Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden.

Von

Jakob Nänni, Trogen (Kanton Appenzell).

Hierzu Tafel 17 u. 18 und 2 Figuren im Text.

Vorwort.

Bei meinem Aufenthalt an der Zoologischen Station in Neapel im Frühjahr 1909 fielen mir bei der Untersuchung von Plankton einige Tomopteriden in die Hände. Da mein Hauptinteresse jedoch auf pelagische Polychätenlarven gerichtet war, unterließ ich es leider, die ersteren genauer zu untersuchen und beschränkte mich darauf, dieselben zu fixieren, um sie später eventuell als Vergleichsmaterial benützen zu können. Erst im Winter, als ich zufällig ein Exemplar der Neapler Form schnitt, fiel mir die interessante Organisation auf, so daß ich beschloß, dieselbe eingehender zu studieren. Eine Untersuchung von Tomopteris schien mir schon deshalb gerechtfertigt, da z. B. über das Hämocöl noch gar nichts bekannt war.

Herrn Professor Lang möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen sowohl für das Interesse an der Arbeit, als auch für die Ermöglichung des Besuches der Station.

Ebenso zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Professor Hescheler, der mir mit seinen reichen Literaturkenntnissen und praktischen Ratschlägen jederzeit freundlich entgegenkam und nicht wenig zum Gelingen vorliegender Arbeit beitrug. Auch Herrn Peyer möchte ich für die freundliche Ueberlassung eines Exemplars von Tomopteris helgolandica bestens danken.

Technik.

Die von mir konservierten Tiere wurden fast ausschließlich mit Langscher Sublimatlösung fixiert. Daneben kam auch Flemmingsche und Gilson-Lösung in Anwendung. Auch das von Neapel erhaltene Material war stets mit Sublimat fixiert. Da die Tiere bei Behandlung mit letzterem ziemlich durchsichtig blieben,

war ich genötigt, dieselben stets in toto zu färben. Ich benutzte dazu meistens Hämalaun nach Mayer. Sollte die Färbung nachher wieder verschwinden, tingierte ich die Objekte schwach mit Eosin, da sonst das Auffinden der Schnitte in den Paraffinbändern stets mit großer Mühe verbunden war. Als Vormedium benutzte ich nur Cedernholzöl. Die mit Hämalaun gefärbten Schnitte wurden mit Van Giesons Färbemethode differenziert. Material, das mit Flemmingscher Lösung fixiert war, gelang mir nicht, mit den üblichen Hämatoxylin- oder Karminfarbstoffen zu färben, nur mit Safranin und Gentianaviolett erreichte ich brauchbare Färbungen. Daneben kam natürlich auch die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain in Anwendung, die besonders für die Untersuchung der Muskulatur und der Augen unentbehrlich war.

Systematische Stellung der Tomopteriden.

Grube war der erste, der die Tomopteriden als Chätopoden erkannte. Er stellte sie als Gymnocapa den übrigen Chätopoden gegenüber. Auch Apstein (1) schließt sich dieser Ansicht an mit der Begründung, daß die borstenlosen Parapodien, die borstentragenden Fühler, sowie die nicht durch Dissepimente getrennten Körpersegmente genügen, eine solche Trennung zu rechtfertigen.

Das Nervensystem.

Wenn ich das Nervensystem an die Spitze nehme, geschieht es deshalb, weil sich dasselbe bisher der eingehendsten Untersuchung erfreute und ich mich auf eine kurze Zusammenfassung der bekannten Tatsachen beschränken kann. Immerhin hat meine Untersuchung zu Resultaten geführt, die zum Teil über das bisher Bekannte hinausgehen.

Das Gehirn erinnert in seiner Form an diejenige eines Halbmondes, dessen Spitzen nach hinten gerichtet sind und in die beiden Schlundkommissuren übergehen. Es liegt oben und unten, d. h. dorsal und ventral der Epidermis dicht an. Der vordere und dorsale Teil des Gehirns besteht fast ausschließlich aus Ganglienzellen, der hintere und ventrale dagegen setzt sich aus Nervenfasern und Stützsubstanz zusammen.

Das Gehirn gibt vorn zwei Nervenpaare ab. Das erste zieht, der dorsalen Cuticula dicht angelagert, zu den beiden Stirnfühlern. Letztere sind hohl und reichlich mit Ganglienzellen ausgestattet. Der vordere Rand ist mit zahlreichen Wimpern versehen, die auf einem dichten Netz von Nervenfasern stehen. Die

exponierte Stellung der Stirnfühler und die zahlreichen nervösen Elemente scheinen auf ein Tastorgan hinzuweisen.

Das hintere der oben erwähnten Nervenpaare betrachtete man lange als zu den großen Fühlercirren gehörend. Meyer (29) wies indessen nach, daß dieses Nervenpaar die oben am Kopfe befindlichen Wimpergruben innerviert, während die Nerven der großen Fühlercirren ihren Ursprung in der zweiten Anschwellung des Bauchmarkes nehmen sollen. Er deutet deshalb das zweite Fühlercirrenpaar als „über den Mund nach vorn hinaus geschobene Parapodien". Die Ausstülpung, welche die große Borste trägt, entspricht allerdings in ihrem Bau einem Parapodium, auch die Anordnung der Muskulatur hat Aehnlichkeit; daß jedoch die große Fühlercirre mit dem Bauchmark durch einen Nerv in Verbindung stehe, kann ich nicht bestätigen. Der Nerv, der die große Fühlercirre versorgt, nimmt seinen Ursprung nicht im Bauchmark, sondern im Gehirn, und zwar auf der äußeren ventralen Seite, unmittelbar vor der Stelle, wo dasselbe in die beiden Schlundkommissuren übergeht. Auf einigen Querschnitten konnte ich allerdings beobachten, daß der Nerv nach der Gabelung, also am vorderen Teil der Schlundkommissuren, seinen Ursprung nimmt; nie aber fand ich seine Insertionsstelle hinter der Mundöffnung. Auf günstigen Querschnitten (Fig. 4) kann man den ganzen Verlauf dieses Nerven schön verfolgen. Gewöhnlich sind 2—3 Ganglienzellen in demselben eingelagert, die auf der ventralen Seite der Borste, am äußersten Ende der Ausstülpung, beträchtlich an Zahl zunehmen und eine größere Anschwellung bilden. Anderweitige nervöse Elemente, besonders jene von Meyer beschriebene Verbindung mit dem Bauchmark, konnte ich trotz sorgfältiger Durchmusterung meiner Schnittserien nicht nachweisen.

In das Gehirn eingelagert sind die beiden braunen Pigmentbecher der Augen, deren feineren Bau ich in einem besonderen Abschnitt behandeln will.

Das Bauchmark entsteht durch die Vereinigung der beiden Schlundkommissuren und beginnt mit der Subösophagealanschwellung. Es ist, wie alle nervösen Elemente, ganz ektodermal gelegen und wird nur von einer äußerst dünnen, glashellen Cuticula bedeckt. Es besteht aus zwei nebeneinander verlaufenden Fasersträngen, die auf Querschnitten oft stark hervortreten (Fig. 16) und mit feinen Nervenfasern miteinander in Verbindung stehen. Auf beiden Seiten der Faserstränge finden sich Ganglienzellen, die auf der Höhe eines jeden Parapodiums an Zahl etwas zunehmen,

so daß eine deutliche Anschwellung des Bauchmarkes entsteht, aus der links und rechts ein Nerv tritt, der, ganz an der Körperoberfläche verlaufend, in die Muskulatur der Parapodien zieht (Fig. 15). Am Grunde der letzteren bildet er oft eine kleine Anschwellung, die zwei oder drei Ganglienzellen einschließt. Neben diesen ziemlich ansehnlichen Nerven finden sich auf dem ganzen Verlaufe des Bauchmarkes noch zahlreiche kleinere Fasern, die auf beiden Seiten austreten und sich in der Muskulatur des Leibesschlauches verlieren. Auch diese Nerven liegen ganz ektodermal und werden nur von der Cuticula bedeckt.

Aber auch die dorsale Muskulatur scheint mit nervösen Elementen ausgestattet zu sein. Ich sah auf einigen Querschnitten, daß ein Nerv vom Bauchmark aus gegen die laterale Seite zieht, und zwar in der zwischen zwei Parapodien gelegenen Körperpartie. Auf beiden Seiten wird er durch die von Vejdovský (37) beschriebene Alveolärschicht, die übrigens bei Tomopteris Kefersteinii nur an den Parapodien und lateral vorhanden ist, während sie dorsal und ventral vollständig fehlt, unterbrochen und setzt sich dann auf der dorsalen Seite bis zur dorsalen Mittellinie fort. Die Vermutung, daß es sich wirklich um nervöse Elemente handle, wird noch bestärkt durch die Anwesenheit von Zellen, die mit den Ganglienzellen des Bauchmarkes täuschende Aehnlichkeit haben.

Verdauungstraktus.

