

Beiträge zur Histologie des Amphioxus.

Von

Dr. med. **Heinrich Joseph,**

Assistenten am II. zoologischen Institut der Universität Wien.

(Mit Unterstützung der „Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen“.)

Mit einer Tafel und zwei Textfiguren.

Als ich vor mehreren Jahren mit meinen Untersuchungen über das Achsen skelet des Amphioxus beschäftigt war, empfahl mir mein Lehrer und Chef, Prof. **HA TSCH EK**, im Anschluss an diese Untersuchungen das ganze Bindegewebs system dieses Thieres zu studieren. Leider gebrach es mir damals an der erforderlichen Zeit und an geeignetem Material, so dass dieses Unternehmen vorläufig unterblieb. Erst im Sommer des Jahres 1898 bot sich mir Gelegenheit zur Ausführung meiner Absicht, indem es mir ermöglicht wurde, die königliche biologische Anstalt auf Helgoland aufzusuchen; hier fand ich reichliches Material für meine Zwecke vor. Es ist mir eine überaus angenehme Pflicht, an dieser Stelle der verehrlichen Direction erwähn ter Anstalt in Person des Herrn Prof. **HEINCKE** für die bereitwillige und wohlwollende Ueberlassung eines Arbeitsplatzes meinen ergebensten Dank abzustatten; nicht minder ist es mir ein Bedürfnis, für die lebenswürdige Aufnahme und Unterstützung, die ich an der Anstalt erfahren, meinen wärmsten Dank auszusprechen, ganz besonders dem Herrn Custos Dr. **E. EHRENBAUM**, der zur Zeit meines Aufenthaltes die Stelle des abwesenden Directors vertrat.

Das von mir benutzte Material wurde zunächst theils in lebendem, theils in lebensfrischem Zustande untersucht; hiebei leistete die vitale Färbung mittels Neutralroth einige wesentliche Dienste. Die Conservirung erfolgte in folgenden Flüssigkeiten: Sublimat

(concentrirt in destillirtem Wasser, in Seewasser und in physiologischer Kochsalzlösung), KLEINENBERG'S Pikrinschwefelsäure, FLEMMING'S Chromosmium essigsäure (in der ursprünglich angegebenen Concentration und in der Modification nach CORI), MÜLLER'sche Flüssigkeit, 2—4% Formaldehyd, MÜLLER-Formol (9 Theile MÜLLER'sche Flüssigkeit, 1 Theil Formol) und endlich 90%iger Alkohol. Ausserdem benutzte ich Thiere, die aus Neapel bezogen und in Sublimat-Eisessig, Pikrinsäuresublimat und PERENYI'scher Flüssigkeit conservirt waren. Die besten Präparate lieferten mir die Sublimatlösungen, KLEINENBERG'sche und PERENYI'sche Flüssigkeit.

Die Objecte wurden fast durchwegs durch Xylol in Paraffin eingebettet, theils in ungefärbtem, theils in bereits gefärbtem Zustande. Geschnitten wurde in der Dicke von 4—8, selten bis 10 μ . Zum Aufkleben der Schnitte benutzte ich nur solche Flüssigkeiten, die eine Nachbehandlung der Schnitte mit alkoholischen und wässrigen Lösungen ohne Gefährdung der Serien gestatteten. Es waren dies einerseits 50%iger Alkohol, andererseits eine dünne Lösung von filtrirtem Hühnereiweiss (auf ungefähr 100 Tropfen Aqua dest. 1 Tropfen Eiweiss). Die Serien waren bei gehöriger Sorgfalt nach mehrstündigem Verweilen im Thermostaten bei einer Temperatur von ungefähr 38—40° C. tadellos gestreckt und fixirt und vertrugen weiterhin die complicirteste Behandlung ohne Schaden. Von dem von mehreren Seiten angegebenen Uebelstande, dass die mit blossem 50%igem Alkohol aufgeklebten Schnitte besonders bei längerem Verweilen in wässrigen Lösungen sich ablösten, merkte ich höchst selten etwas, vorausgesetzt, dass die Objectträger mit salzsaurem Alkohol sorgfältig gereinigt waren. Die Benützung der Eiweisslösung zum Zwecke besseren Haftens erwies sich so grösstentheils als eine überflüssige Vorsicht. Nachtheilig erwies sich die Eiweisslösung indessen niemals; vor allem blieb dank der geringen Concentration der unangenehme gefärbte Niederschlag von Eiweiss bei Färbungen auf dem Objectträger vollständig aus.

Wie wohl jeder aus Erfahrung weiss, lösen sich manchmal offenbar gut aufgeklebte Schnitte beim plötzlichen Uebergang aus absolutem Alkohol in Wasser infolge der auftretenden heftigen Flüssigkeitsströmungen los; dem begegnete ich in wirksamer Weise dadurch, dass ich die beschickten Objectträger, nachdem sie aus dem Xylol in absoluten Alkohol gekommen waren, zunächst in 96%igen, dann in 50%igen Alkohol und hierauf erst in Wasser brachte. Bei

dem nach der Färbung einzuschlagenden Rückwege ins Xylol ist diese Vorsicht nicht nöthig, da brachte ich die Schnitte aus dem Spülwasser direct in 96%igen, dann in absoluten Alkohol und von da in Xylol; der Einschluss erfolgte in dünnem Xylolcanadabalsam oder Damarlack.

Die ungefärbt geschnittenen Serien wurden zumeist in DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt, und zwar lieber in etwas verdünnten Lösungen, dafür längere Zeit. Der Differenzirung in salzsaurem Alkohol folgte eine Gegenfärbung in Eosin oder in Säurefuchsin und Orange oder endlich in dem VAN GIESON'schen Säurefuchsin-Pikrinsäuregemisch. Ferner wurde auch die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinfärbung nebst den entsprechenden Vor- und Nachfärbungen vorgenommen. Der Vollständigkeit halber will ich auch der Anwendung der UNNA-TÄNZER'schen Orceinmethode und der neuen WEIGERT'schen Fuchsinmethode¹⁾ zur Darstellung des elastischen Gewebes gedenken, obwohl dieselben nur negative Resultate ergaben.

Bei der Stückfärbung benutzte ich aus mehrfachen Gründen nebst dem altbewährten CZOKOR'schen Cochenillealaun (nach RABL's Vorschrift bereitet) und dem GRENACHER'schen Boraxcarmin hauptsächlich folgendes Verfahren der Durchfärbung mit Hämatoxylin, das mir sowohl bei der Untersuchung des in Rede stehenden, wie auch vieler anderer Objecte ausgezeichnete Dienste geleistet hat, und durch welches viele sonst verborgen bleibende histologische Details erst hervorgehoben wurden. Vielen Histologen dürfte das Verfahren übrigens nicht ganz neu erscheinen.

Dasselbe besteht einfach darin, dass die aus dem Aufbewahrungsalcohol in Wasser gebrachten, nicht allzu grossen Stücke nach dem Zubodensinken in eine stark verdünnte (etwa 1:25—30) Lösung von DELAFIELD'schem Hämatoxylin kommen; darin verweilen sie einen bis drei Tage, auch noch länger. Die Lösung färbt auf diese Weise selbst verhältnismässig grosse Stücke sehr gleichmässig durch, wobei es sich fast immer um eine ganz reine Kernfärbung handelt. Eine Ausnahme machen nur gewisse auch sonst in Hämatoxylin färbbare Substanzen, so z. B. die Knorpelgrundsubstanz und einige andere Dinge. Bei der Färbung ist vor allem darauf sehr zu achten, dass die Farblösung das Object von allen Seiten ordentlich berühre; so ist es gut, auf den Boden des Gefässes

¹⁾ Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 1898, IX, pag. 289.

Filtrirpapier oder noch besser die Stücke auf ein über dem Boden des Gefässes angebrachtes Gitter aus Draht oder grober Gaze zu legen.

Nach Ablauf der Zeit, deren Dauer sich nach der Concentration der Farbe, Grösse des Objectes und dessen sonstiger Beschaffenheit richtet und daher meist erst durch Erfahrung festgestellt werden muss, werden die Stücke flüchtig in Wasser abgespült, in Alkohol übertragen und durch Xylol in Paraffin eingebettet.

Diese Färbung gewährt viele bedeutende Vortheile, vor allem im Hinblick auf die weitere Behandlung. Abgesehen davon, dass eine Differenzirung mit Salzsäure bei der Reinheit der Färbung nicht nöthig ist, und in Folge dessen kalkhaltige Gewebe so behandelt werden können, ohne die Kalkgebilde zu lösen, kommt vor allem eine Methode der Nachfärbung in Betracht, die mir die schönsten Präparate geliefert hat, nämlich die VAN GIESON'sche Pikrinsäure-Säurefuchsinmethode.

Bekanntlich muss man hiebei die Färbung mit Hämatoxylin (die vorschriftsmässigerweise am Schitte erfolgt), so weit treiben, dass eine starke Ueberfärbung stattfindet, um der entfärbenden Wirkung der Pikrinsäure zu begegnen; ferner hat die ursprüngliche VAN GIESON'sche Methode den Nachtheil, dass meist die Farbe des Hämatoxylins stark verändert wird, die Kerne zeigen eine schmutzigblaue bis braune Färbung, was der Schönheit der Präparate grossen Eintrag thut. Diese Uebelstände fallen bei unserem Vorgang weg. Die Hämatoxylinfärbung ist hier, trotzdem sie keine übermässige, sondern, wie erwähnt, meist reine Kernfärbung ist, eine so fest haftende und unveränderliche, dass die Pikrinsäure nicht imstande ist, irgend welche Veränderung in der Intensität oder Nuance des Blau hervorzubringen. Man erhält auf diese Weise Präparate, die nicht blos zu den schönsten und farbenprächtigsten gehören, die ich kenne, sondern die auch in Bezug auf histologische Differenzirung hohen Ansprüchen genügen.

Was die Zusammensetzung des Pikrinsäure-Säurefuchsingemisches betrifft, so benutzte ich die ursprünglich angegebene Lösung und setzte derselben je nach Bedarf (die Erfahrung muss auch dies lehren) öfters einen Ueberschuss des einen oder des anderen Bestandtheiles hinzu. Die in neuerer Zeit gemachten quantitativen Vorschriften, die übrigens vor allem für Celloidinschnitte gelten, fanden meinerseits vorläufig noch keine Anwendung; denn ich weiss genugsam, dass wenigstens fast jedes der von mir untersuchten Objecte ein anderes Mischungsverhältnis erfordert (auch die Conservirung hat eine grosse Bedeutung hiefür) und weiters erschien mir eine

schärfere Differenzirung der Gewebe, als ich sie ohnedies erhielt, gar nicht mehr wahrscheinlich.

Nicht allein manche der im folgenden beschriebenen Befunde verdanke ich dem geschilderten Verfahren, auch bei anderweitigen Untersuchungen, über die ich zum Theil noch zu berichten hoffe, lieferte dasselbe interessante Effecte; ich will hier nur hervorheben, dass mittels desselben (d. h. eigentlich nur mittels des Hämatoxylin) sich die Primitivfibrillen in Nervenfasern und die Fibrillengitter in Ganglienzellen bei Würmern, ferner die Nisslkörper in Ganglienzellen von Wirbelthieren sehr schön darstellen liessen.

Diese Methode, die ich bereits vor längerer Zeit ohne genauere Kenntniss der APATHY'schen Arbeiten über das leitende Element im Nervensystem angewandt hatte, scheint mir eigentlich im Wesen etwas Aehnliches zu sein wie APATHY's Hämateinmethode, wobei ich natürlich zugebe, dass letztere in Bezug auf die Darstellung der feineren Structuren im Nervensystem die bei weitem vorzüglichere ist.

APATHY selbst rühmt ja, und mit Recht, auch seiner Methode nach, dass dieselbe in solchen Fällen, in denen sich die leitende Nervensubstanz nicht gefärbt hat, trotzdem Bilder liefert, die in Bezug auf histologische Darstellung anderer Gewebe vortrefflich sind.

Vorliegende Mittheilungen beziehen sich hauptsächlich auf das Bindegewebe und nur gelegentlich ist des Zusammenhanges halber auch auf andere Structuren Rücksicht genommen.

Als bindegewebsartige Bildungen will ich hier auch den zelligen Inhalt der Chorda und der Mundcirren sammt den dazu gehörigen Basalmembranen betrachten.

