

Zur Kenntniss des peripheren Nervensystems der Proboscis bei den Polychäten.

Von

Hans Wallengren,
Lund (Schweden).

Hierzu Tafel VII und VIII.

In jüngster Zeit sind zwar eine Menge Untersuchungen über das periphere Nervensystem und die damit im Zusammenhang stehenden Sinnesorgane unternommen worden, aber nur wenig Aufmerksamkeit hat man diesen Verhältnissen in der Proboscis gewidmet. Man kann allerdings a priori vermuten, daß in diesem Organe, das bei vielen Gattungen mit gut entwickelten Papillen von verschiedener Form und Größe versehen ist, und welches einleuchtend einige wichtige Funktionen bei dem Ergreifen und bei der Untersuchung der Nahrung zu erfüllen hat und außerdem wahrscheinlich auch als Verteidigungswaffe dient, ein hoch entwickeltes peripheres Nervensystem mit Sinneszellen zu finden ist.

Schon von früheren Autoren werden in der Proboscis einzelner Polychäten Bildungen erwähnt, welche als Sinnesorgane gedeutet worden sind. So z. B. giebt CLAPARÈDE¹⁾ an, daß bei *Nephtys scolopendroides* die breiten, größeren Papillen, die um die Mündung der Proboscis sitzen, an ihrer Basis und bis gegen ihre Mitte mit langen, feinen Borsten versehen sind. Der Nerv im Innern der Papille zerfasert sich pinselförmig, und diese feinen Nervenfasern gehen nach außen unmittelbar unter die dünne Cuticula und stehen, wie dieser Autor glaubt, in Ver-

1) Les Annélides chaetopodes du Golfe de Naples. Mémoires de la Soc. de Phys. et d'Histoire natur. de Genève, T. XIX, 1868, p. 487.

bindung mit den Borsten. Zwischen diesen Nervenfasern hat CLAPARÈDE auch ovale Kerne gesehen.

Von Halla und Lumbriconereis erwähnt SPENGL¹⁾ in den Mundwülsten becherförmige Organe, welche als Schmeckorgane gedeutet werden, und EISIG²⁾ beschreibt ähnliche von den Capitelliden, wo sie in der Proboscis, am Kopfe und diffus verbreitet an den übrigen Körpersegmenten vorhanden sind.

In letzter Zeit hat E. JOURDAN³⁾ die Innervation der Proboscis bei *Glycera* beschrieben und berücksichtigt hierbei auch den Bau der Papillen. In diesen unterscheidet er zwei Arten Zellen, teils solche, welche die Papillen bilden, also indifferente Epithelzellen, zwischen welchen jedoch keine deutliche Grenze zu sehen ist, und teils Sinneszellen. Diese letzteren, nur 3 oder 4 an der Zahl, sind spindelförmig mit einem ovalen Kerne und liegen in der Mitte der Papille, ihre ganze Länge durchsetzend, und stehen nach außen mit einer porenförmigen Oeffnung in der Spitze der Papille in Verbindung. Unten sind sie fadenförmig ausgezogen und verbinden sich wahrscheinlich mit den Nervenfasern.

Mit modernen Methoden hat RETZIUS⁴⁾ das periphere Nervensystem verschiedener Polychäten untersucht, besonders bei *Nereis diversicolor*, und gezeigt, daß bei ihnen spindelförmige Sinneszellen über der ganzen Körperfläche in oder unter dem Epithel vorhanden sind. Auch von der Mundhöhle und dem Pharynx erwähnt er solche Zellen.

CH. GRAVIER⁵⁾ hat ferner in einer Untersuchung über die Innervation der Proboscis bei den Glyceriden einige Bildungen beschrieben, welche er als Augen gedeutet hat. An gewissen Stellen ist das Epithel verdickt, einen nach unten stark hervortretenden Körper bildend, welcher nach außen mit einer kleinen

1) *Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel*, Bd. III, Leipzig 1882, S. 22.

2) *In Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monographie XVI.*

3) *L'innervation de la trompe des Glycères: Compt. Rend. des Séanc. de l'Acad. d. Sc., Paris*, T. CXII, 1891, p. 883.

4) *Das sensible Nervensystem der Polychäten. Biol. Untersuch., N. F. Bd. IV*, 1892, S. 1—10. — *Zur Kenntnis des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Biol. Untersuch., N. F. Bd. VII*, S. 1—81, T. 2, 3.

5) *Sur le système proboscidiien des Glycériens. Compt. Rend. des Séanc. de l'Acad. d. Sc., Paris*, T. CXXXVI, 1898, p. 1819.

Einsenkung versehen ist. Die Zellen dieses Körpers, besonders die central gelegenen, sind viel höher, flaschenähnlicher als die umliegenden Epithelzellen und von einem klaren, mehr durchscheinenden Aussehen. Der Kern liegt im unteren Teile der Zellen, der mehr oder weniger pigmentiert ist. Dieses Organ liegt auf einem reichen Nervenpolster und kann bezüglich seines Baues mit den Augen gewisser Anneliden verglichen werden.

In einer Abhandlung über das centrale und periphere Nervensystem bei 2 Maldaniden, *Axiothea torquata* und *Clymene producta*, hat neuerdings M. LEWIS¹⁾ auch dermale Sinnesorgane beschrieben. Sie sind auf gewissen Teilen des Körpers in Gruppen oder Zonen vereinigt und außerdem auch diffus über der ganzen Körperfläche verbreitet. Auch in den longitudinalen Rippen der Proboscis finden sie sich zahlreich. Wie einige frühere Autoren hat auch sie beobachtet, daß die Cuticula gerade über diesen Organen verdünnt ist und von einer Anzahl von 9 oder 10 feinen Poren durchbrochen ist. Die Sinneszellen, ca. 12, sind von dem spindelförmigen, bipolären Typus, ähnlich denjenigen, welche RETZIUS von *Nereis* beschrieben hat. Sie senden ihre peripheren Ausläufer durch die Poren der Cuticula hindurch und treten als feine Härchen nach außen hervor. Nach innen gehen die Zellen mit ihren proximalen Ausläufern in Nervenfasern über, welche nach dem nervösen Centralorgan ziehen.