Wenn wir eine Tomopteris betrachten, so fällt uns als erstes inneres Organ der Verdauungstraktus in die Augen. Schon mit schwacher Vergrößerung können wir zwei deutlich voneinander verschiedene Abschnitte erkennen, nämlich den von der ventralen Mundöffnung bis zum ersten Parapodienpaar sich hinziehenden Pharynx und den darauf folgenden Darm (Fig. 1).

Der Pharynx ist ausstülpbar und zeichnet sich besonders durch seine starke Muskulatur aus (Fig. 2). Diese setzt sich aus verschiedenen Schichten zusammen. Eine äußere Längsmuskelschicht. Sie ist jedoch so dünn, daß ich sie auf Querschnitten nicht zu erkennen vermochte, dagegen sieht man auf Frontal- und Sagittalschnitten, wo der Pharynx schief angeschnitten ist, deutlich einzelne Muskelfasern in seiner Längsrichtung verlaufen. Etwas stärker entwickelt ist die darauf folgende Ringmuskelschicht. Fig. 3 stellt die Wandung des Pharynx auf einem Längsschnitt bei starker Vergrößerung dar. Man sieht die außen liegenden quergeschnittenen Ringmuskeln *(RiM)* zwischen den Insertions-

stellen der Radiärmuskulatur *(RaM)*. Letztere ist die stärkste Muskelschicht und besitzt, wie der Name sagt, radiär angeordnete Muskelbündel.

Jeder dieser Muskeln besteht aus mehreren Muskelfasern, die mit der äußeren Pharynxwand verwachsen sind und gegen die innere Wand des letzteren ziehen. Kurz vor der Insertionsstelle aber spaltet sich jedes Bündel in zwei Hälften. Jeder Ast tritt nun mit der Verzweigung des benachbarten Bündels zusammen und erreicht so gemeinsam die innere Pharynxwand. Da, wo beide Aeste zusammentreten, sieht man zahlreiche dunkle Punkte, deren Bedeutung ich jedoch nicht sicher ermitteln konnte. Vielleicht sind es die von Schwartz (36) beschriebenen inneren Ringmuskelfasern. Zwischen den Radiärmuskelbündeln finden sich zahlreiche Protoplasmabrücken und Plasmareste, in welche Zellkerne eingelagert sind. Im Gegensatz zu den soeben besprochenen Muskelzellen scheinen die Ring- und Längsmuskelfasern keine besonderen Zellkerne zu besitzen. Es finden sich zwar auf der Oberfläche des Pharynx spärliche Kerne vor, sie gehören aber jedenfalls zu der tieferliegenden Radiärmuskelschicht.

Die ganze innere Wand des Pharynx wird von einer Drüse ausgepolstert (Fig. 2 u. 3 *Spdr*). Sie zeigt körnige Struktur und ist jedenfalls eine Speicheldrüse. Auch der vordere äußere Teil des Pharynx trägt Drüsen. Ihr Sekret sammelt sich ganz vorn am Rüssel in dicht nebeneinander liegenden Blasen. Dasselbe färbt sich mit Hämalaun und Anilinfarbstoffen ganz intensiv und scheint auf Schleim hinzudeuten (Fig. 2 *Schdr*), der, aus der Anordnung der Drüsen zu schließen, jedenfalls beim Verschlucken der Nahrung eine Rolle spielt.

Der Darm beginnt, wie bereits angedeutet, ungefähr beim ersten Parapodiumpaar und zieht gewöhnlich als glatter Schlauch durch den ganzen Körper. Bei jungen Tieren finden sich jedoch häufig Ausbuchtungen desselben in die Parapodien, und zwar so, daß der Darm in das hohle Parapodium, d. h. einen Nebenraum der Leibeshöhle, tritt, dort umbiegt, um in der eigentlichen Rumpfhöhle wieder seine normale Lage einzunehmen. Auch bei geschlechtsreifen Individuen kommen solche Ausbuchtungen des Darmes vor, aber soweit meine Beobachtung reicht, stets nur an den hintersten Segmenten. Vielleicht, daß dieselben eine bloße Vergrößerung der verdauenden Oberfläche bedeuten, oder aber bei der Ernährung der sich bildenden Geschlechtsorgane eine Rolle spielen.

Die Wandung des Darmes besteht aus einem einfachen Zylinderepithel. Die Zellen sind auf Flächenschnitten sechseckig und erinnern in ihrer Anordnung an eine Bienenwabe. Besondere Drüsen, wie sie Schwartz erwähnt, sind keine vorhanden, dagegen sind die Darmepithelzellen selber oft dicht angefüllt mit einem Sekret in Form von ölartigen kleinen Kügelchen. Jede Zelle besitzt sodann einen großen chromatinreichen Kern, der stets in unmittelbarer Nähe der äußeren Wand des Darmes, d. h. gegen die Leibeshöhle, gelegen ist.

Während der Pharynx in einer Scheide steckt, in welcher er aus- und eingestülpt werden kann, ist der Darm in der Leibeshöhle oft durch ein dorsales und ventrales Mesenterium befestigt.

Dieses Mesenterium wurde bis jetzt von einem einzigen Autor, nämlich Chun (7) beobachtet und folgendermaßen beschrieben: „Der Darm hängt in der voluminösen Leibeshöhle vermittelst eines dorsalen und ventralen Mesenteriums. Letzteres repräsentiert keine kontinuierliche Lamelle, sondern zerfasert sich gegen die Wandung.“ Diese Beobachtung bezieht sich auf Tomopteris euchaeta Chun. Bei T. Kefersteinii sind die Reste des Mesenteriums sehr spärlich, dagegen konnte ich diese Verhältnisse bei einem Exemplar von Tomopteris helgolandica sehr schön studieren, da sie dort besonders deutlich sind.

Geradezu schematisch sehen wir dort auf Querschnitten das dorsale Mesenterium schön gefältelt gegen den Darm verlaufen (Fig. 8), dort sich teilend, indem es den Darm links und rechts umgibt und auf der ventralen Seite wieder zusammentreten (Fig. 9), um nach der Bauchwand zu ziehen. Dort tritt es abermals auseinander und zieht an beiden Seiten der Leibeswand, als Peritoneum dieselbe innen begrenzend, nach oben und in die Parapodien. Dort schwillt es auf deren dorsalen Seite zum Gonothel an und zieht dann wiederum als dünne Membran gegen die dorsale Mittellinie, um so zwei voneinander getrennte Cölomhälften zu bilden, die allerdings, da ja die Mesenterien nur stellenweise erhalten sind, auf anderen Schnitten miteinander in Verbindung stehen.

Auch bei Tomopteris Kefersteinii ist der Darm von einem Mesenterium vollständig eingeschlossen, das aber, wie bereits erwähnt, nur selten mit der Leibeswand in Verbindung tritt. Fig. 6 zeigt uns einen Sagittalschnitt mit dem vom Darm abzweigenden Rest des ventralen Mesenteriums.

Die den Darm einschließende Splanchnopleura erscheint auf Querschnitten als dünne Lamelle, an die spärliche, flachgedrückte

Kerne dicht angelagert sind. Bei starker Vergrößerung (Fig. 7 u. 13) können wir auf Querschnitten eine innere fast homogene Schicht und eine der letzteren dicht anliegende punktförmige Substanz unterscheiden. Die erstere erweist sich, wie wir uns auf einem schief angeschnittenen Darmabschnitt überzeugen können (Fig. 12) als Ringmuskelschicht, während wir in den Punkten die quergeschnittenen Längsmuskelfasern vor uns haben.

Die Anzahl der Ringmuskelfasern ist eine bedeutend größere, aber auch diese besitzen ebensowenig wie die Längsmuskelfasern besondere Zellkerne. Das Ganze zeigt die typische Struktur eines Darmfaserblattes.

Bei Betrachtung des engen, zwischen Darmepithel und Darmfaserblatt liegenden Spaltraumes kann man sich der Vermutung nicht erwehren, daß wir hier einen primitiven Darmblutsinus vor uns haben. Diese Vermutung wird noch bestärkt durch die Ueberlegung, daß die aus dem Darme diffundierte Nahrung diesen Hohlraum passieren muß, bevor sie in die übrigen Körperpartien gelangen kann. Vollends zur Gewißheit aber wird dieselbe bei Betrachtung der in Fig. 8 u. 9 dargestellten Schnitte, und zwar deshalb, weil die Mesenterien nicht ganz zusammentreten und so eine Verbindung mit der Leibeswand herstellen, durch welche die Nährlösung der letzteren zugeleitet werden kann.

Die Form des Sinus, wie ich den Hohlraum nun nennen will, ist verschieden. Für gewöhnlich erscheint derselbe als enger Spaltraum (Fig. 5), auf anderen Schnitten aber scheint er oft unterbrochen und macht so den Eindruck eines Lakunensystems (Fig. 7). Das letztere scheint mir indessen ein Kunstprodukt zu sein, hervorgerufen durch eine Kontraktion des Darmfaserblattes bei der Fixierung. Dadurch wurde das Darmepithel in Falten gelegt, wobei die äußeren Falten eng an das Darmfaserblatt zu liegen kamen. Wahrscheinlich ist der Sinus am lebenden Tiere überhaupt größer und erscheint nur infolge dieser Kontraktion der Splanchnopleura als ein so enger Raum. Eine ähnliche Beobachtung machte Salensky bei Terebella, wo der Darmblutsinus nur am lebenden Tiere bemerkbar ist, während derselbe auf Schnitten überhaupt nicht sichtbar sein soll infolge der Kontraktion der Splanchnopleura.