Nach den Ergebnissen, zu denen mich die von mir angewandten Methoden geführt haben, möchte ich für das Bindegewebe des Amphioxus folgende Eintheilung vorschlagen, wobei ich mich hauptsächlich nach dem färberischen und physikalischen Verhalten der einzelnen Gewebe richte.

Eine besondere Stellung nehmen

1. der Inhalt der Chorda und
2. der zellige Inhalt der Mundcirren sammt ihren Basalmembranen ein.

Weiterhin hätten wir dann zu unterscheiden:

3. Fibrilläres, leimgebendes (A. SCHNEIDER, v. EBNER) Bindegewebe, wie es z. B. die Chordascheibe und einen Theil der Haut zusammensetzt. Dasselbe färbt sich mit Säurefuchsin lebhaft roth.

4. Gallertige Substanz, wie sie z. B. in den Flossenstrahlen, in grossen Mengen an gewissen Stellen in der Haut und noch an anderen Orten vorkommt, färbt sich bei der Hämatoxylinfärbung schwach blau, etwa ähnlich wie die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels, ohne dass die nachfolgende Pikrinsäurebehandlung eine nennenswerthe Veränderung im Farbenton hervorruft.

5. Ein Gewebe, welche nur an einigen Stellen des Amphioxuskörpers vorkommt, indem es gewisse Skeletstücke formirt (Kiemenstäbe, Velumfäden, Mundeirren), ausgezeichnet durch die ganz besondere Färbbarkeit mit Pikrinsäure.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen will ich gleich an die Schilderung der Bauverhältnisse in der Haut schreiten und die Ansicht darlegen, die ich mir hievon aus den verschiedenen Angaben und Meinungen der Autoren, sowie meinen Beobachtungen zurechtgelegt habe.

Die Epidermis, die schon in älteren Arbeiten vielfach und oft recht zutreffend geschildert ist, gewinnt jetzt durch einige hinzugekommene Thatsachen neues Interesse. Vor längerer Zeit bereits hat HATSCHKE auf die Thatsache aufmerksam gemacht, dass in einem gewissen Stadium die anfangs cylindrischen Ectodermzellen sich abplatteten, um nachher wieder cylindrische Form anzunehmen. Hiebei konnte er feststellen, dass die Kerne während der Abplattung ringförmig wurden und dann wieder zur Kugelform zurückkehrten.

BALLOWITZ hat im Anschluss an seine Untersuchungen am Salpenepithel der Sache nachgeforscht und es sehr wahrscheinlich gemacht, dass dieses Ringförmigwerden der Kerne ein mechanischer Effect der Zellsphäre sei, die bei der Abplattung der Zelle in den Kern hineindränge. Thatsächlich hat auch BALLOWITZ in den Epidermiszellen des Amphioxus Centrosom und Sphäre in einer für obige Vermuthung sprechenden Lage zum Kerne nachgewiesen. Ich möchte aus meiner Erfahrung noch Folgendes hinzufügen. Bei der vitalen Färbung mit Neutralroth zeigten sich sämtliche Epidermiszellen mit verhältnismässig groben, roth gefärbten Körnchen erfüllt, welche aber nur die Peripherie der Zelle einnahmen. Die Achse der Zelle entsprechend dem basal liegenden Kerne und einem annähernd gleich grossen und gleich geformten Bezirk nach auswärts vom Kern war körnchenfrei. Im Zusammenhalt mit den Befunden an gefärbten Schnitten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die über dem Kerne liegende helle, körnchenfreie rundliche Stelle der Zellsphäre

entspricht. An nach gewöhnlichen Methoden gefärbten Schnitten kann man ebenfalls oft diese Stelle als helles, rundliches, nicht ganz scharf umschriebenes Gebilde erkennen, an nach HEIDENHAIN mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten in demselben ohne Mühe ein anscheinend einfaches, intensiv schwarz gefärbtes kleines Korn — ein Centrosom — unterscheiden, das meist sehr nahe am Kerne liegt.

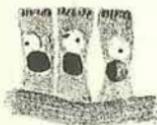
Einen höchst merkwürdigen Befund machte ich jedoch an den Epidermiszellen zunächst mittelst der Hämatoxylindurchfärbungsmethode, dann auch mit anderen Färbungen, z. B. mit wässriger Thioninlösung.

Die Verhältnisse, die sich auf diese Weise darboten, werden durch die Fig. 1, 2, 3 und 5 illustriert.

Wie man an Fig. 3 sehen kann, fand sich unter dem Epithel, der darauffolgenden Bindegewebsschicht dicht anliegend eine sehr deutliche, tief dunkelblau gefärbte Schicht, die stellenweise im Präparate den Zusammenhang mit

den Epithelzellen aufgegeben hatte. Wahrscheinlich haben wir es mit einer echten Basalmembran zu thun (d. h. mit einer vom Epithel selbst erzeugten subepithelialen Schichte), umsomehr, wenn wir die nun folgenden Befunde berücksichtigen. Wie schon von anderen angegeben, schrumpfen die Epidermiszellen des Amphioxus sehr leicht, so

Abbildung 1.



Drei Epidermiszellen nach
HEIDENHAIN gefärbt.
Zeiss Apoehr. hom. Imm.
2 Mm., Comp. Oc. 6.

dass zwischen den einzelnen mehr oder weniger breite Lücken entstehen. Die erwähnte Basalmembran hat nun in vielen, ja in den meisten Präparaten diese Schrumpfung mitgemacht, indem sie in lauter kleine Stücke, entsprechend der Basalfläche einer jeden Epithelzelle zerfällt (Fig. 1, 2, 5).

Dieser Umstand weist doch mit aller Bestimmtheit auf eine enge genetische und anatomische Zusammengehörigkeit der Epithelzellen und der erwähnten Bildung hin und rechtfertigt hinreichend die Bezeichnung derselben als Basalmembran. Zu bemerken wäre noch im Besonderen, dass die Färbung dieser Basalmembran wenn auch meistens, so doch nicht immer glückte; anscheinend ist dies von der Dauer der Färbung abhängig. So ist z. B. in Fig. 4, die den Querschnitt eines Mundcirrus darstellt, nichts davon zu sehen, während in Fig. 5 ein gleichartiges Gebilde im Längsschnitt, jedoch aus einer anderen Serie, dieses Detail mit aller Deutlichkeit erkennbar ist. Auch die

wechselnde Dicke der Basalmembran an verschiedenen Körperstellen dürfte auf deren Sichtbarkeit von Einfluss sein.

Dieser Befund scheint mir besonders im Hinblick auf das Bestreben einiger Autoren, die erste Schicht der Cutis als Basalmembran des Epithels aufzufassen, von Bedeutung.

Derartige Vorkommnisse von einer besonders differenzierten basalen Schicht in Epithelzellen mögen vielleicht schon mehrfach an den verschiedensten Epithelien gemacht worden sein. In einem mir gerade erinnerlichen derartigen Falle sind es die basalen Zellen vom äusseren Hornhautepithel des Frosches, an welchen ROLLETT¹⁾ einen solchen „Fusssaum“ beschreibt und abbildet. Die Abbildung erinnert sehr an das von mir erwähnte Verhältnis.

Eine Mittheilung, die auf ein im höchsten Grade auffallendes Verhältnis hinweist, verdanken wir in der neuesten Zeit RETZIUS. Dieser fand, wenn er die Amphioxushaut mit Silber behandelte, unter der Epidermis gelegen eine geschwärzte netzartige Zeichnung, die ganz mit der Endothelzeichnung etwa eines Blutgefässes übereinstimmt, wobei die einzelnen Maschen ein Areal bedeckten, das die Basalfläche der einzelnen Epidermiszelle um ein Vielfaches übertraf. Nach den hievon gegebenen Abbildungen handelt es sich um eine Structur von thatsächlich grosser Regelmässigkeit und Endothelähnlichkeit, doch ist es RETZIUS nie gelungen, Kerne in diesen vermeintlichen Endothelzellen nachzuweisen, auch ich konnte bei meinen Färbungen niemals Kerne sehen, die ich hätte hierauf beziehen können.

Von der Silberzeichnung war es mir überhaupt nicht möglich, Präparate herzustellen, da ich zur Zeit, als RETZIUS' Mittheilung erschien, nur mehr über conservirtes Material verfügte und mehrfach angestellte Versuche mit Silberlösungen ein negatives Resultat ergaben.

Ich meinerseits könnte mich schwer dazu entschliessen, so lange nicht zwingendere Gründe vorliegen, mich für das Vorhandensein eines direct unter der Epidermis gelegenen Endothelhäutchens auszusprechen, und würde trotz der Regelmässigkeit des Netzwerkes, das die Zellgrenzen repräsentiren soll, mindestens an eine andere nichtzellige Structur (von der ich aber gar nichts mit anderen Methoden wahrnehmen konnte), wenn nicht an ein Kunstproduct hiebei denken.

Auf die Epidermis folgt zunächst eine Schichte, über deren Natur die Meinungen der Autoren stark auseinandergehen. Die

¹⁾ STRICKER'S Handbuch der Gewebelehre. Ueber die Hornhaut.

Dicke derselben schwankt innerhalb enger Grenzen, in vielen Fällen der Höhe der Epidermiszellen nachstehend, erreicht sie dieselbe manchmal nur in einzelnen besonderen Fällen erlangt sie eine bedeutendere Mächtigkeit. Doch scheint mir aus mehreren Anzeichen hervorzugehen, dass in Rede stehende Schicht sehr leicht einer Schrumpfung anheimfällt und man aus diesem Grunde die Dicke, der man auf Schnitten begegnet, als eine durch erwähnten Umstand mehr oder weniger reducirte ansehen soll. (Siehe auch weiter unten.)

Die Controverse dreht sich hier um die Frage: Ist diese Schichte als Basalmembran oder als mesodermales Cutisbindegewebe anzusehen?

Während eine Anzahl Forscher, von denen ich STIEDA, ROLPH, RAY-LANKESTER und POUCHET nennen will, für die Auffassung als Cutis eintreten, spricht LANGERHANS davon als von einer Grenzlamelle, und haben sie HATSCHEK und im Anschluss an ihn SPENGLER in seiner ausgezeichneten Arbeit über die Kiemen des Amphioxus als Basalmembran der Epidermis erklärt. Indessen ist HATSCHEK schon seit längerer Zeit, und zwar aus zum Theil den gleichen Gründen, wie ich sie sofort darlegen werde, von dieser Ansicht abgekommen (laut persönlicher Mittheilung), ja er hat schon gelegentlich oben citirten Vortrages die Möglichkeit, dass man es mit einer Cutisschicht zu thun habe, zugegeben.

Ich möchte mich ganz entschieden dafür aussprechen, der Schichte den Charakter der Cutis zuzusprechen, und zwar speciell nach dem Vorgange HATSCHEK's, in ihr allein den Repräsentanten der Cutis s. str. sehen und die tiefer liegenden Schichten der Subcutis zuzurechnen. Bevor ich zur näheren Charakterisirung und zur Darlegung der Gründe für die hier geäußerte Ansicht übergehe, will ich noch die übrigen Schichten der Haut kurz berühren.

Der Einfachheit halber wollen wir die hier besprochene Schicht als Lage I (der Cutis im weiteren Sinne) bezeichnen. Wir werden in Hinkunft am besten thun, statt des Ausdruckes „Cutis im weiteren Sinne“ uns der Bezeichnung Dermalschichte zu bedienen, worunter wir alle Schichten der Haut mit Ausnahme des Epithels und der Basalmembran verstehen wollen.

Auf die Lage I folgt eine weitere, die wir als II benennen wollen, diese wird schon von den früheren Autoren ziemlich übereinstimmend als gallertig oder gelatinös dargestellt. Ueber ihre besondere Eigenschaften und ihre sehr wechselnde Vertheilung weiter unten.

Auf die Lage II folgt eine Lage III und auf diese endlich das Epithel des Cutisblattes oder besser Dermalblattes, welches als continuirlicher zelliger Ueberzug der Haut innen aufliegt und ihren sämmtlichen tiefen Fortsetzungen folgt.

