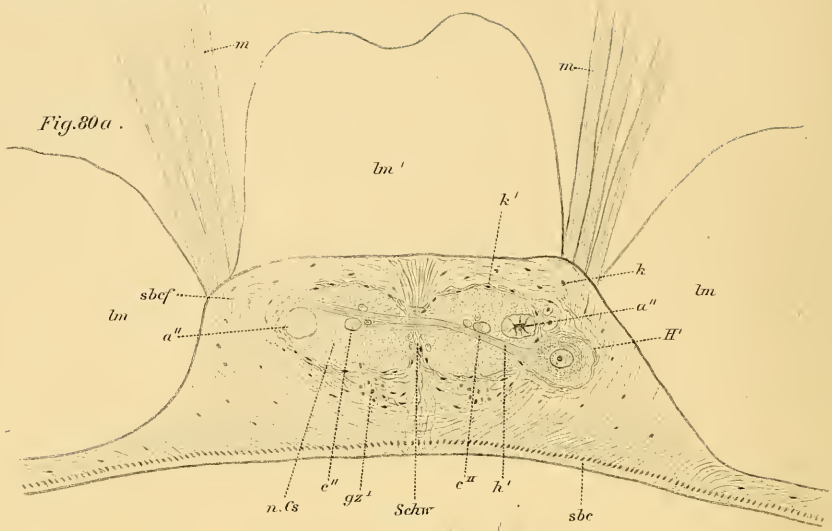


Fig. 80 b.

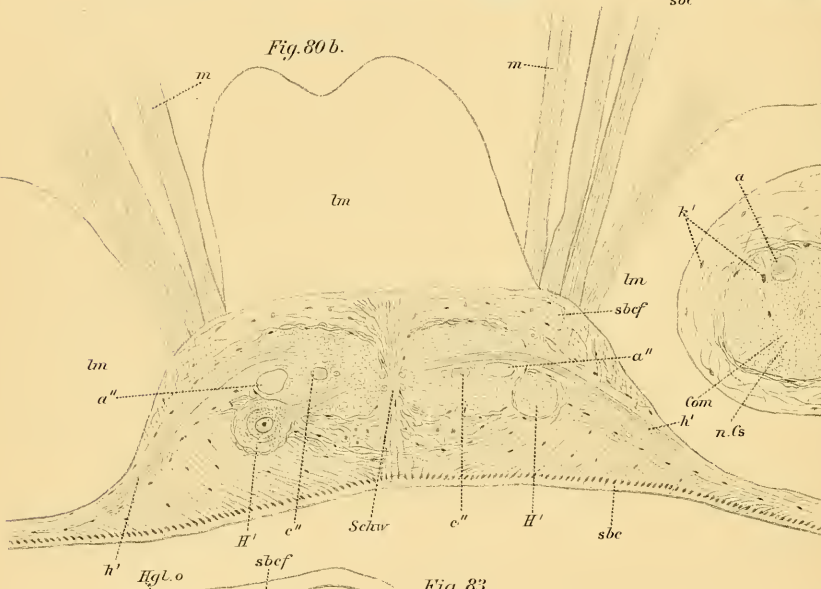


Fig. 81.

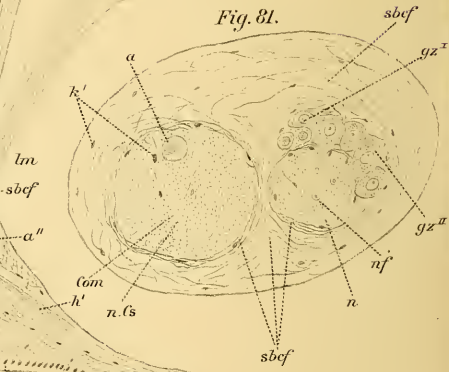


Fig. 83.

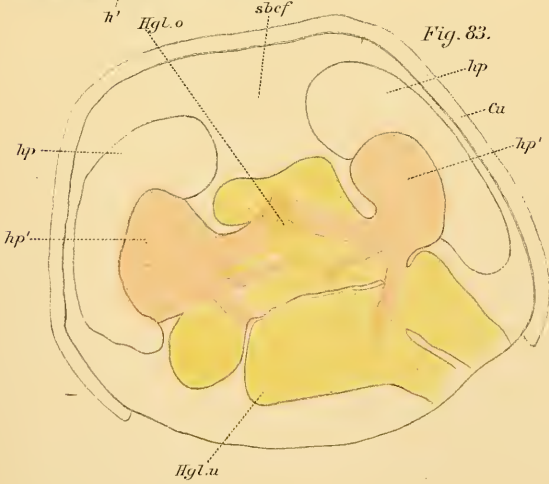
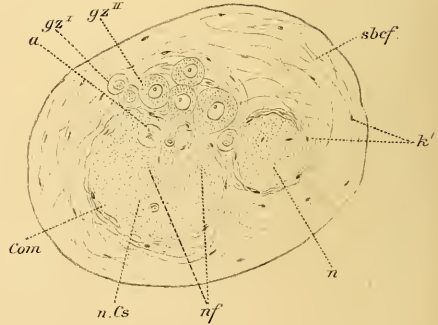
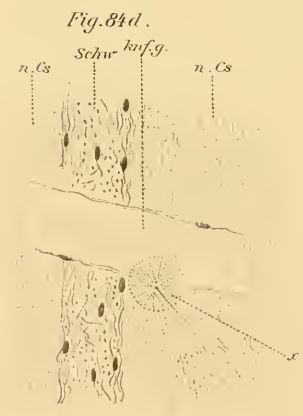
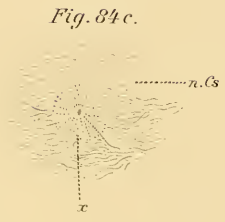
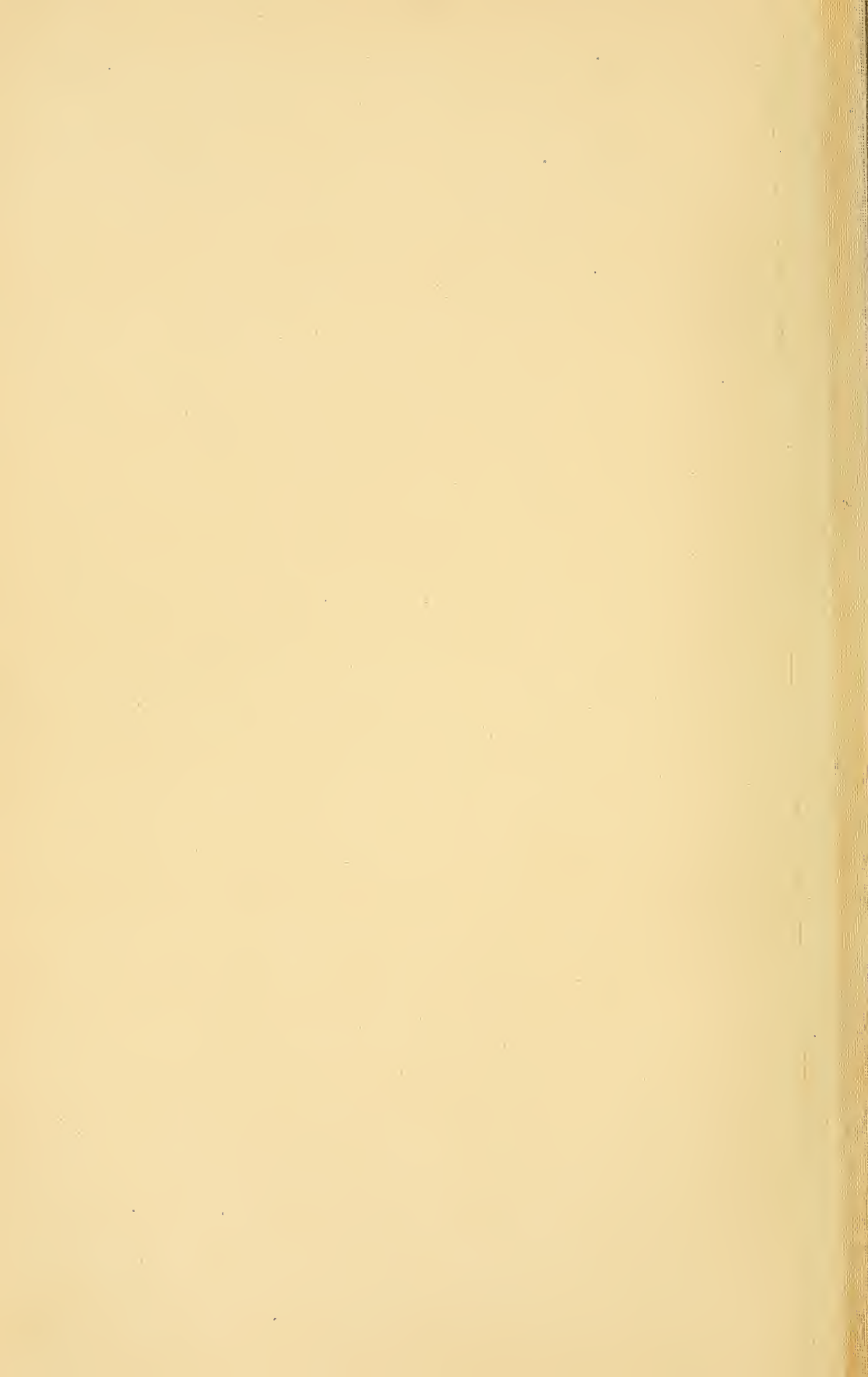


Fig. 82.