Einen bestimmten Nachweis von Blut kann ich nicht erbringen. Das einzige Exemplar von Tomopteris helgolandica bekam ich als Totalpräparat in Kanadabalsam eingebettet, in welchem es einige Jahre gelegen hat. Das Tier ist mit Flemmingscher Lösung

fixiert worden, so daß eine gute Färbung, nachdem dasselbe in Querschnitte zerlegt worden war, unmöglich war. Nur mit Gentianaviolett bekam ich eine einigermaßen brauchbare Färbung, die aber den Vorteil hatte, daß alle Membranen sich intensiv färbten, so daß sie sich stark vom übrigen Gewebe abhoben. Dadurch wurde der für mich wichtige Verlauf der Mesenterien sehr schön sichtbar.

Der als Blut gedeutete Inhalt erscheint als ziemlich homogenes Gerinnsel, das sich dem Farbstoff gegenüber ungefähr so verhielt, wie die kontraktile Substanz der Muskelzellen.

Bei Tomopteris Kefersteinii sind die entsprechenden Partien bei Färbung mit Eisenhämatoxylin ganz dunkel (Fig. 13). Eigentliche Blutkörperchen scheinen vollständig zu fehlen, ebenso Cölomocyten oder deren Bildungsherde am Peritoneum, mit Ausnahme der in der Leibeshöhle flottierenden Geschlechtsprodukte. Zwar trifft man hie und da im Cölom rundliche Zellen von ca. 20 μ Durchmesser mit zentral gelegenem Kern, die vielleicht als Lymphocyten aufgefaßt werden dürften. Ihr Auftreten ist jedoch ein so spärliches, daß ich keine bestimmte Deutung wage. Schon Greeff (13) beobachtete indessen bei Tomopteris Kefersteinii „eine Strömung kleiner Körper im Innern der Leibeshöhle und deren Nebenräumen“. Er deutet dieselben als Lymph- oder Samenkörperchen.

Besonders interessant ist nun das Verhalten der Mesenterien an der Körperwand, d. h. dort, wo dieselben auseinander treten und als Peritoneum die innere Leibeswand bekleiden. Es ist dort nämlich eine deutliche Anschwellung des Hohlraumes zu konstatieren, der teilweise vom Mesenterium, teilweise aber vom Ektoderm begrenzt wird. In Fig. 10 u. 11 sind zwei Schnitte abgebildet, wo das Mesenterium als solches verschwunden ist, während der von ihm und dem Ektoderm gebildete Hohlraum als abgeschlossenes Gefäß besteht.

Daß das Ektoderm an der Begrenzung beteiligt ist, zeigen die Fig. 9 u. 11 sehr schön, wo das Neurilemm des Bauchmarkes einen Teil der Gefäßwandung bildet. Daß die beiden in Fig. 10 u. 11 rot angelegten Hohlräume aber die Anlage zu einem ventralen resp. dorsalen Gefäß bedeuten, wird niemand bezweifeln.

Anderweitige Gefäße konnte ich keine finden. Es sind solche aber auch kaum anzunehmen. Wären solche vorhanden, so hätten wir es voraussichtlich mit Gefäßschlingen zu tun, welche das ventrale mit dem dorsalen Gefäß verbinden würden. Da jedoch „die prädestinierten Stellen für die Hauptgefäßschlingen die inter-

segmentalen Septen sind" (These 30 der Langschen Hämocöltheorie), letztere aber bei den Tomopteriden vollständig fehlen, scheint mir auch die Anwesenheit von Gefäßschlingen unwahrscheinlich, abgesehen von der äußerst primitiven Ausbildung der Hauptgefäßstämme, die selber noch keine abgeschlossene komplette Gefäße darstellen.

Eine Verbindung des Darmepithels mit der Splanchnopleura, sei es durch ausgespannte Plasmabrücken, wie sie Vejdovský (38 u. 39) beschreibt, oder anderweitige Zellelemente, konnte ich nie beobachten. Ueberhaupt kommen neben den Darmzellen, die ein scharf abgegrenztes, einschichtiges Drüsenepithel bilden (Fig. 15), absolut keine anderen Entodermzellen vor. Auch die Splanchnopleura, deren Bau wir bereits kennen gelernt, läßt keine andere Deutung zu, da auch sie keine Zellelemente aufweist, als die für das Darmfaserblatt charakteristischen Ring- und Längsmuskelfasern. Aus diesen Tatsachen geht wohl deutlich genug hervor, daß hier von einer entodermalen Abstammung des Darmblutsinus im Sinne Vejdovskýs nicht die Rede sein kann, sondern daß derselbe einen deutlichen Spaltraum repräsentiert, begrenzt einerseits vom Darmepithel, andererseits von der Splanchnopleura.

Es entspricht dies vollständig der Langschen Hämocöltheorie, ebenso die Bildung des Bauch- und Rückengefäßes, wenn auch letztere einige Abweichungen zeigt, die vielleicht von theoretischem Interesse sein dürften. Gewöhnlich nimmt man an, daß die ersten Gefäße an jener Stelle entstehen, wo das Darmfaserblatt von beiden Seiten zu einem Mesenterium zusammentritt und gegen die Leibeswand zieht, indem sich dort ein Hohlraum bildet, der sich mehr und mehr vom eigentlichen Sinus abschnürt und so ein für sich abgeschlossenes Gefäß bildet. Es ist nun bei vielen Anneliden dieser Bildungsmodus insofern etwas anders, als jener Hohlraum sich immer mehr vom Darm entfernt. Bei den Tomopteriden scheint nun das Extrem erreicht worden zu sein, indem nicht die dem Darm zugekehrte Oeffnung, sondern die der Leibeswand zugekehrte als Gefäßanlage erhalten bleibt, nachdem das Mesenterium verschwindet.

Ich erwähnte bereits die teilweise ektodermale Begrenzung dieser Bauch- und Rückengefäßanlage, und zwar deshalb, weil mir dieselbe als ein neuer sprechender Beweis für die Auffassung Langs erscheint. Es ist ja ganz natürlich, daß nicht nur das Entoderm imstande ist, mit dem Mesenterium einen Hohlraum zu bilden, sondern auch das Ektoderm, nämlich dann, wenn sich

zwischen Mesenterien und Ektoderm keine anderen Gewebe, besonders Muskulatur, einschieben. Denken wir uns bei der Entwickelung die Somatopleura der linken und rechten Körperhälfte auf der dorsalen und ventralen Mittellinie nicht verwachsen, so kann nur das Ektoderm den Hohlraum zwischen beiden Cölomhälften abschließen.

Dies Verhalten mag im Tierreich selten sein, bei den Tomopteriden aber scheint dies wirklich der Fall zu sein, denn weder in der dorsalen noch in der ventralen Mittellinie kommen irgendwelche Muskelelemente vor, so daß ein anderer Abschluß, als der durch das Ektoderm, überhaupt nicht mehr möglich ist; es sei denn, daß Bindegewebe vorhanden sei, ich konnte jedoch an den betreffenden Stellen nie solches nachweisen. Höchstwahrscheinlich ist diese Anlage der Hauptgefäßstämme eine sekundäre, die prinzipielle Bedeutung des Spaltraumes aber bleibt dadurch natürlich genau dieselbe.

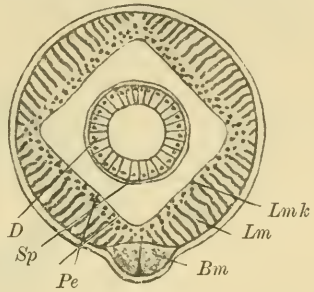
Zur genauen Kenntnis des Hämocöls wäre natürlich eine Untersuchung an lebenden, und zwar an möglichst großen Formen, eine Hauptbedingung, die ich leider nicht erfüllen kann. Ich hoffe aber, daß die vorliegenden Resultate genügen, die Aufmerksamkeit etwas mehr als bisher auf diese interessante Gruppe zu lenken, und daß dieser Untersuchung bald neue folgen werden.

Muskulatur.

Der Muskulatur von Tomopteris ist bisher von den meisten Forschern, die Gelegenheit hatten, die eine oder andere Art zu untersuchen, wenig Beachtung geschenkt worden. Die meisten erwähnen kurz eine den ganzen Körper durchziehende Längsmuskulatur und eine in die Parapodien ziehende Quermuskulatur. Vejdovský (37) geht noch etwas eingehender auf den Verlauf der Quermuskulatur bei Tomopteris vitrina ein, und Greeff (13) gibt ein Schema über die Anordnung der Muskulatur bei Tomopteris Eschscholtzii. Dieses Schema entspricht so ziemlich dem Bilde, das sich uns darbietet, wenn wir eine Tomopteris bei schwacher Vergrößerung von der ventralen Seite betrachten, ich glaube aber an Hand meiner Querschnittserien nachweisen zu können, daß seine Deutung nicht richtig war.