Lage I und III stimmen in Bau und Eigenschaften vollkommen überein. Sie bestehen, wie früher schon vielfach beschrieben, aus zwei aufeinander senkrecht stehenden Fasersystemen, die in mehrfachen Schichten angeordnet sind. Die Fasern verlaufen diagonal zur Längsrichtung des Körpers, der von beiden Systemen eingeschlossene rechte Winkel steht so, dass er von der Längsachse ungefähr halbirt wird. Beiden Schichten ist die starke Färbbarkeit mit Säurefuchsin gemeinsam und sie stehen sogar, wie noch ausgeführt werden soll, durch Substanzbrücken in Verbindung.

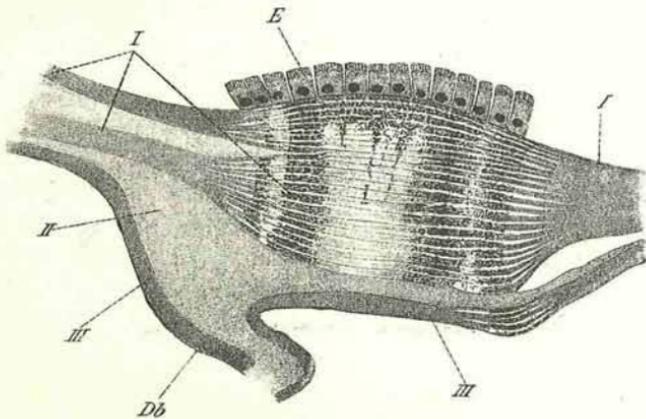
Die Masse dieser beiden Schichten ist ohne Zweifel, wie schon in vielen älteren Abhandlungen angedeutet, gewöhnliches fibrilläres, leimgebendes Bindegewebe.

Ueber die Dicke der Schicht III hätten wir noch nachzutragen, dass sie meist geringer erscheint als die von I, ja dass sie oft sehr schwer, sogar auch gar nicht nachgewiesen werden kann (auch an Stellen, wo man sie der Continuität halber erwarten sollte). Doch spielt auch hier ebenso wie bei I Schrumpfung eine grosse Rolle, was vielleicht die Schwierigkeit und Unmöglichkeit des Nachweises erklärt.

Wie ich bereits oben erwähnte und hier nochmals betonte, sprechen viele Anzeichen dafür, dass der Vorgang der Conservirung und Einbettung die fibrillären Hautschichten zur Schrumpfung veranlasst und infolgedessen deren Dicke an den Schnitten geringer erscheinen lässt, als es der Wirklichkeit entspricht. Ein merkwürdiges Vorkommnis, dem ich manchmal in meinen Präparaten begegnete, und das durch nebenstehende Abbildung illustriert werden soll, legt hiefür Zeugnis ab. An den betreffenden Stellen erschienen die Schichten I und III, vor allem aber erstere, im Vergleich zu den benachbarten Stellen bedeutend dicker und zeigten deutlich die Zusammensetzung aus einzelnen Blättern, welche ihrerseits als Ausdruck ihrer fibrillären Zusammensetzung eine feine Punktirung aufwiesen. Wir sehen auf der Abbildung die Schichte I in grösserer, III in geringerer Ausdehnung das geschilderte Verhalten zeigend. Dabei ist auffallend, in welcher Weise die Punktirung angeordnet ist. Sie füllt nicht die ganze Fläche gleichmässig aus, sondern zeigt die deutliche Tendenz, sich in bandartigen, zur Haut

senkrechten Streifen, die an ihren Rändern nicht scharf abgegrenzt sind, anzuordnen. Die Punkte (Fibrillenschiefschnitte) zeigen einen auffallenden Glanz und tragen am meisten dazu bei, derartige Stellen auffallend und kenntlich zu machen. Ueber das Zustandekommen dieser merkwürdigen Erscheinung bin ich ganz im unklaren. Vielleicht ist folgende Deutung möglich. Ich habe selbstverständlich auf die Entwässerung und Aufhellung der zum Schneiden bestimmten Stücke grosse Sorgfalt verwendet. Nichtsdestoweniger vermute ich, dass durch irgend welche uncontrolirbare Umstände die Entwässerung an einzelnen Stellen (es betraf immer nur die Haut und die Chordascheide) nicht vollständig erfolgte und hie-

Abbildung 2.



Von einem Querschnitt eines Helgoländer Exemplars. Haut an der Ursprungsstelle eines Myoseptums. Zeiss Apochr. 4 Mm., Comp. Oc. 6.

E Epidermis mit Basalmembran. *I* Cutis, in der Mitte das nebenstehend geschilderte Verhalten zeigend, links und rechts davon geschrumpft, links in zwei Blätter gespalten (Kunstproduct). *II* gallertige Schicht der Subcutis. *III* fibrilläre Schicht der Subcutis.

Db Dermalblatt.

durch gewisse weitere Veränderungen bei der Aufhellung und Einbettung verhindert wurden. Der optische Eindruck erinnert einigermaßen an den, welchen nicht gehörig entwässerte Schnitte im Balsam machen. Jedenfalls glaube ich, dass durch diesen technischen Fehler ein wünschenswerther, genauerer Einblick in die thatsächlichen Dimensionsverhältnisse der Schichten und deren Bau ermöglicht wurde.

Beide Lagen sind zellenfrei; nur gewisse Theile, die man als tiefe Fortsetzungen von *III* ansehen kann (auf Grund des bestehenden continuirlichen Ueberganges), wie z. B. die Bogenbasen der Wirbelsäule, enthalten manchmal Kerne, wie ich dies schon in

meiner Abhandlung über das Achsenskelet des Amphioxus hervor-
gehoben habe.

Die auffallende Uebereinstimmung im histologischen Bau ist es, welche zu allernächst darauf hindeutet, dass die beiden Lagen desselben Ursprunges seien, wozu die noch zu beschreibenden Verbindungsbrücken beitragen. Von der Schichte III gilt es allgemein als feststehend, dass sie als echte mesodermale Bildung dem Grenzepithel der Dermalschichte ihre Entstehung verdankt und mit fast zwingender Nothwendigkeit werden wir zu der Annahme gebracht, dass es mit I dieselbe Bewandtnis habe. Hiezu kommt noch als bedeutungsvolles Moment die oben geschilderte neu entdeckte Schichte zwischen Epithel und Lage I, die wohl sicher als Basalmembran gedeutet werden muss. Eine zweite darunterliegende Basalmembran anzunehmen, die noch dazu histologisch mit tieferen Bildungen so strenge übereinstimmt, dafür liegt kein einziger zwingender Grund vor. Die Sache liegt hier ganz analog wie bei der sogenannten Chordascheide des Amphioxus. Auch hier konnte ich durch den Nachweis einer eigenen Basalmembran der Chorda, auf Grund der Uebereinstimmung im Bau der Chordascheide mit dem corticalen Bindegewebe und auf Grund der innigen Verbindung beider Schichten den Satz aufstellen, dass die von früheren Autoren als Chordascheide bezeichnete Bildung des Amphioxus dem mesodermalen Bindegewebe zuzurechnen sei, und dass, den Fall gesetzt, dass die Chordascheide der höheren Thiere sich als chordaeigene Bildung erweise (was ich heute als feststehend betrachte), diese ihr Homologon nur in der sogenannten Cuticula chordae (oder *Elastica interna*) des Amphioxus zu suchen habe. (Auf die Bezeichnung *Elastica interna* und deren Berechtigung will ich noch einmal zurückkommen.) Unterschiede zwischen beiden Lagen ergeben sich nur im Hinblick auf ihre Anordnung und ihre Beziehung zu anderen Geweben und Organen.

Die Lage I zieht continuirlich, ohne Fortsätze in die Tiefe zu senden, über den ganzen Körper des Thieres hin, überall dem Epithel folgend. Und dies ist der Grund dafür, sie den Schichten II und III, die ein anderes Verhalten zeigen, gegenüberzustellen und allein als *Cutis* im engeren Sinne zu bezeichnen, während II und III, welche sich in die Tiefe hinein fortsetzen, zusammen als *Subcutis* betrachtet werden sollen. Die Lage III schlägt sich (selbstverständlich mit dem Matrixepithel) an gewissen Stellen, z. B. den Myosepten und longitudinalen Septen, in Form eines Doppelblattes in die Tiefe um und breitet sich an den inneren Organen,

z. B. am Nervensystem, Chorda u. s. w., aus. Die aufsteigenden sensiblen Nerven gelangen auf diese Weise zwischen den Blättern von III direct in die Lage II und müssen nun, um zum Epithel zu gelangen, die Schichte I durchbohren; dies bewirkt wiederum einen Unterschied zwischen I und III. Letztere wird nicht durchbohrt, sondern schliesst die Nerven gleichsam von ihrem Ursprunge an zwischen ihren in die Tiefe fortgesetzten Blättern ein. An Flächenpräparaten der Haut kann man diese Verhältnisse sehr leicht überblicken. Beide Schichten erscheinen in ganz übereinstimmender Weise zusammengesetzt aus sehr dünnen, sich senkrecht kreuzenden Fibrillen. Die in II parallel der Oberfläche verlaufenden Nervenstämme entsenden jedoch aufsteigende Aeste gegen die Cutis, welche dieselbe durchbohren. Um die Durchtrittsstellen treten die Cutisfibrillen eine Strecke weit etwas schärfer hervor, so dass eine auffallende kreuzartige Figur um jedes Nervenästchen entsteht, wie dies auch schon von früheren Autoren dargestellt worden ist.

Das geschilderte Verhältnis ist das typische, wenigstens für alle niederen Wirbelthiere. Ueberall folgt die Cutis in auf grössere Strecken gleichbleibender Dicke dem äusseren Epithel, ohne Beziehung zu den Myosepten. Die Subcutis hingegen ist es, welche wie bei Amphioxus sich in die Tiefe fortsetzen und vielerlei Modificationen in ihrer Anordnung annehmen kann. Bei den höheren Wirbelthieren verwischt sich dann die Grenze zwischen Cutis und Subcutis, die gallertige Substanz tritt mehr in den Hintergrund zu Gunsten der fibrillären Substanz, und eine Trennungslinie zwischen beiden Lagen ist nur annähernd festzustellen.

Es erübrigt uns noch, die als Lage II bezeichnete gallertige Schicht eingehender zu besprechen und deren feineren Bau festzustellen. Sie stellt eine vollkommen homogene Masse dar, die durch ihre Färbbarkeit mit Hämatoxylin sich von den sie einschliessenden Schichten I und III deutlich abgrenzt. Bei nicht allzu starker Einwirkung des Hämatoxylins erscheint sie in einer blassblauen Farbe, ähnlich etwa wie die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels, was schon A. SCHNEIDER hervorhebt. Doch ist sie in Bezug auf ihre Consistenz von demselben grundverschieden und steht auch sonst in keinerlei Beziehung zu demselben, was ja schon aus ihrer Vertheilung im Körper (wenigstens im Bereiche der Haut) ziemlich ausgeschlossen erscheint.

Die Mächtigkeit der Gallerte schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen; auch hier will ich im vorhinein bemerken, dass sie der

Schrumpfung im höheren oder geringeren Grade bei der Conservirung und Verarbeitung zu Schnitten unterliegt.

Während sie in den meisten Gegenden der Körperoberfläche die Schichten I und III um ein Mehrfaches (2- bis 3mal und mehr) an Dicke übertreffen kann, begegnet man oft Stellen, wo sie sich nur als ganz dünner, oft schwer nachweisbarer Streifen zwischen den beiden fibrillären Stratis vorfindet, ein Umstand, der vielleicht zum Theile auf Schrumpfung beruht und STIEDA veranlasste, ein Fehlen der Gallerte an gewissen Stellen anzunehmen, was jedoch bereits LANGERHANS widerlegte.

An einer Stelle der Körperoberfläche schwillt nun diese Gallerte, wie schon lange bekannt, mächtig an, nämlich im Bereiche der Peribranchialfalten, und hier ist auch der Ort, wo man ihre genaueren Details, die am übrigen Körper lange nicht so deutlich und so zahlreich hervortreten, studiren kann.

