

Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*.

Von

Professor Dr. C. Hasse.

Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.

Mit Tafel IX.

Studien, die ich in der jüngsten Zeit über die Morphologie des Geruchsorganes und des vorderen Theiles des Schädels der Wirbelthiere machte, führten mich naturgemäss zur Erforschung des Baues des *Amphioxus lanceolatus*. Die Untersuchung desselben ist ja so ausserordentlich anziehend, weil wir hoffen dürfen, durch dieses Thier über wichtige Fragen der Morphologie der Vertebraten aufgeklärt zu werden, eine Hoffnung, die bis dahin nach keiner Richtung hin getäuscht worden ist; wenn wir, ganz abgesehen von den älteren Epoche machenden Untersuchungen RATIKÉ's, JOH. MÜLLER's und QUATREPAGE's, die glänzenden Arbeiten KOWALEWSKY's über die Entwicklungsgeschichte desselben, ferner die vorzüglichen von WILH. MÜLLER über das Auge und das Urogenitalsystem in Betracht ziehen. Ist doch die Entdeckung der ersten Bildungsstadien des Thieres und die Aehnlichkeit derselben mit denjenigen vieler Wirbellosen, das Auffinden der Hypobranchialrinne, die ja auch den Tunicaten zukommt, ferner des Absonderungsapparates von der folgen schwersten Bedeutung, sowohl für die Stammesgeschichte der Vertebraten, als auch für die specielle Morphologie der Thyreoidea und des Urogenitalsystems geworden.

Ganz besonders waren es einige Beobachtungen, die mir den monorrhinischen Bau des Geruchsorganes der Cyclostomen im höch-

sten Grade zweifelhaft machten und mich zur Annahme einer ursprünglich doppelten und getrennten Anlage wie bei den höheren Wirbelthieren führten, welche mich dazu brachten aufs Neue die bis dahin als unpaar gefundenen Sinnesorgane des *Amphioxus*, Nase und Auge speciell zu studiren. Meine Untersuchungen dehnten sich dabei noch weiter aus, fanden aber einstweilen ihr Ziel durch die inzwischen erfolgenden Publicationen WILH. MÜLLER's¹⁾ über das Urogenitalsystem. Immerhin hatten dieselben für mich ein besonderes Interesse und gereichten mir zu hoher Befriedigung, weil sie mich in den Stand setzten, die Beobachtungen WILH. MÜLLER's über das Genitalsystem und namentlich über die Niere, sowie über den Raum zwischen den beiden Bauchfalten durchaus zu bestätigen. Die Beobachtungen wurden in hohem Grade durch eine grosse Anzahl von einem meiner Amtsvorgänger Prof. Dr. OTTO gesammelter und selbst für histologische Zwecke brauchbarer *Amphioxus* aus dem Mittelmeer erleichtert. Ausserdem standen mir einige vorzüglich erhaltene, dem Museum Godefroy entnommene Spiritusexemplare aus der Südsee (Vitiinseln) zu Gebote. An diesen letzteren gelang es mir Verhältnisse aufzufinden, die mich anfänglich im höchsten Grade überraschten, und die ich mir erlaube in den folgenden Zeilen den Fachgenossen zur Beurtheilung vorzulegen. Weitere Untersuchungen an Thieren aus dem Mittelmeer lehrten mich auch hier ähnliche Bildungen in allen möglichen Uebergängen kennen.

RATHKE²⁾ und GOODSIR³⁾ fanden bekanntlich bei dem *Amphioxus* keine Sinnesorgane. Ihnen schliessen sich mit Bezug auf die Frage nach der Existenz eines Auges in der neueren Zeit, OWSJANNIKOW⁴⁾ und STIEDA⁵⁾ an. OWSJANNIKOW fand keinen Sehnerven, keine Krystalllinse, sondern nur einen braunen Pigmentfleck, welcher auf der vorderen Fläche des als Gehirn zu deutenden Theils des Centralnervensystems lag. STIEDA schliesst sich mit folgenden Worten durchaus den Resultaten von OWSJANNIKOW an: »Weder ein

1) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. IX.

2) RATHKE. Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. Königsberg 1841.

3) GOODSIR. On the Anatomy of *amphioxus lanceolatus*. Transactions of the royal society of Edinburgh. Vol. XV, pars I.

4) OWSJANNIKOW. Ueber das Centralnervensystem des *Amphioxus lanceolatus*. Bulletin de l'academie de St. Pétersbourg. Tome VI. 1867.

5) STIEDA. Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. Mémoires de l'academie de St. Pétersbourg. Serie VII. Tome XIX.

Sehnerv, noch eine Linse ist sichtbar. Nichts weiter zu finden als eine feinkörnige, schwarze oder dunkelbraune Pigmentmasse, welche, wie ich bereits bei der Beschreibung des Gehirns hervorhob, genau das vordere Ende des Gehirnes einnimmt. Seitlich, wo von hier das erste Gehirnnervenpaar abgeht, ist häufig auch die Abgangsstelle des einen oder des anderen Gehirnnerven mit Pigment angefüllt. Das Pigment liegt hier zwischen beiden Nerven dicht unter der dem Gehirn eng anliegenden, bindegewebigen Hülle. Hinter dem Pigment liegen die Epithelzellen des Hirnventrikels. Die vordere Wand der einfachen Gehirnhöhle ist überaus dünn. Meinen Beobachtungen zufolge unterscheidet sich das Pigment des Gehirns kaum vom Pigment des Rückenmarks«. Somit existirt das Auge nach ihm nicht.

RETZIUS und J. MÜLLER¹⁾ beobachteten Augen und zwar äussert sich J. MÜLLER folgendermassen: »Am vorderen, stumpfen Ende des centralen Nervensystems sitzt äusserlich jederseits ein schwacher Pigmentfleck, welcher offenbar das Auge ist in dem elementaren Zustande, wie es bei den Würmern bekannt ist, ohne alle optischen Apparate«. KÖLLIKER²⁾ schliesst sich im Wesentlichen der Auffassung von RETZIUS und MÜLLER an. Er hält mit ihnen die zwei Pigmentflecke seitlich am vorderen Ende des Centralnervensystems für Augen und für verschieden von den übrigen Pigmentflecken desselben, wenn schon alle lichtbrechenden Körper zu mangeln scheinen. Für diese Annahme spricht sowohl ihre Lage, als der Umstand, dass ein kurzer Nerv zu ihnen tritt.

