

Die Bindesubstanzen von *Argulus*.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Bindesubstanz der Arthropoden.

Von

Prof. Dr. Karl Grobben (Wien).

(Mit einer Tafel und zwei Textfiguren.)

Einleitung.

Meine Beobachtungen an *Argulus* (11) lehrten mich in diesem Tiere ein für histologische Untersuchungen sehr geeignetes Objekt kennen, das sich auch für das Studium der Bindesubstanzen als äußerst günstig erwies. Ich benützte daher dieses Objekt, um die gesamte Bindesubstanz an einem Arthropoden zu untersuchen. Es erschien mir dies als dankenswerte Aufgabe, da zusammenhängende Beobachtungen in dieser Hinsicht bei Arthropoden fehlen, wenngleich zahlreiche Einzelbeobachtungen über einschlägige Fragen, wie insbesondere über die Insertionsweise der Muskeln, an verschiedenen Vertretern dieser Gruppe in der Literatur vorliegen.

Die Untersuchungen wurden an Schnitten von in PERÉNYI-scher Flüssigkeit oder mit Formol konservierten Tieren ausgeführt. Die Schnitte waren mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt, da sich diese Färbung als die beste erwies. Die grau bis schwarz gefärbten Kutikularsubstanzen hoben sich dabei klar und scharf hervor. Doch wurden auch mit Karmin und DELAFIELDSchem Hämatoxylin tingierte Präparate herangezogen.

Für die Herstellung schöner Schnittserien bin ich Herrn KARL BERGMANN, Präparator und Zeichner an den zoologischen Instituten der Wiener Universität zu Dank verpflichtet, den ich ihm auch an dieser Stelle abstatte.

Die Beobachtungen und Zeichnungen zu dieser Arbeit wurden zum größten Teile bereits in den Sommerferien 1908 ausgeführt, die Niederschrift des Textes unterblieb anderer Arbeiten wegen bis jetzt.

Es soll hier sogleich dem sich eventuell ergebenden Einwände begegnet werden, daß die Untersuchung an Schnitten ausgeführt wurde. Bei den eigenartigen Verhältnissen der Binde substanz, wie sie die Arthropoden zeigen, erscheint in erster Linie die Schnittmethode berufen, Aufklärung zu geben. Zur Begründung dessen sei darauf hingewiesen, daß die Binde substanz bei Arthropoden nicht bloß durch das Bindegewebe repräsentiert wird, sondern auch alle Epithelien und die Muskeln am Aufbau derselben partizipieren, was mit der sämtlichen Zellen des Arthropodenkörpers eigentümlichen Fähigkeit der Produktion von wahrscheinlich durchwegs chitinig en Kutikular substanz en zusammenhängt. Ich habe aus diesem Grunde auch statt des Ausdruckes Bindegewebe für die im Arthropodenkörper zur Stütze und Bindung der Organe dienenden Bildungen die Bezeichnung „Binde substanz“ gewählt.

Die diesbezüglichen eigenartigen baulichen Verhältnisse der Arthropoden hat LEYDIG (23, 24, 25, 26, 27), von dem auch die ersten Beobachtungen über den Bau und die Entstehung der Chitinkutikula sowie über das Bindegewebe bei Arthropoden herrühren, im wesentlichen zuerst richtig erkannt. Sie führten diesen verdienten Forscher zu der etwas paradox erscheinenden Auffassung, die integumentale Chitinhülle des Arthropodenkörpers unter die Gewebe der Binde substanz als „chitinierte Binde substanz“ zu rechnen. Zu dieser Auffassung gelangte LEYDIG durch die von ihm zuerst erkannte Tatsache, daß die Chitinkutikula der Hautbedeckung bei Arthropoden eine Abscheidung und Umbildung der darunter liegenden Zellen (Matrix) sei und sich in dieser Beziehung geradeso verhalte wie die Grundsubstanz des Bindegewebes bei Wirbeltieren, ferner durch die weitere Beobachtung, nach welcher die inneren Skelettbildungen bei Arthropoden in gleicher Weise als Abscheidungsprodukte einer Matrix entstehen, die kontinuierlich mit der Matrix der äußeren Haut und mit dem Fettkörper zusammenhänge.

In zwei Punkten hat LEYDIG Recht: erstens darin, daß die Chitinbildungen des Integumentes ihrer Entstehung nach der Grundsubstanz des Bindegewebes gleichzustellen sind; und zweitens in dem Punkte, daß das Hautepithel durch Ausbildung einer Kutikula und den ununterbrochenen Zusammenhang derselben mit inneren Skelettbildungen sowie mit der Insertion der Leibesmuskulatur an ihr funktionell auch als Binde(Stütz)substanz erscheint. Daraus folgert jedoch noch nicht der Schluß, zu dem LEYDIG vom Standpunkte der Histogenese aus gelangt, die integumentale Chitinhülle der Arthropoden dem Bindegewebe zuzurechnen, da die Stützfunk-

tion des Integumentes bei den Arthropoden zwar eine sehr wichtige, jedoch sekundäre Funktion desselben darstellt, seine primäre Bedeutung in der Bildung der epithelialen Körperdecke gelegen ist.

Was im Speziellen die Bindesubstanz der Krebse betrifft, so wurden die meisten bisherigen Untersuchungen an Phyllopoden und Dekapoden angestellt. Bindegewebszellen von *Argulus* finden sich in der sorgfältigen Arbeit von v. NETTOVICH (30, Taf. II, Fig. 3 und 8) abgebildet, ohne jedoch näher beschrieben und im genaueren dargestellt zu werden. Außerdem hat v. NETTOVICH (l. c. pag. 27, Anmerkung) das Vorkommen von Fettkörperzellen bei *Argulus* angegeben und eine solche Zelle in Fig. 13 abgebildet.

Epithelien.

Es ist ja für alle Arthropoden charakteristisch, daß ihr Haut-epithel eine chitinige Kutikula bildet, die häufig als Abscheidung, in Übereinstimmung mit anderen Forschern aber besser als Umbildungs(Differenzierungs)produkt des Hautepithels aufgefaßt wird.¹⁾ Sie läßt bei *Argulus* drei Schichten unterscheiden, von denen die obere stärker glänzende aber dünnere Schichte homogen erscheint und sich mit Eisenhämatoxylin dunkel bis schwarz färbt, während die tiefere dickere Schichte sich weniger tief, nur dunkel- bis hellgrau tingiert; letztere zeigt einen deutlich blätterigen Bau. Als dritte Schichte muß ich die unterste Lamelle der Kutikula unterscheiden, die sich färberisch etwas verschieden verhält, indem sie sich intensiver tingiert als die Mittellage; sie ist die dünnste Schichte, scheint aber sehr dicht zu sein. An biegsamen Stellen der Haut ist die Kutikula in ihren beiden äußeren Schichten dünner. Dagegen gibt es wieder Strecken, in denen die Kutikula in ganzer Dicke dunkel tingiert erscheint. Es sind dies solche Stellen, wo sie verdickt ist und sich durch besondere Härte und Festigkeit auszeichnet (Fig. 2).

Die Epithelzellen (Matrixzellen) der Haut besitzen sehr verschiedene Höhe und zeigen insbesondere im apikalen Teile ein senkrecht gegen die äußere Oberfläche streifiges Plasma, wie dies in neuerer Zeit am genauesten wieder von HOLMGREN (15, 16) beschrieben wurde. Diese Streifung ist der Ausdruck faseriger Differenzierungen in den Zellen, Fasern, die, wie bereits TULLBERG (45) vermutete, den Fasern der Chitinkutikula Ursprung geben. Den faserigen Aufbau letzterer habe ich bei *Argulus* nicht verfolgt.

¹⁾ Vgl. die treffliche Abhandlung von W. BIEDERMANN (5).

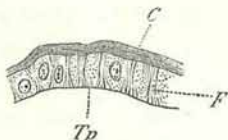
Auch an ihrer Basalseite bilden die Hautepithelzellen eine Kutikula aus, die Basalmembran, welche meist sehr dünn ist, lokal aber verdickt sein kann. An vielen Stellen der Körperhaut, insbesondere da, wo sich Muskeln an der Haut inserieren oder sogenannte Konnektivfasern, d. h. von der Zellbasis aus gegen das Körperinnere zu verlaufende Bidesubstanzfasern entwickeln, sind in den lateralen Teilen der Matrixzellen im allgemeinen senkrecht zur Körperoberfläche gerichtete Stützfibrillen ausgebildet (Fig. 1). Sie können sich aber auch, wenngleich in schwächerer Entwicklung, da vorfinden, wo eine solche Beziehung zu tieferen Gewebsteilen nicht besteht, und dienen dann bloß als Verbindungen zwischen äußerer Kutikula und Basalmembran. Da diese Fibrillen sich gegen ihre Enden hin in feinere Fäserchen zerteilen, bilden, wie im letzt-

genannten Falle, die Fibrillen benachbarter Zellen sanduhrförmige Bündel (Textfig. A).

Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, daß ebensowohl die Basalmembran als auch die in den Epithelzellen entwickelten Stützfibrillen chitineriger Natur sind. Mit Eisenhämatoxylin färben

sie sich schwarz, während die Hauptlage der äußeren Kutikula sich nur grau tingiert. Ob aus diesem verschiedenen färberischen Verhalten jedoch geschlossen werden muß, daß es sich um chemisch verschiedene Substanzen handelt, wie dies CLAUS (7, pag. 23) tut, erscheint fraglich, wenn man beispielsweise in Rücksicht zieht, daß die verschiedenen Schichten der äußeren Körperkutikula, die aus Chitin bestehen sollen, sich tinktoriell auch nicht gleich verhalten. Zudem kommt in Betracht, daß sowohl die äußere Kutikula als auch die Bidesubstanz, die in Form von Fibrillen innerhalb der Epithelzellen und in der Basalmembran vorhanden ist, vom Plasma einer und derselben Epithelzelle geliefert werden, sowie auch, was von mir selbst bei *Argulus* zwar nicht verfolgt wurde, aber bei anderen Krebsen nachgewiesen ist, die die Kutikula durchsetzenden Fibrillen direkte Fortsetzungen der Stützfibrillen in den Matrixzellen sind. Schließlich läßt sich noch die auf chemische Reaktionen basierte Angabe WESTERS (50) heranziehen, wonach auch Apodemen und Sehnen der Crustaceen stets Chitin aufwiesen. Unter Berücksichtigung aller angeführten Gründe neige ich zu der Auffassung, daß die tinktorielle Verschiedenheit der kutikularen Bildungen bei

Fig. A.



Schnitt durch das Hautepithel um die Blutlunne des Seitenauges. Vergr. 360.

Argulus und anderen Crustaceen nicht darauf beruhen muß, daß es sich um chemisch verschiedene Substanzen, sondern um differente physikalische Zustände einer gleichen Substanz, also des Chitins, handle. Es kann aber gewiß auch nicht die Möglichkeit außer Betracht kommen, daß in den leichter Farbstoff aufnehmenden Bindesubstanzen nicht Chitin, sondern eine andere Substanz vorliege; für diesen Fall ist jedoch anzunehmen, daß es sich in derselben um eine dem Chitin nahe verwandte Substanz handle.

Gleiche Stützfibrillen wie in den Epithelzellen der Haut finden sich in den Epithelzellen des Enddarmes (Fig. 12). Sie sind hier besonders am Anfangsabschnitte des letzteren sehr breit, bandförmig und verlaufen gleich den Epithelzellen etwas schräg nach hinten und innen gerichtet und geschwungen. Nach ihrem Verhalten handelt es sich um weiche biegsame Fasern.

Eine kutikuläre Basalmembran bilden ebenso die übrigen Epithelien des Körpers, so des Darmes (Fig. 6), der Genitaldrüsen, der Kieferdrüse aus. Sie verhält sich färberisch gleich der Basalmembran des Hautepithels und den Konnektivfasern. Es dürfte sich wohl auch hierbei um Chitin oder eine dem Chitin nahe verwandte Substanz handeln. Dabei soll nicht die von WESTER gemachte Angabe unerwähnt bleiben, nach welcher alle anderen inneren Teile der Crustaceen, wie grüne Drüse, Generationsorgane, Leber, Muskeln, Nervensystem kein Chitin enthalten sollen.

An zwei Stellen des Darmepithels fand ich im Zusammenhang mit der verdickten Basalmembran gegen die Epithelbasis vorspringende, sich zuspitzende Fortsätze, und zwar an dem Epithelwulst im Umkreis des in den Mitteldarm weit vorspringenden Oesophagustrichters (Fig. 6b) und dann am Beginn des Enddarmes, wo die Epithelzellen erhöht sind und gegen das Mitteldarlumen hinein gerichtete Wülste bilden. An diesen Stellen bedürfen, wie auch aus dieser Verstärkung der basalen Kutikula zu schließen ist, die Darmzellen einer besonders festen Verbindung mit der Basalmembran.

An der Basalmembran der Kieferdrüse (Schalendrüse) zeigt sich bei geeignet gefärbten Schnitten, daß dieselbe nicht gleichmäßig dick ist, sondern faserige Verdickungen aufweist, die, wie die Flächenansicht lehrt, ein unregelmäßiges Netz bilden (Fig. 10). Auch an Schnitten durch die Basalmembran lassen sich diese Verdickungen erkennen. Periphere Fortsetzungen dieses Fasernetzes treten mit der Basalmembran des Hautepithels oder den Fasern benachbarter Bindegewebszellen in kontinuierliche Verbindung.

In ähnlicher Weise erscheint zuweilen die Basalmembran des Hautepithels zu Fasern und Bälkchen verdickt, und zwar dort, wo Bindegewebe mit ihm in inniger Verbindung steht (Fig. 1), wobei auf die spätere genauere Beschreibung solcher Fälle verwiesen wird. Doch dürften hier an der Bildung derartiger Verdickungen auch die anliegenden Bindegewebszellen beteiligt sein.

Bindegewebe.

Was das Bindegewebe von *Argulus* anlangt, so ist dasselbe reich entwickelt. Es gibt beim ersten Anblick das Bild eines zelligen bis zellig-blasigen Bindegewebes, wie dies bei den Crustaceen sehr allgemein verbreitet scheint und zuerst von E. HAECKEL (12) beim Flußkrebs beschrieben wurde. Es wird später die Frage zu erörtern sein, ob dieses Bindegewebe in seiner Ausbildung tatsächlich einem zellig-blasigen Bindegewebe entspricht.

Die genannte Bindegewebsform erscheint bei *Argulus* an verschiedenen Stellen des Körpers different ausgebildet, so daß sich eine Anzahl von Modifikationen unterscheiden läßt, zwischen denen allerdings Übergänge existieren. Solche Modifikationen des zelligen Bindegewebes vom Flußkrebs hat K. C. SCHNEIDER (38) als LEYDIGSche Zellen erster, zweiter und dritter Ordnung unterschieden. Als LEYDIGSche Zellen erster Ordnung werden von SCHNEIDER jene blasigen Bindegewebszellen bezeichnet, die im allgemeinen von rundlicher Form sind und außen eine dünne aber resistente, von Fäden gebildete Membran, im Innern dagegen nur ein sehr lockeres fädiges Gerüst aufweisen. Als LEYDIGSche Zellen zweiter Ordnung unterscheidet SCHNEIDER solche Bindegewebszellen, die langgestreckte Form besitzen, deren Gerüst zum Teil zu derben Fasern und Lamellen verdichtet ist und die auch keine gleichartige, sondern eine streifig verdickte Wand zeigen. Die LEYDIGSchen Zellen dritter Ordnung sind nach SCHNEIDER durch einseitige Entwicklung von Lamellen charakterisiert, für sie wird später (39) von SCHNEIDER die epitheliale Anordnung hervorgehoben; sie bilden die Wand der Blutgefäße.

Die zunächst zu beschreibende Bindegewebsform von *Argulus* könnte den LEYDIGSchen Zellen erster Ordnung von SCHNEIDER eingeordnet werden. Am zartesten finde ich diese Bindegewebsart in der Umgebung der Kieferdrüse entwickelt. Sie bildet hier einzelne klumpige oder gelappte Zellmassen (Fig. 9), die durch schmalere Abschnitte unter einander verbunden sind. Jede solche Zell-

gruppe ist außen von einer gemeinsamen dicken Kutikula umschlossen, die sich aus verschiedenen starken Fasern zusammengesetzt erweist; von ihr aus gehen Fäden nach benachbarten Zellgruppen sowie zur Wand der Kieferdrüse und verbinden sich kontinuierlich mit deren kutikularen Hüllmembranen, beziehungsweise der Basalmembran. Im Inneren der bindegewebigen Zellgruppen finden sich zartere kutikuläre Wände, die, wie aus ihrer Anordnung zu den Kernterritorien hervorgeht, den Grenzen der einzelnen Bindegewebszellen entsprechen. Auch diese Zwischenwände zeigen eine faserige Struktur. Die Zellen erweisen an den Präparaten einen ziemlich gleichmäßig körnigen Inhalt. Nur an einzelnen Stellen fehlt letzterer, so daß Hohlräume bestehen, die wohl beim lebenden Tiere von eingelagerten Reservesubstanzen eingenommen werden. Die Zellkerne sind sehr verschieden groß.