Die Gallerte wird hier, was übrigens auch im geringeren Masse im übrigen Hautbereich statthat, von senkrecht verlaufenden Strängen durchzogen, welche die beiden fibrillären Schichten mit einander verbinden. Diese Stränge waren bereits vielfach Gegenstand der Beobachtung und wurden von einigen, z. B. ROLPH und HATSCHK, als elastische Fasern bezeichnet. Ihr Verlauf ist in den Präparaten meist ein etwas welliger oder besser spiraliger, seltener ein gestreckter. Es ist wohl anzunehmen, dass dies wenigstens grossentheils ein Schrumpfungseffect ist, indem die Gallerte an Dicke verliert und die sie durchziehenden Stränge sich irgendwie zusammenlegen müssen, da ihre Fähigkeit zum Schrumpfen eine viel geringere ist (eine Ansicht, die übrigens bereits auch ROLPH geäußert hat).

Was ihre histologische Natur betrifft, so lehrt die Anwendung der neueren specifischen Färbungen für elastisches Gewebe, dass wir es hier mit keinem solchen zu thun haben. Hiebei sei bemerkt, dass sich auch die sonst als elastisch bezeichneten Bildungen bei Amphioxus und viele auch bei anderen Thieren auf Grund dieser Methoden als nicht elastisch erwiesen haben, so z. B. die Cuticula chordae bei Amphioxus, für die ich auch aus diesem Grunde lieber diesen Namen statt des früher von anderen und von mir gebrauchten: „Elastica interna“ beibehalten möchte.

Weder mit der UNNA-TÄNZER'schen Orceinmethode, noch mit der neuen vorzüglichen, weil ganz einfachen WEIGERT'schen Fuchsin-Resorcintärbung gelingt es, im Körper des Amphioxus elastisches Gewebe nachzuweisen.

Die die Gallerte durchquerenden Stränge erweisen sich vielmehr im Gegensatz zu den früheren Ansichten auf Grund ihres mikroskopischen und färberischen Verhaltens als ganz aus derselben Substanz aufgebaut wie die obengeschilderten Schichten I und III der Haut, als echtes sehr fein fibrilläres, leimgebendes Bindegewebe; wir haben es auch nicht mit Fasern, sondern mit Fasersträngen zu thun, die aus feineren Fasern von der Natur der die Schichten I und III zusammensetzenden bestehen. Im Gegensatz zu manchen der früheren Darstellungen ist auch hervorzuheben, dass sie thatsächliche Verbindungen zwischen der Fasersubstanz der Schichten I und III darstellen. An allzu dünnen Schnitten ist dies selbstverständlich nicht immer zu sehen, da man bei dem nicht gestreckten Verlaufe nebst einigen wirklich ganz durchziehenden einerseits Stränge sehen kann, die mit keiner, andererseits auch solche, die mit bloss einer fibrillären Schichte in Verbindung zu stehen scheinen. An dickeren Schnitten findet man dann relativ viel mehr Stränge, die beide Schichten erreichen. Infolge des geschlängelten Verlaufes erscheinen oft bloß kurze Längs-, Quer- oder Schieferschnitte der Bündel in der Gallerte.

Ist auch eine im histochemischen Sinne berechtigte Benennung dieser Faserbündel als elastische nicht zulässig, so stehe ich nicht an, dieselben functionell dem elastischen Gewebe in der Haut der höheren Wirbelthiere an die Seite zu stellen. Wie bei letzteren die elastischen Netze der Cutis und der Unterhaut dazu dienen mögen, eine Art Skelet herzustellen, um die Haut bei ihren vielen passiven Bewegungen und Verschiebungen in ihrer Form zu erhalten, so dürften die senkrechten Faserbündel der Amphioxushaut einen ähnlichen Zweck zu erfüllen haben, nämlich die sonst nur durch die nachgiebige Gallerte verbundenen Fibrillenschichten fester aneinander zu fügen und der Gallerte selbst eine festere Stütze zu verleihen. Für die Mechanik der schlängelnden Bewegungen des Thieres mag diese skeletähnliche Stützvorrichtung eine grosse Bedeutung haben.

Die Gallertschichte enthält fernerhin die zur Haut gehörigen Nerven, die als stärkere Stämmchen parallel der Oberfläche darin verlaufen und auf die oben beschriebene Art die Cutis durchbohrende Aestchen zur Epidermis senden.

Endlich verlaufen hier auch die vielstudirten und wohl von STIEDA am besten dargestellten Canäle, ausgekleidet von einem flachen Epithel; besonders entwickelt ist dieses Canalsystem in den

Peribranchial- und Seitenfalten, sowie in den Flossensäumen. Besondere Structureigenthümlichkeiten sind von diesen Canälen nicht zu bemerken, das Epithel stimmt vollkommen mit dem Matrixepithel der Dermalschichte überein.

Oft hat es den Anschein, als ob in der Gallertschichte einzelne Kerne vorhanden wären, also gleichsam Bindegewebskörperchen, die sich aus dem Verbande der Matrix gelöst haben und in die Tiefe gerückt sind, ähnlich wie ich dies von den Bogenbasen der Wirbelsäule beschrieben habe. In der Haut scheint mir die Sache jedoch anders zu liegen. Die Vorkommnisse von derartigen Zellen sind überhaupt ziemlich selten und lassen sich wahrscheinlich oft auf tangential angeschnittene oder collabirte Canäle oder als deren blinde, etwa in eine einzige gestreckte Zelle auslaufende Enden zurückführen.

Andere von diesen Kernen, vor allem jene, die man öfter dicht unter der Cutis (Fig. 1) beobachten kann, gehören ohne Zweifel feinen Nervenästchen an. Uebrigens halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die Einwucherung des Matrixepithels in die Gallerte sowohl, als auch in die Bogenbasen der Wirbelsäule in Form des Canalsystems ein Vorläuferstadium der Auflösung des Epithels in einzelne Bindegewebskörperchen darstellt, und dass diese Tendenz in der Wirbelsäule um einen Schritt weiter gediehen ist als in der Haut, indem sich hier bereits einzelne zweifellos isolirte Bindegewebszellen nachweisen lassen.

Wenn ich RAY LANKESTER recht verstehe, so will er die von zelligen Röhren durchzogene Gallertschicht direct als eine Art von Knorpel ansehen, eine Ansicht, der ich mich nicht anschliessen möchte.

SPENGLER gedenkt auch der oben geschilderten scheinbar vereinzelt Kerne und möchte die Gallerte für zellenhaltig erklären.

Wenn, wie dies z. B. bei den Myosepten und den longitudinalen Septen der Fall ist, sich die unterste als Lage III bezeichnete Schichte in zwei Blättern in die Tiefe senkt, so sieht man überall deutlich auch die Gallerte dazwischen mitziehen (Fig. 2). Meist kann man die letztere aber nur ein Stück weit deutlich in die Tiefe verfolgen, indem sie anscheinend blos den Zwickel, den die beiden Bindegewebsplatten einschliessen, ausfüllt, um dann zugeschärft zu endigen. Die Bindegewebsblätter scheinen sich dann eng aneinander zu legen oder zu vereinigen (Fig. 2).

Aber schon aus dem Umstande, dass dieser Zipfel der Gallerte an verschiedenen Stellen sehr verschieden weit sich zwischen die beiden Platten einschiebt und eingedenk des Umstandes, dass auch hier Schrumpfung eingetreten sein und eine dünne Gallertschicht dem Auge entziehen kann, endlich aus der Thatsache, dass die Bindegewebsplatten in der Tiefe wieder auseinanderweichen und die Gallerte an solchen Stellen in grosser Mächtigkeit wieder auftritt (*Ligamentum longitudinale dorsale superius*, sogenannte Flossenstrahlen), dürfen wir an eine Continuität der oberflächlichen und der tiefen Gallertmassen glauben. Diese Erstreckung in die Tiefe ist auch der Grund dafür, dass wir die Schichte I allein als *Cutis*, die Schichte II und III zusammen als *Stratum subcutaneum* bezeichnen möchten.

Wie in der Haut die Gallerte bereits von den senkrecht aufsteigenden Abzweigungen der fibrillären Schichten durchzogen wird, die aber zu scharf abgegrenzten Bündeln vereinigt durchlaufen, so ist dies in noch höherem Grade in den tiefen Gallertanhäufungen der Fall, indem hier die dieselben durchquerenden Fasermassen viel weniger scharf abgegrenzt als einzelne Fasern im mannigfach sich kreuzendem und durchflechtendem Verlauf erscheinen (*Lig. longit. dors. sup.*, Bogenbasen).

In den Flossenstrahlen, welche dadurch entstehen, dass der aus dem epithelialen Dermalblatt und der Schichte III bestehende Boden der sogenannten Flossenhöhlen durch die mächtige Entwicklung der Gallerte in die Höhle vorgetrieben wird, bleibt die Gallerte meist frei von Fasern, hingegen findet man vielfach Einwucherung von zapfen-, strang- oder röhrenförmigen Fortsätzen des Matrixepithels.

Im Anschlusse an die eben geschilderten Verhältnisse und die daraus abgeleiteten Deutungen dürfte es nicht uninteressant sein, einige Gebilde des Amphioxuskörpers zu untersuchen, die von skeletartigen Substanzen gestützt werden. Es werden dies vor allem der Mundcirrenapparat, das Velum und der Kiemenapparat sein, während ich in Bezug auf die Chorda der Beschreibung, die ich und später v. EBNER gegeben haben, im wesentlichen kaum etwas hinzuzufügen habe.

Gehen wir bei dem histologischen Studium des Mundcirrenapparates von dem Querschnittsbild eines Mundcirrus oder -tentakels aus.

Den Mundring wollen wir nicht besonders in Betrachtung ziehen, da er sich histologisch vom freien Cirrus gar nicht unter-

scheidet (im Gegentheil, es finden sich nicht alle Bestandtheile des Cirrus an demselben wieder) und die gröbere Anatomie des ganzen Tentakelapparates von anderen Autoren früher schon ausführlich und richtig beschrieben worden ist.

Es wird sich herausstellen, dass sowohl die gröberen als die feineren Verhältnisse des einzelnen Tentakels viel complicirtere sind, als dies bisher dargestellt wurde, dass sich vor allem sein bindegewebiger Stützapparat aus sehr verschiedenen Theilen zusammengesetzt erweist, und dass die Deutungen, die man mit den bisher gekannten Theilen vornahm, zum Theil einer Correctur bedürftig sind.

Der Querschnitt eines Mundtentakels bietet folgende Verhältnisse dar:

Entsprechend der seitlich etwas zusammengedrückten Gestalt des Tentakels begegnen wir auf seinem Querschnitt (wenigstens bei den grösseren und nicht zu nahe an der Spitze) einem etwa birnförmigen Umriss. Der verbreiterte Theil, welcher die Skeletachse enthält, entspricht der inneren Kante und ist der Mundhöhle zugewendet, während der schmälere Theil der äusseren Kante entspricht. Das Epithel, welches den Tentakel überzieht, zeigt Verhältnisse, die von jenen des übrigen Körperepithels verschieden sind. Die Zellen sind meist etwas höher, der Cuticularsaum weniger stark ausgebildet. Entsprechend der in der Fig. 4 mit einem Kreuz bezeichneten Richtung bildet es von Stelle zu Stelle die knospenartigen Erhebungen, die wohl als Sinnesorgane zu deuten sind, und bereits vielfach, zuletzt in jüngster Zeit von HEYMANS und VAN DER STRICHT, untersucht worden sind; an unserem Schnitte sind diese Gebilde nicht getroffen. Der Umstand, dass auf Fig. 4 die Basalmembran der Epithelzellen nicht eingezeichnet ist, fällt nach dem, was ich oben angeführt habe, nicht ins Gewicht. In Fig. 5 erscheint dieselbe durch die Färbung hervorgehoben.