QUATREFAGES³⁾ gibt unter der Annahme einer symmetrischen Augenanlage eine sehr ausführliche Beschreibung. Er sagt: »Das erste Nervenpaar wird vom Opticus gebildet. Sie entspringen beide an den Seiten und unter dem Gehirne, dicht hinter dem vorderen Ende desselben. Sie erstrecken sich schräg nach vorne und oben vom Auge, welches unmittelbar an die dura stösst, die es umhüllt. Jeder Opticus ist in seinem Verlaufe leicht gebogen. In seinem Ursprunge an dem Gehirne erscheint er kegelförmig, darauf cylindrisch und verbreitert sich am Auge aufs Neue. Seine Länge be-

1) J. MÜLLER. Ueber den Bau, und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Abhandlungen der Berliner Academie 1842.

2) KÖLLIKER. Das Geruchsorgan des Amphioxus. MÜLLER'S Archiv 1843.

3) QUATREFAGES. Sur l'amphioxus. Annales des sciences naturelles. III. Serie. Tome IV. 1845.

trägt 0,1 Mm., sein Durchmesser an der cylindrischen Abtheilung 0,02 Mm. An seinem vorderen Ende breitet sich der nervus opticus aus und verschwindet in einer ringförmigen Pigmentmasse. Vor diesem Pigment sieht man einen gerundeten, durchsichtigen, das Licht stärker als die umgebenden Gewebe brechenden Körper. Dieser Körper ist an die dura angeheftet oder besser gesagt, in die dura eingesenkt. Eine Art abgeplatteter Kapsel mit ausserordentlich zarten Wänden hüllt das Pigment und den halbkugeligen Körper ein. Sie ist mit einer schwach orangefarbigem Substanz gefüllt, die mir flüssig zu sein schien. Das Pigment selber hat die Farbe eines dunklen Weines. Der Körper ist die Linse«. Diese Detailbeobachtungen sind von keinem der nachfolgenden Forscher bestätigt worden.

Im Gegensatze zu diesen Forschern, die eine doppelte Anlage des Auges statuiren, sagt M. SCHULTZE¹⁾: »Vor dem Rückenmarke befindet sich nur ein schwarzer Pigmentfleck, jedoch gelingt es nur ein Auge zu entdecken«. Ebenso LEUCKART und PAGENSTECHE²⁾: »Vor dem Rückenmarksventrikel ein schwarzer, unregelmässiger Pigmentfleck, dicht unter der Hautdecke der linken Seite, das unpaare Auge«.

Zwischen diesen sich entgegengesetzten Angaben über ein doppeltes und einfaches Auge sucht MARCUSEN³⁾ in folgender Weise zu vermitteln: »Beim Durchmustern verschiedener Individuen sieht man, dass einige zwei Augen, andere nur eines haben«.

Der neueste Untersucher W. MÜLLER⁴⁾ schliesst sich an die Beobachtungen von M. SCHULTZE, LEUCKART und PAGENSTECHE²⁾ und in der Deutung des am vorderen Ende des Centralnervensystems befindlichen Pigmentflecks als Auge an und spricht sich somit gegen die Annahme von OWSJANNIKOW und STIEDA, dass derselbe eine Anhäufung des gewöhnlichen Rückenmarkpigmentes sei, aus. Er hebt hervor, dass der *Amphioxus* bestimmt das Vermögen besitzt, Lichtindrücke wahrzunehmen, da er in der Gefangenschaft so viel wie

¹⁾ M. SCHULTZE. Beobachtungen junger Exemplare des *Amphioxus*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. III. 1852.

²⁾ LEUCKART und PAGENSTECHE. Untersuchungen über niedere Secchiere. MÜLLER's Archiv. 1858.

³⁾ MARCUSEN. Sur l'anatomie et l'histologie du *Branchiostoma lubricum*. Comptes rendus des séances de l'academie des sciences. Tome LVIII. No. 10. Tome LIX. No. 2.

⁴⁾ W. MÜLLER. Ueber die Stammesentwicklung des Sehorganes der Wirbelthiere. Leipzig, VOGEL. 1875.

möglich das helle Tageslicht vermeidet. Er schildert den Pigmentfleck folgendermassen: »Das vordere, abgerundet frontal stehende Ende des Centralnervensystems besteht durchweg aus geschichtetem, cylindrischen Epithel, dessen Zellen nach aussen an Grösse etwas abnehmen und wie gewöhnlich vorwiegend Spindelform zeigen. Diese Epithelien enthalten in ihrem Protoplasma feine, braune Pigmentkörner, die der Axe des Centralnervensystems entsprechend gelagerten in dickerer Schicht, als die peripherisch liegenden. Die Körnchen sind in dem der Axe entsprechenden Bezirk zum Theil zu grösseren Klümpchen verschmolzen. Sie verhalten sich gegen Säuren und Alkalien indifferent und geben in concentrirten, wässrigen Lösungen der letzteren keinen blauen Farbstoff ab, wie die Pigmentkörner im Rückenmark. Von vorne gesehen, bietet die pigmentirte Partie des Vorderendes eine annähernd kreisrunde Scheibe, deren Dimension bei verschiedenen Individuen nicht unbedeutend verschieden ist, von der Seite gesehen, bilden die pigmentirten Partien einen planconvexen Meniscus mit nach vorne gerichteter Convexität«. MÜLLER macht besonders darauf aufmerksam, dass die Pigmentirung sich in gleicher Weise in einem früheren Entwicklungsstadium am Sehorgan der Salpen wiederfindet.