Betrachten wir einen beliebigen Querschnitt durch die Rumpfregion (Fig. 16), so fällt uns vor allem die mächtig ausgebildete Längsmuskulatur auf. Sie durchzieht den ganzen Körper in Form von zwei dorsalen und zwei ventralen Strängen, die links

und rechts der Medianebene liegen. Textfig. A zeigt uns schematisch deren Anordnung. Sie erinnert auf dem Querschnitt an die Kreisabschnitte, wie sie gebildet werden durch ein in denselben gelegtes, auf der Spitze stehendes Quadrat. Jeder Strang setzt sich auf dem Querschnitt aus einer größeren Anzahl (80—100) Muskelzellen zusammen, die als Lamellen dicht nebeneinander gelagert sind. Die kontraktile Substanz ist langgestreckt, bandförmig und zeigt auf dem Querschnitt die Form eines mehr oder weniger gekrümmten Stäbchens. Dieselben zeigen bei allen Färbungen ganz homogene Struktur und scheinen von einer äußerst dünnen Membran umgeben zu sein. Interessant ist die Anordnung der Kerne. Sie liegen stets auf der der Leibeshöhle zugekehrten Seite und sind oft in eine Spitze ausgezogen, welche nach der kontraktilen Substanz gerichtet ist (Fig. 16). Die Kerne sind stets mit Protoplasma umgeben, das auch die Verbindung mit der kontraktilen Substanz herstellt. Eine direkte Anlagerung des Kernes an letztere konnte ich nie beobachten.



Textfig. A.

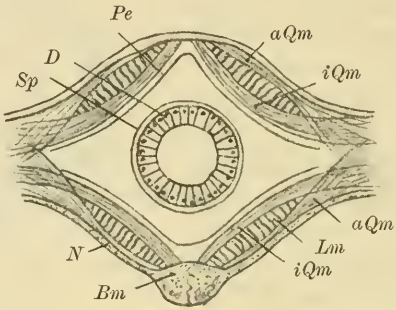
So ungefähr liegen die Verhältnisse auf einem Schnitt, der zwischen zwei Parapodien geführt worden ist. Es ist also in dieser Region keine Spur von Quermuskulatur nachzuweisen. Diese Tatsache scheint den bisherigen Autoren entgangen zu sein, obwohl sie bei Verfolgung von Querschnittserien bald in die Augen fällt, besonders durch die starke Anhäufung der Längsmuskelzellkerne.

Etwas komplizierter wird nun das Bild eines Querschnittes durch die Parapodialregion, da dort auch das System der Quermuskulatur hinzukommt. Textfig. B möge deren Anordnung schematisch darstellen. Wir sehen zunächst, daß die Längsmuskelstränge an Größe etwas abgenommen haben, und daß die dazu gehörigen Kerne vollständig verschwunden sind. An ihre Stelle ist die Quermuskulatur getreten (Fig. 15). Das eine System, ich will es die innere Quermuskulatur nennen, liegt der inneren Wand der Längsmuskulatur dicht an und wird gegen die Leibeshöhle vom Peritoneum überzogen. Es sind dorsal und ventral je zwei flache, langgestreckte Muskelbänder, die an beiden Seiten der medianen

Mittellinie ihren Ursprung nehmen, und zwar dorsal direkt am Körperepithel, die ventralen dagegen am Neurilemm des Bauchmarkes, um dann in die Parapodien zu ziehen. Dort kreuzen sich die dorsalen und ventralen Muskelfasern, indem sie sich fächerartig ausbreiten und an die Ruderplättchen treten.

Auch hier sind, wie bei den Längsmuskelzellen, im ganzen Verlauf der kontraktilen Substanz keine Zellkerne nachzuweisen. Dieselben finden sich erst in den Parapodien am Ende der Muskelfasern.

Aber auch peripher, d. h. zwischen Längsmuskulatur und Körperepithel, haben sich Muskelelemente gedrängt. Entsprechend



Textfig. B.

ihrer Lage will ich sie als äußere Quermuskulatur bezeichnen. Ihre Anordnung ist eine ähnliche wie die bereits beschriebene. Auch sie beginnen auf beiden Seiten der Medianlinie, jedoch vor resp. hinter der Insertionsstelle der inneren Quermuskulatur, die in das gleiche Parapodium abgeht (Fig. 14).

Infolge dieses schiefen Verlaufs ist auf Querschnitten stets nur ein Teil der angeschnittenen Muskelbündel zu sehen (Fig. 15 *a.Qm*). Bau und Anordnung der Muskelzellen, sowie die Verteilung der Kerne entspricht genau derjenigen der inneren Quermuskelzellen, jedoch mit dem Unterschied, daß die kontraktilen Fasern etwas kürzer sind, so daß die Kreuzung derselben schon am Anfang der Parapodien zustande kommt. Auch hier ist, wie bei allen übrigen Muskelzellen, die kontraktile Substanz vollständig homogen. Daraus darf wohl der Schluß gezogen werden, daß bei Tomopteris nur glatte Muskelzellen vorkommen.

Eine kleine Eigentümlichkeit möchte ich an dieser Stelle nicht unerwähnt lassen. Ich beobachtete auf Querschnitten oft, daß die äußere Quermuskulatur den Längsmuskelstrang durchbricht, um

dann auf der inneren Seite des letzteren gegen das Neurilemm des Bauchmarkes zu ziehen. Diese Beobachtung bezieht sich jedoch bloß auf die ventrale Seite, ohne daß es mir gelang, irgendwelche Regelmäßigkeit herauszufinden.

Wenn wir das beigefügte Schema (Fig. 14), das uns die Anordnung der Muskulatur auf der dorsalen Seite mit dem von Greeff gezeichneten vergleichen, kommen wir zu dem Schluß, daß genannter Autor die äußere Quermuskulatur in ihrem Verlaufe richtig erkannte und dieselbe als ventrale Quermuskulatur bezeichnete, dagegen hat er die darunter liegenden Muskeln, weil unter der Längsmuskulatur gelegen, auf den Rücken verlegt und sie für die dorsale Quermuskulatur gehalten, während es in Wirklichkeit die inneren ventralen Quermuskeln waren.

Es sind demnach nicht vier Muskelbündel, welche die Parapodien versorgen, sondern acht, nämlich je zwei dorsale und zwei ventrale äußere, und ebenso viele innere Quermuskelbündel.

Die Muskulatur des Kopfes.

Die Muskulatur des Kopfes entspricht in Bau und Anordnung so ziemlich derjenigen des Rumpfes, obwohl sie einige Abweichungen zeigt. Es sind dorsal und ventral je zwei Quermuskelpaare vorhanden, ob dieselben jedoch den inneren oder äußeren Quermuskeln des Rumpfes entsprechen, konnte ich nicht nachweisen. Aus ihrer Lage zu schließen, entsprechen sie eher den inneren, stärker entwickelten.

Das hintere Paar inseriert über resp. unter der vorderen Hälfte des Pharynx und versorgt, ähnlich wie die Quermuskeln des Rumpfes die Parapodien, die hintere Partie der Ausstülpung, welche die große Fühlercirre trägt. Das vordere Quermuskelpaar nimmt seinen Ursprung auf der Höhe des Gehirns, und zwar etwas weiter von der Mittellinie entfernt, da das Gehirn dorsal und ventral mit der Leibeswand dicht verwachsen ist, so daß für den Ansatz der Muskulatur kein Platz vorhanden ist. Auch diese Muskeln dienen zur Bewegung der Fühlercirre, indem sie sich fächerförmig über die ganze Ausstülpung ausbreiten.

Etwas größere Abweichungen sind an der Längsmuskulatur zu konstatieren. Sie bildet die unmittelbare Fortsetzung der Längsmuskulatur des Rumpfes. In der hinteren Pharynxregion treten alle 4 Stränge, d. h. die beiden dorsalen und ventralen,

auseinander und bilden, soweit meine Beobachtung reicht, je 3 Muskelbündel. Die beiden seitlichen sind spindelförmig und treten in die Ausstülpung, welche die große Fühlercirre trägt. Auch diese breiten sich wie die Quermuskeln fächerförmig aus und bilden so mit den letzteren ein dichtes Netz von Muskelfasern.

Die inneren Längsmuskelstreifen, d. h. die der Medianlinie am nächsten liegenden, behalten ihre Richtung vorläufig bei. Erst bei der Mundöffnung und beim Gehirn treten dieselben, infolge der oben skizzierten Lage des letzteren, etwas auseinander, nähern sich aber vor dem Gehirn sofort wieder, um dann in die beiden Stirnfühler zu treten. Dort breiten sich die Fasern an der hinteren Wand der hohlen Stirnfühler aus und sind bis an die Spitzen derselben zu verfolgen.