Auf das Epithel folgt eine Schichte, die sich sowohl ihrer histologischen Natur nach, als auch bei der Verfolgung der Schnittserie gegen die Basis des Tentakels durch ihren Uebergang in den entsprechenden Theil der Haut als Cutis (Lage I) erweist. Ihre Mächtigkeit ist eine sehr verschiedene, je nach dem Theile des Tentakels. An der der Mundhöhle zugewendeten Fläche sehr dünn (Ia, Fig. 4 und 5), verbreitert sie sich gegen die Seitentheile hin und erfüllt den ganzen Binnenraum (Ib), um endlich an der inneren Fläche wieder nur als sehr dünner Streif unter dem Epithel entlang zu laufen (Ic). Es unterliegt aus oben angeführten Gründen

keinem Zweifel, dass dieses Gewebe der Cutis vollkommen entspricht. Darin eingeschlossen, respective in dieselbe hineingestülpt, finden sich nun noch mehrere andere Gewebsarten und Gebilde, und zwar folgende. Der schmalen äusseren Tentakelkante entlang findet sich nach innen von der daselbst sehr dünnen Cutisschicht eine Masse, die man sofort sowohl aus ihrer Farbenreaction als auch, was wohl beweisender ist, gleichfalls aus ihrem in der Serie ersichtlichen continuirlichen Uebergang in die subcutane Gallerte als dieser letzteren gleichwerthig ansehen muss. Genau genommen stellt diese Gallertmasse auf dem Querschnitte einen Ring dar, dessen äussere Hälfte sich sehr mächtig verdickt hat, während die innere sehr dünn geblieben ist. In ihrer Structur unterscheidet sich diese Gallerte von der in der Subcutis nur dadurch, dass fibrilläre Bündel in derselben nicht vorkommen; dieselben verschwinden schon in der Gegend des Mundringes. Dieselbe Auffassung wie bei der Gallertsubstanz ist natürlich auch bei der ersterwähnten Schicht des Tentakels, der Cutisschicht, zulässig. Nur ist es hier der innere Halbring (*Ib* sammt *Ia*), welcher sich mächtig verdickt hat, während der äussere (*Ic*) dünn geblieben ist.

Folgerichtiger Weise müsste man dem Lumen des Gallert-ringens zugewendet zunächst ein Analogon der Lage III der Haut auffinden, thatsächlich ist aber ein solches auf dem Querschnitt eines Tentakels gar nicht oder nur sehr undeutlich nachzuweisen, da die Schichte III schon im Bereich des Mundringes sehr dünn wird und sich in dem freien Tentakel entweder ganz verliert oder, was das wahrscheinlichere ist, bis zur Unmerklichkeit verdünnt. Es folgt auf diese Weise anscheinend auf die Gallertschicht sofort eine Lage platter Zellen, in der wir unschwer das Grenzepithel des Bindegewebes erkennen.

Einzelne Kerne in der Gallerte sind, wie die genauere Betrachtung lehrt, zum Theil auf feine Nervenstämmchen, zum Theil auf die hier selteneren Subcutiscanäle zurückzuführen.

Wenn wir also auf Grund der bis jetzt gewonnenen That-sachen den Tentakel als Ganzes betrachten, so besteht derselbe nebst äusserem Epithel und der chordaähnlichen Skeletachse im Wesen aus einer hohlen Ausstülpung sämmtlicher Haut-schichten, bei welcher das vom Cutisepithel eingeschlossene Lumen ein verhältnismässig enges bleibt, während die Wände theilweise eine enorme Verdickung erfahren.

Ganz besonders ist es der mächtig verdickte innere (orale) Abschnitt des Cutisringes, welcher infolge der verschiedenen

darin eingeschlossenen Gebilde ein ganz besonderes Interesse verdient. Hier die Darstellung der bezüglichen Verhältnisse.

Die feste Stütze des Tentakels bildet der eigenthümliche Skeletstab, von dem schon ROLPH und SCHNEIDER hervorhoben, dass er mit der Chorda des Thieres sehr viel Aehnlichkeit habe.

In neuerer Zeit hat KLAATSCH eine Beschreibung des Baues und der Entwicklung des Tentakelapparates gegeben, der ich in Bezug auf die meisten der angeführten Thatsachen zustimmen und noch einige neue Befunde hinzufügen kann.

Der Skeletstab besteht aus einer dicken äusseren Hülle und deren Inhalt. Letzterer, seiner Natur nach zellig, behält diesen Charakter zum Unterschied von dem gleichfalls ursprünglich zelligen Inhalt der Chorda zeitlebens in deutlich nachweisbarer Form bei. Wie auf dem Längsschnitt ersichtlich, sind es geldrollenartig hinter einander angeordnete, flache Zellen, von denen jede den ganzen Querschnitt des Rohres ausfüllt. Dieselben enthalten einige grössere Vacuolen, die den Kern sammt einer deutlichen Protoplasmaanhäufung an irgend eine central oder auch mehr peripher gelegene Stelle verdrängen. Meiner Ansicht nach sind die Wände der einzelnen Zellen auch im erwachsenen Zustande noch protoplasmatisch. Ich konnte keinerlei faserige Differenzirung in denselben unterscheiden, wie dies ROLPH thut und darauf eine directe Vergleichung mit den Chordaplatten begründet. Ich glaube vielmehr, dass die Wände der einander benachbarten Zellen durch den Vacuolisirungsprocess sehr dicht aneinander gepresst sind, so dass die Antheile der beiden Zellen nicht mehr unterschieden werden können. Vielleicht herrscht hier dasselbe Verhältniss vor, wie dies STUDNIČKA an den Chordazellen dargethan hat, dass nämlich die früher für einfach gehaltenen Scheidewände der blasigen Chordazellen sich in Wirklichkeit in zwei Lamellen auflösen lassen, zwischen denen sich intercellulare Brücken erstrecken.

Dass sich ROLPH's Meinung, es befinde sich an der inneren Fläche der Achsenscheide im Mundringe ausser den centralen Kernen noch ein flaches Endothel, während im Inhalte der freien Tentakel Kerne überhaupt nicht vorkommen, irrthümlich ist, ergibt sich schon aus den Untersuchungen anderer; ich will hier nur im besonderen darauf hingewiesen haben. ROLPH hat ja ebenso irrthümlich die Cuticula chordae als ein Endothel dargestellt.

Nur an gewissen Stellen möchte ich im Anschluss an KLAATSCH behaupten, dass in den Zellwänden die Abscheidung einer Substanz

stattgefunden habe, nämlich an den Grenzen der einzelnen Mundringglieder, und diese Substanz ist wieder identisch und steht ja in continuirlichem Zusammenhang mit der Masse, welche die Hülle des Skeletstabes darstellt.

Diese erweist sich auf gewissen Präparaten, z. B. solchen, die mit Cochenillealaun oder Boraxcarmin tingirt sind, als aus circulären Fasern zusammengesetzt und erinnert hier an die Chordascheide, zumal da ja der Inhalt der Tentakel dem auf einem gewissen Entwicklungsstadium befindlichen Chordainhalte ebenfalls gleicht.

Aber die Betrachtung eines Hämatoxylinpräparates belehrt uns eines anderen. Die Hülle zeigt nämlich da, wie KLAATSCH es auch bereits angab, eine ganz ausgezeichnete Färbbarkeit mit Hämatoxylin, während die Chordascheide an denselben Präparaten die Färbung des gewöhnlichen fibrillären Bindegewebes annimmt (Säurefuchsin).

Da nach KLAATSCH'S Angaben die Hülle und die Scheidewände zwischen den Theilen des Mundringes als Abscheidungen des zelligen Tentakelinhaltens entstehen, ausserdem die Färbbarkeit mit dem von mir beobachteten Verhalten der Basalmembranen gegen Hämatoxylin (Basalmembran der Epidermis, Cuticula chordae, letztere auch von EBNER mit Hämalalaun dargestellt) übereinstimmt, so stehe ich nicht an, dieselbe als Abscheidungsproduct (Basalmembran) anzusehen und sie im Gegensatze zu der Meinung, dass sie der sogenannten Chordascheide des Amphioxus entspreche, dieser als etwas Verschiedenes gegenüberzustellen.

Ich möchte hier nochmals betonen, dass ich an der Natur der Chordascheide des Amphioxus als mesodermales Gebilde festhalte und der Chordascheide der höheren Thiere, die ja mit grösster Wahrscheinlichkeit vom Chordainhalte abstammt, blos die Cuticula chordae und bei Ausdehnung des Vergleiches auf den Tentakelapparat auch dessen Hülle gleichstelle.

Nach KLAATSCH'S Vermuthung stammt der Tentakelapparat gleich der Chorda vom Entoderm ab, nur haben sich beide nach verschiedener Richtung entwickelt. Während die Chordazellen ganz bedeutende Veränderungen durchmachen und eine grosse Menge von faseriger Substanz abscheiden (Chordaplatten), bewahren die Zellen des Tentakelapparates deutlicher ihren ursprünglichen Charakter, wobei es nach aussen zur Abscheidung einer mächtigen Basalmembran kommt. Im Anschlusse daran möchte ich richtigstellen, was KLAATSCH über die histochemische Natur der Chordaplatten sagt, er nennt sie nämlich „elastische Sub-

stanz“. Mag auch ihr Verhalten gegen Säuren und Alkalien ein der elastischen Substanz ähnliches sein, so ist es doch ihr färberisches gar nicht, da sie auf die gebräuchlichen Elastinfärbungen nicht reagiren. Auch ihr optisches Verhalten ist ja, wie v. EBNER zeigte, ein ganz und gar von elastischer Substanz verschiedenes und sehr bemerkenswerthes. Bei der von mir angewendeten Dreifachfärbung nahmen sie die gelbe Farbe der Pikrinsäure an, ebenso die dem Chordainhalte zugehörigen Fasern des von mir so genannten Lig. longitudinale internum.

Auf der der Mundhöhle zugekehrten Fläche des Skeletstaves finden wir weiterhin, gleichsam auf demselben reitend, ein aus einer besonderen Substanz bestehendes Gebilde, das etwa die Gestalt eines halben Hohlcylinders hat, auf dem Querschnitt sich demgemäss als halbkreisförmiger Bogen präsentiert. Dieser Halbcylinder liegt der Achsenhülle unmittelbar an und lässt zwischen sich und dem oralen Epithel nur einen ganz schmalen Spalt frei, der von der Cutis ausgefüllt wird. An den Rändern ist er etwas verdickt, oft spaltet er sich daselbst in zwei kurze Lippen (Fig. 4 rechts).

Die Substanz dieses Gebildes ist meist undeutlich gegen die Cutis abgegrenzt, und ich glaube daher, sie als ein Umwandlungsproduct der Cutis ansehen zu dürfen. Wir werden dem geschilderten Verhältniss zur Cutis noch bei anderen, aus gleichem Material bestehenden Bildungen begegnen und es wird da auch der genetische Zusammenhang noch deutlicher ersichtlich sein.

Was das histologische Verhalten dieses Halbcylinders betrifft, so ist er ausgezeichnet durch seine ganz intensive Färbbarkeit mit Pikrinsäure, wodurch er zwischen der roth gefärbten Cutis und der tiefblau gefärbten Achsenscheide hell und auffallend hervorleuchtet.

Die Substanz erscheint oft auf Längsschnitten des Tentakels fein längsgestreift und ist ohne Zweifel aus Fibrillen zusammengesetzt.

Die Consistenz ist wohl jedenfalls eine sehr feste, etwa knorpelartige; am Tentakel kann man dies nicht so leicht entscheiden, da hier jedenfalls zum grossen Theile der Achsenstab das stützende Element ist; auch ist der Halbcylinder nicht isolirbar, um ihn etwa so auf seine physikalischen Eigenschaften prüfen zu können.

Zur Annahme einer festeren Consistenz fühle ich mich durch die Befunde an solchen Gebilden berechtigt, die ausschliesslich aus dieser Substanz bestehen.

Erst wenn wir auch die anderen aus der gleichen Masse bestehenden Skeletstücke besprochen haben werden, wollen wir auch einen Versuch zur histologischen Deutung und Benennung vornehmen.

In keiner der früheren Arbeiten wird dieses eigenthümlichen Halbcylinders Erwähnung gethan, offenbar deshalb, weil er sich bei ungeeigneten Färbungen vollständig dem Blicke entzieht. Seine Function dürfte wohl zweifellos in der Verstärkung der stützenden Tentakelachse zu suchen sein.

Nach seitwärts und aussen vom Skeletstab, nahe dem Epithel gelegen, finden wir in der Cutismasse eingelagert den Querschnitt zweier Canäle, die mit einem flachen Endothel ausgekleidet sind; hie und da kann man einen Kern des letzteren auffinden. Besonders gekennzeichnet sind diese Canäle durch einen eigenthümlichen homogen oder fein granulirt erscheinenden Inhalt, der in Bezug auf Färbbarkeit und optisches Verhalten vollständig mit der Inhaltsmasse der Blutgefäße übereinstimmt.