Es ergibt sich nun aus diesen Angaben, dass die grosse Mehrzahl der Forscher geneigt ist, den pigmentirten Fleck am vorderen Ende des Centralnervensystems als Sehorgan zu deuten, und dass die neuesten Untersuchungen zur Annahme eines einzigen führen. Ich erkenne die Existenz dieser pigmentirten Partie an, allein mir ist es ebenso wenig wie den anderen Forschern gelungen, an derselben einen solchen Bau zu entdecken, wie ihm QUATREFAGES beschrieben, dagegen vermag ich mich im Wesentlichen den Angaben W. MÜLLER's anzuschliessen. Im Uebrigen glaube ich mich in Uebereinstimmung mit OWSJANNIKOW und STIEDA gegen MÜLLER und die übrigen Autoren dahin aussprechen zu müssen, dass die pigmentirten Zellen am vorderen Ende des Centralnervensystems kein Auge darstellen. Dabei gestehe ich allerdings keine Ahnung von der physiologischen Bedeutung dieser constanten Bildung zu haben. Jedenfalls ist das stete Vorkommen von Pigmentmassen an der angegebenen Stelle gegenüber dem Wechsel in dem Auftreten von Pigmentanhäufungen an den übrigen Theilen des Centralnervensystems wunderbar. Bemerken möchte ich dabei noch, dass ich bei manchen Exemplaren den Pigmentfleck des Gehirns nicht einfach gesehen habe, sondern dass ich oftmals in den Zellen der Vorder-

hirnblase ventralwärts eine kleine, selbstständige Pigmentanhäufung bemerkte. Vielleicht erklärt sich so die Angabe hervorragender Forscher, dass zwei Augen existiren, respective die Angabe von MARCUSEN, dass *Amphioxus* bald ein, bald zwei Augen besitzt.

Die Ansicht nun, dass wir es dabei nicht mit einem auf der ersten Stufe der Bildung eines Wirbelthierauges aus der Vorderhirnblase stehen gebliebenen Sehorgan zu thun haben, hat sich bei mir erst nach langem Zaudern und manchem Bedenken befestigt, allein die Thatsachen, die ich anführen werde, stehen mir zur Seite und sprechen in zwingender Weise dafür. Ich bin um so mehr dazu gedrungen, weil es mir, wie ich glaube, gelungen, auch bei unserem europäischen *Amphioxus* Apparate nachzuweisen, die, wenn auch nicht in dem vollkommenen Grade, wie es bei den Thieren aus der Südsee der Fall, wohl im Stande wären, eine Lichtempfindung zu vermitteln, Apparate, welche bereits, wie mir aus den Arbeiten LEUCKART'S und PAGENSTECHEER'S hervorzugehen scheint, die Aufmerksamkeit dieser Forscher, wie auch die von QUATREFAGES erregt haben.

Bei der Durchmusterung der dem Museum Godefroy in Hamburg entnommenen *Amphioxus* aus der Südsee (Vitiinseln) fand ich zu beiden Seiten des vorderen zugespitzten Körperendes (Fig. 1), oberhalb und nach vorn von der mit dem bekannten Tentakelringe versehenen Mundöffnung zwei Pigmentflecke, die bei Betrachtung mit der Loupe sich als in zwei flachen, grubenartigen Vertiefungen belegen herausstellten. Diese Gruben nehmen den Raum zwischen dem die Vorderhirnblase tragenden Chordaende und der Mundöffnung ein und aus deren Auftreten ist es wohl zu erklären, dass man bei Conservirung in Erhärtingsflüssigkeiten das vordere, spitze Kopfende der Thiere entweder nach der einen oder nach der anderen Seite geknickt findet. Einmal aufmerksam auf diese Vertiefungen, fand ich dieselben mehr oder minder ausgeprägt und mehr oder minder ausgedehnt bei sämmtlichen von mir untersuchten Exemplaren, auch bei denen aus dem Mittelmeer, von denen ich einige besonders gut conservirte der Güte des Herrn Dr. STEINER aus Halle verdanke. Zugleich zeigte sich, schon bei der Betrachtung mit blossem Auge, bei einigen von diesen Thieren, in denselben ein pigmentirter Fleck und das Mikroskop zeigte, dass in der Umgebung dieses, der freilich nicht die Grösse desjenigen der Südseeexemplare besass, wenn auch der Bau vollkommen übereinstimmend war, noch einzelne kleinere pigmentirte Stellen, unregelmässig zerstreut vorhanden waren (Fig. 2).

Allein auch bei den übrigen Thieren, bei denen keine Spur von Pigment an der Körperoberfläche zu entdecken, zeigte sich in diesen Vertiefungen, und dieselben mehr oder minder deutlich gegen die Umgebung abgrenzend, etwas Besonderes. Sie erschienen dunkler wie die Umgebung und bei allen pigmentirten und pigmentlosen Thieren fanden sich die später zu beschreibenden, stark lichtbrechenden Körper. Der Gedanke, dass es spezifische Organe, speciell Augen seien, musste sich mir somit von selber aufdrängen, um so mehr, weil es mit Ausnahme von QUATREFAGES keinem Forscher gelungen, an den pigmentirten Stellen des vorderen Endes des Centralnervensystems besondere lichtbrechende Apparate nachzuweisen, und solche mit Nerven- und Centralganglienzellen in Verbindung stehende Körper muss doch ein als Auge functionirendes Organ zeigen.

In der Annahme der specifischen Natur wurde ich noch weiter bestärkt durch Befunde, die KOWALEWSKY¹⁾ bei Embryonen von Amphioxus gemacht. Nicht weit vom vorderen Ende der chorda findet man bei den Thieren eine deutliche, flache Scheibe, welche nach ihm zu einem Sinnesorgan wird. Er erwähnt weiterhin, dass sich dieselbe zu einem Flimmerorgan entwickle, obgleich er an einer vorhergehenden Stelle ausdrücklich hervorhebt, dass das vordere Ende des Embryo in späteren Entwicklungsstadien vollständig die Flimmereilien verliert. Diese Angaben KOWALEWSKY'S lassen mich annehmen, dass dieser ausgezeichnete Forscher bei der Fülle interessanten Details, welches sich ihm darbot, und welches ihn in den Stand setzte, die einzelnen bereits bekannten Organe des Amphioxus in ihrer Entwicklung zu verfolgen, dieses Organ, welches bis dahin bei erwachsenen Thieren nicht beobachtet war, nicht besonders beachtete. Dafür spricht auch der Umstand, dass er nirgends angibt, welches Sinnesorgan er in dieser Scheibe vermuthet. Ebenso wenig schildert er die weiteren Umwandlungen derselben oder das Verschwinden, dagegen findet sich die Scheibe bis zu einem ziemlich späten Entwicklungsstadium in seinen Zeichnungen, wofür die Figuren 31, 32 und 33 seiner Arbeit die besten Belege darbieten. Dieses von KOWALEWSKY gefundene Organ scheint bereits von LEUCKART und PAGENSTECHEER bei jungen Amphioxus gesehen worden zu sein. Ihre Fig. 1 zeigt nämlich an ähnlicher Stelle wie bei KOWALEWSKY unter der chorda und oberhalb des vorderen Theiles der

¹⁾ KOWALEWSKY. Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mémoires de l'academie de St. Pétersbourg. VII. Serie. Tome XI.