Neu in der Kopfregion ist die Muskulatur, die zur Bewegung der großen Fühlercirre dient. Dieselbe steckt als große, die halbe Körperlänge erreichende Borste in einem sackartigen Follikel, der mit der inneren Wand der sie tragenden Ausstülpung durch zahlreiche Muskelfasern in Verbindung steht. Die Kerne liegen der kontraktilen Substanz dicht an und kommen im Gegensatz zu den bereits besprochenen Muskelzellen auf dem ganzen Verlaufe der letzteren vor. Die Anordnung der Fasern entspricht ungefähr derjenigen eines Kegelmantels, wobei das innere Ende der Borste die Spitze, die Verwachsungsstelle mit der Leibeswand, d. h. die innere Wand der Ausstülpung, die Basis des Kegelmantels wäre. Durch diese Anordnung wird eine allseitige Bewegung der Borste in der Ausstülpung ermöglicht, während die reiche Muskulatur der letzteren eine weitgehende Bewegung der ganzen Fühlercirre zuläßt. Ob diese große Fühlercirre als Tastorgan diene, wofür der Umstand sprechen würde, daß die Chitinborste von einem feinen Epithel bekleidet wird, oder als Gleichgewichtsregulator, wie Schwartz (36) glaubt, mag dahingestellt sein. Jedenfalls bedeuten dieselben mit ihrer komplizierten Muskulatur und der reichen nervösen Ausstattung für das Tier ein äußerst wichtiges Organ.

Die Augen von Tomopteris Kefersteinii.

Ueber den Bau des Auges von Tomopteris sind die bisherigen Angaben sehr spärlich. Wohl erwähnen die meisten Autoren die Anzahl der „Linsen“ und die Farbe des Pigmentbechers als wichtiges systematisches Merkmal, weitere dazu gehörige Elemente aber werden nicht beschrieben. Greeff (13) scheint der einzige

gewesen zu sein, der sich mit der Tatsache, daß eine Linse und ein Pigmentbecher vorhanden seien, nicht zufrieden gab und deshalb nach den eigentlich lichtrezipierenden, nervösen Elementen suchte. Es mögen seine Angaben, wenn man die klassischen Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung von Hesse (18—24) kennt, allerdings veraltet erscheinen, ich glaube aber, an Hand meiner Präparate zeigen zu können, daß seine Darstellung nicht ganz unrichtig ist. Er beschreibt das Auge als einen für sich abgeschlossenen Bulbus, bestehend aus der Linse, dem schwarzbraunen Pigmentbecher, und einer nervösen Masse, die dem Pigmentbecher hinten dicht anliegt und Nervenfasern in den letzteren abgeben soll, welch letztere er wahrscheinlich als die lichtrezipierenden Endorgane betrachtete. Inwieweit sich seine Darstellung mit der meinigen deckt, werden die folgenden Ausführungen zeigen.

Am lebenden oder gut konservierten Totalpräparat sind die Augen leicht kenntlich an den braunen Pigmentbechern, die im Gehirn, zu beiden Seiten des Kopfes liegen. Sie schließen in ihrem Innern einen stärker lichtbrechenden Körper ein, der aus zwei Teilen zusammengesetzt erscheint und etwas über den Becherrand hervorragt. Deutlicher wird das Bild auf Schnitten. Betrachten wir zunächst den Pigmentbecher. Er setzt sich aus fünf kleinen halbkugeligen Pigmentbecherchen zusammen, die so angeordnet sind, daß der zentral gelegene von vier etwas kleineren begrenzt wird, und zwar so, daß je zwei mit ihren Oeffnungen einander gegenüberstehen und die Achsen sämtlicher Becher sich ungefähr in der Mitte des zusammengesetzten Bechers schneiden. Das Ganze ist ein flaches, tellerförmiges Gebilde, mit etwas vertieftem Boden und nach innen umgeschlagenem Rand. Das Pigment besteht aus einer dichten Anhäufung von feinen hellbraunen Körnchen. Das Bild des Pigmentbechers ist, da die Sehachse genau senkrecht zur Längsachse des Körpers steht, auf Quer- und Frontalschnitten genau dasselbe. Auf Sagittalschnitten durch das Tier, die also senkrecht zur Augenachse geführt sind, treffen wir zunächst einen dicken Pigmentring, es ist der angeschnittene Rand des Bechers, während auf den darauf folgenden Schnitten der Boden desselben als dichter brauner Fleck erscheint. An den Stellen, wo die kleinen halbkugeligen Pigmentbecher zusammenstoßen, sind oft kleine Oeffnungen, durch die, wie wir später sehen werden, Nervenfasern treten. Ob der Pigmentbecher ursprünglich aus einer oder aus 5 Zellen gebildet worden ist, entsprechend seiner Zusammensetzung, kann ich nicht entscheiden, da die

Pigmentzellkerne, die uns darüber Auskunft geben könnten, vollständig fehlen. Wichtiger für uns als der Pigmentbecher ist der Inhalt desselben. Wie bereits erwähnt, setzt sich derselbe aus zwei stärker lichtbrechenden Teilen zusammen, die sich gegenseitig zu einem kugeligen, an beiden Polen etwas abgeplatteten Gebilde ergänzen (Fig. 18). Hesse (21) glaubt dieselben als Sehzellen deuten zu müssen und vermutet deshalb bei den Tomopteriden invertierte Pigmentbecherocellen. Meine Untersuchung scheint indessen diese Ansicht nicht zu bestätigen, da der von den Pigmentbechern eingeschlossene Körper vielmehr den Eindruck einer lichtbrechenden Füllmasse erweckt. Eine stärkere Lichtbrechung wäre allerdings auch bei Sehzellen möglich, dagegen sprechen folgende Gründe gegen eine solche Auffassung: Der Inhalt färbt sich mit Hämalaun ganz intensiv, ein Verhalten, das er mit der Füllmasse des Auges von Nereïs gemein hat (21). Bei Behandlung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain zeigt die Füllmasse eine deutliche konzentrische oder zwiebelförmige Struktur (Fig. 20), wie sie Hesse von der Füllmasse des Phyllodociden-Auges beschreibt. Bei allen Färbungen hebt sich die Füllmasse von der sie umgebenden Nervensubstanz mehr oder weniger deutlich ab, oft zeigt dieselbe sogar ein ganz verschiedenes Verhalten gegenüber dem gleichen Farbstoff als letztere. Endlich gelang es mir nie, auf einem Präparat eine dunklere Randzone aufzufinden, die als Stiftchensaum hätte gedeutet werden können, trotzdem ich über 30 Serien, mit den verschiedensten Farbstoffen tingiert, daraufhin untersuchte. Gegen die Auffassung von Hesse scheint mir auch das Verhalten der nervösen Elemente des Auges zu sprechen, obwohl dasselbe den Eindruck von invertierten Pigmentbecherocellen zunächst verstärkt. Wir sehen nämlich einen Nerv, der im Gehirn seinen Ursprung nimmt, deutlich vorn an das Auge herantreten. Während aber bei den invertierten Becherocellen die Sehzelle selber in eine Nervenfaser übergeht, ist dies hier nicht der Fall. Der Nerv gabelt sich vielmehr vor der lichtbrechenden Füllmasse und zieht, der letzteren meistens dicht angelagert, gegen den Rand des Pigmentbechers. Dort teilt er sich abermals, und zwar so, daß der äußere Ast dem äußeren Rand des Bechers entlang zieht und sich in der hinter dem Pigmentbecher liegenden Nervensubstanz verliert, während der innere Ast dem lichtbrechenden Körper in den Pigmentbecher folgt und die Füllmasse ganz umgibt. Auch in den von den kleinen halbkugeligen Pigmentbechern gebildeten Vertiefungen läßt sich Nervensubstanz nach-

weisen. Sie steht durch Nervenfasern, die zwischen den Berührungsstellen der kleinen Pigmentbecher durchtreten, mit der hinter den letzteren gelegenen Nervenmasse in Verbindung. Genau dasselbe Verhalten beobachten wir auf Frontalschnitten, sowie auf allen übrigen Schnitten, die in der Ebene der Sehachse liegen. Es ist demnach jene oben erwähnte Teilung des zutretenden Nerven keine Gabelung, sondern eine Ausbreitung in ein kugeliges Neurofibrillengitter, das den lichtbrechenden Körper vollständig umgibt und durch Nervenfasern mit der hinter dem Pigmentbecher liegenden Substanz in Verbindung steht. Oft bemerkt man auf Querschnitten an jener Stelle, wo der Nerv sich ausbreitet, zwischen letzterem und der Füllmasse einen mondsichelförmigen Hohlraum (Fig. 18). Fig. 17 zeigt uns einen Sagittalschnitt durch das Tier, wo das Auge etwas schräg angeschnitten ist. Die Ausbreitung des Nerven, der in seinem Inneren den oben erwähnten Hohlraum einschließt, ist quer getroffen. Da derselbe in den meisten Fällen nicht vorhanden ist, handelt es sich wahrscheinlich um ein Kunstprodukt, indem sich die nervöse Masse etwas vom lichtbrechenden Körper losgetrennt hat. Dies zeigt uns aber deutlich, daß wir es mit zwei verschiedenen Substanzen zu tun haben.