Auch der Bau der Wand gleicht dem der Gefäße. Leider war es mir trotz sehr vieler darauf angewandter Mühe unmöglich, diese Hohlräume weiter als bis zum Mundring zu verfolgen, wo sie dann umbiegend und infolgedessen in ungünstiger Richtung vom Schnitte getroffen dem Auge entchwanden. Auch das Studium von in anderer Richtung angelegten Serien förderten nicht die Kenntniss ihres Verlaufes. Nichtsdestoweniger möchte ich diese Canäle nach allem, was man von ihnen feststellen kann, für Blutgefäße halten.

In dem schmalen Cutisstreifen, der zwischen dem Knorpelhalbcylinder und dem Epithel gelegen ist, verläuft ein dünner Längsnerv, ebenso verlaufen, wie ich dies bereits erwähnte, im gallertigen Theile des Tentakels einzelne Nervenstämmchen.

KLAATSCH und die früheren Autoren haben anscheinend von den Blutgefäßen und den Nerven, ferner auch von dem Vorhandensein einer Gallertschicht im Tentakel nichts gewusst. Die durch die Färbung hervorgehobenen Kerne der Gefässwand und der Nerven mögen KLAATSCH zu der Ansicht bestimmt haben, dass der Rest des Tentakelraumes, den der Skeletstab freilässt, von einer „zellenhaltigen Modification“ des mesodermalen Stützgewebes eingenommen wird.

Da ich bisher bereits einigemal Anlass gefunden habe, auch die Amphioxus chorda in die Debatte zu ziehen, so möchte ich noch auf einen Punkt im Baue derselben zurückkommen. Durch Zufall war es mir, als ich meine Arbeit über die Chorda publicirte,

entgangen, dass SPENDEL seiner Arbeit über die Kiemen des Amphioxus anhangsweise eine Notiz über die nachher von mir als Chordakörperchen bezeichneten Zellen zwischen den Chordaplatten beigefügt hatte. In derselben wird genau so, wie ich es dann auch that, der Angabe RAY-LANKESTER entgegengetreten, der diese zelligen Körper als nur bei jungen Thieren vorkommend bezeichnet.

Desgleichen hatte ich Gelegenheit, darauf hinzuweisen, dass um die leicht sichtbaren grossen Kerne dieser Zellen auch immer ein wenig feinkörniges Protoplasma gelegen sei und lieferte hievon eine Abbildung, die im ganzen mit der auf denselben Gegenstand bezüglichen von ROLPH übereinstimmte. Ich bin in der Lage, diese Angaben heute nach den Ergebnissen der Untersuchung am lebenden Objecte zu vervollständigen. Die Protoplasmanasse ist keineswegs so gering und wenig ausgedehnt, wie es auf ROLPH'S und meiner Abbildung gezeichnet ist. An mit Neutralroth vital gefärbten Thieren sah man in der Seitenansicht, dass fast der ganze Raum zwischen den einzelnen Platten von Protoplasma ausgefüllt sei; letzteres war durch den Umstand, dass sich zahlreiche kleinere und grössere Körnchen in demselben lebhaft roth gefärbt hatten, hervorgehoben. Ich versuchte nun mit dem Rasirmesser Querschnitte vom lebenden Thier zu machen, die natürlich ziemlich dick ausfielen; immerhin konnte man auch hier die anscheinend netzförmige Protoplasmanasse sehen. Da die Anwendung stärkerer Vergrösserungen bei der Dicke der Objecte unmöglich war, konnte ich leider nichts Genaueres über die Vertheilung des Protoplasmas erfahren. Dasselbe dürfte wohl entsprechend dem bei der Entwicklung eintretenden Vacuolisirungsprocess netz- oder wabenartig die Platten überziehen. Zweifellos schrumpft dieses Plasma an conservirtem und zu Schnitten verarbeitetem Material sehr stark, so dass man dann nur stern- oder strangförmige Reste davon um den Kern auf solchen Schnitten wiederfindet.

Wir wollen uns nun zum Kiemenskelet wenden. Es wäre hier vollkommen überflüssig, eine ausführliche Beschreibung zu geben, es genügt vollständig, in Bezug auf diesen Punkt auf die ausführlichen Darstellungen SPENDEL'S und BENHAM'S zu verweisen, denen ich, was das Thatsächliche betrifft, nichts hinzuzufügen habe.

In der Deutung der Befunde werden wir jedoch von der Ansicht SPENDEL'S in einer Weise stark abweichen müssen, die für die Auffassung der Skeletgebilde von grosser Bedeutung sein wird.

Nach SPENGL'S richtiger Darstellung findet sich in den Kiemenbogen, wenn wir deren Schichten histologisch mit denen der Haut vergleichen wollen, nur eine Schichte vor, die in ihrem ganzen Verhalten der von uns als Lage I oder Cutis bezeichneten Lamelle entspricht. Als ein Differenzierungsproduct derselben ist der Kiemenstab zu betrachten.

Diese Bindesubstanz der Kiemenbogen unterscheidet sich von der der Haut oder des Achsenskelettes aber dadurch, dass sie in ihrer Entstehung unserer Auffassung nach nicht auf das Epithel des von den Urwirbeln stammenden Cutisblattes oder Dermalblattes, beziehungsweise Sklerablattes, sondern auf das Epithel des Cöloms, also auf das Splanchnocöl zurückzuführen und dem splanchnischen Bindegewebe zuzurechnen ist. Andererseits ist diesem Unterschiede keine besonders grosse Bedeutung beizulegen, indem wir feststellen können, dass die Epithelien der Urwirbel und des Cöloms sich in Bezug auf die von ihnen erzeugten Bindesubstanzen ziemlich gleich verhalten, ja dass eine scharfe Trennung und Unterscheidung nicht recht möglich ist. So sehen wir die aus einer einheitlichen Masse von spärlicher homogener Grundsubstanz und gewöhnlichem fibrillären Bindegewebe bestehenden unteren Bogen der Wirbelsäule auf der äusseren Seite vom Sklerablatt, auf der inneren vom Cölom-epithel begrenzt und müssen wohl den Ursprung des Bindegewebes hier ziemlich gleichmässig auf beide Blätter zurückführen.

Festzuhalten wäre nur folgender Unterschied zwischen Urwirbel- und splanchnischem Bindegewebe: die Gebilde des Dermalblattes zeigen die weiteste Differenzirung (Schichten der Haut), die sich beim allmählichen Uebergang in die Tiefe zum Sklerablatt mehr und mehr verliert. Das Cölombindegewebe zeigt eine noch geringere Differenzirung, so dass man z. B. in den Kiemenbogen nur eine einheitliche Lage von fibrillärem Bindegewebe vorfindet, die man nach ihrer Beziehung zum äusseren und inneren Epithel als der Cutis gleichwerthig ansehen darf, die wohl aber thatsächlich allen drei Dermalschichten entsprechen könnte.

Wir wollen im Hinblick auf diese Uebereinstimmung mit der Cutis das Bindegewebe des Kiemenbogens, wie dies auch LANKESTER und BENHAM thun, der Einfachheit halber gleichfalls als Cutis bezeichnen.

Der Gegensatz gegen die SPENGL'Sche Darstellung gipfelt in Folgendem: SPENGL fasst die Cutis als Basalmembran der ectodermalen und entodermalen, vielleicht auch der mesodermalen Epithelien auf, indem er sich an HATSCHEK'S Darstellung an-

schliesst und der einschränkenden Bemerkung dieses Autors, dass die Auffassung als Cutis immerhin zulässig erscheine, ihre Geltung stricte abspricht.

In Consequenz dessen leitet er den Skeletstab von dieser Basalmembran und daher indirect vom äusseren und inneren, eventuell auch vom mittleren Epithel ab. Hiemit stellt er sich in Gegensatz zu RAY-LANKESTER's Ansicht, der die betreffende Schicht als mesodermale Cutis betrachtet.

Mir scheint aus Gründen, die ich zum Theil schon bei der Haut erläutert habe (anatomische Beziehungen, Vorhandensein einer besonderen Basalmembran, vollständige histologische Uebereinstimmung mit dem faserigen Antheil der Subcutis), die Auffassung RAY-LANKESTER's die richtigere, wie sich ja auch ältere Autoren vielfach in diesem Sinne geäussert haben. Hiezu kommt noch der Umstand, dass die mächtige Ausbildung der Cutisschicht und ihre merkwürdige Anordnung in den Mundtentakeln, wo sie ja eine sehr dicke und tiefe Schichte um die eingelagerten übrigen theils ento-, theils mesodermalen Gebilde darstellt, gegen ihre Auffassung als Basalmembran spricht.

Auch BENHAM hat, veranlasst durch SPENGLER's Arbeit, den von RAY-LANKESTER vertretenen Standpunkt nochmals klargelegt und auf den mesodermalen Charakter des Kiemenbogenskeletes hingewiesen. Im speciellen sei aus seinen Ausführungen noch folgendes Detail hervorgehoben.

Bekanntlich befindet sich auf dem Querschnitt eines Kiemenbogens der Skeletstab sammt der ihn einhüllenden cutisartigen Schicht auf der Aussenseite, dem ectodermalen Epithelüberzug benachbart. Nach innen schiebt sich zwischen die beiden Entodermblätter bloss eine ganz dünne Fortsetzung der Cutisschicht ein, die nur bei besonders gut gelungener Färbung mit Säurefuchsin deutlich sichtbar wird. Diese dünne Platte wird von SPENGLER in Consequenz seiner Annahme als eine von beiden Entoderm lamellen gemeinsam ausgeschiedene Basalmembran angesehen. Unserer Anschauung nach ist diese Lamelle jedoch mesodermal und entspricht der Cutis.

Hiezu kommt noch der Umstand, dass BENHAM nachgewiesen hat (wie ich bestätigen kann), dass diese dünne „Septalmembran“ thatsächlich als zweiblättrig aufzufassen ist. Die beiden Blätter werden durch eine Lage von Kernen vom Typus der Bindegewebsmatrixkerne abgegrenzt. Es bleibt dabei in Anbetracht der sehr minutiösen Verhältnisse unentschieden, ob wir hier einen vom Matrixepithel ausgekleideten Canal vor uns haben, dessen Lumen jedoch

nicht nachweisbar oder überhaupt verstrichen ist; wahrscheinlich ist dies der Fall.

Ist die Ansicht SPENDEL's, dass der Ursprung der Binde-substanzen im Kiemenbogen auf Basalmembranen aller drei Epithelien zurückzuführen ist, abzuweisen, so ist, wie dies SPENDEL, RAY-LANKESTER und andere übereinstimmend annehmen, die Abstammung des eigentlichen Skeletstabes von der von uns als cutisähnlich bezeichneten Schicht zweifellos, was, besonders an den Kiemen, wie dies SPENDEL genau schildert, der Uebergang der Stabssubstanz in die des fibrillären Bindegewebes, sein längsfibrilläres und dabei concentrisch geschichteter Bau aufs deutlichste darthun. Was die stoffliche Natur des Stabes betrifft, so haben wir hier wieder jene Masse vor uns, die wir bereits als „Halbcylinder“ in den Mundtentakeln kennen gelernt haben, jenes sich mit Pikrinsäure intensiv gelb färbende Gewebe. Auf dem Querschnitt geht es ohne scharfe Grenze in die schmale, mit Fuchsin rothgefärbte Schicht (Cutis) über, die sich zwischen ihm und dem Epithel befindet. An den Kiemenbogen sieht man um vieles deutlicher diesen Zusammenhang und den fibrillären Bau des knorpelartigen Gewebes als an den Tentakeln.

Auch die Endostylarplatten haben ganz denselben histologischen Charakter und bedürfen von diesem Standpunkte aus weiter keiner besonderen Beschreibung.

Auch im Velum, und zwar in dessen tentakelartigen Zacken, haben einige Untersucher einen stützenden Stab gesehen, ohne jedoch eine genauere Beschreibung zu geben, so z. B. ROLPH, SCHNEIDER, VOGT und YUNG. Letztere Autoren gaben auch an, dass im Velum sich ein Ring befinde, von dem diese Stäbe ausgehen, ein Befund, den ich nicht bestätigen kann.