Während eines Aufenthaltes in der Zoologischen Station bei Kristineberg in Bohuslän unternahm ich schon im Sommer 1897 eine Untersuchung über die Innervation der Proboscis bei einigen Polychäten unter Anwendung der EHRlich'schen Methylenmethode und fand gleich, daß die dortigen Sinneszellen mit ihren nervösen Ausläufern sich sehr schön färbten. In Erwartung, daß eine günstige Gelegenheit, diese Untersuchungen weiter durchzuführen und zu erweitern, sich später darbieten würde, haben sie so 4 Jahre lang gelegen, aber da nun immer andere Arbeiten meine Zeit in Anspruch nehmen, fühle ich mich veranlaßt, sie so zu publizieren, wie ich sie zu jener Zeit gemacht habe.

Ein ziemlich reichhaltiges Untersuchungsmaterial stand mir zu Gebote. Ich erwählte indessen als besonders geeignete Objekte *Phyllodoce maculata* L., verschiedene *Nephtys*-Arten,

1) Studies on the central and peripheral nervous system of two polychaetous Annelids. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Sc. (Boston), Vol. XXXIII, p. 226—268.

Glycera capitata ÖRST., *alba* RATHKE und *Goëssii* MGRN. und *Goniada maculata* ÖRST. Von einer 0,1-proz. Methylenlösung wurden ca. 5 ccm subcutan injiziert, wonach ich den Wurm ca. 5 Minuten liegen ließ. Die Proboscis wurde dann auf einem Objektträger auspräpariert und während 10—15 Minuten in einen Eisschrank mit einer Temperatur von ca. + 4° C gestellt. Die Nervelemente waren dann im allgemeinen sehr schön gefärbt. Die Präparate wurden teils frisch, teils nach Fixierung mit Ammoniumpikrinat nach DOGIEL oder nach Behandlung mit Ammoniummolubdat nach BETHE untersucht.

Bei den oben erwähnten Polychäten ist die Proboscis mit einer großen Menge oft nahe bei einander sitzender Papillen versehen, welche immer eine verschiedene Form bei den verschiedenen Gattungen und auch bei einigen Arten derselben Gattung darbieten.

Phyllodoce maculata hat die Papillen der Proboscis in 12 deutlichen Längsreihen geordnet, welche in 2 Gruppen liegen, 6 auf jeder Seite der Proboscis, voneinander durch eine ziemlich breite papillenfremie mediodorsale und -ventrale Zone gesondert. Die Papillen sind bei dieser Gattung von einer breit gerundeten, plattenähnlichen Form.

In diesen Papillen finden sich sehr zahlreich radiär geordnete, spindelförmige, bipolare Sinneszellen von demjenigen Typus, welchen RETZIUS von *Nereis* beschrieben hat (Fig. 1). Sie liegen gewöhnlich subepithelial und strecken ihre peripheren Ausläufer, welche, wie es mir schien, feiner als diejenigen bei *Nereis* sind, zwischen die Epithelzellen hinauf in und wahrscheinlich auch durch die Körpercuticula. Im allgemeinen findet man, daß sie in ihrer Spitze mehr oder minder keulenförmig verdickt sind. Die proximalen Ausläufer der sämtlichen Zellen laufen nach unten zusammen, eine breite Nervenfasern bildend, welche in die Wand der Proboscis hineingeht, um sich hier mit einem unter der Papillensreihe liegenden größeren Nervenstamme zu vereinigen. Unmittelbar vor der Vereinigungsstelle dieser beiden Nerven sind die von den einzelnen Papillen kommenden Faserbündel gewöhnlich mehr oder minder angeschwollen oder aufgelockert. Es ist mir indessen nicht gelungen, in dieser Anschwellung die einzelnen Nervenfasern zu verfolgen, jedoch finde ich es wahrscheinlich, daß sie sich hier wie bei *Glycera* verzweigen, und daß diese Erweiterung dadurch entstanden ist. Bei *Phyllodoce* waren indessen immer so viele Sinneszellen mit ihren proximalen Aus-

läufern gefärbt, und die feinen Nervenfasern liegen miteinander so verschlungen, daß es unmöglich zu entscheiden war, wie sie sich hier verhalten.

Außer den peripheren Ausläufern der bipolären Sinneszellen findet man oft auch andere feine Fasern, die, von der Basis der Papillen kommend, in denselben hinaufsteigen (Fig. 1 *n* und Fig. 2). Diese Nervenfasern sind indessen gewöhnlich verzweigt, oft sogar ziemlich reich, und ihre feinen Aestchen dringen zwischen den Epithelzellen hindurch. Ob diese aus sensorischen Ganglienzellen herrühren, welche in dem Centralorgane liegen, oder nur Ausläufer von peripheren, aber tiefer in der Probosciswand liegenden bipolären Sinneszellen sind, habe ich nicht vollkommen entscheiden können. Indessen sieht man oft zwischen den Fasern in den unter den Papillenreihen liegenden Nerven einige bipolare Zellen (Fig. 1 *n. S*), und es scheint mir am wahrscheinlichsten, daß die erwähnten feinen Fasern aus diesen herrühren.

An der Mündung der Proboscis stehen die von den Papillenreihen kommenden Nerven durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung miteinander und verschwinden zuletzt in den dort gelegenen, viel verzweigten subcutanen Nervenbündeln. Hier finden sich auch in den polsterförmigen Erhöhungen zahlreiche bipolare Sinneszellen und außerdem auch freie Nervenendigungen (Fig. 1 *M. P*).