Die kutikularen Membranen der Bindegewebszellen stimmen färberisch mit den in der Hypodermis sich findenden Fasern und den Basalmembranen vollständig überein. Es wird sonach kaum gefehlt sein, anzunehmen, daß auch erstere aus Chitin oder einer dem Chitin nahestehenden Substanz bestehen. Dazu ist noch folgendes zu berücksichtigen: Es ist unmöglich, eine scharfe Grenze zwischen den Produkten der Hypodermiszellen und des mesodermalen Bindegewebes festzustellen, wie bereits BRAUN (6) für den Flußkrebs hervorgehoben hat und wie auch meine eigenen Untersuchungen bei *Argulus* lehren.

Eine etwas derbere Form dieses Bindegewebes findet sich unterhalb des Hautepithels, z. B. in der dorsalen vorderen Schalenwand und um den Anfangsteil des Enddarmes. Betrachten wir den abgebildeten Fall (Fig. 1) einer solchen Bindegewebsmasse, wie sie sich zwischen Körperwand und dem vom Vorderende des Hirns ausgehenden Nervenstamm für das zusammengesetzte Auge gelagert findet und mit dem Hautepithel in kontinuierlicher Verbindung steht. Sowohl die die ganze Zellmasse umschließende gemeinsame kutikuläre Hüllmembran, als auch die zwischen den Zellen zur Ausbildung gelangten kutikularen Platten mit ihren faserigen Verdickungen sind stärker als bei dem in der Umgebung der Schalendrüse gelegenen Bindegewebe; der Zellinhalt ist weniger dicht körnelig und weist häufiger Hohlräume auf, die beim lebenden Objekte wohl von Reservestoffen eingenommen werden. Die in einer solchen Masse vereinigten Bindegewebszellen scheinen nicht immer an ihrer ganzen gegenseitigen Begrenzungsfläche durch vollständige Chitinwände abgegrenzt, sondern stellenweise mit ihren Plasmen

verschmolzen, wenngleich zugegeben werden muß, daß dünnere Fortsetzungen des Chitins übersehen werden können. Die Größe der Kerne ist sehr variabel; einer unter den in der Figur abgebildeten Kernen zeichnet sich durch verhältnismäßig bedeutende Größe und zahlreiche färbbare Inhaltskörper aus.

Die äußere kutikulare Hülle und die kutikularen Zwischenwände und -balken des Bindegewebes setzen sich kontinuierlich in die kutikularen Fasern der Hautepithelzellen fort, welche an dieser Stelle der Matrix sehr stark entwickelt sind (Fig. 1). Die Epithelzellen der Haut sind hier relativ hoch, was vielleicht damit zusammenhängt, daß sie mit einem größeren unterliegenden Bindegewebspolster innig verbunden sind. Ihre in der Längsrichtung gelegenen Stützfibrillen laufen an der Zellbasis zu dickeren Fasern zusammen, die mit den benachbarten Zellen durch Quermembranen und -balken zusammenhängen und sich mit dem von den Bindegewebszellen entwickelten Balkennetz zu einem dichten Netzwerk verbinden. Die zwischen den basalen Teilen der Epithelzellen vorhandenen distalsten Querbalken entsprechen verdickten Stellen der Basalmembran, an deren Bildung hier gewiß auch die peripheren anstoßenden Bindegewebszellen beteiligt sind. Immerhin läßt sich doch die basale Grenze der Hautepithelzellen gegen das Bindegewebe zu feststellen.

Auf den kontinuierlichen als „unerklärlich“ bezeichneten Zusammenhang zwischen den Fasern der Chitinogenzellen der Haut und des Bindegewebes beim Flußkrebse wurde schon von BRAUN (6) hingewiesen sowie auf die sich daraus ergebende Schwierigkeit, die Grenze zwischen Hypodermiszellen und Bindegewebszellen festzustellen. Letzterer Umstand nebst dem direkten Übergang der Epithelfasern in die Fasern des Bindegewebes mag TULLBERG (45) zu der Meinung veranlaßt haben, daß sich Bindegewebe zwischen die Epithelzellen hoch hinauf erstreckt.

Nach dem histologischen Verhalten zu schließen, handelt es sich in der eben beschriebenen, in Fig. 1 abgebildeten Stelle um eine weiche, biegsame Hautregion, worauf auch die Beschaffenheit der äußeren Hautkutikula hindeutet.

Zum Schluß mag noch hinzugefügt werden, daß nach innen zu die kutikulare Hülle des Bindegewebspolsters innig mit der Hülle des darunter gelegenen Sehnerven verbunden ist.

Eine von der beschriebenen verschiedene Ausbildung zeigen das Hautepithel sowohl als das unter demselben gelegene Bindegewebe an anderen Stellen der Körperwand, wie in der Gegend

des Naupliusauges (Fig. 2 und 4). Die äußere Chitinkutikula ist hier dicker, tingiert sich in ganzer Dicke mit Eisenhämatoxylin dunkler, was auch auf ihre größere Härte hinweist. In den Matrixzellen sind in diesem Falle nur hin und wieder schwache Stützfibrillen entwickelt, die sich in gleichverlaufende kutikuläre Balken des Unterhautbindegewebes fortsetzen. Hingegen sind offenbar als Ersatz für diesen Mangel im Epithel in dem an letzteres grenzenden Teile des Bindegewebes zahlreiche parallel zur Oberfläche des Epithels gerichtete Stützlamellen und -bälkchen ausgebildet, welche mit einzelnen starken aus den tieferen Teilen des Bindegewebslagers gegen das Epithel zu aufsteigenden Binde-substanzbalken verbunden sind, als deren Seitenäste sie erscheinen. Ein Querschnitt durch dieses Querbalkensystem gibt ein äußerst zierliches Bild (Fig. 3 bei c) und zeigt auch die Dichtigkeit des Balkensystems. Es handelt sich hier um Stellen der Körperwand, die steif und hart, nicht biegsam sind, wozu einerseits die dicke und harte äußere Körperkutikula, andererseits die Verfestigung des Unterhautbindegewebes durch zahlreiche Querverbindungen beiträgt.

Die bindegewebigen Unterhautzellen zeigen zuweilen aber eine von dem bisher beschriebenen verschiedene Aussehen. Sie besitzen in solchem Falle (Fig. 8) einen etwas größeren Umfang und eine mehr langgestreckte Form. Außer der kutikulären Zellhülle sind auch im Zellinnern derbe Fasern ausgebildet, die mit dem nicht differenzierten körnigen Zellplasma ein reich verästeltes Gerüst innerhalb der Zelle bilden. Die im Präparate sichtbaren Lücken zwischen dem Gerüste sind auch hier wahrscheinlich von Reservestoffen eingenommen. Ihrer Ausbildung nach gehören diese Bindegewebszellen in die Kategorie der LEYDIGSchen Zellen zweiter Ordnung von SCHNEIDER.

Ein mächtiges, sehniges Bindegewebsgerüst mit starken kutikulären Wänden der dasselbe aufbauenden Zellen liegt ventral vom Oesophagus da, wo dieser in den Magendarm übergeht (Vgl. Fig. 6 End). Es handelt sich um eine Endoskelettbildung, die durch rechts und links neben dem Oesophagus dorsalwärts gerichtete Bindegewebsbalken mit der Rückenwand des Körpers verbunden ist, andererseits durch starke ventrale sehnige Balken (Fig. 6 V), die nahe der Mittellinie gelegen sind und die Bauchganglienmasse des Nervensystems durchsetzen, sich mit der Ventralwand des Körpers verbindet. Bindegewebige Verbindungen gehen von diesem Endoskeletteil auch nach hinten zur Wand des Magendarmes. Der unter dem Oesophagus gelagerte Verbindungsteil dieses Endoskeletts

erstreckt sich quer von rechts nach links und dient einer Anzahl von Muskeln zur Insertion. Die Lage dieses Skelettgerüsts, soweit es in die Medianebene des Körpers fällt, ist aus dem von mir in meiner Publikation über *Argulus* (11) in Fig. 1 abgebildeten Längsschnitte durch das ganze Tier ersichtlich.

Histologisch besteht dieses Gerüst aus gestreckten Zellen, die eine sehr dicke kompakte, aus Fasern aufgebaute Kutikularmasse liefern; insbesondere die gegen die Leibeshöhle hin gerichteten Wände zeichnen sich durch Stärke aus. Außerdem ist stellenweise innerhalb der Zellen ein kutikulares Gerüst ausgebildet, so daß ein reiches Netz von Chitinbalken entsteht. Immer sind nichtdifferenzierte Teile des Plasmas und der Kern deutlich nachweisbar. Von der Fläche, d. h. in der Verlaufsrichtung der Fasern gesehen, gibt dieses Bindegewebe das Bild eines Sehngewebes.

Die fibrilläre kutikulare Grundsubstanz dieses Sehngewebes setzt sich in seinen Verbindungen mit der Haut kontinuierlich bis in die Binde substanzfasern des Hautepithels fort.