Schon am lebenden Thiere kann man sehen, dass die Velumtentakeln eine gewisse Starrheit besitzen und so eine Art Reussenapparat herstellen. Die Betrachtung von Schnitten dieser Gebilde belehrt uns über Folgendes: Die Fig. 7 klärt uns an einem schwach vergrößerten Schnitt über die Grösse des Stabes, seine Lage und sein Verhältniss zu den benachbarten Geweben, vor allem zum Velummuskel, Ecto- und Entoderm und zu dem von VAN WIJHE angegebenen Ringnerven des Velums auf. Fig. 6 zeigt einen Querschnitt durch einen der grösseren Tentakel. Wir sehen ein vorderes, pigmentirtes Epithel, welches der Mundhöhle zugekehrt und ectodermaler Natur ist, ferner ein pigmentloses, sonst

im Bau jedoch wenig verschiedenes hinteres entodermales Epithel, die Grenze beider bezeichnet durch die knospenartigen, jedenfalls einer Sinnesfunction dienenden Epithelgebilde.

Die Epithelien schliessen eine compacte Masse cutisähnlichen Gewebes ein, von der dasselbe gilt wie von dem cutisähnlichen Gewebe der Kiemenbogen. In derselben, mehr dem Ectoderm genähert, erscheint der Skeletstab, auf seiner inneren Fläche mit einer, auf der äusseren mit drei stumpfkantigen Längshervorragungen versehen, seine Grenze gegen die Cutis ist unscharf. Es besteht auch dieser Skelettheil aus eben derselben Substanz wie die Kiemenstäbe und der Halbcylinder der Mundtentakeln. Intensive Gelbfärbung und fibrilläre Zusammensetzung sind an ihm gleichfalls zu constatiren. Der ectodermalen Fläche genähert verläuft ein dünner Nervenstamm, ein Zweig des VAN WILHE'schen Ringnerven. Fig. 8 ist nach einem leider nicht ganz genauen Längsschnitt gezeichnet und zeigt daher keines der beiden Enden des Skeletstabes. In Fig. 9 sehen wir die mit + bezeichnete Stelle aus Fig. 7 in stärkerer Vergrösserung und erkennen, dass das Ende des Stabes abgerundet ist.

Es würde sich nun weiterhin darum handeln, wie man die beschriebene Skeletsubstanz, die uns im „Halbcylinder“ der Mundtentakeln, in den Kiemenstäben und im Velum begegnet ist, aufzufassen und zu benennen habe. Die Bezeichnung als chitinartig, wie wir sie bei einigen Autoren finden, wird kaum Berechtigung haben.

Als sehr charakteristisch möchte ich ihre nahen Beziehungen zum fibrillären Bindegewebe bezeichnen, sowie den Umstand, dass sie bei Amphioxus eine Bildung zusammensetzt, die analog bei den höheren Wirbelthieren vorkommt und daselbst aus Knorpel besteht, nämlich das Kiemenskelet. Es wäre aus diesem Grunde nahe gelegen, in dieser Substanz ein zellenloses Vorstadium des bei den höheren Wirbelthieren auftretenden zelligen Knorpels zu erblicken und dementsprechend zu bezeichnen. Eine Schwierigkeit jedoch, die dieser Deutung im Wege steht, darf ich hier nicht verhehlen.

Lässt sich auch in Bezug auf die Vergleichung der Kiemenstabs substanz mit dem Knorpel höherer Vertebraten nichts einwenden, da diese von einer Bindegewebsmasse abzuleiten ist, in der von einer Differenzirung in mehrere Schichten (analog dem Derma) nichts wahrzunehmen ist und die man im Hinblick auf ihre Ent-

stehung einfach als splanchnisches Bindegewebe bezeichnen kann, so steht die Frage z. B. beim Halbcylinder der Mundtentakeln anders.

Hier entsteht eine der Kiemenstabssubstanz vollkommen entsprechende Masse in einem zwar histologisch vollkommen übereinstimmenden Bindegewebslager, das aber im Gegensatze zu dem der Kiemenbogen als echte Cutis aufzufassen ist. Nun entsteht ja nach verbreiteter Ansicht in den bindegewebigen Hautschichten der Wirbelthiere niemals Knorpel, sondern dort, wo es überhaupt zu Skeletbildungen kommt, direct Knochen.

Das Auftreten eines dem Knorpel entsprechenden Gewebes in der Cutis des Amphioxus müssten wir dann als eine specielle Eigenthümlichkeit dieses Thieres ansehen, indem wir hier eine weniger weit gediehene histologische Differenzirung der einzelnen Bindegewebsschichten annehmen. Die grössere histologische Uebereinstimmung, die wir bei Amphioxus zwischen dermalein Bindegewebe und jenen Schichten finden, die bei den höheren Wirbelthieren sich als knorpelbildend erweisen (z. B. den Bogen der Wirbelsäule), kann dieser Ansicht eine Stütze bieten, indem man aus der grösseren Uebereinstimmung im Bau auch auf eine solche in Bezug auf die Producte schliessen kann.

In Bezug auf die Kiemenstäbe erscheint mir jedoch, wie ich nochmals betonen möchte, die Analogie mit dem Knorpel in den Kiemenbogen der Cranioten als unzweifelhaft.

Zum Schlusse möchte ich mir noch eine kurze Bemerkung über den Begriff des Amphioxusknorpels im Sinne KLAATSCH's gestatten. Wollen wir, wie dies z. B. KLAATSCH bei wiederholten Gelegenheiten thut, in Amphioxus ein reines Vorfahrenstadium der Vertebraten erblicken (ein Standpunkt, den ich jedoch nicht theilen kann, ohne mich dabei der von HEIDER jüngst hervorgehobenen „modernen Amphioxusmüdigkeit“ schuldig zu machen), so müssen wir auch bestrebt sein, jeden der Vergleichspunkte mit den bei Amphioxus gefundenen histologischen und histogenetischen Gesetzen in Einklang zu bringen. Ich glaube, dass hierin KLAATSCH nicht ganz richtig vorgegangen ist. Wir sehen, dass z. B. bei Amphioxus vom fibrillären Bindegewebe zunächst nur die zellenfreie Grundsubstanz auftritt, der die Matrixzellen noch in epithelialer Form als Ueberzug aufsitzen. Wir sehen auch ferner stellenweise, wenn auch nur in sehr beschränktem Umfange die Auflösung dieses Matrixepithels in einzelne Zellen, die sich

dann im Bindegewebe vertheilen, angebahnt. Weiterhin konnte ich in vorliegender Abhandlung in den Mundtentakeln, Kiemenstäben und Velumzacken die Entstehung eines knorpelähnlichen, zellenlosen Gewebes aus dem zellenlosen fibrillären Bindegewebe nachweisen. Die Ansicht, dass wir in dem zellenlosen Zustand der Bindesubstanzen bei *Amphioxus* ein phylogenetisches Stadium zu erblicken haben, dürfte bei niemandem auf Widerstand stossen.

Von diesem Standpunkte aus erscheint es daher befremdlich, wenn KLAATSCH die Inhaltsmasse der Mundtentakeln als einen von Anfang an zelligen Knorpel bezeichnet und direct mit dem Cyclostomenknorpel vergleicht. Schon der Bau des Tentakelinhaltendes rechtfertigt mit seinen grossen Vacuolen nicht die Bezeichnung „Knorpel“ und wir sehen ja an einem der Anlage und ersten Entwicklung nach durchaus ähnlichen Gewebe, nämlich dem der Chorda dorsalis, im weiteren Verlaufe der Entwicklung Umwandlungen vorgehen, die einem vom Knorpelbau vollständig verschiedenen Zustande zustreben und schliesslich auch ein in seiner Art ganz isolirt dastehendes Gewebe liefern. Vielmehr erinnert der Bau der Tentakelachse an die merkwürdigen Stützvorrichtungen bei vielen Wirbellosen, so z. B. an die soliden, aus einer Zellreihe bestehenden Tentakelachsen der Hydroidpolypen, mit deren Bau die zelligen Bestandtheile der *Amphioxus*-tentakeln die meiste Aehnlichkeit haben. (Doch möchte ich hier gerne den Schein vermeiden, als ob ich die Verhältnisse beim *Amphioxus* geradezu mit denen bei den niedrigsten Metazoen vergleichen wollte.) Uebrigens besitzen wir ja noch nicht einmal eine berechtigte Vermuthung, viel weniger einen Beweis dafür, dass sich ein dem Tentakelapparat des *Amphioxus* morphologisch gleichwerthiges Organ auf die höheren Thiere vererbt, und mit Hinblick auf diesen Umstand erscheint mir die Vergleichung des Tentakelgewebes mit irgend einem Gewebe höherer Formen gewissermassen als eine vergebliche Mühe. Ich möchte sogar eher der Ansicht zuneigen, dass der Tentakelapparat im weiteren Verlauf der Phylogenie verloren geht; sehen wir doch auch denselben Process an einem Gebilde von ähnlicher Herkunft, nämlich der Chorda sammt der von ihr abgeschiedenen Chordascheide (der Cranioten) vor sich gehen, indem dieselben bei niederen Thieren (Selachier) fast ausschliesslich die Wirbelbildung besorgen, während bei den höheren Thieren allmählich das mesodermale Gewebe als alleiniger Erzeuger der Wirbelsäule auftritt.

Viel eher glaube ich für das von mir beschriebene knorpelartige Gewebe den Namen Amphioxusknorpel beanspruchen zu dürfen, da dieses, wie hervorgehoben wurde, unter anderem auch solche Gebilde zusammensetzt, die wir bei höheren Thieren als sicher wiederkehrend annehmen dürfen, nämlich die Kiemenbogen, und die bei letzteren thatsächlich aus echtem Knorpel bestehen. Wir hätten dann meinen „zellenlosen Amphioxusknorpel“ (wie ich glaube mit vielmehr Berechtigung als KLAATSCH seinen zellenhaltigen) als Vorläufer des Craniotenknorpels anzusehen.

Für KLAATSCH dürfte ja die anatomische Gleichwerthigkeit der Kiemenbogen bei Amphioxus und Vertebraten zweifellos zu Recht bestehen, und er dürfte sich daher mit dem Gedanken befreunden, auch in Bezug auf die Histologie die erforderlichen Consequenzen zu ziehen, und in dem Stützapparate der Amphioxuskiemen in geweblicher Beziehung den Vorläufer des Kiemenbogenknorpels der Vertebraten zu erblicken.

Ich will gestehen, dass einige Thatsachen neben der von mir gegebenen phylogenetischen Ableitung des Knorpels noch eine andere Entstehung des letzteren postuliren könnten. Es ist dies die Entstehung von Knorpel- oder knorpelähnlichen Geweben durch directe Umwandlung epithelialer Massen. Als vollkommen sichergestellt halte ich in dieser Hinsicht das Auftreten von hyalinem Knorpel in der Chorda, z. B. bei Amphibien (Chordaknorpel). Wie STUDNICKA und SCHAFFER jedoch betonen, entsteht dieser Knorpel immer nur aus den nichtdifferenzirten, d. h. nicht vacuolisirten Zellen des Chordaepithels, während die centralen vacuolisirten typischen Chordazellen diese Umwandlung niemals erleiden.

Nun zeigen aber gerade die Zellen der Mundtentakelachse bereits jenen weit differenzirten Bau, der stark an den der centralen Chordazellen erinnert, und es erscheint daher auch aus diesem Grunde mit Hinblick auf die oben citirten Angaben von SCHAFFER und STUDNICKA eine nähere Verwandtschaft mit dem Knorpel nicht vorhanden.

Wenn ich schliesslich zusammenfassen soll, was ich in vorliegenden Zeilen darzuthun bestrebt war, so kann dies in folgender Weise geschehen:

Von Stützsubstanzen finden wir bei Amphioxus nebst den eigenthümlichen Inhaltsgeweben der Chorda und des Tentakelapparates eine deutliche Ausbildung

von Basalmembranen ectodermaler und entodermaler Epithelien. stellenweise von bedeutender Entwicklung, ferner gewöhnliches fibrilläres, leimgebendes Bindegewebe, eine gallertige Substanz und endlich ein bisher theils nicht beachtetes, theils nicht ganz richtig gedeutetes Gewebe, welches seiner Lagebeziehungen und auch anderer Verhältnisse wegen als zellenloser Urzustand des bei den Vertebraten auftretenden echten zelligen Knorpelgewebes mit einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit anzusehen ist.

Wien, im Mai 1899.

Literaturverzeichnis.