Sehr oft färben sich auch einige kürzere und breitere Zellen stark blau, welche unmittelbar unter der Cuticula des Körpers liegen (Fig. 1 und 3). Nach außen sind sie gewöhnlich etwas erweitert, in ihrem inneren Ende aber zugespitzt und laufen in 2 feine Fäden aus. Der Nucleus ist rund. Diese Zellen sind ohne Zweifel indifferente Epithelzellen, und sie stimmen auch in ihrer Form ziemlich genau mit den Epithelzellen bei *Axiothea torquata* überein, wie LEWIS diese beschrieben und abgebildet hat. Diejenigen, welche RETZIUS von *Nereis* beschrieben hat, scheinen schmaler zu sein und haben breitere, aber kürzere basale Ausläufer. Bemerkenswert scheint mir jedoch, daß die Ausläufer dieser Zellen bei *Phyllodoce* so lang sind und tief gegen das Centrum der Papillen gehen und sich mit den dortigen Nervenfasern vermischen.

Mit den oben erwähnten Verhältnissen stimmt die Anordnung der Sinneszellen bei *Nephtys* am nächsten überein. Bei dieser Gattung aber haben indessen, wie bekannt, die Papillen, die auch in Längsreihen geordnet sind, eine abweichende Form, indem sie konisch, gegen die Spitze stark ausgezogen sind. Diejenigen,

welche um die Mündung der Proboscis sitzen, sind groß und haben 2 Spitzen, die eine, gerade bei der Kante der Mündung gelegen, mehr abgestumpft, die andere dagegen spitz ausgezogen. Die übrigen Papillen, welche auf der ausgestülpten Proboscis hinter den vorigen sitzen, werden immer kleiner und die letzten ganz klein.

Die Sinneszellen in diesen sämtlichen Papillen sind alle ganz schmal und langgestreckt und haben verhältnismäßig längere periphere Ausläufer als dieselben Zellen bei der vorigen Gattung (Fig. 4). Sie liegen indessen auch hier radiär angeordnet und, wie RETZIUS von *Nereis* erwähnt hat, teils subepithelial und teils auch zwischen den Epithelzellen. Ihre peripheren Ausläufer gehen entweder rechtwinklig gegen die Cuticula hinauf und durchsetzen sie so, oder auch, wie man es oft sehen kann, treffen sie die Cuticula unter einem spitzigeren Winkel. In diesem letzten Falle biegen sie sich an der Basis der Cuticula ein wenig um, so daß sie dieselbe rechtwinklig durchsetzen. Eine ähnliche Biegung der Spitze der Ausläufer hat auch RETZIUS von *Nereis* abgebildet (Pl. 1, Fig. 2 und 4). Die meisten Sinneszellen in den Papillen sind von derselben Größe, indessen sieht man jedoch in der Basis der größeren an der Proboscismündung sitzenden Papillen immer einige Zellen, die erheblich größer sind als die übrigen und sehr lange periphere Ausläufer haben, welche, die ganzen Papillen durchsetzend, bis in die Spitze derselben geben (Fig. 4 *g. S.*)

Die peripheren Ausläufer scheinen, wie bei der vorigen Gattung, in ihrer Spitze, welche die Cuticula durchsetzt, mehr oder minder verdichtet oder trichterförmig erweitert zu sein (Fig. 5a). Bisweilen habe ich indessen beobachtet, daß sie, bevor sie in die Cuticula hineindringen, sich in 2 Zweige teilen (Fig. 5b). Eine ähnliche Verzweigung hat auch RETZIUS von den Fühlern bei *Lepidonotus* erwähnt, und man kann übrigens in einigen seiner Abbildungen von Sinneszellen bei *Nereis* auch eine solche sehen.

Die proximalen Ausläufer gehen central nach der Mitte der Papille und laufen zu einem kleinen Nerven zusammen, welcher sich mit dem unter den Papillenreihen entlang gehenden Nerven vereinigt (Fig. 4). Hier habe ich jedoch niemals eine solche Erweiterung in den von den einzelnen Papillen kommenden Nervenfaserbündeln wie bei *Phyllodoce* gesehen, und es scheint, als ob die Ausläufer der Sinneszellen vollkommen ungeteilt nach unten gehen. Wenigstens habe ich niemals eine Verzweigung ge-

sehen, auch nicht bei denjenigen Fasern, welche ich ziemlich weit verfolgen konnte. Wie bei *Phyllodoce* verästeln sich auch hier die Nerven, welche von dem papillenträgenden Teile der Proboscis kommen, an ihrer Mündung und verlieren sich unter den zahlreichen subcutanen Nervenbündeln.

Wir finden also, daß bei diesen beiden Gattungen in den Papillen zahlreiche einzeln liegende Sinneszellen, wie in der Haut und den appendikulären Körperanhängen bei *Nereis*, vorhanden sind. Ob auch andere multicelluläre Sinnesorgane vorkommen, welche zu den sog. becherförmigen Organen gerechnet werden können, darf ich zwar nicht ohne weiteres verneinen. Es liegt nämlich nicht ganz außerhalb des Bereiches der Möglichkeit, daß sie sich nicht gefärbt haben und darum nicht zum Vorschein gekommen sind, aber es scheint mir jedoch sehr unwahrscheinlich. Was ich indessen mit voller Sicherheit behaupten kann, ist, daß diese hier erwähnten Zellen nicht Teile von solchen multicellulären Organen sind, sondern wirklich einzeln liegende Sinneszellen, in voller Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, welche von RETZIUS bei *Nereis* in der Körperhaut beobachtet sind. LEWIS scheint nämlich zu der Annahme zu neigen, daß diese Sinneszellen bei *Nereis* einzelne gefärbte Zellen aus solchen multicellulären Organen sein könnten, welche er von *Axiothea* und *Clymene* beschrieben hat.