Den gleichen Aufbau des Endosternits bei *Limulus*, *Scorpio* und *Mygale* aus chitinigem fibrinösen Bindegewebe („chitinigerous fibromassive skeletal tissue“) hat RAY LANKESTER (22) beobachtet; desgleichen wurde von CLAUS (7, pag. 24) die Beteiligung von Bindegewebszellen an der Bildung des Endoskeletts und der medianen Sehnenverbindung der Mandibelmuskeln bei *Branchipus* beschrieben.

Gleich dem Endosternit zeigt bei *Argulus* die breite Sehne, welche zwischen der Körperwand und dem Muskel der ventralen Klappe am Anfange des Abdomens in dorsoventraler Richtung verläuft, in ihrem histologischen Verhalten das Aussehen fibrillären Bindegewebes (Fig. 13). Der an den Muskel anstoßende Teil der Sehne bildet eine kompakte fibrilläre Masse, die sich gegen die Insertionsstelle an der Haut in einzelne Bündel zerteilt; letztere lockern sich im weiteren Verlaufe auf und vereinigen sich schließlich mit den vom Hautepithel gebildeten Sehnenfasern. Verstreut in Lücken zwischen den Fibrillenbündeln findet man Kerne zuweilen mit spärlichem Plasma umgeben, welche die Reste der Bildungszellen dieses Bindegewebes sind. Insbesondere medianwärts setzt sich dieses Sehngewebe im Bindegewebe fort, welches das Bild blasigen Bindegewebes zeigt, was auch aus der beigegebenen Figur zum Teil ersichtlich ist.

Endlich ist bei *Argulus* noch eine Form des Bindegewebes zu unterscheiden, die sich zwischen beiden Schalenlamellen reichlich

entwickelt findet (Fig. 14). Dieses Bindegewebe stellt gegenüber den LEYDIGSchen Zellen eine einfachere embryonale Form vor. Die kutikularen Abscheidungen dieser Zellen sind schwach, der Zellinhalt besteht aus spärlich-körnigem Plasma, das meist gleichmäßig die Zelle erfüllt. Die Kerngröße ist äußerst variabel, wie auch die Abbildung zeigt. Die Zellen dieses Bindegewebes liegen in Haufen und Balken zwischen den beiden Schalenlamellen angeordnet. Sie sind entweder in ganzer Breite aneinander gelagert oder hängen nur mittelst Fortsätzen zusammen und an den anstoßenden Epithelien, in deren Basalmembran die Kutikulae der Bindegewebszellen kontinuierlich übergehen. Dieses Bindegewebe bildet ein Füllgewebe, das von den Blutlakunen der Schale durchsetzt wird. An den Präparaten weisen Lücken im Plasma mancher Zellen darauf hin, daß sich in solchen Reservestoffe beim lebenden Tier vorfinden.

Wie aus der Beschreibung des Bindegewebes von *Argulus* hervorgeht, ist das Bild, welches das Bindegewebe gibt, ein sehr verschiedenes.

Das Aussehen der am meisten verbreiteten Bindegewebsform bei *Argulus* ist das eines zelligen bis zellig-blasigen Bindegewebes. Es wird nun aber näher zu untersuchen sein, ob dasselbe dem Begriffe des zelligen oder zellig-blasigen Bindegewebes entspricht.

Für das zellige oder zellig-blasige (vesikulöse) Bindegewebe ist eigentümlich, daß die Bindesubstanzbildungen der Zellen sich auf die Zellmembran beschränken, beim blasigen Bindegewebe weist das Plasma überdies Vakuolisierung auf. SCHAFER (36. 36a) hebt für das von ihm als „vesikulöses Stützgewebe von chordoidem Typus“ bezeichnete eigentliche zellig-blasige Bindegewebe hervor, „den feineren Bau und die Isolierbarkeit der mit Membranen versehenen Zellen sowie den Mangel einer von diesen Zellen gebildeten Interzellulärsubstanz“.

Wenn wir nunmehr das Bindegewebe von *Argulus* auf die hervorgehobenen Charaktere hin untersuchen, so scheint es dem ersten Aussehen nach dem zelligen bis zellig-blasigen Bindegewebe nahezustehen. Wie meine Erfahrungen aber lehren, bildet die Bindesubstanz zwischen und um die Bindegewebszellen ein Kontinuum, so daß die Bindegewebszellen mit den ihnen zugehörigen Bindesubstanzanteilen nicht isolierbar wären. Zupfpräparate behufs Isolation der Zellen habe ich versucht, jedoch ohne Erfolg.

Eine Einordnung des Bindegewebes von *Argulus* zum zelligen Bindegewebe erscheint somit nicht möglich. Es handelt sich hier

vielmehr um ein eigenartiges Bindegewebe. Die Eigenartigkeit desselben beruht darauf, daß die Bindegewebszellen in ihrer Peripherie eine kontinuierliche kutikuläre Binde substanz chitiniger Natur liefern, die der Zwischensubstanz (Grundsubstanz) des leimgebenden Bindegewebes gleichzustellen ist. Dieses Bindegewebe ist am besten im Anschlusse an einen ähnlichen Terminus von LEYDIG und BIEDERMANN (5, pag. 453) als chitiniges Bindegewebe zu bezeichnen.

Das chitinige Bindegewebe tritt in der Form des zelligen oder blasigen Bindegewebes auf, nimmt aber bei Längsstreckung der Zellen und parallel dieser Anordnung gerichtetem Verlauf der die Binde substanz aufbauenden Fasern den Charakter eines fibrillären Bindegewebes, beziehungsweise eines Sehngewebes an.

Nur kurz möge noch die von K. C. SCHNEIDER (39) geäußerte Ansicht gestreift werden.

SCHNEIDER bezeichnet die LEYDIG'schen Zellen der Arthropoden als „einen sehr bemerkenswerten Zelltypus“. Seiner Ansicht nach dürfte das Bindegewebe der Arthropoden in der Hauptsache wohl als Zellengewebe entwickelt sein und erscheinen dessen Binde substanzbildungen im allgemeinen als Differenzierungen des Sarkogerüsts. „Ein echtes Bindegewebe mit extrazellulärer Binde substanz scheint den Arthropoden im allgemeinen zu fehlen.“

Schon aus meiner obigen Beurteilung des Bindegewebes von *Argulus* geht hervor, daß ich letztere Ansicht nicht teilen kann. Und was die zuerst angeführte Meinung K. C. SCHNEIDERS bezüglich der Binde substanz betrifft, so wird bei ihrer Beantwortung die so oft erörterte Schwierigkeit und Unsicherheit auftauchen, ob die Grundsubstanz des Bindegewebes überhaupt als Umbildungs- (Differenzierungs-) oder Ausscheidungsprodukt der Bindegewebszellen zu beurteilen sei.

Muskelinsertionen.

Eine viel untersuchte Frage, die in zahlreichen Abhandlungen mehr oder minder eingehend behandelt wurde, betrifft die Art der Insertion der Arthropodenmuskeln an der Körperhaut, beziehungsweise deren Chitinkutikula, und an der Chitinkutikula innerer Organe.

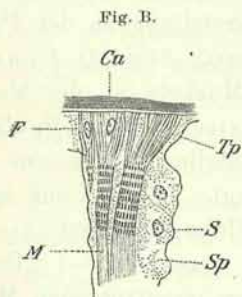
Die Insertion der Muskeln an der Hautkutikula ist bei *Argulus* stets eine indirekte, vermittelt durch eine unter Beteiligung des Hautepithels gebildete Sehne. Ich muß mich daher an die Seite