Eigentümlich ist nun das Verhalten der Kerne. Es läßt sich nämlich mit Ausnahme eines einzigen, ziemlich regelmäßig auftretenden Kernes, der dem zutretenden Nerven gewöhnlich vor seiner Ausbreitungsstelle dicht anliegt, kein einziger Zellkern nachweisen, der mit Bestimmtheit zum Auge gerechnet werden kann. Pigmentbecher und Füllmasse besitzen überhaupt keine Kerne und die in der Nähe des Auges liegenden Kerne scheinen sämtlich dem Gehirn anzugehören. Der Umstand, daß bei einem Auge der Nerv, trotz des durchbohrten und mit nervöser Substanz ausgestatteten Pigmentbechers, von vorn an dasselbe tritt, wird dadurch noch eigentümlicher, weil die hinter dem letzteren gelegene Nervenmasse ebenfalls mit dem Gehirn durch Nervenbrücken in Verbindung steht.

Der ganze Bau erinnert an den der Phaosomensehorgane der Lumbriciden und Naideen event. Hirudineen. Inwieweit indessen der Vergleich zutrifft, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls sehe ich hier den einzigen Platz, die Augen der Tomopteriden in der von Hesse (23) gegebenen Einteilung der Sehorgane unterzubringen.

Trotz dieses, vom Bau der invertierten Pigmentbecherocellen abweichenden Verhaltens wird die Leistung dieses Sehorgans eine ziemlich ähnliche sein. Dieselbe wird sich beschränken auf ein

Wahrnehmen von hell und dunkel. Durch die optische Isolation der lichtrezipierenden Elemente durch die Pigmentbecher, ist es ferner möglich, die Richtung des einfallenden Lichtes festzustellen. Dafür spricht der positive Phototropismus. Ich benutzte diese Eigenschaft, die Tomopteris Kefersteinii übrigens mit Spio- und Nerinelarven gemein hat, dazu, die Tiere zu fangen, indem ich das Plankton in eine große flache Schale goß, die mit einem schwarzen, mit einer kleinen Oeffnung versehenen Papier umhüllt war. Nachdem ich die Schale mit einem Karton bedeckt hatte, konnte ich regelmäßig die Polychätenlarven, sowie auch allfällig vorhandene Tomopteriden mit einer Pipette vor der Fensteröffnung wegnehmen.

Ob nun der lichtbrechende Körper dazu dient, den Lichtreiz den nervösen Elementen zugänglich zu machen, oder aber den Zweck hat, das Licht auf gewisse Stellen der letzteren zu konzentrieren, also die Funktion einer Linse, ist schwer zu sagen. Ich möchte das letztere für wahrscheinlicher halten, da die Tiere meistens ziemlich tief unter der Oberfläche leben und ein solcher Lichtsammelapparat für dieselbe sicherlich von Wert sein könnte. Wie in diesem Falle jedoch die Photorezeption zustande kommt, ist eine andere Frage, die ich nicht zu entscheiden vermag.

Nachtrag.

Kurz nach Abschluß der Arbeit bekam ich von Messina noch sehr schönes Material, bestehend aus zwei Exemplaren von Tomopteris scolopendra, darunter ein Riesenexemplar von 25 mm Länge (s. Fig. 21) und mehrere Tomopteris euchaeta Chun.

Die über Tomopteris Kefersteinii gemachten Angaben stimmen mit den Befunden an den obengenannten Formen fast vollständig überein.

Ueber die Organisation des Nervensystems und der Muskulatur kann ich keine weiteren Angaben machen, wohl aber über die Verhältnisse am Darm. Das dorsale und ventrale Mesenterium ist besonders bei T. euchaeta sehr gut erhalten und nur an wenigen Stellen gegen die Leibeswand unterbrochen. Es besteht auch hier aus zwei Lamellen, die einen engen Spaltraum einschließen. Eine Erweiterung des letzteren an der Leibeswand konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen. Die bereits erwähnte Kontraktion der Splanchnopleura ist hier noch bedeutend stärker, so daß die quergeschnittenen Muskelfasern als dunkle Punkte fast in die Grenzmembran des Darmepithels eingelagert erscheinen,

während sie in Wirklichkeit die letztere durch ihre Kontraktion in kleine Falten gelegt haben. Der Sinusraum ist demnach nur an wenigen Stellen sichtbar. Die Splanchnopleura selber scheint aus der eigentlichen Muskelfaserlamelle und einer äußerst dünnen, das ganze Cölom auskleidenden Membran zu bestehen. Zwischen beiden finden sich längliche, flachgedrückte Kerne. Ob dieselben als Cölothelkerne zu dieser Membran gehören oder als Muskelkerne aufzufassen sind, wage ich nicht zu entscheiden. Sie sind ziemlich häufig, ohne daß ich eine regelmäßige Anordnung herausfinden konnte.

Ueber die Augen möchte ich folgendes nachholen: Eine Linse ist bestimmt vorhanden. Der nach innen umgebogene Rand des Pigmentbechers legt sich ganz an erstere an und bildet so einen abgeschlossenen Hohlraum (Fig. 22), in welchem deutlich ein nervöses Gewebe zu sehen ist. Es besteht aus einem feinen Geflecht von Fäserchen, die aber keine Spur von einem Stiftchensaum erkennen lassen. Dies alles bestärkt mich in der Vermutung, daß es hier freie Neurofibrillenenden sind, die die Lichtperzeption vermitteln.

Literaturverzeichnis.

1) Apstein, C., 1900, Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton-Expedition, Kiel-Leipzig.

2) Des Arts, L., 1908, Ueber die Muskulatur der Hirudineen. Jenaische Zeitschr., Bd. XLIV.

3) Beer, Th., 1901, Ueber primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr., No. 11—13.

4) Lo Bianco, S., 1888, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitteil. d. Zool. Station Neapel, Bd. VIII.

5) Böhmig, Ludwig, 1906, Tricladenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXI.

6) Busch, 1847, Einiges über Tomopteris orisciformis. Arch. f. Anat. u. Phys.

7) Chun, C., 1887, Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen. Bibliotheca Zoologica, Bd. I, Heft 1.

8) Claparède, Ed., 1868, Les annélides chétopodes du golfe de Naples. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève.

9) Dons, C., 1908, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung des Eies bei Tomopteris helgolandica. Arch. f. Zellforschung, Bd. II.

10) Eisig, Hugo, 1906, Ichthyotomus sanguinarius. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, 28. Monographie.

11) Fuchs, C., 1907, Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chätopoden. Jen. Zeitschr., Bd. XLII.

12) v. Graff, L., Turbellaria. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. IV, Vermes, Abt. I, Leipzig 1904—1908.

13) Greeff, R., 1879, Die pelagischen Anneliden an der Küste der kanarischen Inseln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII.

14) — 1882, Die rosettenförmigen Leuchtorgane der Tomopteriden und zwei neue Arten von Tomopteris. Zool. Anz., Bd. V.

15) — 1885, Ueber die pelagische Fauna an den Küsten der Guinea-Inseln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLII.

16) Grube, 1848, Einige Bemerkungen über Tomopteris und die Stellung dieser Gattung. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys., 1848.

17) Hesse, R., 1894, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII.

18) — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren, 1896, Lumbriciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI.

19) — 1897, Plathelminthen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII.

20) — 1898, Die Sehorgane des Amphioxus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIII.

21) — 1899, Die Augen der polychäten Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXV.

22) — 1900, Die Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVIII.

23) — 1902, Weitere Tatsachen. Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII.

24) — 1908, Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.

25) Keferstein, 1861, Einige Bemerkungen über Tomopteris. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys. 1861.

26) Lang, A., 1903, Beiträge zu einer Hämocöltheorie. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVIII, 1903.

27) Leuckart u. Pagenstecher, 1858, Untersuchungen über niedere Seetiere. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys. 1858.

28) Livanow, N., 1904, Die Darmmuskulatur der Oligochäten und Hirudineen. Zool. Anz., Bd. XXVII.

29) Meyer, Ed., 1890, Ueber die morphologische Bedeutung der borstentragenden Fühlercirren von Tomopteris. Biol. Centralbl., Bd. X.

30) Pütter, A., 1908, Organologie des Auges. Graefe-Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Lieferung 162—166, Leipzig.

31) Retzius, G., 1905, Ueber Muskelzellen an den Blutgefäßen von Polychäten. Biol. Untersuch., N. F., Bd. XII.

32) Rosa, D., 1908, Raccolte planctoniche fatte della R. nave „Liguria". Vol. I, Fasc. 5, Annelidi, P. I, Tomopteridi-Firenze.

33) Schiller, J., 1907, Ueber den feineren Bau der Blutgefäße bei den Arenicoliden. Jen. Zeitschr., Bd. XLIII.