Mundöffnung, in der senkrechten Ebene des vorderen Endes des Centralnervensystems einen dunklen, kreisrunden Fleck. Darauf geht auch vielleicht die Beschreibung dieser Autoren, wonach »bisweilen in stark lichtbrechenden Zellen unter der chorda das Material zur Bildung der Knorpelstäbchen gegeben scheint«. Ferner »Ähnliche senkrecht stehende, neben einander gereihte Zellen liegen bei allen Thieren in dem Saume der Mundöffnung zu einem Ringe geschlossen«. Jedenfalls geht aus dieser Zeichnung und aus denen von KOWALEWSKY hervor, dass die Lage dieses Organes oder Zellencomplexes dieselbe ist, wie die der Pigmentflecke, welche ich bei den von mir untersuchten *Amphioxus* der Südsee entdeckte und der dunklen Grubenflecke, welche ich bei den meisten Thieren aus dem Mittelmeere fand. Immer liegen dieselben, wie hervorgehoben, unter und etwas nach vorn von demjenigen Theile der chorda, welcher das Gehirnde des Centralnervensystems trägt und vor und oberhalb der Mundöffnung, und so glaube ich nicht fehlzugreifen, wenn ich die von mir angeführten Stellen der Körperoberfläche, seien sie pigmentirt oder pigmentlos, als dunklere Flecke auftretend, mit den von den genannten Autoren gefundenen Organen in Zusammenhang bringe. Freilich fehlen mir die einzig und allein eine sichere Grundlage darbietenden Beobachtungen der Entwicklung des Organes; allein vielleicht richtet sich die Aufmerksamkeit günstiger situirter Forscher auf diesen, wie mir scheint, höchst interessanten Punct.

Weiterhin erscheint es mir wichtig, dass die dunkleren Flecke in den Kopfgruben des Mittelmeeramphioxus, die bei einigen, wie wir gesehen, Gruppen von Pigmentmassen zeigen, und bei den *Amphioxus* der Südsee einen grossen Pigmentfleck aufweisen, sich nicht über den Bereich der Ausbreitung desjenigen Nerven erstrecken, den QUATREFAGES als vagus zu deuten geneigt ist, während OWSJANNIKOW denselben als facialis in Anspruch nimmt. Es weist das auf ein Abhängigkeitsverhältniss zwischen dem Nerven und den Bestandtheilen der Flecke hin und zeigt, dass wir ihnen eine besondere Function zu vindiciren haben. Auch mit Rücksicht auf diesen Umstand trage ich kein Bedenken, mich dahin auszusprechen, dass wir in den epithelialen Elementen, in denen sich dieser Nerv ausbreitet, das Auge, und in dem Nerven den opticus zu sehen haben. Dasselbe wäre demnach als modificirtes Oberflächenepithel in der denkbar einfachsten Anlage, wie sich dasselbe in den niederen Classen der Wirbellosen nicht gar selten in gleicher Weise findet, vorhanden.

Es erscheint mir dieser Umstand mit Bezug auf den Zusammenhang von Wirbelthieren und Wirbellosen nicht ganz unwichtig. Liefert doch auch die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus, nach den ausgezeichneten Beobachtungen von KOWALEWSKY, dafür ausreichende Belege. Meines Erachtens weist der primitive Zustand des Auges, welches sich direct aus dem Epithel oder dem Ectoderm differenzirt, darauf hin, dass der Stammbaum des Amphioxus weit in der Thierreihe zurückliegt, dass derselbe zu Thieren nahe verwandtschaftliche Beziehungen hat, deren Sehorgane allerdings am Kopfende, in der Nähe des Centralnervensystems, symmetrisch gelagert, doch nichts weiter darstellen, als Umwandlungen epithelialer und an der Körperoberfläche frei vorragender Elemente.

So unzweifelhaft nun meines Erachtens Amphioxus der Wirbelthierklasse angehört, so würde derselbe doch, die Richtigkeit meiner Beobachtungen und Deutungen vorausgesetzt, mit Bezug auf die Bildung des Auges aus der Reihe der übrigen Vertebraten heraustrreten, deren Sehapparate sich ja aus dem Gehirne, somit indirect aus dem Ectoderm entwickeln, und stets unter dem Integumente gelagert sind. Würde dadurch die Kluft zwischen Amphioxus und den Cyclostomen eine ungemein viel weitere, als man nach den bisherigen Beobachtungen anzunehmen Grund hatte, so würde andererseits die ungeheure Kluft, die zwischen der Bildungsweise der Sehorgane der Wirbelthiere und der Wirbellosen besteht, in erheblichem Maasse ausgeglichen und somit den Gegnern des DARWIN'schen Princips eine gewichtige Waffe entwunden, über deren Wichtigkeit die Anhänger derselben meiner Ansicht nach allzuleicht hinweg gegangen sind. Der Amphioxus steht dem Stamme des Wirbelthiertypus näher, als man bisher annehmen konnte, Thieren, deren Augen, wenn sich überhaupt solche differenzirt hatten, wie bei einigen Würmern, am Kopfende befindlich, durch einfache Differenzirung epithelialer Zellen im Bereiche zweier symmetrisch auftretender Nerven sich geltend machten, und die entweder als zusammenhängende, an der Körperoberfläche frei vorragende Zellmassen, als paarige Augenflecke auftraten, oder sich vielleicht auch daneben als paraocelli geltend machten, sich aber immer an den Bereich des Augennerven hielten.

