

Beiträge zur Anatomie der Holothurien.

Von

Professor Dr. **Hubert Ludwig** und **Philipp Barthels**.

Mit Tafel XXVIII.

Unter diesem Titel beabsichtigen wir über die Ergebnisse anatomischer und histologischer Untersuchungen zu berichten, welche wir seit längerer Zeit an verschiedenen Seewalzen angestellt haben. Da sich bei dem Einen von uns im Laufe der Jahre eine ziemliche Fülle gut erhaltener außereuropäischer Arten angehäuft hat, unter denen die von der Vettor Pisani-Expedition¹ gesammelten besonders hervorgehoben zu werden verdienen, so war der nächste Zweck unserer Studien dieses umfangreiche Material möglichst auszunutzen. Unsere anatomischen Kenntnisse der Holothurien beruhen ja vorzugsweise auf der Untersuchung der europäischen Arten und wenn auch SEMPER mit Erfolg bemüht war, die reiche Holothurienfauna der Tropen zur Ausbreitung und Vertiefung unseres Wissens zu verwerthen, so bleibt dennoch auf diesem Gebiete noch sehr viel zu thun. Zu einer Abrundung unserer Auffassung der Holothurien-Organisation müssen die exotischen Arten mehr als bisher studirt werden.

Dass die hier mitzutheilenden Beobachtungen nur an konservirten Thieren angestellt worden sind, ergiebt sich aus dem Gesagten von selbst und erklärt zugleich manche Lücken und Unsicherheiten in unseren Ergebnissen. Eine bestimmte Reihenfolge soll in den folgenden Mittheilungen nicht innegehalten werden, weil die Untersuchungen selbst sich mehr nach der sehr verschiedenen Gunst der Objekte als nach einem genauen Arbeitsplane richten mussten. Der Antheil, der einem jeden von uns an den folgenden Mittheilungen zufällt, vertheilt sich so, dass Herr BARTHEL'S die Präparate anfertigte und einer ersten Durch-

¹ Vgl. LUDWIG, Die von G. CHERCHIA auf der Fahrt der kgl. ital. Korvette »Vettor Pisani« gesammelten Holothurien. Zool. Jahrb. Bd. II. 1886. p. 4—36. Taf. I—II.

sicht unterwarf; dann gingen wir die Präparate gemeinschaftlich durch, besprachen die Befunde und verständigten uns über ihre Deutung; die Niederschrift des Textes endlich und die Anfertigung der Tafeln rührt von mir (LUDWIG) her.

I. Die Cuvier'schen Organe.

Den Bau der CUVIER'schen Organe haben wir bei folgenden 11 Arten untersucht: 1) *Holothuria poli* Delle Chiaje, 2) *H. forskalii* Delle Chiaje (= *catanensis* Grube), 3) *H. lamperti* Ludw., 4) *H. lagoena* Haacke, 5) *H. klunzingeri* Lamp., 6) *H. pervicax* Sel., 7) *H. marenzelleri* Ludw., 8) *H. marmorata* (Jäg.), 9) *H. fusco-cinerea* Jäg., 10) *H. köllikeri* Semp., 11) *Mülleria mauritiana* (Quoy & Gaim.). Die neun erstgenannten haben CUVIER'sche Organe von der gewöhnlichen, einfach blinddarmförmigen Gestalt; bei *Holothuria köllikeri* und *Mülleria mauritiana* dagegen besitzen die Organe die seltenere, verästelte Form.

1. Die blinddarmförmigen Cuvier'schen Organe.

Bei allen untersuchten Arten konnten wir den von SEMPER¹ gelegneten Achsenkanal als einen bald engen, bald weiten Hohlraum sicher erkennen. Es ist nicht nur, wie HAMANN meinte, in den ausgestoßenen, sondern auch in den noch in normaler Lage befindlichen Schläuchen vorhanden, tritt also nicht erst in Folge einer mit dem Herausschleudern verbundenen inneren Zerreißen auf. In den ausgestoßenen und etwas ausgereckten Schläuchen ist allerdings sein Lumen sehr viel größer als früher, so lange der Schlauch noch in der Leibeshöhle lag, und deshalb auch leichter zu erkennen. CUÉNOT² machte unlängst die Bemerkung, dass der Achsenkanal bei der von ihm untersuchten *Holothuria impatiens* einen spiralgewundenen Verlauf hat. Wir können diese Beobachtung für die von uns untersuchten Arten nur bestätigen. Die Spiralwindung des Achsenkanals ist zwar nicht bei allen Arten und auch nicht bei jedem Kontraktions- oder Dehnungszustande der Schläuche mit gleicher Deutlichkeit zu sehen, verläuft auch nicht immer mit mathematischer Genauigkeit, ist aber dennoch überall vorhanden. An in toto aufgehellten, nicht ausgereckten Schläuchen der *Holothuria lamperti* sieht man die korkzieherartigen Windungen des Achsenkanals ganz vortrefflich. An Längsschnittserien durch etwas ausgereckte Schläuche der Holo-