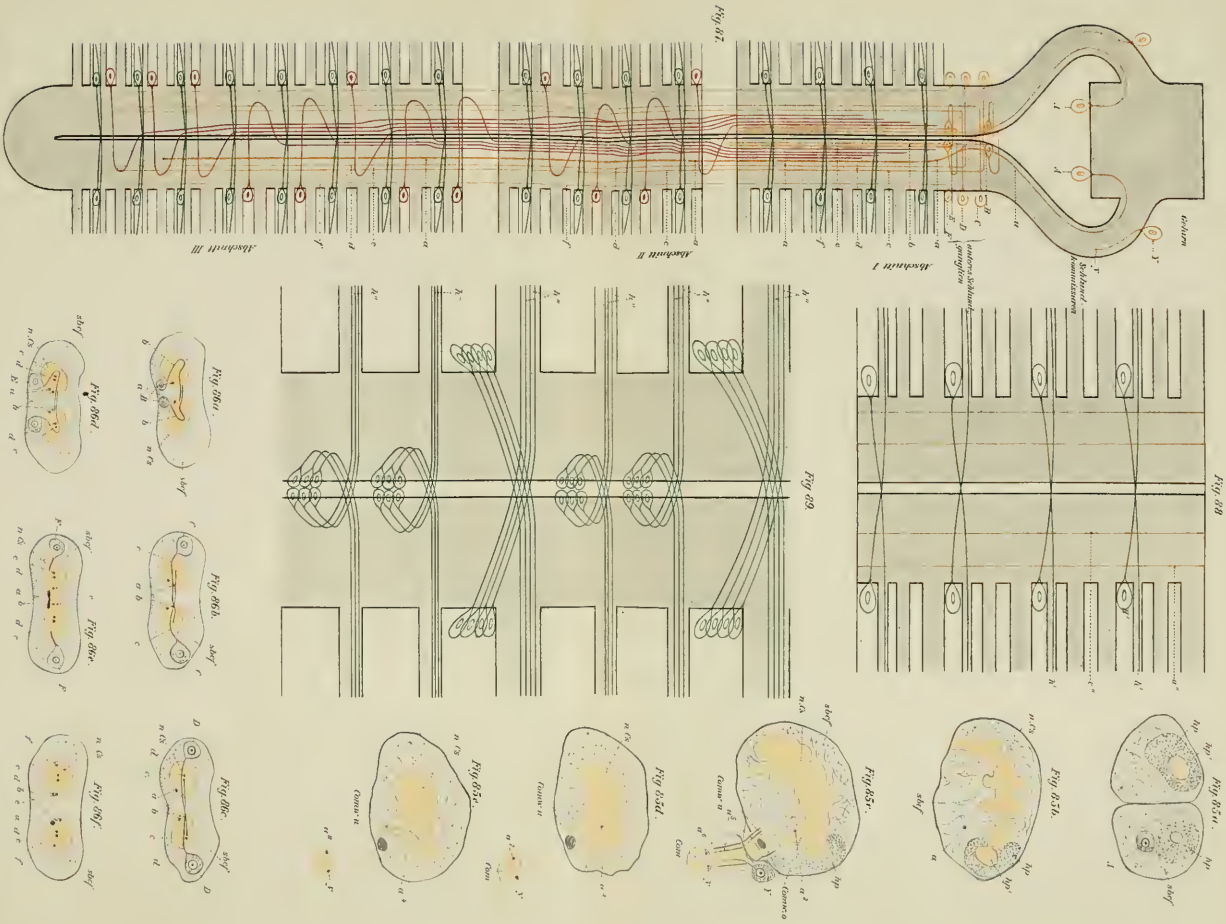


















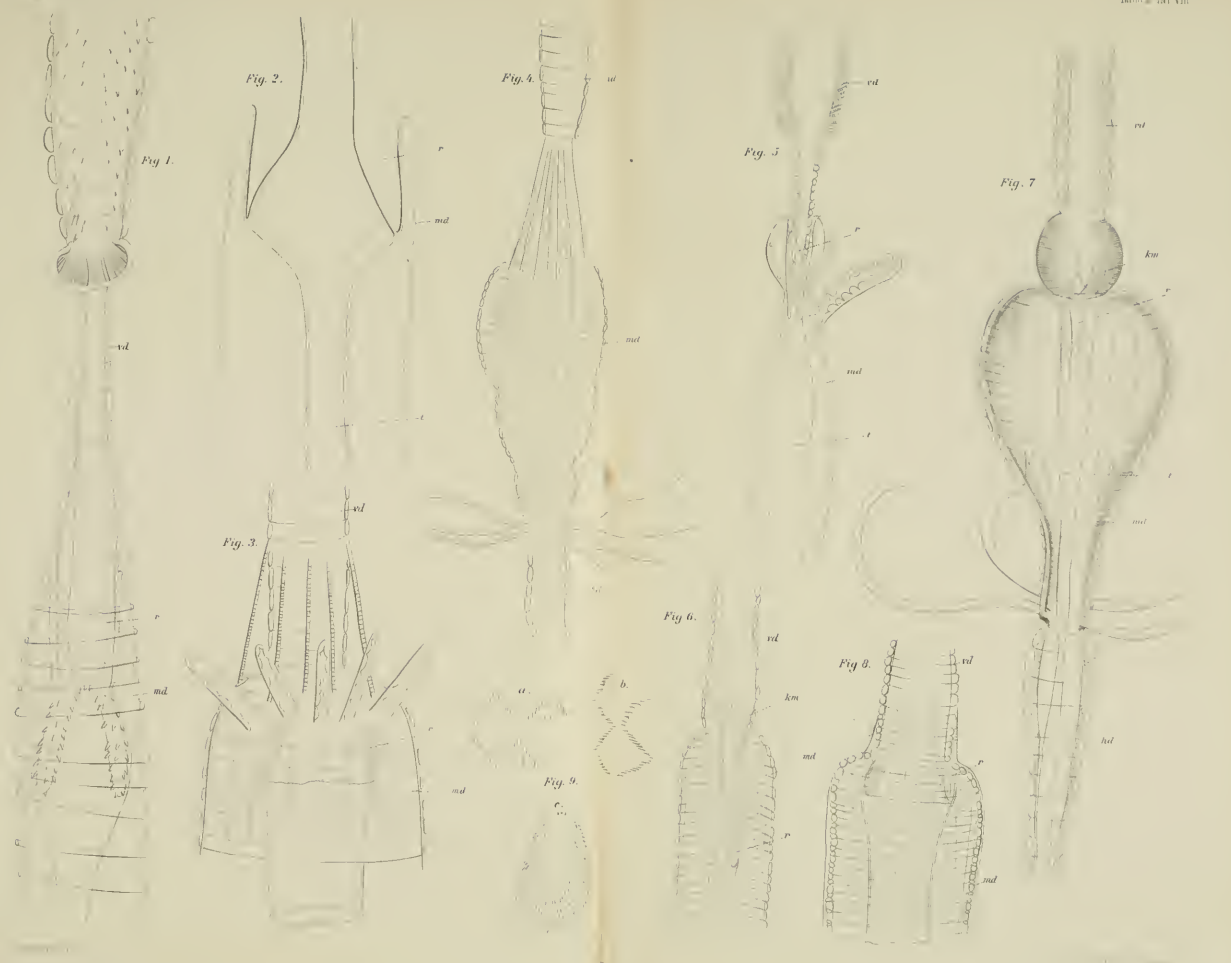






Fig. 1.