Auf diesen Zustand weisen auch die Südseeamphioxus hin, deren Augen die vollkommensten sind, indem eine nähere Betrachtung lehrt, dass sich ausser den grossen Augenflecken kleinere Nebenflecke (Fig. 1) finden und namentlich ein ausgeprägter, von vorn

nach hinten sich erstreckender, spindelförmiger oberhalb der chorda, etwas oberhalb und vor der am vorderen Ende des Centralnervensystems dorsalwärts gelegenen, sogenannten Riechgrube.

Ich bin nun weit davon entfernt zu leugnen, dass sich auch an anderen Stellen der Körperoberfläche Pigmentanhäufungen finden, ganz abgesehen von der mehr oder minder ausgedehnten Pigmentirung im Centralnervensystem, im Gegentheil, die Beobachtungen von RATHKE, ferner die von STIEDA, welcher hervorhebt, dass das Protoplasma der Epidermiszellen bei einigen Individuen schwärzliches oder bräunliches Pigment enthält, lassen sich vollkommen bestätigen. Somit hätte dem die Beobachtung der beschriebenen Pigmentflecke keine besondere Bedeutung, und wenn ich dieselben als Augenflecke deutete, so würde das auch auf die pigmentirten Zellen an anderen Stellen der Körperoberfläche Anwendung finden müssen. Dazu läge jedoch nur dann ein Zwang vor, wenn man der Ansicht huldigt, dass überhaupt das Vorkommen von Pigment bei denjenigen Thieren, und es handelt sich dabei ja ausser dem *Amphioxus* hauptsächlich um die niederen Classen der Wirbellosen, deren Sinnesorgane sich direct aus den Zellen des Ectoderms differenziren, das Vorhandensein von Augen documentirt. Das ist aber meines Erachtens nicht statthaft und für mich ist die Möglichkeit der Deutung einer pigmentirten Stelle der Körperoberfläche als Auge nur dann gegeben, wenn es gelingt, an den Pigmentzellen oder an zwischengelegenen Zellen besondere mit den Endausläufern eines Nerven in Verbindung stehende Apparate nachzuweisen, die vermöge ihrer Structur und chemischen Zusammensetzung im Stande sind, die Bewegung des Lichtäthers in Nervenbewegung umzusetzen, oder es muss der Nachweis geführt werden, wenn Pigmentzellen ohne Lichtbrechungsapparate, oder diese ohne jene sich finden, dass dieselben an den Stellen vorkommen, wo bei den nächstverwandten Thieren solche mit den Endapparaten des Sehnerven vorhanden sind. Diesen Nachweis glaube ich, wie früher erwähnt, bei *Amphioxus* führen zu können. So sind nur diejenigen Pigmentflecke und Zellenanhäufungen als Auge und Nebenaug zu deuten, welche im Bereiche des von QUATREFAGES als *vagus*, von OWSJANNIKOW als *facialis* gedeuteten Nerven sich fanden, eines Nerven, den auch JOH. MÜLLER, sowie LEUCKART und die übrigen neueren Forscher, wie u. A. KOWALEWSKY, recht wohl kennen. Ob nun die mangelhafte Pigmentirung in den als Auge gedeuteten, dunklen Zellflecken des europäischen *Amphioxus* als ein Rückschritt anzusehen, oder ob im Gegentheil von ihnen aus eine

continuirliche Fortentwicklung der epithelialen Elemente bis zu den pigmentirten Augenflecken, namentlich der tropischen Amphioxus stattfindet, muss dahin gestellt bleiben. Die Verhältnisse, welche die Fortentwicklung, resp. die Rückbildung dieser Sinnesorgane mit sich führen, mögen wohl in der Lebensweise, vor allen Dingen aber in der Beschaffenheit des Bodens und der Intensität des Lichtes begründet sein.

Betrachtet man auch nur oberflächlich die Pigmentflecke des Südseeamphioxus (Fig. 3), so entdeckt man eine sehr zierliche Zusammensetzung, eine Zellenmosaik, die, wenn auch wechselnd in der Form, dennoch, namentlich im Centrum, eine gewisse Regelmässigkeit nicht verkennen lässt. Die Pigmentzellen umgrenzen, namentlich in der Mitte, mehr oder minder regelmässige, polygonale, helle Felder (Fig. 4), die in verschiedenen Abständen von einander gelagert, gegen die Peripherie hin gleichsam sich öffnen und die Form langgestreckter Züge oder unregelmässiger, heller Flächen annehmen, in denen in unregelmässiger Weise Pigmentzellen eingesprengt sind. An der Peripherie selber hört das dichte Zusammenschliessen der Pigmentzellen auf, dieselben werden sparsamer, stehen zerstreut (Fig. 5) und verlieren sich allmählig zwischen den hellen Zellmassen der Epidermis, die, wie QUATREFAGES ganz richtig bemerkt, ziemlich regelmässige, fünf- oder sechseckige Prismen darstellen. Eine vollkommen scharfe Begrenzung des Pigmentflecks ist somit unter dem Mikroskop nicht zu entdecken. Noch weniger ist das bei den Amphioxus aus dem Mittelmeere der Fall, die ebenfalls, wie früher erwähnt, an der angegebenen Stelle des Kopfes (Fig. 2) Pigmentirungen besitzen. Diese sind bald mehr, bald minder ausgedehnt, oftmals einfach, gewöhnlich aber mehrfach vorhanden und in verschiedenen Abständen von einander gelagert. Musivische, regelmässiger Felder finden sich nur im grössten Flecken im Centrum, in den übrigen sind sie von der verschiedensten Form und Grösse und an der Peripherie verschwinden sie dadurch, dass die Pigmentzellen, wie bei den Thieren aus der Südsee, sich unregelmässig zerstreut zwischen den hellen Zellmassen finden.