34) Schmidt, Adele, 1902, Zur Kenntnis der Tricladenaugen Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII.

35) Schmidt, F., 1903, Die Muskulatur von Branchiobdella parasita. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXV.

36) Schwartz, Martin, 1905, Beiträge zu einer Naturgeschichte der Tomopteriden. Jen. Zeitschr., Bd. XL.

37) Vejdovský, F., 1878, Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII.

38) — 1902, Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXII.

39) — 1905, Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXV.

40) Wilhelmi, J., 1909, Tricladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 32. Monographie.

41) Zürcher, L., 1909, Histologie der Körper- und Darmmuskulatur und des Hämocöls von Owenia. Jen. Zeitschr., Bd. XLV.

Erklärung der Tafeln.

Erklärung der Abkürzungen.

a.QM äußere Quermuskulatur
BG Bauchgefäß
Bm Bauchmark
D Darm
DEp Darmepithel
d.Mes dorsales Mesenterium
F Follikel der großen Fühlercirre
Ge Gehirn
GrM Grenzmembran
i.Qm innere Quermuskulatur
KEp Körperepithel
Li „Linse“
Lm Längsmuskulatur
Lmk Längsmuskelzellkern
Lmf Längsmuskelfasern
N Nerv
P Peritoneum
Ph Pharynx
Pi Pigment
RG Rückengefäß
RaM Radiärmuskulatur
RiM Ringmuskulatur
RiMf Ringmuskelfasern
Schdr Schleimdrüsen
Si Sinus
Sp Splanchnopleura
Spdr Speicheldrüse
v.Mes ventrales Mesenterium

Tafel 17.

Fig. 1. Tomopteris Kefersteinii nach einer Photographie. Vergrößerung 14 mal.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Kopf mit ausgestülptem Pharynx. Vergr. 160.

Fig. 3. Wand des Pharynx. Vergr. 1400.

Fig. 4. Nerv des großen Fühlercirrus, im Gehirn seinen Ursprung nehmend. Vergr. 175.

Fig. 5. Darmblutsinus von T. Kefersteinii. Vergr. 930.

Fig. 6. Darmblutsinus von T. Kefersteinii auf einem Längsschnitt mit minimalem Rest der ventralen Mesenteriallamelle. Vergr. 930.

Fig. 7. Darmblutsinus von T. helgolandica. Vergr. 930.

Fig. 8. Dorsales Mesenterium mit Gefäßlücke (Homologon eines Vas dorsale?). Vergr. 500.

Fig. 9. Ventrales Mesenterium mit Gefäßlücke (Vas ventrale?). Vergr. 265.

Fig. 10. Dorsale Gefäßlücke. Vergr. 930.

Fig. 11. Ventrale Gefäßlücke. Vergr. 500.

Tafel 18.

Fig. 12. Darm mit Splanchnopleura von T. Kefersteinii schief angeschnitten, zur Darstellung der Muskulatur. Vergr. 500.

Fig. 13. Darmblutsinus nach einem Eisenhämatoxylinpräparat. Vergr. 930.

Fig. 14. Schema zur Darstellung der Muskulatur.

Fig. 15. Querschnitt durch die Parapodialregion. Vergr. 84.

Fig. 16. Querschnitt durch die Körperregion zwischen zwei Parapodien. Vergr. 112.

Fig. 17. Auge von Tomopteris Kefersteinii. Quer zur Sehachse geschnitten. Vergr. 1400.

Fig. 18. Auge. Schnitt in der Ebene der Sehachse nach einem mit Hämalaun gefärbten Präparat. Vergr. 1400.

Fig. 19 u. 20. Wie Fig. 18, aber mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Vergr. 1400.

Fig. 21. Tomopteris scolopendra nach einer Photographie. (Die großen Fühlercirren sind eingezeichnet.) Vergr. 4.

Fig. 22. Querschnitt durch das Auge von T. scolopendra, nach Photographie. Vergr. 600.

Fig. 1.

Fig. 2.

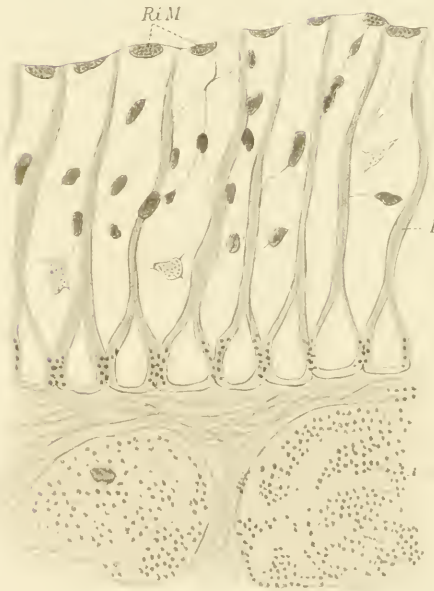


Fig. 3.

Fig. 7.

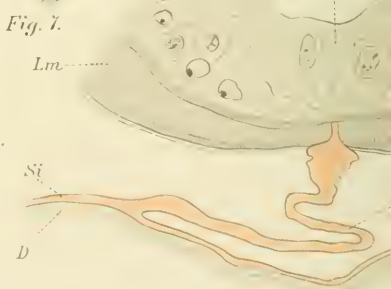


Fig. 8.

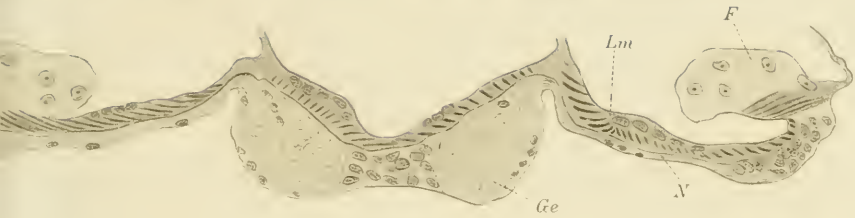


Fig. 4.

Fig. 5.

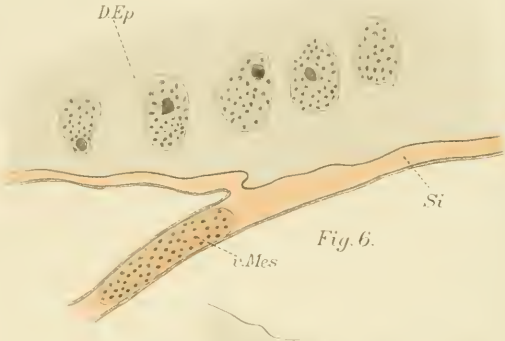


Fig. 6.

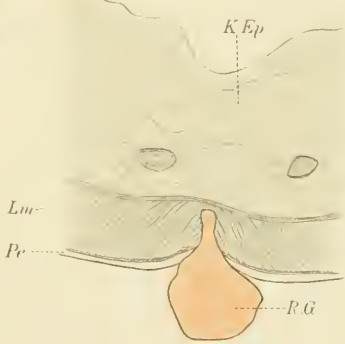


Fig. 10.

Fig. 9.

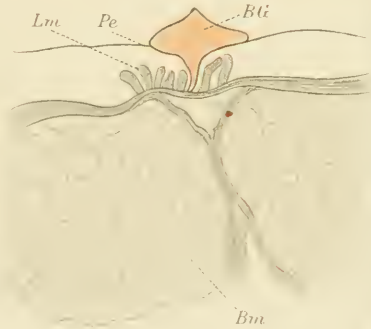


Fig. 11.