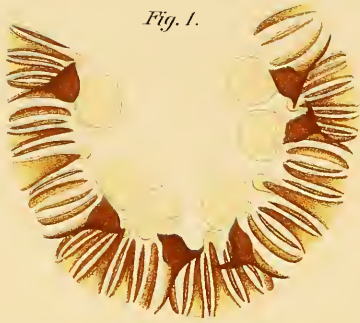


Fig. 3.



Fig. 5.

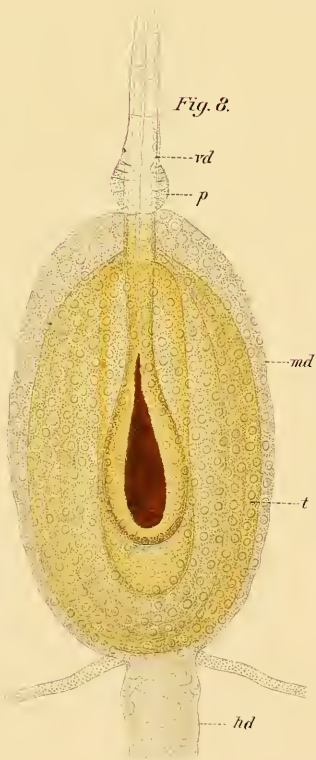


Fig. 7.





Fig. 4.



Fig. 2.

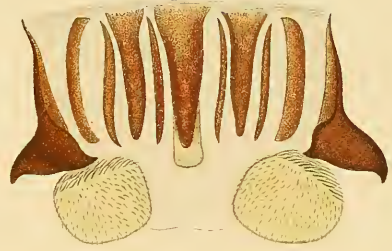


Fig. 6.

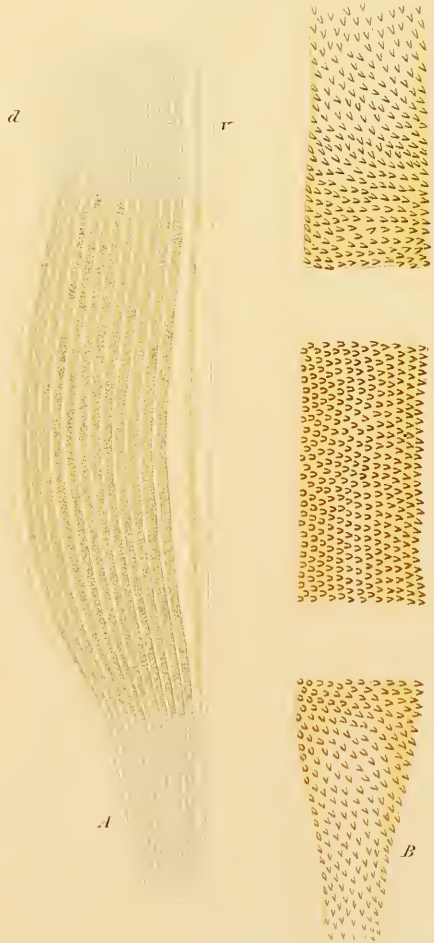


Fig. 5.





Fig. 1.

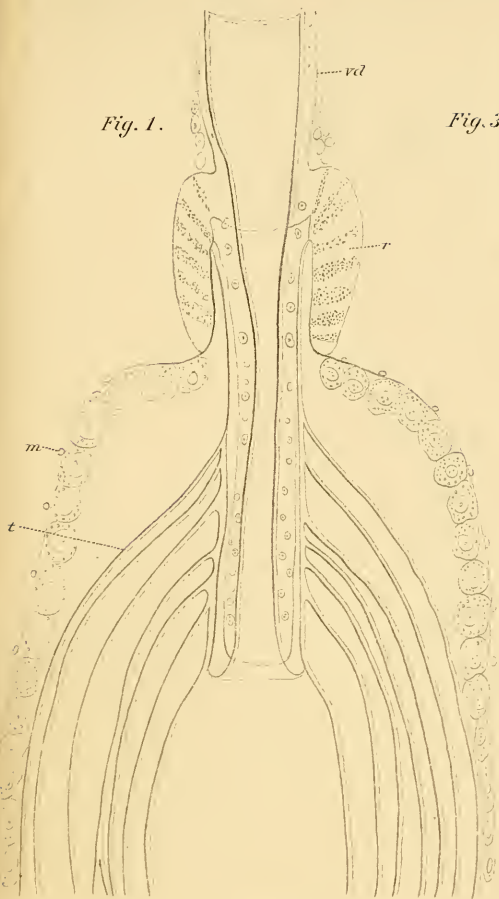


Fig. 3.



Fig. 2.

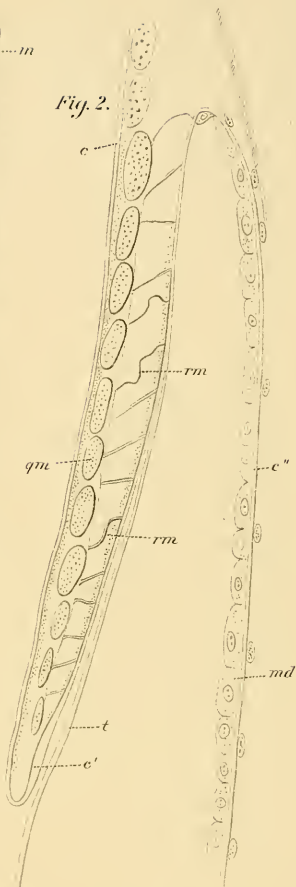


Fig. 4.

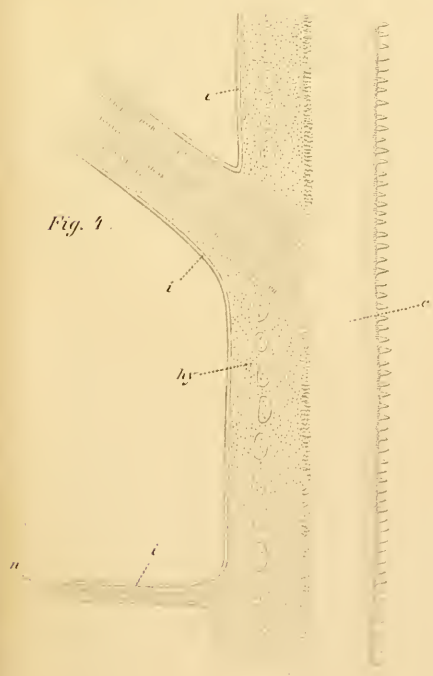


Fig. 6.

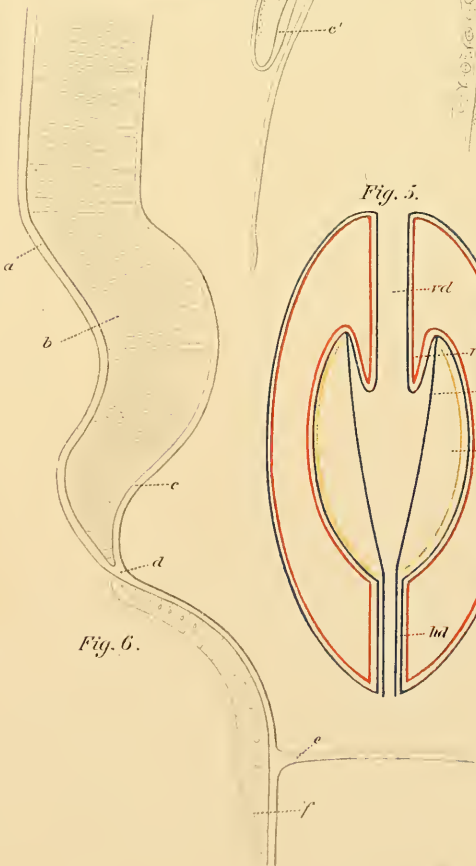
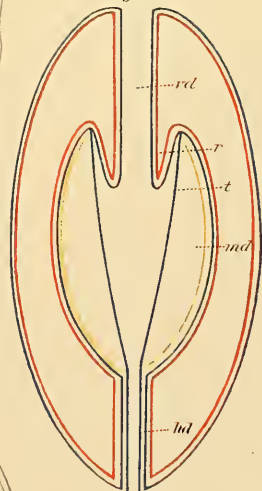


Fig. 5.