Hob ich nun so eben hervor, dass die Begrenzung der pigmentirten Stellen eine durchaus wechselnde und unbestimmbare, so gilt dasselbe doch keineswegs für die in den Kopfgruben gelegenen Oberflächenzellen, zwischen denen die Pigmentzellen eingestreut sein können, und die ich mit dem Sehnerven in Zusammenhang bringe. Mag ein grosser zusammenhängender Pigmentfleck vorhanden sein, oder

mehrere gesonderte oder gar keiner, wie bei den meisten Thieren aus dem Mittelmeere, immer ist es möglich, freilich mit grösserer oder geringerer Schärfe, eine Begrenzung dieser Zellmassen gegenüber den übrigen Epidermiszellen nachzuweisen. Die einzelnen sind in ihren protoplasmatischen, körnigen Massen zusammengedrängter und erscheinen somit in toto dunkler, während die anderen, wie auch bereits QUATREFAGES nachgewiesen, durch eine um die centrale, körnige, protoplasmatische Substanz, die den Kern enthält, gelagerte, ausgedehntere, helle, durchsichtige Substanz, in der manehmal nur mit Schwierigkeit die Zellcontouren erkannt werden können, ausgezeichnet sind. Die Zellen bestehen somit aus zwei Substanzen, einer hellen, peripheren und einer dunklen, körnerreichen, centralen. Letztere zeigt immer die charakteristischen Eigenschaften des Protoplasma, während erstere eher den Intercellular- oder Kittsubstanzen ähnelt. Dennoch möchte ich sie für einen integrirenden Bestandteil der Zelle, ein differenziertes Protoplasma halten, eben weil die Zellgrenzen in derselben verlaufen, und ich wäre sehr geneigt, dieselbe als ein Paraplasma im Sinne von KUPFFER¹⁾ anzusehen. Diese Substanz ist in den Zellen des Augenflecks entschieden in den Hintergrund getreten, wenigstens nicht so ausgedehnt als in der Peripherie der Zelle, wenn sie sich auch zwischen das Protoplasma reichlicher erstrecken mag, wie an den übrigen Zellen. Das lässt sich nur an der Hand speciell auf diesen Punct gerichteter Untersuchungen und an frischen Objecten nachweisen.

QUATREFAGES scheint bereits auf die Differenzen der Epidermiszellen aufmerksam geworden zu sein und die Zeichnungen Taf. XII, Fig. 8, 9, 10 erscheinen mir im Wesentlichen entsprechend. Freilich deutet dieser Forscher die helle, periphere Zellsubstanz als Zellmembran. STIEDA behauptet dagegen, dass sämtliche Zellen der Oberfläche gleich seien, nur hier und da zeige sich schwärzliches oder bräunliches Pigment eingelagert. Dagegen tragen die Zellen nach ihm überall eine Cuticularmembran. Im Gegensatz dazu hebt REICHERT²⁾ zwischen den kurzen, cylindrischen Epidermiszellen am Kopf- und Schwanzende andere Zellen hervor, deren Zellmembranen an der freien Endfläche mit einem ziemlich consistenten, sta-

1) KUPFFER. Ueber Differenzirung des Protoplasma an den Zellen thierischer Gewebe. (Vortrag, gehalten im physiologischen Verein zu Kiel, 1875.)

2) REICHERT. Zur Anatomie des *Branchiostoma lubricum*. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1870.

ehelförmigen Fortsatz ausgerüstet sind und deren Verbindung mit Nerven von ihm nicht constatirt werden konnte.

Allen diesen soeben angeführten Ansichten über die Epidermiszellen liegt etwas Richtiges zu Grunde. QUATREFAGES hat, wie wir gesehen, Recht mit Bezug auf das hellere und dunklere Aussehen der Zellen, STIEDA mit der Annahme einer Cuticularmembran und REICHERT mit der Aufstellung zweier Zellformen, von denen eine einen stachelartigen Aufsatz trägt. Die histologischen Verhältnisse sind aber ausserordentlich viel complicirter und STIEDA befindet sich im offenbarsten Unrecht, wenn er alle Zellen, abgesehen von der Pigmentirung, identisch gestaltet sein lässt. Leider habe ich selber wichtige Punkte unaufgeklärt lassen müssen, weil mir kein frisches Material zu Gebote stand, allein ich glaube doch wesentlich weiter gedrungen zu sein, wie meine Vorgänger.

In der dunklen Zellanhäufung der Kopfgruben des Mittelmeeramphioxus, in der bei einigen die durch die Pigmentzellen hervorgerufenen Mosaikfiguren auftreten, lassen sich mindestens zwei Zellformen unterscheiden, die ein Schlaglicht auf die Umwandlung desselben zu dem ausgedehnten, pigmentirten Fleck am vorderen Körperende des Südseeamphioxus liefert. Die einen tragen wie die übrigen Epidermiszellen, wie STIEDA richtig bemerkt, einfache Cuticularsäume, die zuweilen an der freien Oberfläche kleine Erhebungen wie Höcker etc. zeigen, ohne dass ich zu sagen vermag, wie weit auf deren Bildung die Erhärtungsflüssigkeit (absoluter Alkohol) Einfluss gehabt hat. Im Uebrigen besitzen sie keine andere Form, wie die der übrigen Oberflächenzellen. Zwischen ihnen kommen nun aber hellere, durch bald mehr röthlich, bald blau oder meergrün schillernde, sehr stark lichtbrechende, rundliche, manchmal auch etwas eckige Körper, ausgezeichnete Zellen vor. Ihr optisches Verhalten weist bei der Betrachtung von der Fläche und bei verschiedener Einstellung darauf hin, dass wir es mit kegelförmigen Erhebungen des entienlaren Saumes zu thun haben. Bei der geringen Ausdehnung des Fleckes ist es mir leider nicht gelungen, gute Durchschnittsbilder zu gewinnen, und Zerpupfungspräparate gelangen nicht, wegen der ausschliesslichen Anwendung des absoluten Alkohol als Erhärtungsmittel. Uebrigens liess sich die Kegelgestalt der lichtbrechenden Körper auch hier und da an etwas umgelegten Zellen constatiren. Diese Zellen zeigten sich bald dichter, bald weniger dicht zusammengedrängt, ohne dass es möglich gewesen, eine allgemeine Regel für deren Vertheilung anzustellen. Im Centrum des

Fleckes erschienen sie mir zahlreicher. Ausserdem zeigten sich gar nicht selten in ihrer Umgebung bald reichlicher, bald sparsamer eingesprengt, kleine rundliche Elemente, bei denen es mir ganz unklar geblieben ist, ob es Kunstproducte sind, oder ob sie etwa feine, fadenförmige Zellen darstellen. Die Vertheilung macht manchmal den Eindruck von Stäbchen und Zapfen der menschlichen retina, oder besser noch von den specifischen Zellen der Nasenschleimhaut. Die Unregelmässigkeit ihres Auftretens legt aber den Gedanken an Kunstproducte nahe.