Gustav Fischer

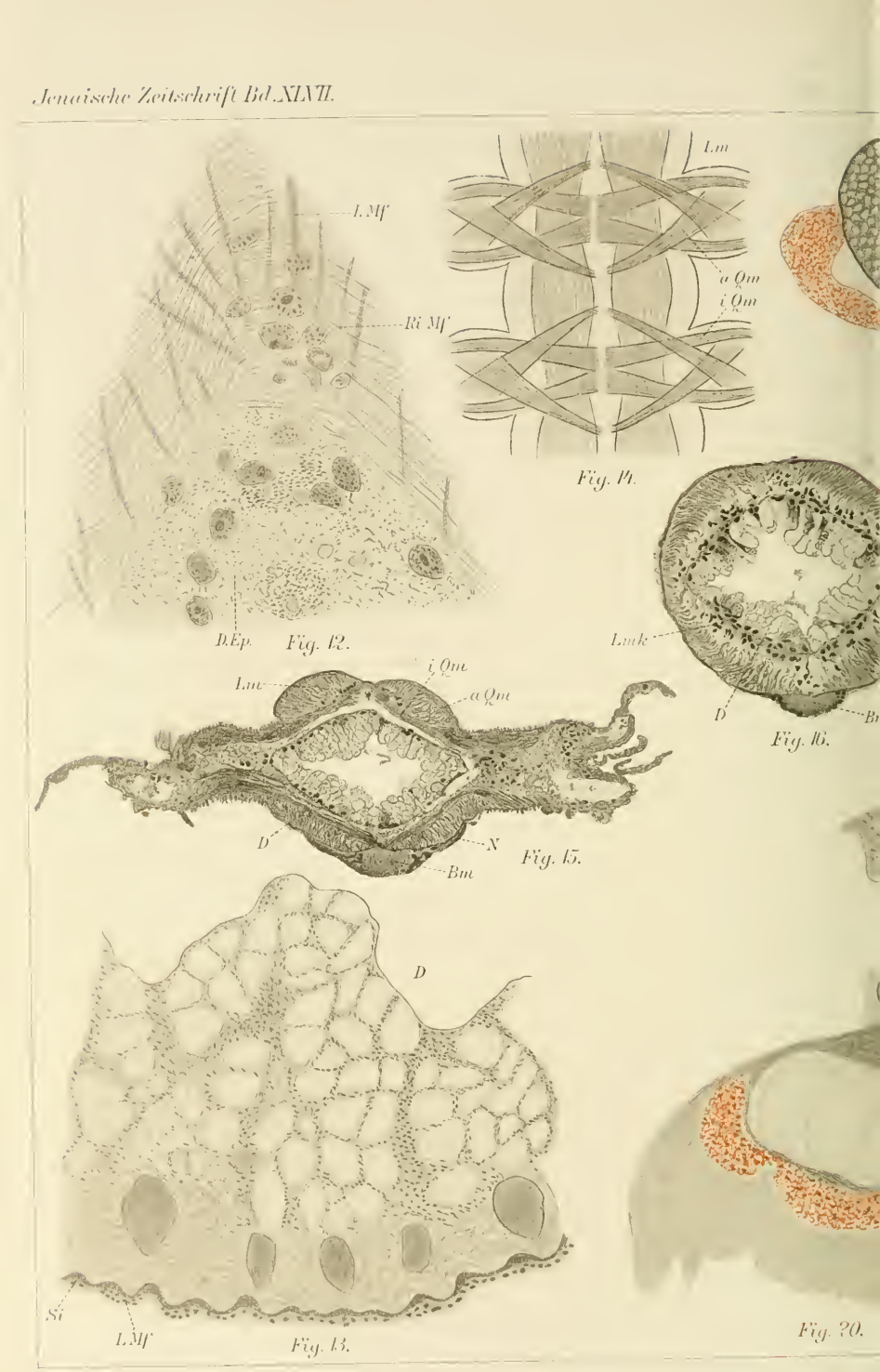

L.Mf
Ri Mf
D.Ep.
Fig. 12.
Lm
a Qm
i Qm
Fig. 14.
Lmk
D
Fig. 16.
i Qm
Lm
a Qm
D
N
Bm
Fig. 15.
D
St
L.Mf
Fig. 13.
Fig. 20.

Fig. 18.

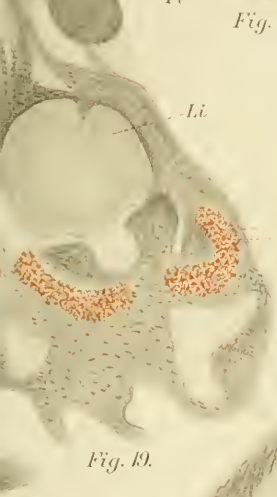


Fig. 19.

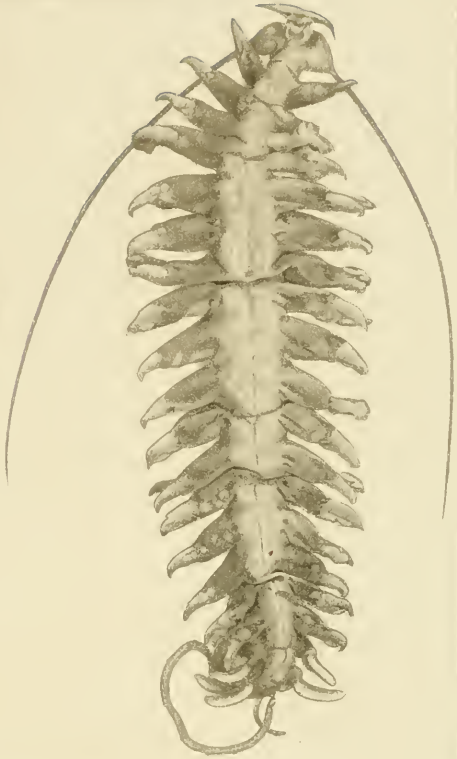


Fig. 21.

Fig. 22.

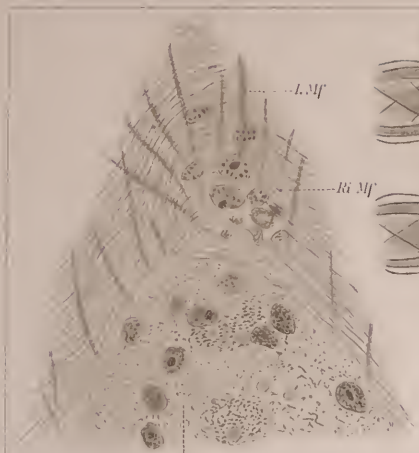


Fig. 12.

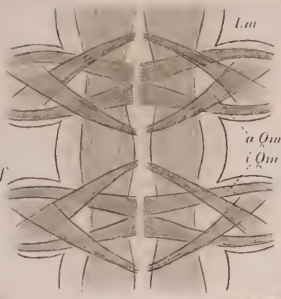


Fig. 14.

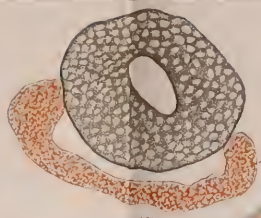


Fig. 17.

Fig. 18.

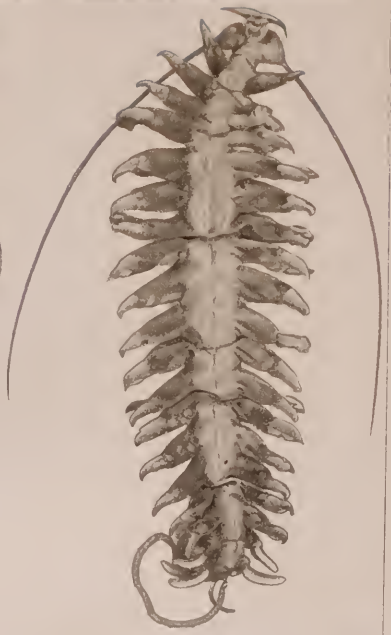


Fig. 21.

Fig. 16.

Fig. 15.

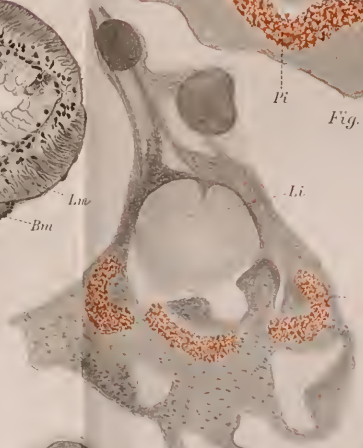


Fig. 19.

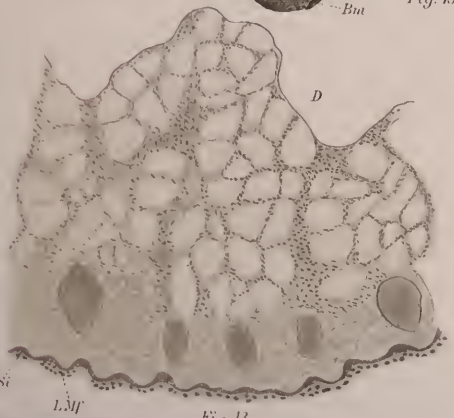


Fig. 13.

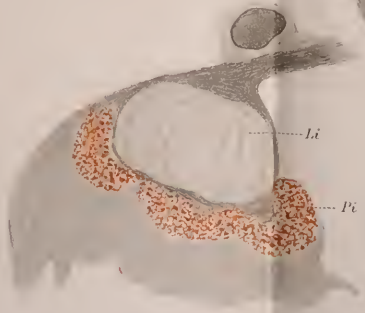


Fig. 20.

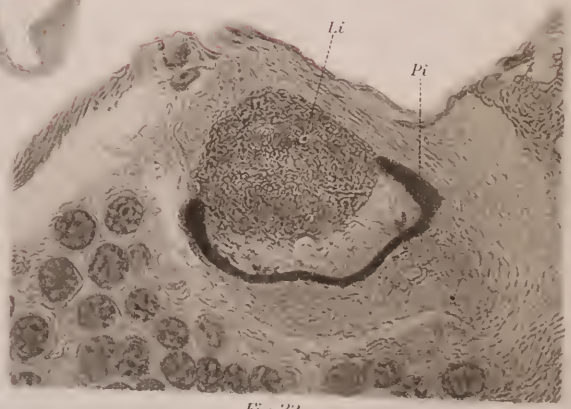


Fig. 22.

Gustav Fischer

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: NF_40

Autor(en)/Author(s): Nänni Jakob

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. 343-366