Die Gattung *Glycera* hat auf der Proboscis eine sehr große Anzahl oft ganz dicht bei einander sitzender, kleiner Papillen von einer schmäleren und ausgezogenen Form. Zwischen diesen finden sich indessen einzelne, ziemlich weit voneinander gelegene breitere und gegen die Spitze mehr abgerundete Papillen (Fig. 6). Bei *Gl. alba* sind die ersterwähnten an ihrer Spitze sehr charakteristisch ausgebildet, indem sie mit einer starken, chitinierten Scheibe versehen sind, welche am Rande etwas leistenförmig verdickt und umgebogen ist (Fig. 7). Diese Scheibe ist schräg gestellt dadurch, daß sie an der einen Seite der Papille etwas mehr nach unten gegen die Basis der Papille befestigt und an der entgegengesetzten in zwei abgerundete Partien ausgezogen ist, zwischen welchen die Spitze der Papille sich oft ganz beträchtlich erhebt. Hierdurch erhalten die Papillen auch das Aussehen, als wären sie in ihrer Spitze schräg abgeschnitten (MALMGREN, ARWIDSSON u. a.).

In diesen schmalen Papillen finden sich bei den *Glycera*-Arten, wie bei den oben erwähnten Polychäten Sinneszellen, aber

sie sind doch hier nicht radiär geordnet, sondern in der Mitte jeder Papille zu einem kleinen, geschmackknospenähnlichen Körper gesammelt, welcher näher der Basis liegt, und strecken ihre peripheren Ausläufer in die Spitze der Papille hinauf, wo sie in die verdünnte Cuticula hineingehen und auch dieselbe durchsetzen (Fig. 6 und 7). Bei *Gl. capitata* und *Goëssii* habe ich in jeder Papille 2—3 solche Zellen beobachtet. Sie liegen gewöhnlich auf etwas verschiedener Höhe, so daß die eine oberhalb der beiden anderen gelegen ist (Fig. 6). Bei *Gl. alba* habe ich durch Methylenbehandlung nur 2 Zellen gefärbt erhalten (Fig. 7), aber ohne Zweifel sind hier, wie bei den anderen Arten, doch noch mehrere vorhanden. Auf den Schnittpräparaten mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt habe ich nämlich mehrere Kerne in derselben Höhe wie diese Zellen gefunden.

In ihrem peripheren Ende sind die bisweilen ziemlich breiten Ausläufer dieser Zellen wie bei den vorigen Polychäten angeschwollen. Oft sieht es in Methylenpräparaten aus, als ob sie unmittelbar unter der Cuticula miteinander zu einer schwach gefärbten trichterförmigen Bildung verschmolzen wären, in welcher einige stabförmige Körper zu sehen sind (Fig. 6), ein Verhältnis, das ich unten näher erwähnen werde.

Die proximalen Ausläufer ziehen nach unten, teilen sich T-förmig ein wenig, bisweilen ziemlich weit unter der Basis der Papillen und gehen in einen reich entwickelten subcutanen Nervenplexus über (Fig. 6). Die größeren Faserbündel dieses Plexus sind cirkulär in der Wand der Proboscis geordnet. Nach dieser T-förmigen Verzweigung scheinen die Ausläufer sich nicht weiter zu teilen, sondern gehen in das Centralorgan ein. Ich habe nämlich einzelne Fasern ziemlich weit verfolgen können, ohne eine Verzweigung zu sehen. Es sind also ohne Zweifel nicht Zweige von diesen Ausläufern, welche die verschiedenen Faserbündel vereinigen, sondern die Fasern selbst, die von den einen zu den anderen Bündeln hinübergehen.

RETZIUS hat in der Mundhöhle und in dem Schlunde bei *Nereis* auch eine Teilung der proximalen Ausläufer beobachtet, aber von der übrigen Körperhaut werden sie als ungeteilt beschrieben, und erst bei ihrem Eintritte in das Centralorgan findet eine T-förmige Verzweigung statt. Von den Maldaniden erwähnt LEWIS, daß die proximalen Ausläufer, die von ihr als unverzweigt angesehen werden, nahe der Basis der Epidermiszellen sich in einem scharfen Winkel nach der einen Seite biegen.

Die Fig. 42, Pl. 6, wird diese Thatsache zeigen. Ich bin jedoch infolge dieser Zeichnungen geneigt anzunehmen, daß die Ausläufer auch bei diesen Gattungen T-förmig geteilt sind, und daß wahrscheinlich LEWIS nur den einen Zweig gefärbt bekommen hat.

Auf Methylenpräparaten habe ich oft in den breiten Papillen außer den central gelegenen Sinneszellen auch 1 oder 2 andere periphere, größere Zellen schön gefärbt gesehen (Fig. 6 *b.P* und Fig. 8). Diese weichen indessen sowohl hinsichtlich ihrer Form wie ihres Verhaltens im übrigen von den vorigen ab und sind ohne Zweifel als Stütz- oder Deckzellen anzusehen. In der Mitte stark verdickt, verzüngen sie sich gegen ihre beiden Enden, jedoch weniger nach außen als nach innen. In ihrem peripheren Teile sind sie ein wenig ausgebreitet und einwärts um die peripheren Ausläufer der Sinneszellen gebogen, einen vollständigen Mantel um diese bildend (Fig. 8). Der nach innen gehende Teil dieser Zellen ist dagegen, wie schon erwähnt, ziemlich stark verdünnt und wird dadurch denen der Sinneszellen ähnlich, aber an oder ein wenig unter der Basis der Papillen werden sie wieder breiter, und von einer protoplasmatischen Erweiterung gehen einige, gewöhnlich nur 2, längere oder kürzere Ausläufer aus. Bisweilen habe ich indessen diese Ausläufer ziemlich weit verfolgen können. Sie gehen auch cirkulär in der Wand der Proboscis zusammen mit den Nervenfasern und verschwinden zuletzt unter ihnen.