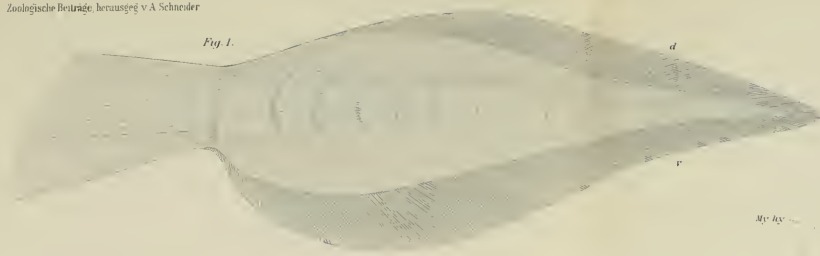


Fig. 1.

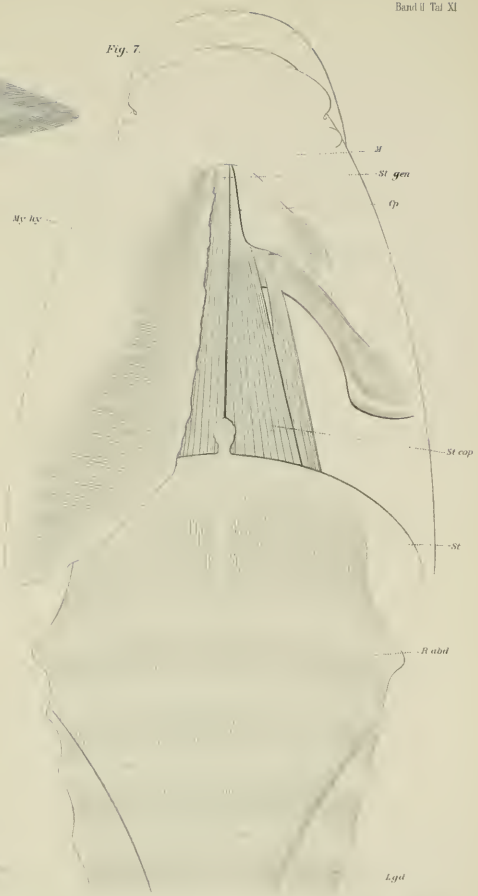


Fig. 7.

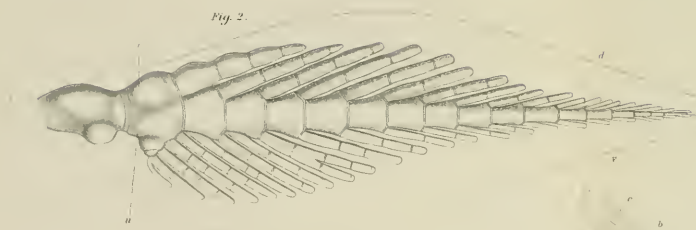


Fig. 2.

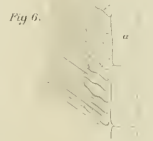


Fig. 6.

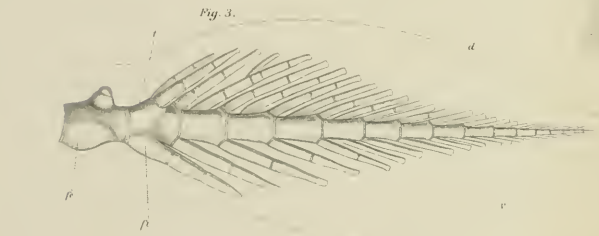


Fig. 3.

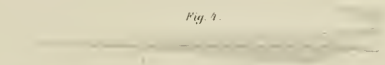


Fig. 4.



Fig. 5.







Fig. 4.

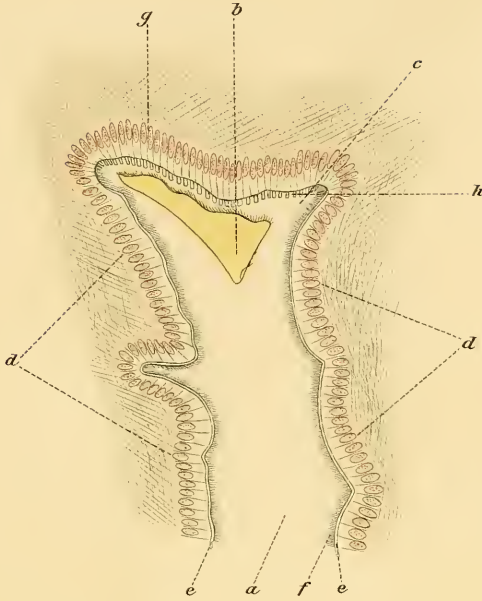


Fig. 6.

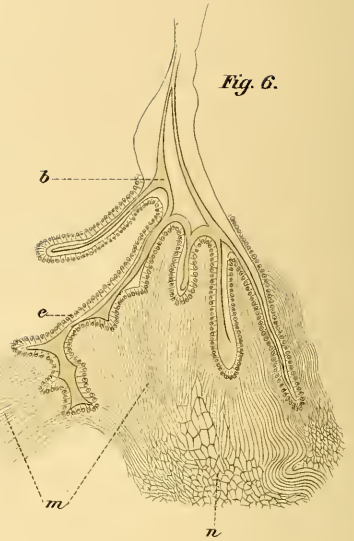


Fig. 5.

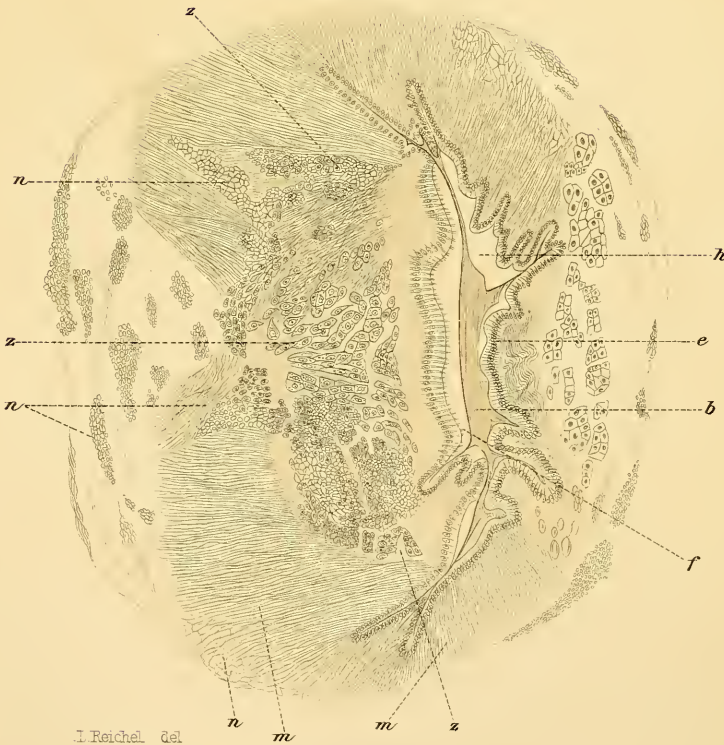
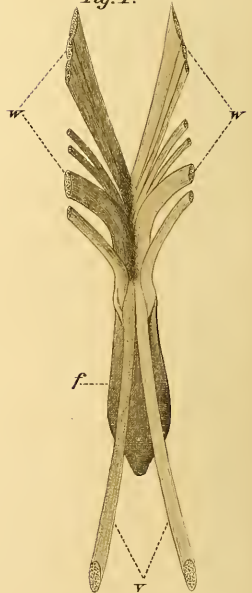


Fig. 1.