¹ Wo hier und in der Folge keine genauen Citate gegeben sind, mögen dieselben in meiner *Holothurienbearbeitung* in BRONN's Klassen und Ordnungen nachgesehen werden. LUDWIG.

² L. CUÉNOT, *Études morphologiques sur les Echinodermes*. Arch. de Biologie. Vol. XI. 1891. p. 369—374.

thuria klunzingeri (Fig. 14) überzeugt man sich mit Leichtigkeit, dass in das geräumige Lumen des Achsenkanals eine mächtig entwickelte Spiralfalte vorspringt, welche von der inneren Bindegewebsschicht des Schlauches gebildet wird und das eigentliche Lumen zu einem spiralen Verlaufe zwingt. Bei weiterer Ausreckung des Schlauches verstreicht die Spiralfalte immer mehr, so dass bei äußerster Dehnung des Schlauches der Achsenkanal schließlich ganz gerade verläuft.

Das innere Epithel, welches die Wandung des Achsenkanals überkleidet, ließ bei allen untersuchten Arten, wenn auch nicht immer mit gleicher Deutlichkeit, die von JOURDAN entdeckten, homogenen, rundlich-polygonalen, meistens platten Epithelzellen in einschichtiger Lagerung erkennen, welche nur bei stark kontrahierten Schläuchen den Anschein einer vielschichtigen Anordnung erweckt. Während JOURDAN bei *Holothuria impatiens* in vielen Fällen einen Kern in diesen Zellen vermisste, konnten wir einen solchen fast ausnahmslos wahrnehmen, so bei *H. poli*, *forskalii*, *lagoena*, *klunzingeri*, *marenzelleri*. Bei den drei zuletzt genannten Arten sind die Zellen des Innenepithels durchweg kleiner, fast nur halb so groß, als bei *poli*, *forskalii* und *impatiens*. Nach JOURDAN kommen zwischen den eigentlichen Epithelzellen des Achsenkanals auch jene körnchenreichen Wanderzellen (»Schleimzellen«) vor, welchen wir nachher in den Bindegewebsschichten der Schläuche begegnen werden. Nach unseren Beobachtungen können wir dem nicht ganz beistimmen. Wenn wir auch bei allen Arten jene körnchenreichen Wanderzellen dicht unter dem inneren Epithel (z. B. Fig. 14) antrafen, so konnten wir uns doch in keinem Falle sicher überzeugen, dass sie zwischen die Epithelzellen eindringen und auf diese Weise frei an das Lumen des Achsenkanals angrenzen; sah es einmal oder das andere Mal so aus, so handelte es sich stets um Schläuche, welche entweder stark ausgereckt waren oder in denen das innere Epithel überhaupt schlecht erhalten war.

Die innere Bindegewebsschicht ist stets an den kontrahierten Schläuchen viel dicker als an den ausgereckten. Über den Verlauf ihrer Fasern gehen die Angaben der früheren Beobachter aus einander; nach SEMPER verlaufen sie in der Längsrichtung der Schläuche, nach GREEFF und HAMANN umkreisen sie ringförmig den Achsenkanal, während JOURDAN ihnen einen wellenförmigen Verlauf zuschreibt und CUENOT von einer spiralförmigen Anordnung ihrer Fasern spricht. Man könnte zunächst denken, dass diesen verschiedenen Angaben Differenzen der untersuchten Arten zu Grunde liegen. Dem ist aber nicht so. Untersucht man eine größere Anzahl von Arten, so stellt sich heraus, dass der Faserverlauf der inneren Bindegewebsschicht bei allen im Grunde