Goniada maculata hat die Proboscis mit zahlreichen, ganz dicht bei einander gelegenen kurzen Papillen besetzt, welche in ihrem freien Ende etwas schräg abgeschnitten sind und da mit einer breit-herzförmigen, chitinösen Scheibe bekleidet sind. Von dem unteren Rande dieser Scheibe geht eine Einsenkung gegen die Mitte hin. Hier ist die Cuticula sehr verdünnt und central mit einigen porenförmigen Oeffnungen versehen. In der Mitte der Papillen oder vielmehr ein wenig unter denselben liegt eine Gruppe von 4—5 oder vielleicht mehreren, breit-spindelförmigen, bipolaren Zellen mit ihrem Körper auf etwas verschiedener Höhe, aber doch zu einer geschmacksknospenähnlichen Bildung vereinigt (Fig. 9). Oft sieht man oberhalb dieser Gruppe 1 oder 2 Zellen, welche etwas höher hinaufgerückt sind. Die peripheren Ausläufer dieser sämtlichen Zellen laufen central in den Papillen, nach oben konvergierend, und treten in die porenförmigen Oeffnungen an der Mitte der chitinösen Scheibe hinein. Wenn man eine Papille von oben betrachtet, sieht man auch eine Anzahl stark blau gefärbter

Pünktchen in den nahe aneinander liegenden kleinen Löchern dieser Chitinscheibe. Es sind die etwas erweiterten Enden der peripheren Ausläufer (Fig. 10).

Die proximalen Ausläufer gehen nach innen wie bei den vorigen Polychäten in einen reichen Nervenfaserverplexus über. Ob diese Ausläufer hier wie bei *Glycera* T-förmig geteilt sind, habe ich nicht beobachten können.

An den Kiefern bei dieser Gattung wie bei den schon erwähnten finden sich in den dortigen polsterförmigen Erhöhungen sehr zahlreiche einzelne Sinneszellen, und von dem reich entwickelten subcutanen Nervenplexus steigen auch Fasern hinauf und enden frei zwischen den Epithelzellen unter oder in der Cuticula (Fig. 11).

Um den Bau dieser Sinneszellen etwas näher kennen zu lernen, habe ich auch eine Menge anderer Methoden versucht. So habe ich, jedoch ohne Erfolg, die Vergoldungsmethode APÁTHY's geprüft. Besser ist es mir indessen mit anderen gelungen. Das Material wurde mit Chromosmiumessigsäure oder mit Sublimat fixiert, in Paraffin eingebettet und geschnitten, danach mit verschiedenen Farbstoffen gefärbt. Bei denjenigen Formen, wo die Sinneszellen einzeln in oder unter der Epidermis liegen, habe ich sie indessen nicht von den Epithel- oder Bindegewebszellen unterscheiden können. Bei *Glycera* und *Goniada* aber, wo sie zu multicellulären Organen gesammelt sind, kann man sie ohne besondere Schwierigkeit in gut gelungenen Präparaten sehen. *Goniada* bietet indessen für solche Untersuchungen kein geeignetes Material dar, weil die betreffenden Zellen verhältnismäßig klein sind und in den geschmacksknospenähnlichen Körpern stark zusammengedrängt liegen. Es ist sehr schwer, die einzelnen Zellen distinkt gefärbt zu erhalten, und unmöglich, die verschiedenen peripheren Ausläufer zu verfolgen. Von *Glycera* dagegen habe ich sehr schöne Präparate bekommen, in welchen die einzelnen Sinneszellen deutlich hervortreten und wo man die Ausläufer in ihrem ganzen Verlaufe durch die Papille verfolgen kann. Am geeignetsten hat sich das in Sublimat fixierte Material gezeigt, und die besten Präparate habe ich durch Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin nach HEIDENHAIN bekommen.

Wie schon E. JOURDAN gezeigt hat, enthalten die Papillen bei *Glycera* außer den oben erwähnten central gelegenen Sinneszellen auch indifferente Epithelzellen, zwischen welchen indessen keine bestimmte Grenze zu sehen ist. Die Kerne dieser Zellen

liegen indessen in den schmalen Papillen nicht gleichförmig längs den Seiten verteilt, sondern sind im allgemeinen an der Basis gelegen, wo sie in einer Anzahl von 4—5 um die proximalen Ausläufer gleich oberhalb ihrer Verzweigungsstelle gesammelt sind (Fig. 12). Der ganze übrige Teil der schmalen Papillen ist von einer körnigen protoplasmatischen Masse gefüllt. Es scheint mir, als ob in diese Papille keine Fasern von dem dermalen Bindegewebe hinaufdringen und daß sie also dadurch entstanden sind, daß einige Epithelzellen in ihrem peripheren Ende auswachsen und nicht durch eine Ausstülpung der Haut in ihrer Gesamtheit. Die Kerne dieser Epithelzellen sind bei *Gl. alba* und *Goëssii* immer oder wenigstens gewöhnlich rund und verschieden groß (Fig. 12), aber bei *Gl. capitata* sieht man außer einigen runden auch im allgemeinen einen größeren, mehr oder minder quer ausgezogenen und oft hantelförmigen Kern, der um die Ausläufer der Sinneszellen halbkreisförmig gebogen ist (Fig. 13).