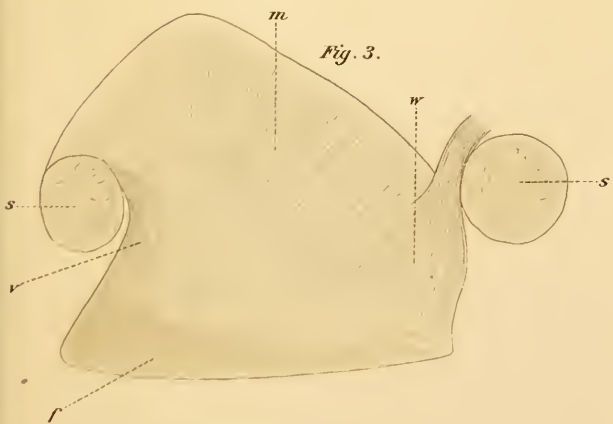
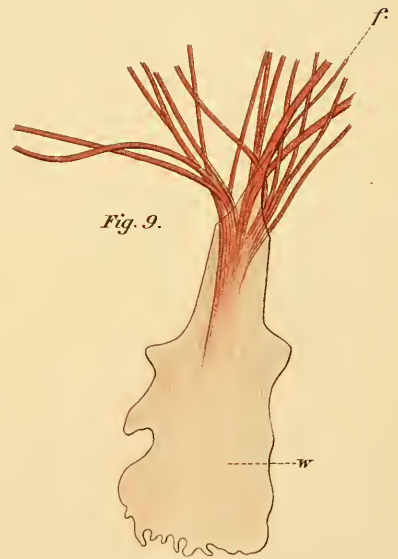
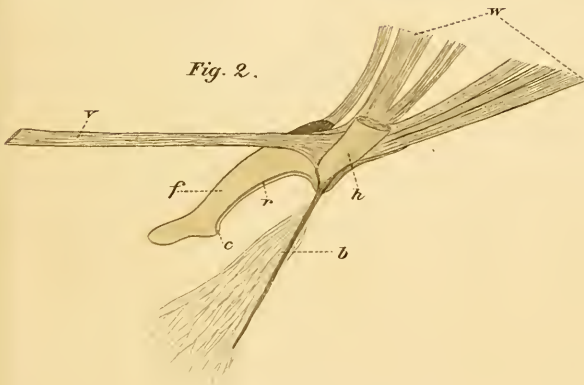
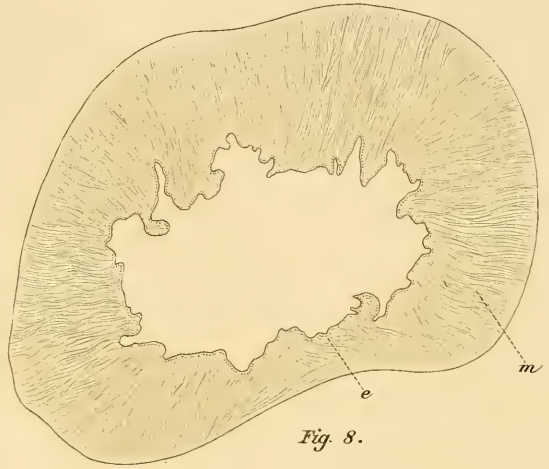
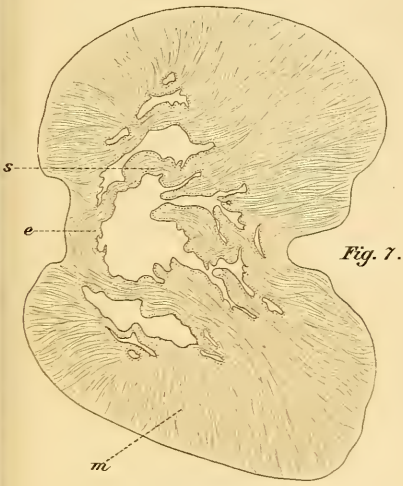






Fig. 1.

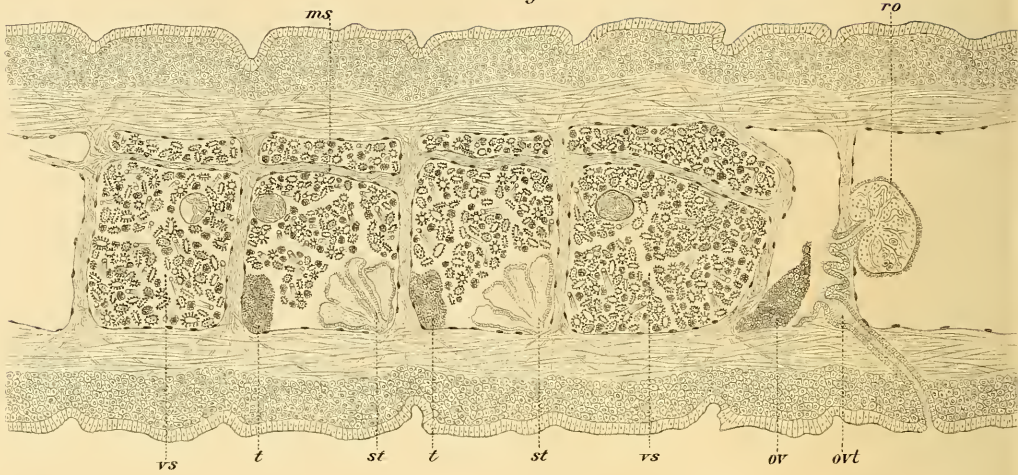


Fig. 4 a.



Fig. 4.

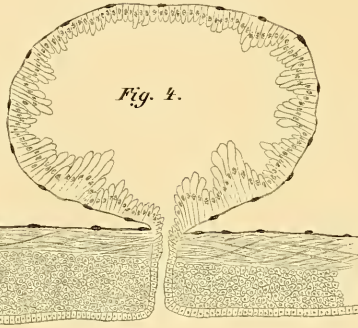


Fig. 5.

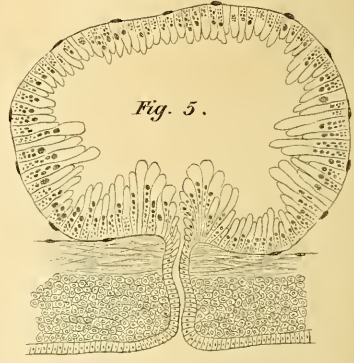


Fig. 6.

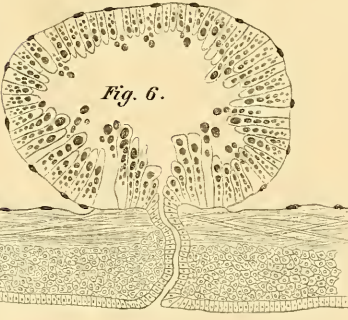


Fig. 5 a.

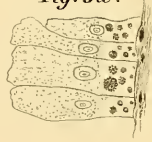


Fig. 7.

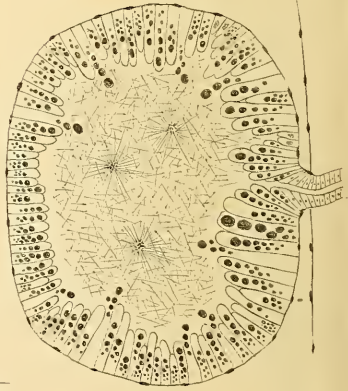
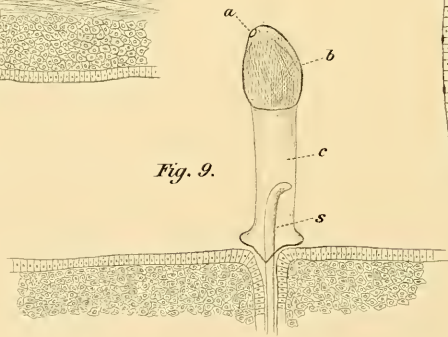


Fig. 6 a.



Fig. 9.



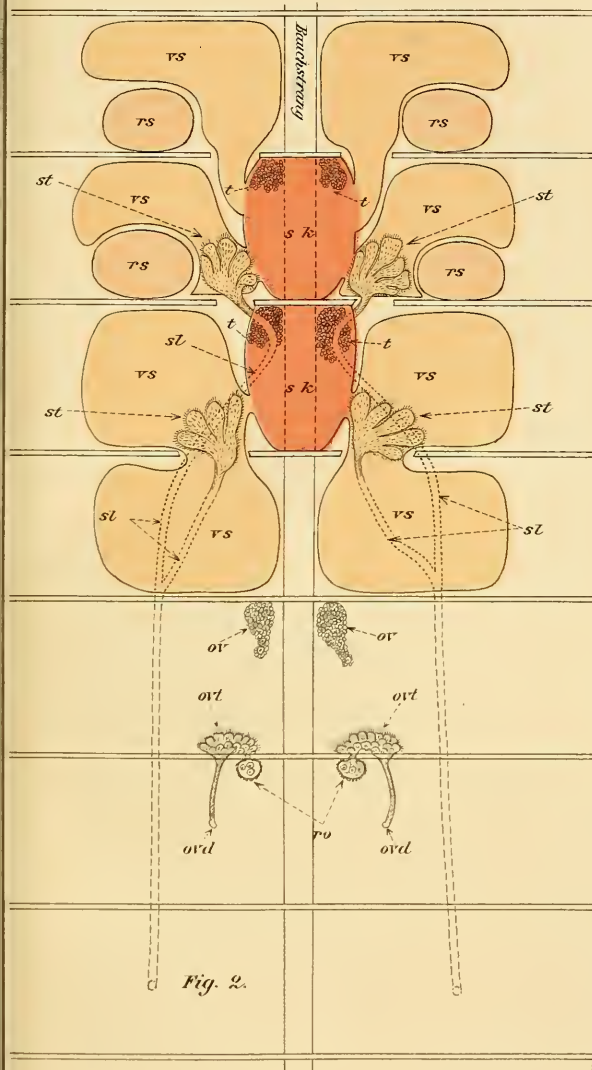


Fig. 2.