der gleiche ist. Die Angaben der früheren Forscher stehen nur scheinbar unter einander in Widerspruch. Je nach dem Grade der Dehnung oder Kontraktion der Schläuche erscheinen die Fasern als Längsfasern oder als quere Ringfasern oder wohl auch als radiäre Querfasern; bei kontrahierten oder mäßig ausgereckten Schläuchen ist ihr Verlauf gleichzeitig ein wellen- und spiralförmiger. Wie man durch Kombination von Längs- und Querschnitten von kontrahierten Schläuchen erkennt, laufen die Fasern in spiralen Zügen um den Achsenkanal, biegen sich aber zugleich wellenförmig in die Spiralfalte, welche den Achsenkanal verengt. Je stärker die Kontraktion des Schlauches ist, um so mehr nähert sich der Faserverlauf theils einem cirkulären, theils einem radiären; je mehr aber der Schlauch ausgereckt wird, um so mehr verstreicht der welligspirale Faserverlauf zu einem dem Achsenkanal parallelen. Außer den nachher zu besprechenden großen Wanderzellen bemerkt man in dem Bindegewebe und zwar nicht nur in der inneren, sondern, wie vorgehend bemerkt sein mag, auch in der äußeren Schicht zahlreiche den Fasern anliegende Bindegewebskörperchen, welche sich bei *Holothuria lagoena* und *lamperti* durch ihre verhältnismäßige Größe auszeichnen, meistens aber, z. B. bei *klunzingeri* (Fig. 45) nicht größer sind, als sie JOURDAN bei *Holothuria impatiens* abgebildet hat.

Nach außen wird die innere Bindegewebschicht durch die Muskelschicht begrenzt. Dieselbe ist niemals eine vollständig geschlossene Lage, sondern stellt stets ein eng- oder weitmaschiges Gitterwerk dar, welches von Längs- und Ringfasern gebildet wird, von denen jene ausnahmslos nach außen von diesen gelagert sind. Da dieselbe Anordnung der Muskulatur von den europäischen Arten auch schon durch JOURDAN, HAMANN, HÉROUARD und CUÉNOT beschrieben worden ist, so dürfen wir darin wohl eine ganz allgemeine Einrichtung der CUVIER'schen Organe erblicken. Die Ringfasern sind oft, so namentlich bei *Holothuria klunzingeri* und *marmorata*, viel feiner als die Längsfasern und schon deshalb weniger leicht zu sehen. Dazu kommt, dass sie in der Regel sich nicht zu Bündeln vereinigen, was die Längsfasern stets thun. Eine dicht geschlossene Lage, Faser an Faser, bilden die Ringfasern bei keiner der von uns untersuchten Arten, so dass wir CUÉNOT beipflichten zu müssen glauben, wenn er das auch für *Holothuria impatiens* im Gegensatz zu JOURDAN behauptet. JOURDAN scheint das übrigens auch nicht in so strengem Sinne gemeint zu haben, sonst könnte er nicht zugleich von einer Gruppierung der Ringfasern zu Bündeln sprechen. Jedes Ringfaser-Bündel besteht nach ihm aus drei bis vier Fasern, während CUÉNOT nur je zwei Fasern sich zu einem Bündel zusammenlegen lässt. Obschon wir die *Holothuria impatiens* nicht selbst auf diesen Punkt untersucht