jener Forscher stellen, wie BAUR (1), WEISMANN (49), VITZOU (47), VIALLANES (46), LEYDIG (26, pag. 145), BERTKAU (4), LIST (28), DUBOSCQ (8), ENDERLEIN (9), K. C. SCHNEIDER (38, pag. 460, 492—494), LABBÉ (21), MAZIARSKI (29), HENNEGUY (14), RILEY (34), STAMM (42, 43), WEGE (48), BERLESE (3) — auch JANET (20) dürfte zu den Vertretern dieser Ansicht gezählt werden können — gegenüber FRENZEL (10), NICOLAS (31), A. SCHNEIDER (37), IDE (19), SADONES (35), PANTEL (33), HECHT (13), SNETHLAGE (41), TOWER (44), die eine direkte Insertion der Muskelfasern an der Kutikula angeben; die Muskelfasern sollten nach den Resultaten der zuletzt genannten Forscherreihe entweder zwischen oder durch die Hypodermiszellen hindurch direkt zur Oberflächenkutikula treten. Von CLAUS finden wir in zwei Abhandlungen entgegengesetzte Angaben. Während nach der Darstellung in der Publikation über Branchipus und Artemia (7, pag. 21—22) CLAUS als Vertreter der indirekten Insertion der Muskeln an der Kutikula des Integumentes erscheint, findet sich in einer späteren Publikation desselben Autors (7a, pag. 42) folgende Stelle, in der eine entgegengesetzte Ansicht zum Ausdruck gelangt: „Sowohl am äußeren Integument als an gleichwertigen Hautbildungen dieser“ [— nämlich der durch Einstülpungen der Haut erzeugten —] „Darmabschnitte durchsetzen die Sehnenfasern der herantretenden Muskeln die äußere Grenzmembran, um zwischen den Hypodermiszellen hindurchzustrahlen und an der viel stärkeren, geschichteten Kutikula, beziehungsweise Intima ihren Ansatz zu nehmen (Taf. XI, Fig. 7).“ SINÉTY (40) gibt auf Grund der von ihm gesehenen Bilder bei Insekten der Meinung Ausdruck, daß beide Fälle vorkommen. Auch NOWIKOFF (32) findet bei *Limnadia* beide Fälle vertreten. HOLMGREN, der früher (15) die direkte Insertion der Muskeln bei den Insekten angab, hat später (17) das Vorkommen der direkten Muskelinsertion sehr eingeschränkt und insofern teilweise aufgegeben, als er zuletzt (18) die Ansicht ausspricht, daß die direkte Insertion „ursprünglich eine indirekte war, bei welcher jedoch die Hypodermiszelle später zugrunde ging, während die Muskelzelle unberührt blieb. Dieser Fall könnte vielleicht als Argument für die muskuläre Natur der Sehnenfibrillen dienen“. Schließlich möchte ich noch hinzufügen, daß nach K. C. SCHNEIDER (39, pag. 138) ausnahmsweise Muskelfasern zwischen den Deckzellen bis zur Kutikula vordringen sollen.

Wie ich bereits früher angegeben habe, fand ich niemals direkte Insertion der Muskelfasern an der Hautkutikula, sondern

stets indirekte, unter Vermittlung von histologisch modifizierten Hypodermiszellen. Die sehnige Vermittlung zwischen Hautkutikula und Muskel kann eine verschiedene Zusammensetzung zeigen. Ich möchte drei Modifikationen nach meinen Beobachtungen an *Argulus* unterscheiden.

Bei der ersten Modifikation (Textfig. B), die zugleich den einfachsten Fall vorstellt, tritt die Muskelfaser an die Hypodermiszelle heran und verschmilzt hier mit den Binde substanzfibrillen, die sich in den Hypodermiszellen in der Verlaufsrichtung der Muskelfibrillen ausbilden. Die Verbindung der Muskelfasern mit den Sehnenfasern erfolgt, wie dies schon mehrfach von früheren Untersuchern beobachtet wurde, mit dem Zwischenstreifen, der mit der



Insertion von Muskeln mittelst epithelialer Sehnenfibrillen an der Hautkutikula (1. Modifikation der Muskelinsertion) aus dem Saugnapfe des ersten Maxillarfusses. Vergr. 360.

verdünnten Basalmembran der Epithelzellen zusammen die zarte Trennungslinie vorstellt, die man zwischen Muskelfaser und sehnig differenzierter Hypodermiszelle in Fortsetzung der den benachbarten nicht sehnig verwendeten Hypodermiszellen zugehörigen stärkeren Basalmembran findet. Übereinstimmend sagt LABBÉ (21, pag. 752): „Les derniers disques minces forment une membrane en continuité avec la basale de l'épithélium, qui n'est pas interrompue;“ und HENNEGUY (14, pag. 134): „La

raie Z se confond avec la membrane basale.“ In gleicher Weise lautet die Angabe von STAMM (42, pag. 161): „... le muscle se termine toujours de même, c'est à dire à un endroit, où on attendrait à trouver un disque mince. C'est ici que se découvre la membrane basale de l'épithélium.“

Ich habe den Eindruck gewonnen, daß bei diesem Modus der Insertion die Sehnenfibrillen in den Hypodermiszellen an Zahl den Muskelfibrillen entsprechen, indem sich jede Muskelfibrille in eine Sehnenfibrille fortsetzt, wie es bereits auch von einigen früheren Beobachtern (LABBÉ, MAZIARSKI, STAMM u. a.) angegeben wird.

Daß die Sehnenfibrillen nicht die veränderten Muskelfibrillenden, sondern besondere in der Peripherie der Hypodermiszellen entwickelte Fasern wahrscheinlich chitineriger Natur sind, geht schon aus ihrem färberischen Verhalten hervor.

An Insertionsstellen kräftiger Muskeln, denen die Ausbildung starker Sehnenfibrillen in den Hypodermiszellen entspricht, bieten sich Bilder, als ob das nicht differenzierte Plasma mit den Kernen dieser Zellen den Fibrillen nur angelagert wäre und nicht den zwischen den Fibrillen befindlichen Raum vollständig erfüllte, so daß sich Lücken zeigen, wie solche CLAUS (7, pag. 22) in der Hypodermis von *Branchipus* beschrieb, in denen Blutflüssigkeit zirkuliert. Bei *Argulus* sind derartige zwischen den Epithelfibrillen sich gelegentlich findende Spalträume wohl nur auf Schrumpfung des nichtfibrillären Zellplasmas zurückzuführen.

Was das Verhalten des Sarkolemmas betrifft, so geht es bei der Insertion des Muskels an der Hypodermis in die Basalmembran der letzteren kontinuierlich über, wie dies schon aus den klaren Abbildungen von MAZIARSKI ersichtlich ist; an dieser Stelle ist auch das Sarkolemma eng an die Fibrillenmasse des Muskels angeschlossen.

Bei diesem Anlasse möchte ich noch bemerken, daß auch das Sarkolemma wahrscheinlich eine chitinige Hülle des Sarkoplasmas ist. Diese Auffassung gründet sich, abgesehen von tinktoriellen Übereinstimmungen, auf die Tatsache des kontinuierlichen Zusammenhanges mit der Basalmembran und die Entwicklung sehniger Verbreiterungen vom Sarkoplasma aus, die später noch beschrieben werden. Dabei kommt, allerdings in letzter Linie, noch ein theoretischer Gesichtspunkt zuhilfe, nämlich der, daß die Fähigkeit der Produktion von Chitin oder einer dem Chitin nahestehenden Substanz wohl als eine Eigenschaft aller Arthropodengewebe anzusehen ist.

Im Sarkoplasma heben sich an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Muskeln schwarz tingierte Stränge und Lamellen hervor, die vom Sarkolemma ausgehen, zum Teil das ganze Sarkoplasma bis zu der Muskelfibrillenmasse durchsetzen, zum Teil aber zu netzförmig angeordneten Strängen innerhalb des Sarkoplasmas verbunden erscheinen. Auch anstoßend an die Muskelfibrillenmasse zeigt das Sarkoplasma einen dunkelgefärbten Grenzsaum, von dem aus gleich stark tingierte Fortsetzungen die Zwischenstreifen der Muskelfibrillen bilden (Fig. 7).

Daß das Sarkoplasma und Sarkolemma mit den Zwischenstreifen der Muskelfibrillen zusammenhängt, beziehungsweise, daß Querwände vorhanden sind, die mit dem Sarkolemma in Verbindung stehen und durch die sowohl die Fibrillen als auch das Sarkoplasma einer Muskelfaser in Fächer geteilt werden, wurde schon von

KRAUSE (20a), ENDERLEIN (9), K. C. SCHNEIDER, MAZIARSKI u. a. beobachtet.

Die Dunkelfärbung der im Sarkoplasma unterscheidbaren Stränge und Lamellen entspricht jener der chitinenen Differenzierungen, zu denen auch das Sarkolemma zu gehören scheint, das mit jenen Strängen und Lamellen direkt zusammenhängt, so daß auch hier eine Gerüstsubstanz chitiner Art anzunehmen sein möchte. Es wird letzteres noch durch die Tatsache gestützt und diese dadurch verständlich, daß die Insertion eines Muskels stets mit dem Zwischenstreifen erfolgt.

Die zweite Modifikation der Insertion der Muskeln an der Haut besteht darin, daß der Muskel an der verdickten Basalmembran endigt. Dieses trifft insbesondere bei den schräg an die Haut herantretenden Muskeln, wie den Längsmuskeln des Körpers zu. Die intersegmental zusammenlaufenden Muskeln sind an gemeinsamen Sehnenplatten befestigt und durch sie untereinander und mit der dicken Basalmembran des Hypodermis verbunden (Fig. 5). Diese Sehnenplatten enthalten keine besonderen Bildungszellen; sie sind chitinige Kutikularbildungen, an deren Bildung im Anschlusse an die verdickte Basalmembran das verdickte Sarkolemma der Muskeln beteiligt ist. Mit dieser Sehnenplatte hängt daher auch die seitliche Sarkolemmahülle kontinuierlich zusammen; letztere ist an der Übergangsstelle wieder wie im früheren beschriebenen Falle enge an das Muskelfibrillenbündel angeschlossen.