Die breiten Papillen sind in ihrem Bau von den oben erwähnten etwas verschieden, indem hier die Kerne der indifferenten Zellen in den Seiten der Papillen oft bis dicht an die Spitze hinauf getrennt liegen. Ferner treten auch eine Menge feiner verzweigter Fasern, wahrscheinlich bindegewebiger Natur, von dem dermalen Bindegewebe in das Innere der Papillen ein. Die in diesen Papillen bei vitaler Methylenfärbung schön hervortretenden Stütz- oder Dechzellen habe ich leider nicht in meinen anderen Präparaten sehen können.

Die Oberfläche der sämtlichen Papillen ist von einer Cuticula bekleidet, welche dieselbe Dicke wie die der Proboscis hat. In der Spitze der Papillen aber ist, wie auch LEWIS für die dermalen Sinnesorgane der Maldaniden gezeigt hat, ein rundes Feld vorhanden, wo die Cuticula sehr verdünnt und von einer großen Anzahl feiner Poren durchbrochen ist.

Nach dieser kurzen Darstellung von dem histologischen Bau der Papillen gehe ich zu einer Beschreibung der central gelegenen Sinneszellen über. Diese sind, wie schon erwähnt, oft sehr schön gefärbt und treten durch ihre tief schwarzblaue Farbe gegen das hellere Protoplasma der umgebenden indifferenten Zellen hervor (Fig. 12). Die Kerne der Sinneszellen liegen oberhalb der anderen und sind von einer ovalen Form mit einigen größeren runden Chromatinkörperchen zwischen einer Menge kleiner, schwach gefärbter Körnchen, welche undeutlichere Konturen zeigen. Bei *Gl. capitata* habe ich 4 oder 5 solche Sinneszellen gefunden.

Der Zellkörper ist wie in den Methylenpräparaten spindelförmig und geht in einigen weniger stark gefärbten Präparaten unmittelbar ohne Grenze in die distalen und proximalen Ausläufer über (Fig. 12). Diese treten oft als beträchtlich dicke Fasern hervor. Gewöhnlich aber, besonders wenn die Präparate stark gefärbt sind, scheint es indessen, als ob der proximale Ausläufer sich durch den ganzen Zellkörper fortsetze und direkt in den distalen übergehe (Fig. 14). Der Kern mit ein wenig heller gefärbtem, körnigem Protoplasma liegt an der Seite oder auf dieser tief-schwarzen Faser, ein Verhältnis, das eine interessante Aehnlichkeit mit denjenigen Muskelzellen darbietet, wo ein Teil des Zellkörpers zu einer kontraktilen Faser differenziert ist.

In diesen nervösen Ausläufern habe ich nie in meinen Präparaten eine fibrilläre Struktur gefunden. Sie scheinen vielmehr vollkommen homogen zu sein, aber in dem distalen Ende des peripheren Ausläufers nahe der Spitze der Papille treten einige sehr interessante Verhältnisse auf. Der distale Ausläufer entfasert sich nämlich hier pinselförmig in einer großen Menge sehr feiner Fasern, welche, die kleinen Porenkanälchen in der dünnen Cuticula des runden Endfeldes durchsetzend, hinaustreten (Fig. 12). Am deutlichsten kann man diese Entfaserung in solchen Papillen sehen, wo nur eine Sinneszelle mit ihren Ausläufern gefärbt ist, aber bisweilen habe ich jedoch die pinselförmigen Bildungen verschiedener Zellen an der Spitze der Papille so schön voneinander differenziert bekommen, daß es mir möglich war, diejenigen, welche verschiedenen Ausläufern angehören, zu unterscheiden (Fig. 15). Bei *G. l. alba* ist es indessen mir nicht gelungen, diese Bildungen vollkommen zu sehen, weil die Papillen wahrscheinlich durch Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten sich so gekrümmt hatten, daß sie beim Schneiden von dem Messer immer schräg getroffen wurden. Es scheint mir jedoch keinem Zweifel zu unterliegen, daß auch hier wie bei den beiden anderen Arten dasselbe Verhältnis vorhanden ist.

Betrachtet man diese Papillen der Glyceriden von oben, so kann man gewöhnlich die auf dem runden Endfelde dicht bei einander sitzenden feinen, schwarz gefärbten, cilienähnlichen Fasern sehen (Fig. 16), bisweilen kommen sie indessen gar nicht zum Vorschein, und wenn man eine Menge längsgeschnittener Papillen untersucht, so findet man auch, daß sie bei verschiedenen Papillen verschieden weit und bei einigen sogar gar nicht über

die Cuticula hinausragen. Diese Thatsachen werde ich indessen später etwas näher erörtern.

Schon bei der Beschreibung der Methylenpräparate von den Glyceriden habe ich erwähnt, daß die peripheren Ausläufer unter der Cuticula zu einer trichterförmigen Bildung oft verschmelzen, in welcher man etwas dunkler gefärbte Stäbchen sehen konnte. Es sind offenbar diese oben beschriebenen, pinselförmigen Bildungen, welche sämtlich von dem Farbstoffe imprägniert sind, jedoch mit einzelnen etwas stärker gefärbten Fasern. Ferner ist auch vorher erwähnt worden, daß die peripheren Ausläufer der Sinneszellen bei einer Menge Polychäten in ihrem distalen Ende oft mehr oder minder verdickt oder wie bei *Phyllodoce* und *Nereis* sogar geteilt sind. Leider ist es mir nicht gelungen zu beobachten, wie sie sich bei diesen Würmern in fixierten und gefärbten Präparaten verhalten, es scheint mir jedoch nicht unwahrscheinlich, wenn man diese Verhältnisse bei der Methylenfärbung berücksichtigt, daß sie bei den Polychäten im allgemeinen auch pinselförmig entfasert sind.