haben, so müssen wir doch auf Grund unserer Beobachtungen an zahlreichen anderen Arten die Ansicht aussprechen, dass auch bei dieser Art die Ringfasern in der Regel durch gleiche Abstände (vgl. Fig. 1, 2, 6, 13) von einander getrennt sind und sich nur ausnahmsweise zu Bündeln zusammenlegen. Wie wir an *Holothuria poli* sehen, hängt es nur von dem Grade der Kontraktion der Schläuche ab, ob die Ringfasern sich vereinzelt oder in Bündeln von zwei bis vier Fasern dem Blicke darbieten. Bei mäßig ausgereckten Schläuchen liegen die Ringfasern, wie das HAMANN schon ganz zutreffend abgebildet hat, von der Fläche gesehen in annähernd gleichen Abständen von einander; bei kontrahirten Schläuchen aber verringern sich die Abstände und ein Theil der Fasern rückt etwas tiefer in das innere Bindegewebe als die übrigen; alsdann erhält man auf Flächenansichten bei gewisser Einstellung des Mikroskops den Eindruck als seien die Fasern jetzt bündelweise gruppirt. Eben so verhält sich die Ringmuskulatur in den Schläuchen der *Holothuria forskalii*, bei welcher HEROUARD eine konstante Zusammenlagerung von je zwei Fasern behauptet. Derselbe Forscher hat an der genannten Art zum ersten Male darauf hingewiesen, dass die Ringfasern eigentlich keinen genau kreisförmigen Verlauf haben, wie JOURDAN für *Holothuria impatiens* behauptete, sondern eine Spirale um den Schlauch beschreiben. Dass dem auch bei anderen Arten so ist, davon konnten wir uns am besten an der Spitze eines in toto aufgehellten Schlauches von *Holothuria poli* überzeugen. — Die Längsmuskelfasern sind, wie gesagt, in allen Fällen zu Bündeln vereinigt, welche durch Abstände getrennt werden, die je nach der Art und je nach dem Kontraktionszustande des Schlauches verschieden sind. Bei *Holothuria impatiens* giebt CUVÉROZ die Zahl der je ein Bündel bildenden Fasern auf 8—15 an. Wir fanden bei den von uns untersuchten Arten meistens eine geringere Zahl von Fasern in jedem Längsmuskelbündel; so zählten wir bei *H. lamperti* deren zwei bis vier, bei *poli* meistens drei bis vier, manchmal aber auch mehr bis zu sieben, bei *klunzingeri* und *pervicax* eben so viele, bei *lagoena* drei bis fünf, bei *fusco-cinerea* (Fig. 6) vier bis sechs, bei *forskalii* sieben bis acht, bei *marmorata* durchschnittlich acht, bei *marzelleri* fünf bis zehn. Die Bündel der Längsmuskelfasern zeigen bei allen Arten darin Übereinstimmung, dass sie an den zusammengezogenen Schläuchen in deutlichen Lücken des Bindegewebes liegen, welche sich an unseren Präparaten besonders bei *Holothuria marmorata* (Fig. 7) scharf abgrenzen.

Durch die Maschen des Muskelnetzes hindurch setzt sich die innere Bindegewebsschicht unmittelbar fort in das äußere, der Muskulatur aufgelagerte Bindegewebe. Diese äußere Bindegewebsschicht

ist, wie das von den europäischen Arten bereits bekannt ist, stets erheblich dünner als die innere Bindegewebsschicht. An kontrahierten Schläuchen von *Holothuria poli* misst sie etwa $\frac{1}{9}$ der Dicke der inneren Schicht. Bei *H. klunzingeri*, *pervicax* und *fusco-cinerea* (Fig. 2) ist sie in ähnlicher Weise kräftig entwickelt, während sie in anderen Fällen, z. B. bei *H. marmorata* (Fig. 7), sehr schwach¹ ausgebildet oder, wie z. B. bei *H. lamperti* und *lagoena*, kaum zu unterscheiden ist. Dass die Fasern des äußeren Bindegewebes aus dem inneren Bindegewebe herkommen, indem sie bündelweise durch die Fenster des Muskelgitters hindurchtreten, sahen wir besonders deutlich an Querschnitten bei *H. klunzingeri*. In ihrer Richtung verlaufen sie vorzugsweise radiär zur Längsachse des ganzen Schlauches und treten in Form einzelner Fasern oder feiner Faserbüschel in die Falten des Drüsenepithels ein, von denen nachher die Rede sein wird (Fig. 2, 14, 15). Zwischen den Fasern findet man ganz dieselben Bindegewebskörperchen (Fig. 15) und Wanderzellen, wie im inneren Bindegewebe. Irgend eine histologische Differenz zwischen dem äußeren und inneren Bindegewebe ist überhaupt nicht vorhanden.

Auf die Wanderzellen des Bindegewebes einzugehen, haben wir bis hierhin verschoben, da sie sowohl in der inneren wie in der äußeren Schicht vorkommen. Bald sind sie in jener, bald in dieser häufiger; jenes ist z. B. der Fall bei *H. poli*, *forskali*, *klunzingeri* und *marmorata*, dieses bei *H. pervicax* und *fusco-cinerea* (Fig. 2). In allen Fällen aber wiederholt sich die Erscheinung, dass die Wanderzellen sich mit Vorliebe dicht unter das innere Epithel des Schlauches (Fig. 14) lagern, was wohl weniger auf physiologische Beziehungen der Wanderzellen zu den Epithelzellen deutet als es eine ausreichende Erklärung darin findet, dass bei kontrahierten Schläuchen die unmittelbare Nachbarschaft des Innenepithels einem geringeren Drucke unterliegt als das Innere der Bindegewebsschichten. Eine besondere Anordnung zeigen die Wanderzellen in den Schläuchen der *Holothuria marmorata*. An kontrahierten Schläuchen dieser Art kann man an der mächtig entwickelten inneren Bindegewebsschicht eine äußere und eine innere Zone unterscheiden; die innere Zone ist dicker als die äußere und be-