Im vorliegenden Falle (Fig. 5), in welchem die Kontraktionsrichtung der Muskulatur nicht senkrecht auf die Hautoberfläche, sondern dieser mehr parallel liegt, sind im Hautepithel der betreffenden Stelle nur wenige derbe Stützfasern ausgebildet, deren Bedeutung darin liegt, die Basalmembran und die an ihr befestigte Muskulatur mit der Oberflächenkutikula zu verbinden.

Eine dritte, bei *Argulus* beobachtete Art der sehnigen Verbindung der Muskulatur mit der Haut erfolgt unter Beteiligung von zwischen Muskelfaser und Hautepithel eingeschalteten Bindegewebszellen (Fig. 3). Die Muskelfaser setzt sich zunächst an eine sehnige Platte an, an deren Bildung wohl auch das Sarkolemma des Muskels beteiligt ist, die zum größeren Teile jedoch von den sich gegen das Hautepithel hin anschließenden Bindegewebszellen her stammt, deren kutikulare Wände mit dem Sarkolemma zu der Sehnenplatte verschmolzen sind. Die an diese Sehnenplatte sich weiter anschließenden kutikularen Wände und Fasern werden des gleichen von Bindegewebszellen geliefert; sie finden ihre konti-

nuierliche Fortsetzung in derben Stützfibrillen der Hypodermiszellen. Die Hypodermiszellen erscheinen an einer solchen Stelle basalwärts nicht abgegrenzt, da sie im Zusammenhang mit der Entwicklung sehniger Fasern an ihrer Basis ausgezogen sind; ihre Basalmembran ist in den zahlreichen schrägen Verbindungen zwischen den senkrecht gegen die Oberflächenkutikula der Haut gerichteten Stützfasern zu suchen.

Eine ähnliche bindegewebige sehnige Verbindung mit der Haut ist die früher beschriebene Sehne des Klappenmuskels.

Zu den bindegewebigen Sehnen gehört endlich der gleichfalls bereits erwähnte Endosternit, welcher einer Anzahl von Muskeln als Insertion dient.

Blutgefäß.

Zu den bindegewebigen Bildungen gehört auch das Blutgefäß (Aorta). Wie Schnitte zeigen (Fig. 11), unterscheidet man an demselben eine ziemlich dicke Intima und eine etwas dünnere äußere kutikulare Schichte, zwischen denen vom Plasma umgeben Kerne gelagert sind, welche den Bildungszellen beider Grenzmembranen angehören.¹⁾ Somit besteht die Aortenwand aus zu einem Rohr aneinandergelagerten Bindegewebszellen, welche gegen das Lumen sowohl als auch nach der äußeren, gegen die Leibeshöhle zu gekehrten Peripherie eine Kutikula produzieren. Zuweilen sieht man zwischen den Zellen kutikulare Lamellen ausgebildet. Sehr stark sind solche Lamellen in der ventral verdickten Strecke der Aorta oberhalb des Keimlagers des Ovariums entwickelt, die durch zahlreiche Bändchen mit der Basalmembran des Ovariums verbunden ist. Diese vornehmlich ventrale Verstärkung der Aortenwand, die sich somit bloß beim Weibchen findet, hängt nach der von mir bereits in der Abhandlung über *Argulus* (11, pag. 215) ausgesprochenen Ansicht mit der Befestigung des anhängenden Ovariums zusammen. Es geht dies auch aus der Richtung der hier zwischen den Zellen der verdickten Gefäßwand entwickelten Fasern und Lamellen hervor. An dieser Strecke tritt in der Ausbildung der Gefäßwand wieder das Bild eines blasigen Bindegewebes entgegen.

Binde-substanz des Nervensystems.

Was die Binde-substanz des Nervensystems anbelangt, so lehren Schnitte, daß das gesamte Zentralnervensystem von einer ansehnlich

¹⁾ Bezüglich der einschlägigen Literatur vergleiche insbesondere die Abhandlung von R. S. BERGH (2).

dicken Hüllmembran (Neurilemma) eingeschlossen wird, deren Fortsetzungen in die Hüllen der Nerven zu verfolgen sind, und die im Verlauf der Bauchganglienmasse streckenweise ventral durch breite Bänder mit der Basalmembran des darunterliegenden Haut-epithels verbunden ist (Fig. 15).

Im übrigen zeigt sich, daß die Ganglien von einem sehr reich ausgebildeten System von Fasern durchsetzt werden, das mit der Hülle zusammenhängt und sich in immer feinere Zweige aufteilt. Mit Eisenhämatoxylin gefärbte Präparate gestatten, diese sich stark grau färbenden Fasern bis in die feinsten Ästchen zwischen den Nervenfasern zu verfolgen. Wahrscheinlich auch die Hülle, gewiß aber dieses System von Binde-substanzfasern wird von besonderen Zellen geliefert, deren Kerne man stellenweise innerhalb der äußeren Hüllmembran letzterer anliegen sieht. Diese Kerne sind von wenig körneligem Plasma umgeben und durch ansehnlichere Größe, abgeflachte elliptische Form und größere Chromatinmassen, daher stärkere Tingierung, von den Ganglienzellenkernen zu unterscheiden. Solche Kerne finden sich einzeln an der Dorsalseite der Ganglien (Fig. 15), rechts und links symmetrisch gelagert, auch an der Ventralseite lassen sich zwischen den peripher gelegenen Ganglienzellen solche Kerne finden. In der Schlundkommissur traf ich sie an deren inneren Wand, ferner im Zerebralganglion an mehreren Orten an. Immer liegen die Kerne an Stellen, von wo die Binde-substanzfasern ausstrahlen, so daß sie als Zentren dieser Fasermassen erscheinen. Was nun das Verhältnis der Fasern zu dem um die Kerne sich findenden körnigen Plasma betrifft, so liegen die Fasern in der Außenschichte des letzteren.

Zweifellos handelt es sich in den beschriebenen Zellen und Fasern um ein Stützgewebe des Zentralnervensystems. Es bleibt nun die Frage zu erörtern, ob hier ein mesodermales Bindegewebe, oder ein der Neuroglia anderer Tiere gleichwertiges Stützgewebe vorliegt.

Um diesbezüglich Sicherheit zu erlangen, wäre die Kenntnis der Entwicklung notwendig. Für die Neuroglia ist die ektodermale Entstehung im Zusammenhange mit der Anlage des Nervensystems charakteristisch.

Aus dem histologischen Verhalten ist Sicheres nicht zu erschließen. Dasselbe erinnert allerdings an die Neuroglia, wie sie bei Vertebraten und Würmern in neueren Arbeiten beschrieben wird.

Sollte es sich in dem Stützgewebe des Nervensystems von *Argulus* jedoch um mesodermales Bindegewebe handeln, zu welcher

Ansicht ich vorläufig mehr neige, dann läge hier eine besondere, sonst bei *Argulus* sich nicht findende Ausbildung des Bindegewebes vor.

Schlußbetrachtung.

Überblicken wir zusammenfassend die in den früheren Kapiteln im einzelnen beschriebenen histologischen Verhältnisse der Bidesubstanz von *Argulus*, so ergibt sich als erstes Resultat, daß alle Zellen des Körpers die Fähigkeit besitzen, Binde-(Stütz-)substanz zu bilden, die aus Chitin oder, wie ich annehmen muß, wenigstens einer dem Chitin nahestehenden Substanz besteht.

Zugleich als teilweise Stütze für letztere Annahme dient das zweite Ergebnis, daß die Bidesubstanz im Körper ein Kontinuum bildet, indem vom Hautepithel gebildete Fasern kontinuierlich in von Bindegewebszellen stammende Stützsubstanzen, diese weiter in die Basalmembran der Eingeweide sich fortsetzen, ebenso Muskel- und Nervenscheiden mit der Basalmembran der Haut oder inneren Bidesubstanzbildungen in Zusammenhang stehen. Auch die äußere Körperkutikula hängt — was ich selbst nicht bei *Argulus* verfolgte, was aber bei anderen Crustaceen nachgewiesen ist — mit den Stützfasern ihrer Matrixepithel kontinuierlich zusammen, doch wird in diesem Falle bei der Häutung der Zusammenhang gelöst und eine neue Außenlage von Bidesubstanz, als welche auch die Körperkutikula aufgefaßt werden kann, gebildet; gleiches gilt von der Kutikula (Intima) der durch Einstülpung von der Haut aus entstandenen Organe. Die Tatsache des ununterbrochenen Zusammenhanges des Kutikulargewebes des Integumentes bei Arthropoden mit dem Bindegewebe des Körperinnern wurde im wesentlichen von LEYDIG zuerst richtig erkannt und erscheint hier vollständig bestätigt.