Fig. 8.

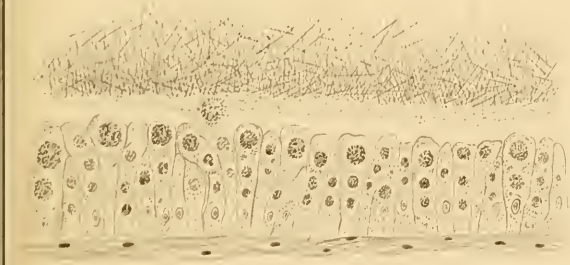


Fig. 3.





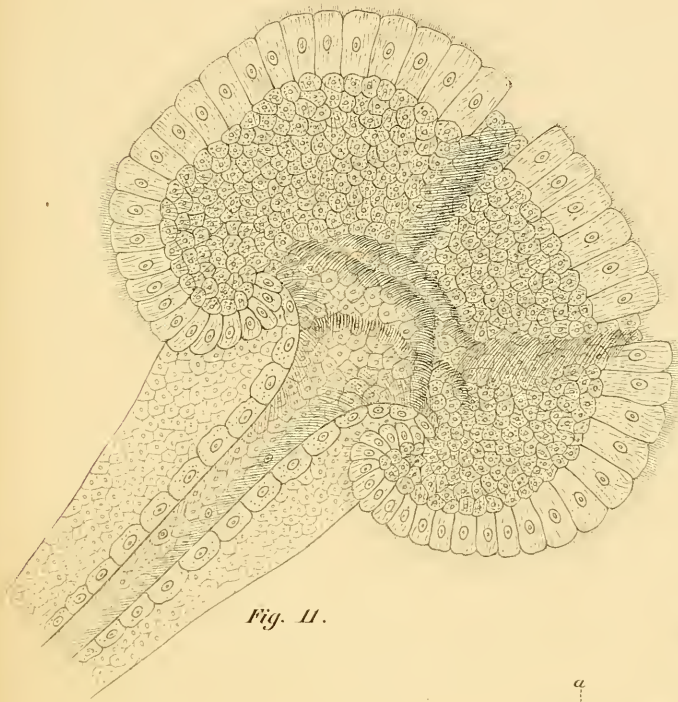


Fig. 11.

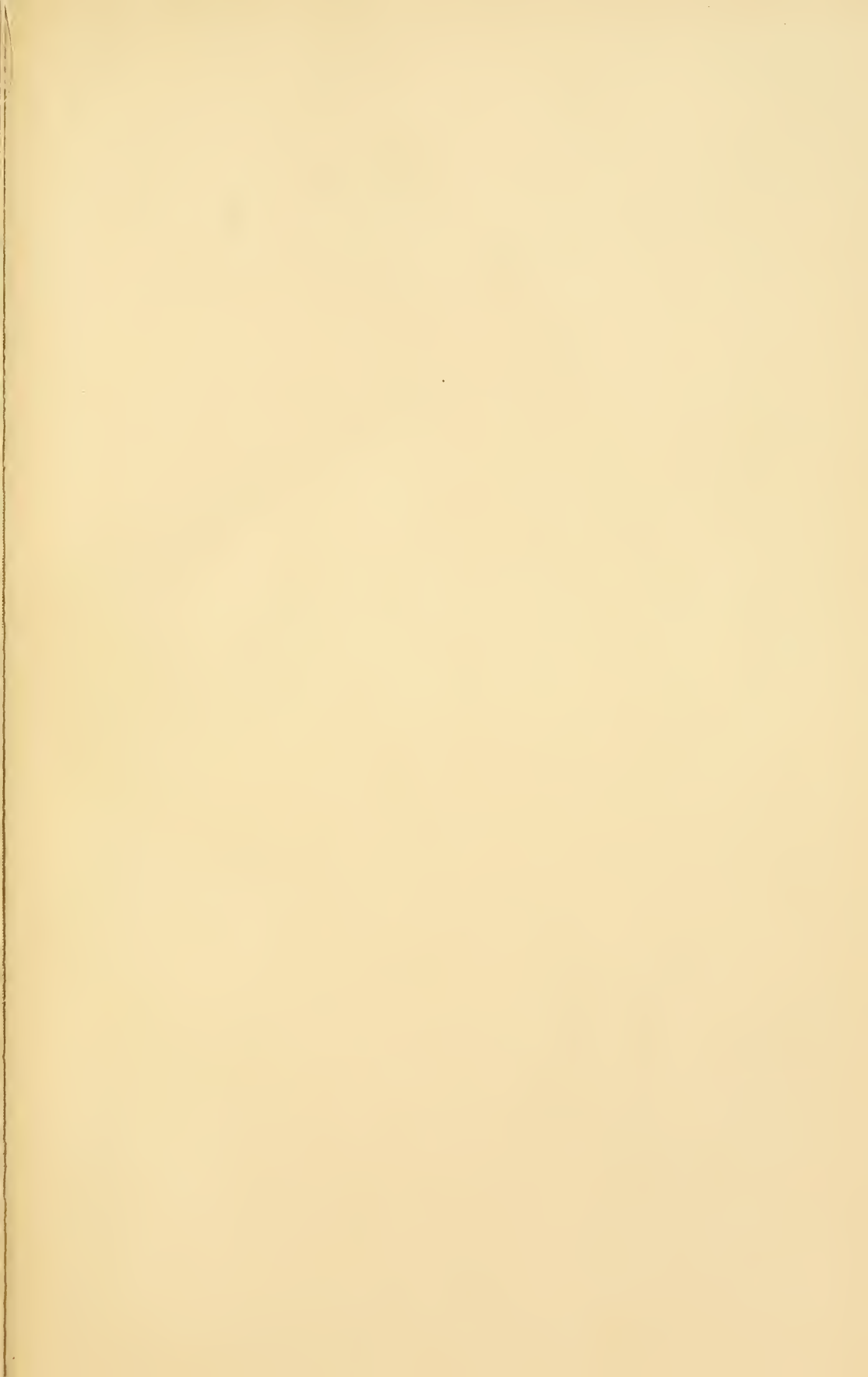


Fig. 11<sup>a</sup>



Fig. 10.





















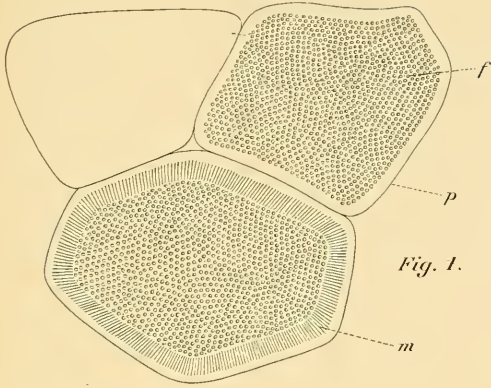


Fig. 2.



Fig. 3.

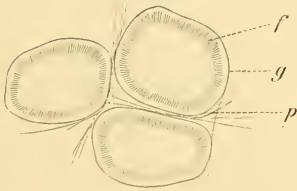


Fig. 4.

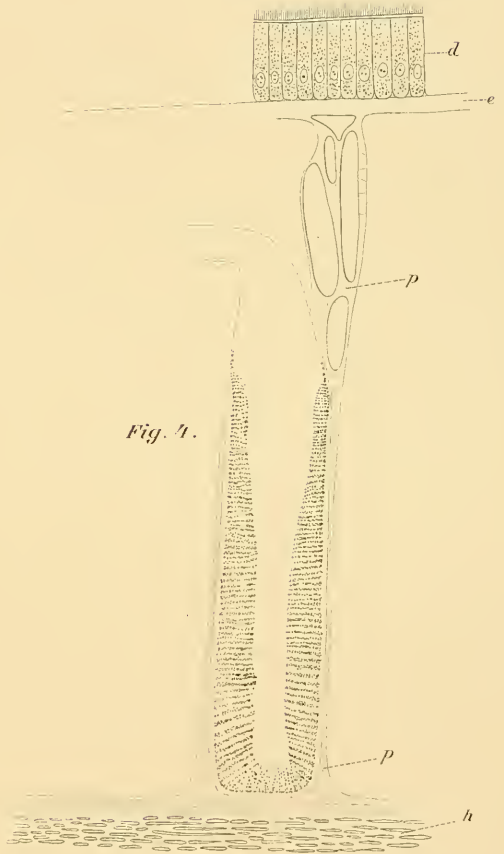


Fig. 6.