Von diesen Zellformen sind, die Umwandlung des dunklen Fleckes der meisten europäischen *Amphioxus* in die oder den Pigmentfleck der Thiere aus dem Mittelmeere oder der Südsee vorausgesetzt, nur die zuerst erwähnten, den übrigen Epidermiszellen in ihrem Aussehen am nächsten stehenden, veränderlich und werden durch Aufnahme von Pigmentmoleculen zu den Pigmentzellen (Fig. 4 *a* und 5), während die anderen im Wesentlichen sich nicht umwandeln. Höchstens möchte bei der Anwesenheit der Pigmentzellen die Zahl der mit einem lichtbrechenden Körper versehenen Zellen eine grössere und die lichtbrechende Kraft der Körper eine bedeutendere sein. Wenn nun, wie es im Centrum des Fleckes der Fall, die Umgrenzung dieser Zellen von Seiten der pigmentirten eine regelmässiger und die hellen Felder nur durch eine oder zwei, höchstens drei Pigmentzellreihen getrennt sind, so liegen sie in ihren Zellecontouren deutlich unterschieden (Fig. 4 *b*) zu 6 oder 8 an der Zahl. Die im Centrum des lichten Feldes gelegene erscheint dabei gewöhnlich etwas grösser und rundlicher, während die anderen regelmässiger polygonal sind.

In der Peripherie pflegen dieselben weniger regelmässig geformt zu sein und die Zellecontouren lassen sich nur selten scharf verfolgen (Fig. 5). Die lichtbrechenden Körper erscheinen dabei nicht conisch, sondern mehr cylinderförmig und dieker, aber kürzer. Zu gleicher Zeit schienen sie mir weniger stark lichtbrechend zu sein, wenigstens sah ich das Farbenspiel niemals so schön auftreten, wie im Centrum.

Was nun das Verhalten der feinen in der cutis verlaufenden und als blasse Axencylinder erscheinenden Endverzweigungen des zweiten Gehirnmerven betrifft, die sich bis dicht unter das Epithel verfolgen lassen, so ist es mir leider nicht gelungen, absolut sichere Aufschlüsse darüber zu bekommen. Ich zweifle aber nicht daran, dass dieselben zu den Zellen in Beziehung stehen, welche die stark

lichtbrechenden Aufsätze, die ich den Stäbchen der höheren Thiere gleich erachte, tragen, um so weniger, weil es nicht gar selten gelingt, die feinsten Nervenverzweigungen bis unter dieselben zu verfolgen. Darüber werden nur Untersuchungen an mit den verschiedensten Reagentien behandelten Thieren, resp. Querschnitte und Zerpufungspräparate Aufschluss geben können. Zieht man dabei nun in Betracht, dass diese lichtbrechenden Zellen bei den europäischen und den Südseecamphioxus im Wesentlichen unverändert bleiben, während die umgebenden Zellen durch Aufnahme oder durch Verlust der Pigmentmolecule als variable erscheinen, nimmt man ferner hinzu, dass der Grundplan eines Auges stark lichtbrechende Körper erfordert, und dass unsere Erfahrungen von den Wirbellosen namentlich, ganz abgesehen von den Wirbelthieren, zeigen, dass die Sehorgane sich an der Körperoberfläche differenzieren und oft aus lichtbrechenden Zellen und lichtabsorbirenden Pigmentzellen, gegen die hin sich Nerven verfolgen lassen, bestehen, so glaube ich nicht fehl zu greifen, wenn ich, selbst bei dem mangelnden Nachweise des Nervenendes an den specifischen Zellen, den ganzen Fleck, wie ausgedehnt auch immer seine Pigmentirung sei, als Auge deute. Die Berechtigung ist wenigstens grösser, als die der übrigen Autoren, welche den Pigmentfleck am Centralnervensystem als Auge deuten, da ihnen der Nachweis lichtbrechender Körper nicht gelungen.

An den kleinen Pigmentflecken im Bereiche des dorsalen Astes des zweiten Gehirnnerven (Fig. 1 *b*) habe ich niemals eine musivische Zeichnung entdecken können. Sie bestehen ausschliesslich aus Pigmentzellen, wie sie dem grossen Augenfleck eigenthümlich. Ob Nervenfasern in dieselben hineintreten und somit auch hier die an der freien Oberfläche dieser Zellen befindliche Cuticularbildung die Bedeutung eines wenn auch unvollkommenen, lichtbrechenden Körpers hat, vermag ich nicht zu sagen, ist mir aber nicht unwahrscheinlich, da dieselben im Bereiche der Nervenaustrittsstellen vorkommen. Sie würden somit als Nebenorgane (*paraocelli*) dienen, und wohl nur unvollkommen zur Vermittlung der Gesichtsempfindung beitragen.

Endlich möchte ich noch auf eigenthümliche Zellen aufmerksam machen, die auch zu der Classe der Sinneszellen gehören und die, wie mir scheint, REICHERT zuerst entdeckt und beschrieben hat, wenn es ihm auch nicht gelungen, den Zusammenhang mit Nerven nachzuweisen. Es sind seine Stachelzellen, die am Kopf- und Schwanzende vorkommen sollen. Das Schwanzende habe ich auf