In diesen eigenartigen Verhältnissen, die nach den bestehenden Untersuchungen für alle Arthropoden gelten, ist der Grund dafür zu suchen, das das mesodermale Bindegewebe bei Arthropoden im allgemeinen nicht jene reichliche Entwicklung wie in anderen Tiergruppen erfährt, da es durch Stützbildungen anderer Herkunft substituiert werden kann.

Die Endursache liegt in der bei den Arthropoden wie sonst in keiner Tiergruppe hochentwickelten eigentümlichen Fähigkeit der Chitinbildung, welche auf die spezifische chemische Konstitution des Arthropodenplasmas zurückzuführen ist.

Literaturverzeichnis.

1. BAUR, A., Über den Bau der Chitinsehne am Kiefer der Flußkrebse und ihr Verhalten beim Schalenwechsel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1860, pag. 128—129.
2. BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anatom. Hefte, herausgegeben von MERKEL u. BONNET. Heft LXII. Wiesbaden 1902.
3. BERLESE, A., Gli Insetti. Vol. I. Milano 1909, pag. 471—472.
4. BERTKAU, Ph., Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. f. mikrosk. Anat. XXIV. 1885, pag. 406.
5. BIEDERMANN, W., Geformte Sekrete. Zeitschr. f. Allg. Physiol. II. Bd. 1903, pag. 395.
6. BRAUN, M., Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. Arbeit. aus dem Zool. Zoot. Institut in Würzburg. II. Bd., 1875, pag. 133—134.
7. CLAUS, C., Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. Arbeit. aus dem Zool. Inst. der Universität Wien etc. Bd. VI, 1886.
- 7a. CLAUS, C., Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arbeit. des Zool. Inst. Wien, Bd. VIII, 1888.
8. DUBOSCQ, O., Recherches sur les Chilopodes. Arch. Zool. expér. et générale, 1898. pag. 503—509.
9. ENDERLEIN, G., Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. LV, 1900. pag. 144.
10. FRENZEL, J., Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXV, 1885.
11. GROBBEN, K., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der systematischen Stellung der Arguliden. Sitzungsab. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem.-naturwiss. Klasse. Bd. CXVII, 1908.
12. HAECKEL, E., Über die Gewebe des Fluskrebses. Arch. f. Anatom. u. Physiol. Jahrg. 1857, pag. 504.
13. HECHT, E., Notes biologiques et histologiques sur la larve d'un Diptère (*Microdon mutabilis* L.). Arch. Zool. expér. et générale. 1899, pag. 375.
14. HENNEGUY, F., Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes. Compt. rend. Assoc. des Anatom. 8. Réun. 1906, pag. 133.
15. HOLMGREN, N., Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anzeiger, Bd. XX, 1902, pag. 480.

16. HOLMGREN, N., Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insecten. Anat. Anz. Bd. XXI, 1902, pag. 373.
17. — Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve (*Mycetophila ancyliformans* n. sp.). Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXXVIII, 1907, pag. 22.
18. — Über die Muskelinsertionen an das Chitin bei den Arthropoden. Anatom. Anz. Bd. XXXVI, 1910, pag. 119.
19. IDE, M., Le tube digestif des Édriophthalmes. Étude anatomique et histologique. La Cellule. T. VIII, 1892, pag. 124.
20. JANET, Ch., Études sur les Fourmis les Guêpes et les Abeilles. 12. Note. Structure des Membranes articulaires des Tendons et des Muscles. Limoges 1895, pag. 7—8.
- 20a. KRAUSE, W., Über den Bau der quergestreiften Muskelfaser. Zeitschr. f. rationelle Medizin. Bd. XXXIII und XXXIV, 1868, 1869.
21. LABBÉ, A., Sur la continuité fibrillaire des cellules épithéliales et des muscles chez les Nebalia. Compt. rend. Acad. Paris. T. CXXXV, 1902, pag. 750.
22. LANKESTER, E. RAY, Skeleto-trophic Tissues and Coxal Glands of *Limulus*, *Scorpio* and *Mygale*. Quart. Journ. of microsc. science. Vol. XXIV, 1884.
23. LEYDIG, FR., Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855, pag. 390.
24. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M., 1857.
25. — Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864, pag. 34 u. ff.
26. — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
27. — Altes und Neues über Zellen und Gewebe. Zool. Anzeiger. XI. Jahrg. 1888, pag. 274—280.
28. LIST, TH., Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. Mitteilungen der Zool. Station zu Neapel. Bd. XII, 1897, pag. 89.
29. MAZIARSKI, ST., Sur les rapports des muscles et de la cuticule chez les Crustacés. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau. Mathem.-naturwiss. Klasse, 1903.
30. NETTOVICH, L. V., Neue Beiträge zur Kenntnis der Arguliden. Arbeit. d. Zool. Inst. zu Wien. T. XIII, 1900. Tafel II, Fig. 3, 8.
31. NICOLAS, A., Sur les rapports des muscles et des éléments épithéliaux dans le pharynx du Péripate (*Peripatus capensis*). Revue Biologique du Nord de la France. Année 1889. Lille 1890, pag. 90.
32. NOWIKOFF, M., Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis* L. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXXVIII, 1905, pag. 577.
33. PANTEL J., Le Thrixion halidayanum Rond. Essai monographique etc. La Cellule. t. XV, 1898, pag. 98.
34. RILEY, W. A., Muscle attachment in Insects. Annals of the Entomological Society of America. Vol. I., 1908, pag. 265.
35. SADONES, J., L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule. t. XI, 1895, pag. 285.
36. SCHAFFER, J., Über das vesikulöse Stützgewebe. Anatom. Anzeiger, Bd. XXIII, 1903, pag. 467.

- 36a. SCHAFFER, J., Über das Verhältnis des Chordagewebes zum Knorpelgewebe. Anat. Anzeiger Bd. XXXVII, 1910, pag. 233.
37. SCHNEIDER, A., Über den Darmkanal der Arthropoden. Zoolog. Beiträge, Bd. II 1890, pag. 82.
38. SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902, pag. 472—473.
39. — Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908. pag. 61.
40. SINÉTY, R. DE, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Lierre 1901, pag. 26—27.
41. SNETHLAGE, E., Über die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden. Zool. Jahrb., Bd. XXI, 1905, pag. 495.
42. STAMM, R. H., Om Musklernes Befæstelse til det ydre Skelet hos Leddýrene. Kgl. Danske Vid. Selsk. Skr. 7. R. 1904.
43. — Über die Muskelinsertionen an das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz., Bd. XXXIV, 1909, pag. 337.
44. TOWER, W. L., Observations on the changes in the hypodermis and cuticula of Coleoptera during ecdysis. Biol. Bull. of the Marine Biological Laboratory Woods Hole, Mass. Vol. X, 1906, pag. 188—189.
45. TULLBERG, T., Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Svenska Vetensk. Akademiens Handlingar. Bd. XIX, 1882, pag. 10.
46. VIALLANES, H., Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux. Ann. scienc. natur. Zool. Paris 1882, pag. 81—82.
47. VITZOU, A. N., Recherches sur la structure et la formation des Téguments chez les Crustacés Décapodes. Arch. Zool. expérim. et générale. 1882, pag. 485.
48. WEGE, W., Über die Insertionsweise der Arthropodenmuskeln nach Beobachtungen an *Asellus aquaticus*. Zool. Anzeiger, Bd. XXXV, 1909, pag. 124.
49. WEISMANN, A., Die Entwicklung der Dipteren. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XIV, 1864, pag. 191.
50. WESTER, D. H., Über die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreiche. Zoolog. Jahrb. Abteil. f. Syst., Bd. XXVIII, 1910, pag. 544.

Figurenerklärung.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung, auch der Textfiguren:

B = Bindegewebe.
Bl = Blutzellen.
Bn = Stützfaser des Nervensystems.
C = Kutikula der Körperwand.
D = Mitteldarmepithel.
End = Endoskelett (Endosternit).
Ep = Hautepithel.
F = Stützfasern.
G = Bauchganglienlinie.
Hd = Hautdrüsen.
K = Kieferdrüse (Schalendrüse).
M = Muskel.
No = Nerv des Seitenauges.

Oe = Oesophagus.
Ov = Ovarialwand.
P = Kern des Stützgewebes des Nervensystems.
Q = Epithel des ventralen Schalenfeldes.
S = Sarkolemma.
Sp = Sarkoplasma.
T = Oesophagustrichter.
Tp = Tunica propria (Basalmembran).
V = Verbindung des Endoskeletts zur Ventralwand des Körpers.
Z = Sehne.

Alle Zeichnungen sind mittels Camera lucida nach mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten angefertigt.

Tafel I.