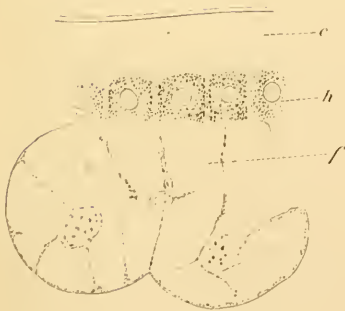


Fig. 5.









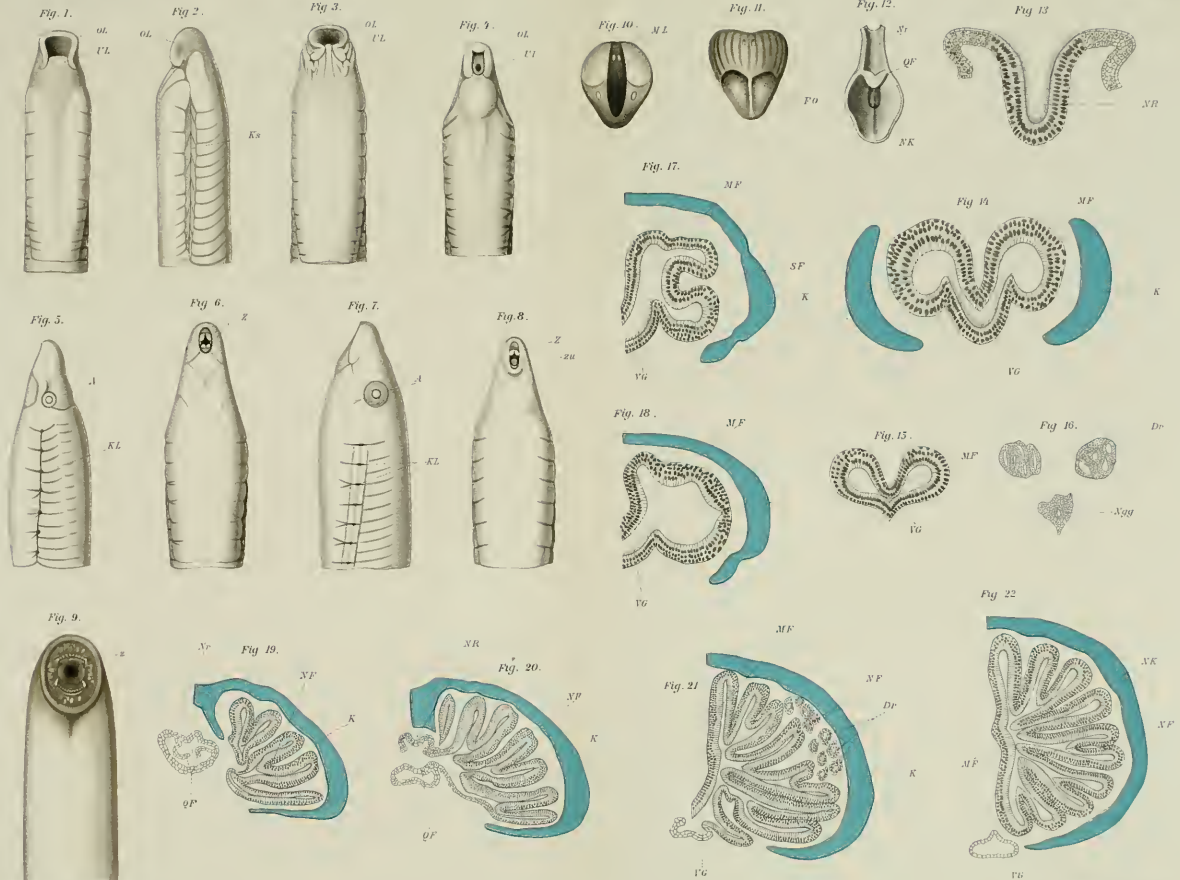










Fig. 23.

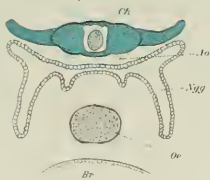


Fig. 25.

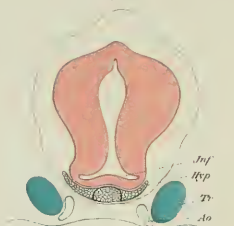


Fig. 26.

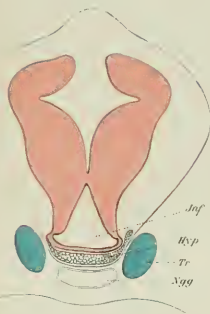


Fig. 27.

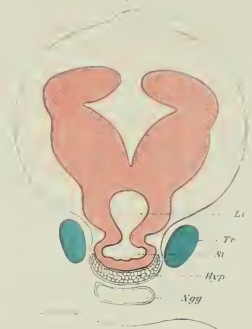


Fig. 24 a.

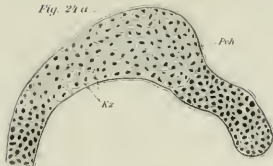


Fig. 26.

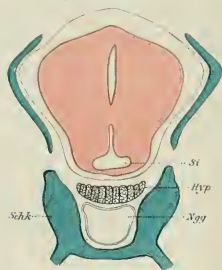


Fig. 29.

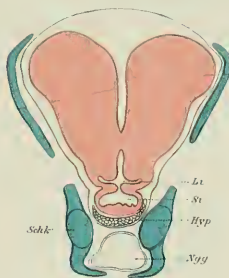


Fig. 33.

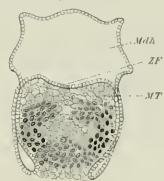


Fig. 24 b.

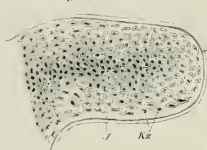


Fig. 31.

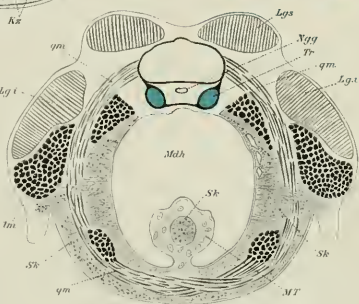


Fig. 32.

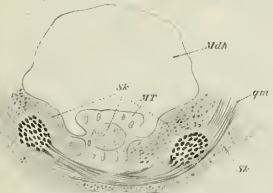


Fig. 34.

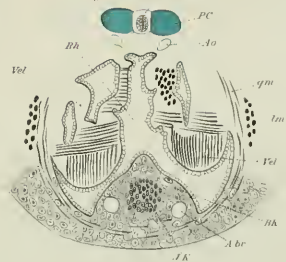


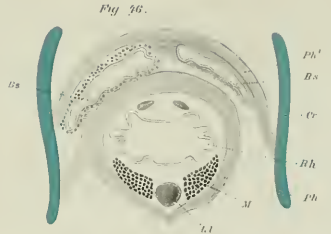
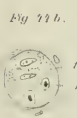
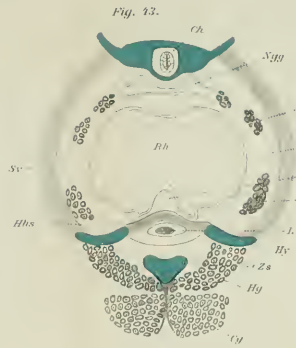
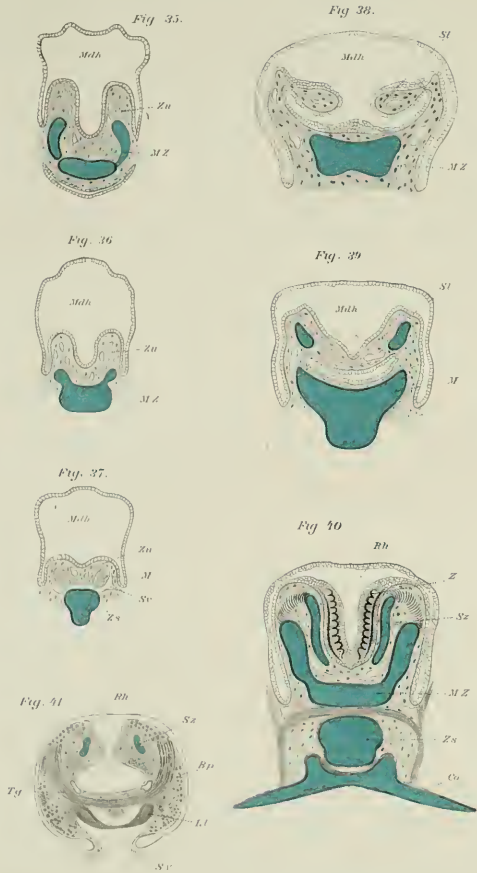
Fig. 30.



