deren Vorkommen nicht untersucht. Am Kopfe jedoch, namentlich zahlreich in der Umgebung des Augenflecks, finden sich grössere, rundliche, helle Zellen (Fig. 6 *b*), die am basalen Ende im Bereiche des Kernes etwas ausgebaucht erscheinen. Eine von ihnen habe ich in Verbindung mit einem feinen Nervenfaserschnecken gesehen. Die hellen Zellen tragen wie alle anderen einen Cuticularsaum, aus dem sich ein kurzer, starrer, das Licht brechender, spitz auslaufender Stachel erhebt. Umgeben werden diese Zellen von einem Kranze mehr rundlicher, gewöhnlicher Epidermiszellen (Fig. 6 *a*), die dicht aneinander geschlossen liegen. Welche Bedeutung dieselben besitzen, ob dieselben etwa in Uebereinstimmung mit der Form der Acusticuszellen der übrigen Wirbelthiere als Gehörzellen zu deuten, ob sie Tastapparate sind, oder in die Kategorie derjenigen Empfangungsapparate gehören, die LEYDIG¹⁾ als Organe des sechsten Sinnes beschreibt und die namentlich F. E. SCHULZE²⁾ in seinen vortrefflichen Arbeiten weiter analysirt, vermag ich nicht zu sagen. Immerhin scheinen sie mir der Erwähnung werth und näherer Untersuchung bedürftig. Dasselbe gilt auch von den Epithelien der Bauchhöhle, die W. MÜLLER als Nieren deutet und die er in seiner vorzüglichen morphologischen Arbeit behandelt³⁾. Ich habe, und das würde der W. MÜLLER'schen Deutung, der ich mich vollkommen anschliesse, eine weitere Stütze geben, an den fraglichen Zellen Andeutungen einer Streifung und somit eine Zusammensetzung gesehen, wie HEIDENHAIN⁴⁾ sie in der neuesten Zeit an den Nierenepithelien beobachtet, eine Beobachtung, die mir wie KUPFFER von der folgen-schwersten Bedeutung nicht allein für die Strukturverhältnisse der Secretionsepithelien, sondern der Zellen überhaupt, ja sogar der einzelligen oder einfachen Protozoen erscheint.

1) LEYDIG. Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Dresden 1868.

2) F. E. SCHULZE. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 6.

3) I. c.

4) HEIDENHAIN. PFLÜGER's Archiv. 1874.

Breslau, Mitte Mai 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

- Figur 1. Zeichnung nach QUATREFAGES modificirt. Vorderes Ende des Amphioxus. *a.* Grosser Augenfleck. *b.* Kleiner dorsaler. *c.* Centraler. *d.* Dorsaler Ast des zweiten Gehirnnerven oder des opticus.
- Figur 2. Vorderes Körperende eines Amphioxus aus dem Mittelmeer. *a.* Centralnervensystem mit dem Pigment. *b.* Chorda. *cc.* Augenflecke.
- Figur 3. Die Zellmosaik des grossen Augenfleckes eines Amphioxus aus der Südsee.
- Figur 4. Zellmosaik aus dem Centrum des Auges eines Südseeamphioxus. *a.* Pigmentzellen. *b.* Peripherie, *c.* centrale Optienzelle mit den lichtbrechenden Körpern.
- Figur 5. Pigment- und Optienzellen mit lichtbrechenden Körpern aus der Peripherie des Augenfleckes eines Südseeamphioxus.
- Figur 6. Epidermiszellen des vordersten Endes eines Amphioxus. *a.* Peripherie Zellen. *b.* Grosse centrale Sinneszelle mit dem Stachel *c* von der Fläche gesehen.

Die Zeichnungen verdanke ich der Güte des Herrn Dr. GABRIEL.

Fig. 1.



a

Fig. 2.

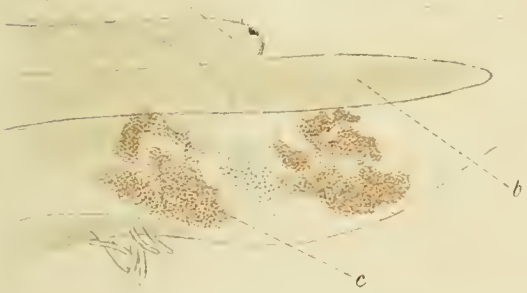


Fig. 6.



Fig. 4.

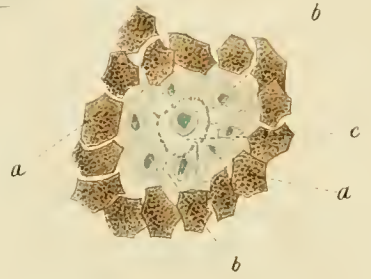


Fig. 5.

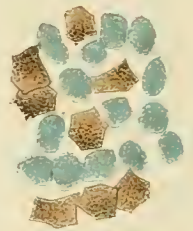
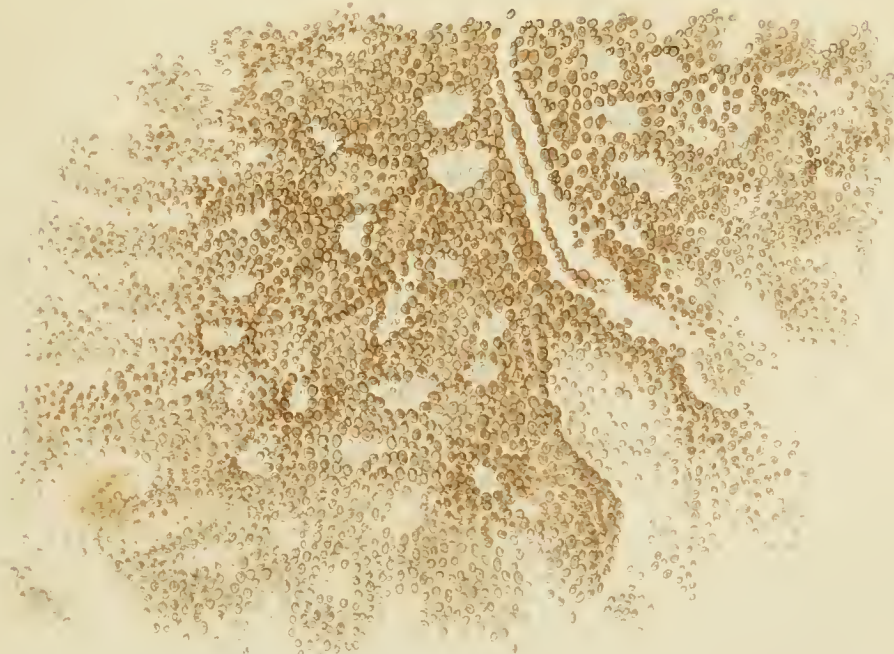


Fig. 3.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Hasse Carl

Artikel/Article: [Zur Anatomie des Amphioxus laneolatus. 282-298](#)