Warum die Methylenmethode in diesem Falle nicht oder nur wenig geeignet ist, diejenigen Organisationsverhältnisse zu zeigen, welche bei Sublimatfixierung und Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin so schön und deutlich bei den Glyceriden hervortreten, läßt sich wahrscheinlich aus einigen Thatsachen erklären, welche ich hier in aller Kürze erwähnen werde. RETZIUS hat bezüglich der von den Sinneszellen durch die Cuticula durchtretenden Härchen bei *Nereis* die Vermutung ausgesprochen, daß sie beweglich sind, und bei den Maldaniden hat LEWIS beobachtet, daß sie eingezogen werden können. Wie ich vorher bei den Glyceriden erwähnt habe, sind die feinen, pinselförmigen Bildungen an einigen Papillen ziemlich weit, an anderen dagegen nur wenig oder gar nicht ausgestreckt, ein Verhalten, das, wie es mir scheint, darauf hindeutet, daß sie sich in verschiedenen Kontraktionsstadien befinden. Sind also diese nervösen Härchen wirklich kontraktile, so kann man vielleicht darin die Ursache finden, warum sie bei Methylenfärbung nicht oder selten deutlich hervortreten. Wenn die Sinneszellen und ihre Ausläufer nach und nach die Farbstoffe in sich aufnehmen, kontrahieren sie sich, indem sie allmählich absterben. Hierbei werden die frei hinausragenden Härchen eingezogen, und die Enden der distalen Ausläufer der Sinneszellen werden mehr oder minder verdickt. Wenn man aber z. B. mit

Sublimat fixiert, werden die Zellen schnell getötet und können also sich nicht oder nur wenig zusammenziehen.

Zum Schlusse will ich die Ergebnisse dieser Untersuchung in Kürze zusammenfassen. Bei den oben erwähnten Polychäten sind an der Proboscis die Sinneszellen in den Papillen gelegen. Niemals habe ich nämlich solche in der Wand der Proboscis zwischen ihnen beobachtet. Bei *Nephtys* und *Phyllodoce* sind sie radiär geordnet und noch nicht in multicellulären Organen gesammelt, während bei *Glycera* und *Goniada* solche Sinnesorgane vorhanden sind. Hier bei den beiden letzterwähnten Gattungen kommen nicht einzeln liegende Zellen in der Papille vor. Die Sinneszellen durchsetzen mit ihren peripheren Enden die Cuticula und sind mit Sicherheit bei *Glycera*, vielleicht auch bei den anderen Polychäten pinselförmig entfasert. Wahrscheinlich sind die freien Enden dieser Zellen kontraktile und können eingezogen werden. Die proximalen Ausläufer verhalten sich etwas verschieden bei den verschiedenen Gattungen. Entweder gehen sie gegen das Centralorgan unverzweigt (z. B. *Nephtys*) oder teilen sich unter der Basis der Papillen T-förmig (z. B. *Glycera*). Der subcutane Nervenplexus ist in der Wand der Proboscis sehr reich entwickelt.

Die physiologische Funktion dieser Sinneszellen habe ich indessen nicht näher untersucht. Es scheint mir jedoch aus morphologischen und histologischen Gründen, als ob man annehmen könnte, daß sie Tast- oder Geschmackszellen wären oder wahrscheinlicher sowohl im Dienste des Gefühls- als auch des Geschmackssinnes ständen. Daß indessen diese multicellulären Organe bei den Glyceriden nicht wie diejenigen, welche GRÄVIER beschrieben hat, als Augen angesehen werden können, geht aus ihrem Bau deutlich hervor.

Tafelerklärung.

Tafel VII.

Fig. 1. *Phyllodoce maculata*. Papillen vom vorderen Teile der Proboscis. *n.S* bipolare Sinneszellen, welche zwischen den Nervenfasern unter den Papillenreihen liegen. *n* Nervenfasern, welche von unten in die Papille hinaufsteigt und zwischen den Epithelzellen endet. *M.P* die polsterförmigen Erhöhungen an der Mündung der Proboscis. Intravitale Färbung mit Methylen, Fixierung mit Ammoniummolybdat nach BETHE. Leitz' Pantachrom., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 2. *Phyllodoce maculata*. Eine Proboscispapille. Intravitale Färbung mit Methylen. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 3. *Phyllodoce maculata*. Eine indifferente Epithelzelle aus einer Proboscispapille. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Wasserimmers., Tubusl. 160.

Fig. 4. *Nephtys*. Papillen vom hinteren Teile der Proboscis. *g.S* größere bipolare Sinneszellen. Färbung und Fixierung wie in Fig. 1. Leitz' Obj. 5, Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 5. *Nephtys*. Zwei Sinneszellen aus einer Proboscispapille. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Wasserimmers., Ok. 1, Tubusl. 160.

Fig. 6. *Glycera Goëssii*. Ein Teil der Probosciswand mit ihrem Nervenplexus und einigen Papillen. *b.P* eine breitere, größere Papille. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Pantachrom., Tubusl. 160.

Tafel VIII.

Fig. 7. *Glycera alba*. Eine kleine schmale Papille mit ihren Sinneszellen. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 8. *Glycera alba*. Eine große, breite Papille mit einer Stütz- oder Deckzelle. Intravitale Färbung, Fixierung mit Ammoniumpikrinat nach DOGIEL. Leitz' Pantachrom., Ok. 4, Tubusl. 160.

Fig. 9. *Goniada maculata*. Einige Proboscispapillen mit ihren Sinneszellen. Intravitale Färbung mit Methylen. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 10. *Goniada maculata*. Eine Proboscispapille von oben gesehen. Intravitale Färbung wie in Fig. 9. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 11. *Goniada maculata*. Ein Teil der Probosciswand bei den Kiefern. Färbung wie in Fig. 9. Leitz' Obj. 5, Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 12. *Glycera capitata*. Längsschnitt durch eine schmale Proboscispapille. Fixierung mit Sublimatlösung, Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Leitz' Apochrom., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 13. *Glycera capitata*. Längsschnitt durch den unteren Teil einer schmalen Proboscispapille. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Oelimmers. $\frac{1}{20}$, Komp.-Ok. 6, Tubusl. 160.