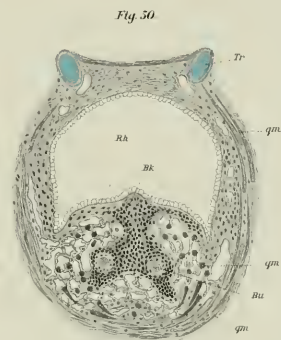
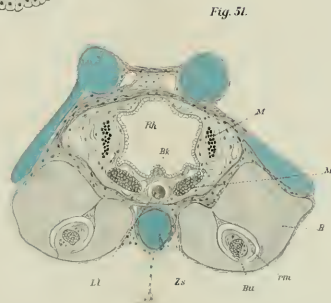
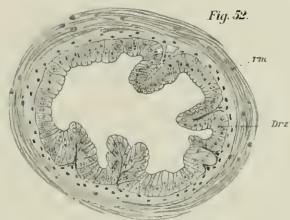
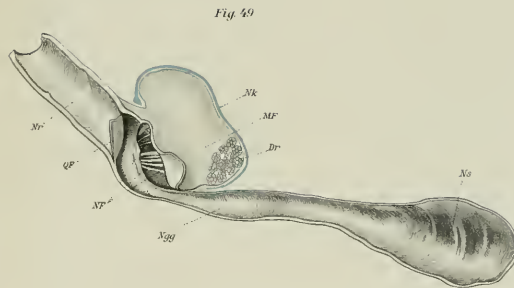
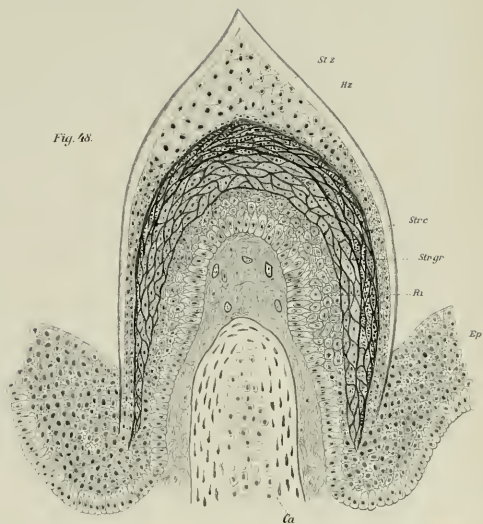


















Fig. 1.

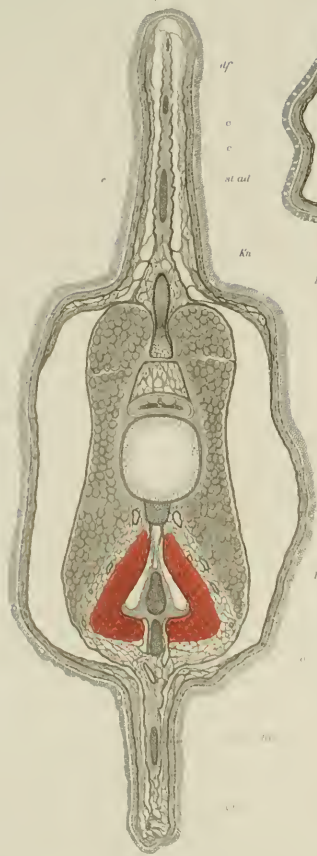


Fig. 2.



Fig. 4.

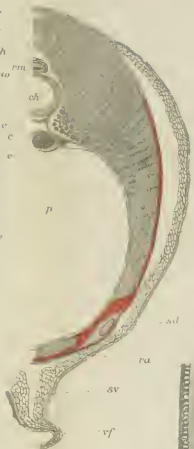


Fig. 5.



Fig. 6.

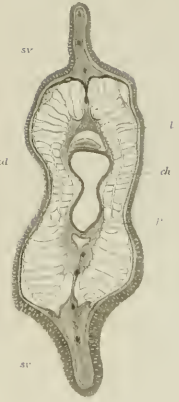


Fig. 3.



Fig. 7.

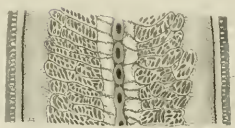


Fig. 8.

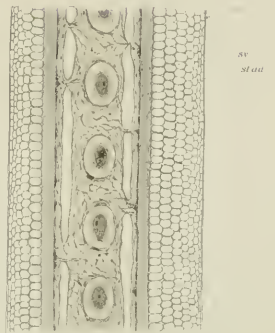
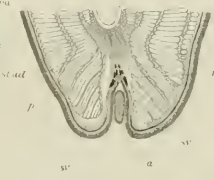


Fig. 9.









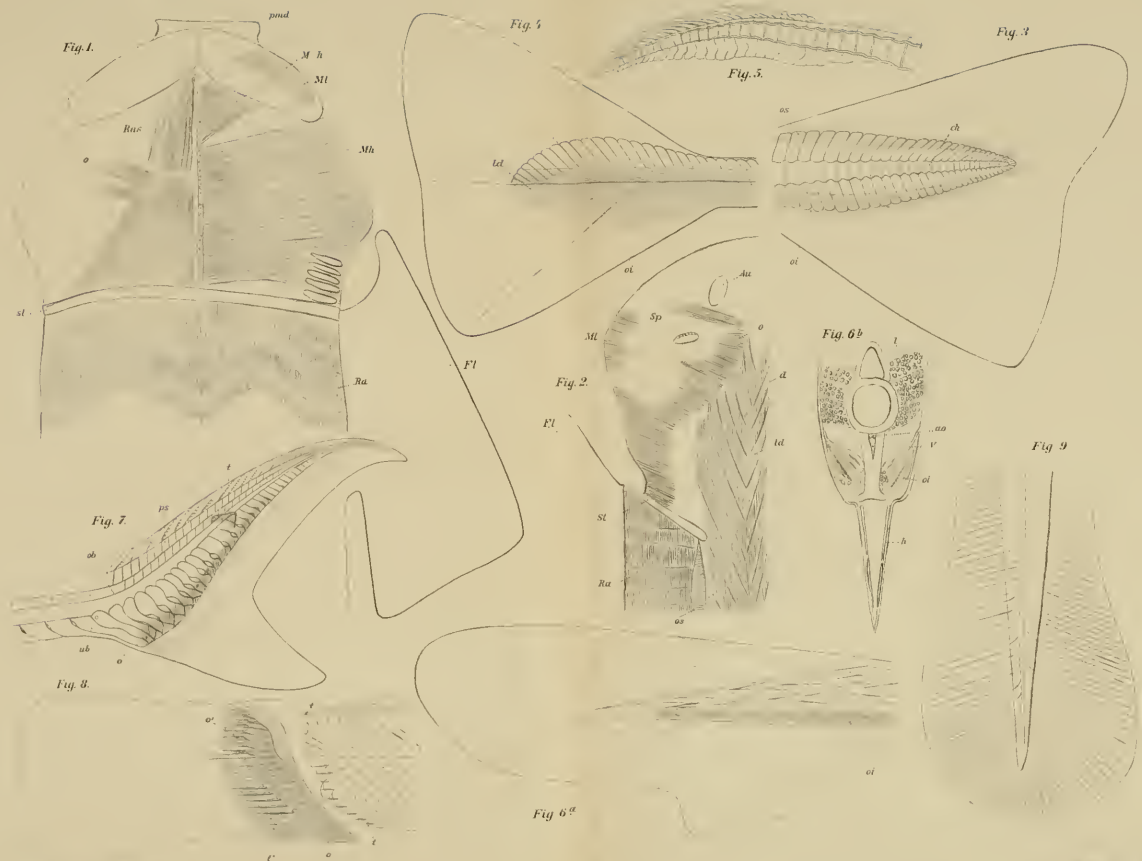


























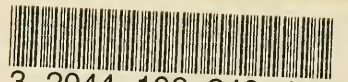












3 2044 106 240 450

**Date Due**

---

|  |  |
|--|--|
|  |  |
|--|--|