- BALLOWITZ E., Ueber Kernformen und Sphären in den Epithelzellen von Amphioxuslarven. Anat. Anz. XIV. 1898.
- BENHAM W. BLAXLAND, The structure of the Pharyngeal bars of Amphioxus. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. 35. 1894.
- CLAUS C., Ueber die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden äusseren Elastica. Anz. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien. 1894. Nr. 12.
- EBNER V., v., Ueber den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus. Sitzber. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Cl. LIV. Abth. III. 1895.
- GEGENBAUR C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. I. Bd. Leipzig 1898.
- GOODSIR J., On the anatomy of Amphioxus lanceolatus. Trans. roy. soc. Edinburgh 1841. XV.
- HATSCHKE B., Ueber den Schichtenbau des Amphioxus. Verh. d. anat. Ges. Würzburg 1888.
- Derselbe, Discussion zu FLEMING's Vortrag. Verh. d. anat. Ges. III. Vers. Berlin 1889.
- HEYMANS I. F. und VAN DER STRICHT O., Sur le système nerveux de l'Amphioxus et en particulier sur la constitution et la genèse des racines sensibles. Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers. (Publ. par l'Acad. royale de Belgique.) Bruxelles 1898.
- JOSEPH H., Ueber das Achsen skelet des Amphioxus. Z. f. wiss. Zool. Bd. LIX, 1895.
- KLAATSCH H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I. Ueber den Urzustand der Fischwirbelsäule. Morphol. Jahrb. 19. 1893. — III. Zur Phylogenese der Chordascheiden und zur Geschichte der Umwandlungen der Chordasturctur. Morphol. Jahrb. 22. 1895.
- Derselbe, Ueber die Chorda und die Chordascheiden der Amphibien. Verh. d. anat. Ges. XI. Vers. zu Gent. 1897.
- Derselbe, Ueber den Bau und die Entwicklung des Tentakelapparates des Amphioxus. Verh. d. anat. Ges. XII. Vers. Kiel 1898.
- LANGERHANS P., Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
- LEGROS R., Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Contribution à l'étude de la morphologie de la tête. Arch. d'Anat. microscop. T. I, 1897; T. II, 1898.

- MARCUSEN M. J., Sur l'anatomie et l'histologie de *Branchiostoma lubricum*. Compt. rend. des séances de l'Acad. d. sc. Vol. 58 u. 59, 1864.
- MÜLLER JOH., Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum*. Abh. d. Berl. Akad. 1842.
- POUCHET G., Sur le système de canaux et sur la corde dorsale de l'Amphioxus. Gazette médicale de Paris. 6. sér. Vol. II. 1880; auch Compt. rend. et Mém. Soc. Biol. Paris. 7. sér. T. 2. 1881.
- Derselbe, On the Laminae tissue of *Amphioxus*. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 20. 1880.
- QUATREFAGES A., de, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du *Branchiostoma*. Ann. Sc. Natur. Sér. III. (Zool.) Vol. IV. 1845.
- RATHKE H., Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. Königsberg 1841.
- RAY LANKESTER E., Contributions to the Knowledge of *Amphioxus lanceolatus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 29. 1889.
- REICHERT, C. B., Zur Anatomie des *Branchiostoma lubricum*. REICHERT'S Archiv. 1870
- RETZIUS G., Biol. Unters. N. F. VIII. 1898.
- ROHON J. V., Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*. Denkschr. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien. Bd. 45. 1882.
- ROLPH W., Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
- SCHAFFER J., Discussion zu KLAASCH'S Vortrag. Verh. d. anat. Ges. XI. Vers. Gent 1897.
- SCHNEIDER A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.
- SPENGLER J. W., Beitrag zur Kenntniss der Kiemen des *Amphioxus*. Zool. Jahrbücher. Anat. Abth. IV. Bd. 1891.
- STIEDA L., Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. Mém. de l'Acad. St. Pétersbourg. III. sér. Vol. 19. 1873.
- STUDNÍČKA, F. K., Ueber das Gewebe der Chorda dorsalis und den sogenannten Chordaknorpel. Sitz.-Ber. d. kön. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-nat. Cl. Prag 1897.
- VOGT C. u. YUNG E., Lehrbuch der praktischen und vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1889—94.
- VAN WIJHE J. W., Ueber *Amphioxus*. Anat. Anz. VIII. Bd. 1893.

Erklärung der Tafel.

Sämmtliche Figuren sind mittels der ABBE'Schen Camera von C. ZEISS entworfen.

Fig. 1. Aus einem Querschnitt durch die Kiemenregion eines etwa 4 cm langen Helgoländer Exemplars. (Sublimat-Seewasser, Hämatoxylin durchfärbung, VAN GIESON.) Aeußeres Blatt der Seitenfalte. REICHERT, Oc. 3, Obj. 8. *E* Epidermis mit deutlicher, zerfallener Basalmembran; *I* Cutis; *II* gallertige Schichte der Subcutis; *III* fibrilläre Schichte der Subcutis; *Db* Epithel des Dermalblattes. In der Gallerte die senkrechten Faserbündel.

Fig. 2. Aus derselben Serie. Uebergangsstelle der dorsalen Körperhaut in die Wand des Peribranchialsackes. REICHERT, Oc. 4, Obj. 5. *Ms* Myosept; *M* Seitenrumpfmuskel; *Mt* Musculus transversus des Peribranchialsackes; *Sc* Canäle der Subcutisgallerte. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt eines Helgoländer Exemplars. (Sublimat-Seewasser, Hämatoxylin durchfärbung, VAN GIESON.) Dorsale Wand der Mundhöhle. Die Epidermis

zum Theil abgelöst, Basalmembran als Ganzes erhalten und mit der Cutis im Zusammenhang geblieben. REICHERT, Oc 4, Obj. 8. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren. *Bm* Basalmembran.

Fig. 4. Querschnitt eines Mundtentakels von einem Helgoländer Amphioxus. Sublimat-Seewasser, Hämatoxylin durchfärbung, VAN GIESON, REICHERT, Oc. 4, Obj. 8. *E* Epidermis; *I_a*, *I_b* und *I_c* Cutis; *II* Subcutisgallerte; *Db* Epithel des Dermalblattes; *Hc* knorpeliger Halbcylinder; *As* Achsenscheide; *Ai* zelliger Achseninhalt; *N* Nerven; *Bg* Blutgefäße?; *o* orale Seite des Tentakels; *a* äussere Seite des Tentakels; ++ jene Stellen, wo Sinnesknospen zu stehen pflegen.

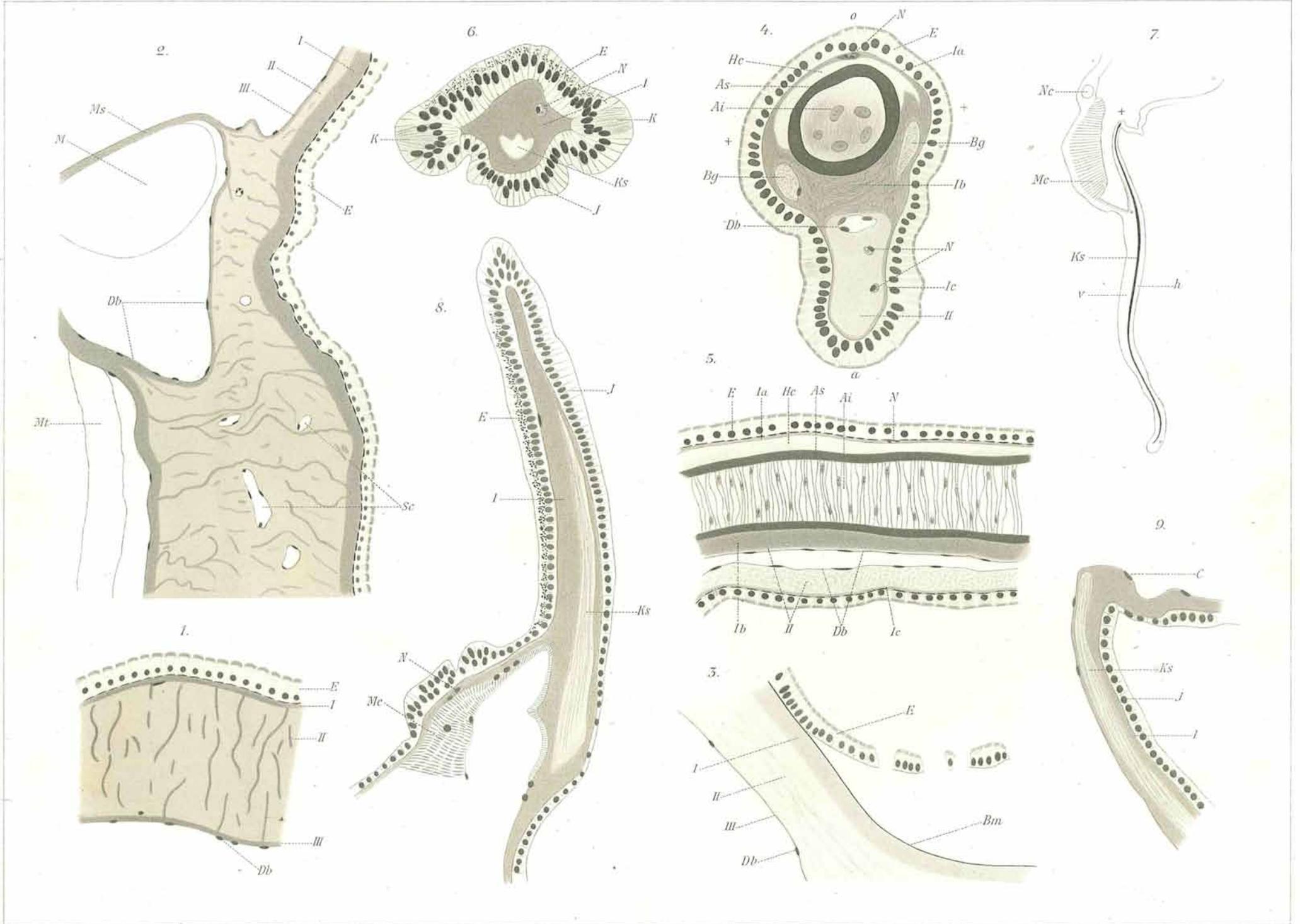
Fig. 5. Längsschnitt durch den Tentakel eines Helgoländer Exemplares. Da der Tentakel sich bei der Conservirung meist krümmt, ist der Längsschnitt kein ganz medianer, infolge dessen der Längsnerv *N* nur an einer Stelle getroffen. Basalmembran der Epidermis hier sehr deutlich. Sublimat-Seewasser, Hämatoxylin durchfärbung, VAN GIESON, REICHERT, Oc. 4, Obj. 8. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

Fig. 6. Querschnitt eines Velumentakels aus einem frontalen Längsschnitt eines Neapeler Thieres. Perenyische Flüssigkeit, Hämatoxylin durchfärbung, VAN GIESON, REICHERT, Oc. 3, Obj. 8. *E* Epithel der Aussenfläche (Epidermis) pigmentirt; *J* Epithel der Innenfläche; *K* knospenartige Organe; *I* Cutisschichte, *Ks* Knorpelstab; *N* Nerv.

Fig. 7. Schnitt durch den dorsalen Theil des Velums, aus zwei Schnitten einer Sagittalserie eines Neapeler Exemplares construiert. Sublimat-Picrinsäure, Hämatoxylin durchfärbung, VAN GIESON, REICHERT, Oc. 2, Obj. 4. *Ks* Knorpelstab; *v* vordere (orale), *h* hintere (dem Kiemendarm zugewendete) Fläche; *Nc* Ringnerv des Velums; *Mc* Ringmuskel des Velums; + Stelle der Figur 9.

Fig. 8. Sagittaler Längsschnitt durch einen ventralen Tentakel derselben Serie. Nur ein Stück des Knorpelstabes auf dem Schnitt getroffen SEITZ, Oc. 2, Obj. 7. Bezeichnung wie in Fig. 6 und 7.

Fig. 9. Die in Fig. 7 mit + bezeichnete Stelle bei stärkerer Vergrößerung. REICHERT, Oc. 3, Obj. 8. *J* Darmepithel; *I* Cutis; *Ks* Knorpelstab; *C* Cölomepithel.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Joseph Heinrich

Artikel/Article: [Beiträge zur Histologie des Amphioxus. 99-132](#)