Fig. 14. *Glycera capitata*. Eine bipolare Sinneszelle aus einer schmalen, längsgeschnittenen Proboscispapille. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Wasserimmers., Ok. 4, Tubusl. 160.

Fig. 15. *Glycera capitata*. Längsschnitt durch das distale Ende einer schmalen Proboscispapille. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Apochrom., Ok. 6, Tubusl. 160.

Fig. 16. *Glycera capitata*. Das distale Ende einer schmalen Proboscispapille von oben gesehen. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Oelimmers. $\frac{1}{20}$, Komp.-Ok. 6, Tubusl. 160.

Nachtrag.

Nachdem das Manuskript dieser Abhandlung im September 1900 zu der Jenaischen Zeitschrift eingeliefert war, ist eine neue Untersuchung von G. RETZIUS, „Zur Kenntnis des sensiblen und des sensorischen Nervensystems der Würmer“ in seinen Biol. Untersuchungen, Bd. IX, No. 7 erschienen. In dieser schönen Arbeit, welche ich also in meiner Abhandlung nicht berücksichtigen konnte, hat R. bei *Nereis diversicolor* seine früheren Beobachtungen, daß isolierte subepitheliale Sinnesnervenzellen in der Körperhaut vorhanden sind, bestätigt, aber außerdem hat er auch Sinnesnervenzellengruppen gefunden, welche in besonderen Partien des Körpers (in den Antennen, Cirrhen und in dem äußeren Gliede der Palpen) gelegen sind. Diese Gruppen stimmen in der Anordnung der Zellen vollkommen mit den von mir hier oben bei einigen anderen Polychäten in den Papillen der Proboscis beschriebenen multicellulären Sinnesorganen überein. In einer Hinsicht liegen jedoch Abweichungen vor. Bei *Glycera* verzweigen sich, wie erwähnt, von der Basis der Papillen die centralen Ausläufer T-förmig, während sie nach R. bei *Nereis* von diesen Gruppen unverzweigt nach dem centralen Nervensystem gehen, um sich erst da zu teilen. Ferner hat R. keine Zwischen- oder Stützzellen gesehen.

Fig. 1.



Fig. 5.



n.

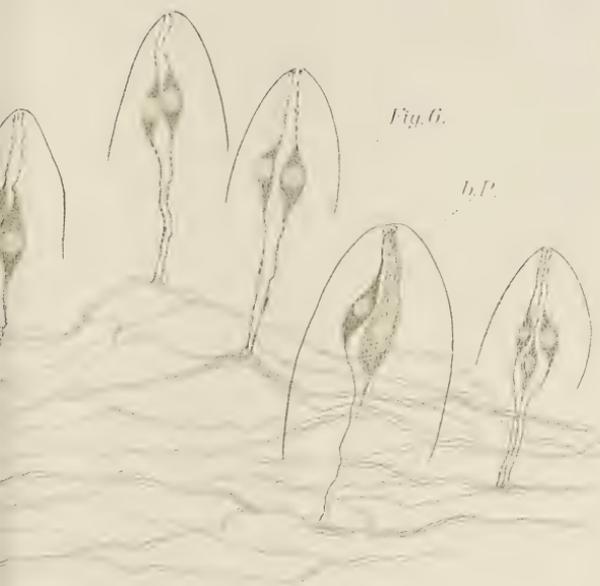


Fig. 6.

b.P.



Fig. 4.



Fig. 2.



Fig. 5.



g.S.

g.S.

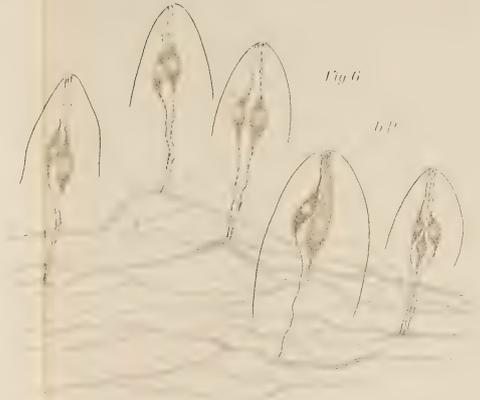


Fig. 10.



Fig. 7.



Fig. 12.

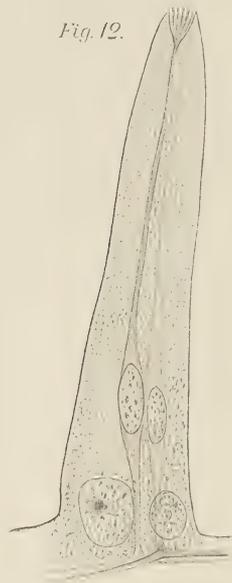


Fig. 13.



Fig. 15.



Fig. 8.



Fig. 14.



Fig. 9.



Fig. 11.





Fig. 10.



Fig. 7.

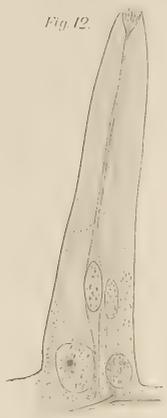


Fig. 12.



Fig. 16.



Fig. 9.

Fig. 15.



Fig. 15.



Fig. 10.



Fig. 8.



Fig. 11.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [NF_29](#)

Autor(en)/Author(s): Wallengren Hans

Artikel/Article: [Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems der Proboscis bei den Polychäten. 165-180](#)