Fig. 1. Ein Stück Hautepithel mit reicher Stützfasernentwicklung, mit darunter liegendem Bindegewebe, oberhalb des Nerven (No) für das Seitenauge, aus einem Längsschnitte durch das Tier. Die obere abgehobene Körperkutikula vor der Häutung ist nicht mitgezeichnet. Vergr. 360.

Fig. 2. Schnitt durch das Hautepithel mit darunter liegendem Bindegewebe aus der Dorsalwand des vorderen Schalenfeldes in der Gegend des Naupliusauges. Das Hautepithel arm an Fasern, hingegen zahlreiche parallel zur Hautoberfläche verlaufende Stützlamellen und -Fasern im Bindegewebe. Vergr. 360.

Fig. 3. Schnitt durch ein Stück Hautepithel mit darunter liegendem Bindegewebe aus derselben Stelle der Schalenwand, wie in der vorhergehenden Fig., mit sehr dicken Stützfasern, die in bindegewebige Muskelsehnen sich fortsetzen (3. Modifikation der Muskelinsertion). Bei c ein System von parallel zur Hautoberfläche verlaufenden Stützlamellen und -Fasern (vgl. Fig. 2) im Querschnitt. Aus zwei Schnitten kombiniertes Bild. Die Hautkutikula teilweise von der Fläche gesehen. Vergr. 360.

Fig. 4. Schnitt durch ein Stück Hautepithel mit darunter gelegenen Bindegewebe aus der Dorsalwand des vorderen Schalenfeldes in der Gegend des Naupliusauges. Die unter der dicken, hier gleichmäßig tingierten Kutikula gelegenen Epithelzellen fast ohne Stützfasern; hingegen in dem entsprechenden Unterhautbindegewebsteile parallel zur Körperoberfläche verlaufende Stützlamellen und -Fasern in dichter Aufeinanderfolge. Vergr. 360.

Fig. 5. Eine im Zusammenhange mit der Basalmembran des Hautepithels entwickelte Sehnenplatte (Z) zur Insertion der längsverlaufenden Muskeln (2. Modifikation der Muskelinsertion) aus einem Längsschnitt durch die Bauchwand des Thorax. Vergr. 360.

Fig. 6. Das Endoskelettsstück (Endosternit) ventral vom Oesophagus im Querschnitt mit seiner die Bauchganglienkeite durchsetzenden Verbindung (V) zur Ventralwand des Körpers. Dorsal ist der kontinuierliche Zusammenhang der Binde-substanz bis zur Tunica propria (Basalmembran) des Darmes und des Oesophagustrichters zu verfolgen, dessen Tunica zum Teil flächenhaft getroffen ist. In den Mitteldarmzellen (b) um den Oesophagustrichter basale Stützfasern. Vergr. 360.

Fig. 7. Ein Stück Muskel mit anliegendem Sarkoplasma in der Längsansicht. Man sieht die vom Sarkolemma ausgehenden, das Sarkoplasma durchsetzenden Stützfasern und Stützmembranen, die bis in die Zwischenstreifen der Muskelfibrillenmasse zu verfolgen sind. Vergr. 360.

Fig. 8. Ein Stück Hautepithel im Schnitt mit zahlreichen Drüsen und darunter folgendem Bindegewebe aus der dorsalen Körperwand oberhalb des ersten Maxillarfusses. Die Bindegewebszellen mit zahlreichen Fibrillen im Innern. Vergr. 360.

Fig. 9. Bindegewebe aus der Umgebung der Kieferdrüse im Schnitt. Bei a die kutikuläre Abscheidung der Bindezellen von der Fläche gesehen. Vergr. 360.

Fig. 10. Ein Stück der Basalmembran der Kieferdrüse mit Fibrillennetz von der Außenfläche gesehen, einige Strecken derselben im Schnitt. Vergr. 650.

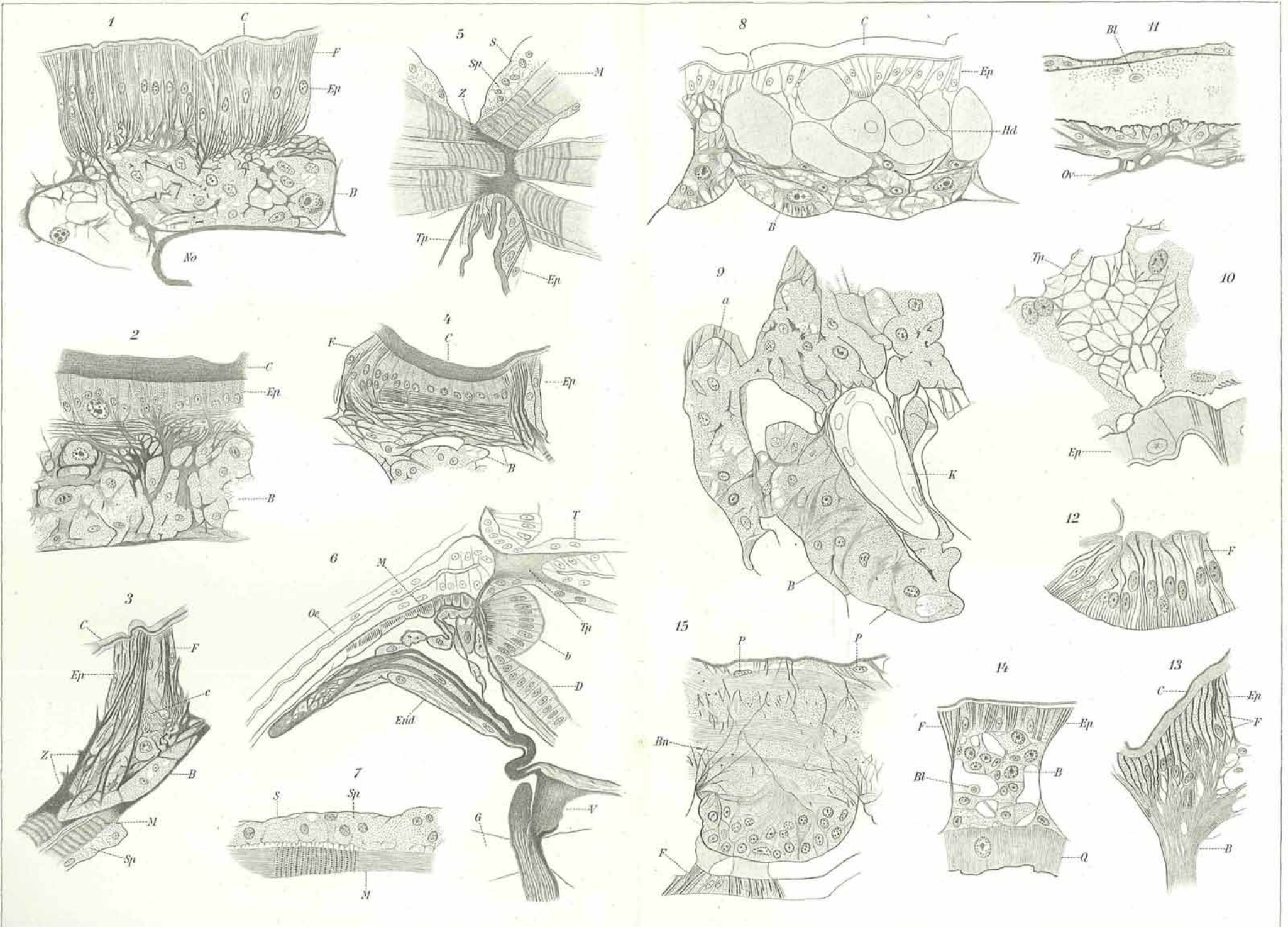
Fig. 11. Stück eines Längsschnittes durch die Aorta vom Weibchen. Letztere ventral verdickt und durch Bändchen mit der Ovarialwand verbunden. Vergr. 360.

Fig. 12. Ein Stück Epithel aus einem Querschnitte durch den Enddarm. In den Epithelzellen Stützfasern. Vergr. 650.

Fig. 13. Von der Dorsalwand des Körpers ausgehende Sehne des Klappenmuskels am Anfange des Abdomens, im Längsschnitt. Vergr. 360.

Fig. 14. Stück eines Querschnittes durch den Seitenteil der Schale in der Region des ventralen Schalenfeldes, mit dem den Schalenraum durchsetzenden Bindegewebe. Vergr. 360.

Fig. 15. Das zweite Bauchganglion im Längsschnitte mit dem Stützgewebe. Ventral steht das Ganglion durch Bändchen mit dem Körperepithel in Verbindung. Vergr. 360.



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: 1911

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Grobben Karl (Carl)

Artikel/Article: [Die Binde-substanzen von Argulus. Ein Beitrag zur Kenntnis der Binde-substanz der Arthropoden. 75-98](#)