¹ Zur Berichtigung der in BRONN, Klassen und Ordnungen der Echinodermen, p. 479, von mir wiederholten Angaben SEMPER's sei bemerkt, dass die äußere Schicht des Bindegewebes, welche SEMPER in den Schläuchen der *H. marmorata* unterscheidet, nicht mit der eigentlichen äußeren, d. h. nach außen von der Muskulatur gelegenen Bindegewebsschicht identisch ist, sondern eine besondere Zone des inneren Bindegewebes darstellt. LUDWIG.

steht fast nur aus feinen Bindegewebsfasern; in der äußeren Zone¹ aber erscheinen die Fasern etwas gröber und weichen so aus einander, dass große, rundliche, scharf umgrenzte Lücken zwischen ihnen auftreten, welche in annähernd gleichen Abständen eine ziemlich regelmäßige, einschichtige Lage nach innen von der Muskelschicht bilden. Auf dem Querschnitte durch einen Schlauch erblickt man in Folge dessen in der äußeren Zone des inneren Bindegewebes einen von jenen Lücken gebildeten, hellen Kranz. Zwischen zwei benachbarten Lücken (Fig. 7) durchkreuzen sich die Faserbündel des Bindegewebes. Die Lücken selbst aber umschließen große Wanderzellen, welche schon SEMPER von dieser Art beschrieben hat. Er bezeichnet sie als große Schleimblasen, deren jede aus einer sehr feinen Membran bestehe, welche eine große Menge kleinerer, wasserheller Tochterzellen in sich einschließe. Nach unseren Beobachtungen müssen wir die »sehr feine Membran«, von der SEMPER hier spricht, für die Grenzlinie der großen Bindegewebslücken halten. Die darin gelegenen Wanderzellen erscheinen an unseren Präparaten als vielkernige, fein granulierte Zellen, an denen wir eine etwa der Zahl der Kerne entsprechende Zusammensetzung aus kleineren Zellen (die dann den SEMPER'schen Tochterzellen entsprechen würden) nicht zu unterscheiden vermögen. Wohl aber sehen wir eine solche Zusammensetzung mitunter an den ähnlichen großen vielkernigen Wanderzellen, welche bei *Holothuria fusco-cinerea* in großen Lücken der äußeren Bindegewebsschicht vorkommen (Fig. 2). Derartige Wanderzellen wären demnach als Zellenaggregate aufzufassen, in welchen die Zellgrenzen bald erhalten bleiben, bald aber auch ganz verschwinden. Man wird dann auch bei anderen Arten z. B. bei *Holothuria pervicax*, bei denen sehr große, bis 50 μ messende, vielkernige Wanderzellen im Bindegewebe der CUVIER'schen Organe liegen, berechtigt sein sie als Zellenaggregate anzusehen. Bei manchen Arten aber findet eine Verschmelzung der Wanderzellen in der Regel nicht statt, so dass sie fast ausnahmslos als einkernige Gebilde erscheinen, so bei *Holothuria poli* und *klunzingeri*. Auch das Plasma dieser Wanderzellen verhält sich bei den einzelnen Arten nicht gleich. Während es bei *poli* grobkörnig, wie aus kugelligen Bläschen zusammengesetzt erscheint, lässt es bei *marmorata*, *fusco-cinerea* und *pervicax* nur eine feine Granulierung erkennen, deren Granula sich nicht selten zu einem ganz zarten Netzwerk anordnen und verbinden.

Kalkkörper schienen in den CUVIER'schen Organen des einfach blinddarmförmigen Typus, von denen ja an dieser Stelle allein die Rede

¹ Diese äußere Zone ist es, welche ich früher (s. die vorige Anmerkung) nach SEMPER's Schilderung irrthümlich für die äußere Bindegewebsschicht hielt. LUDWIG.

ist, nach unseren bisherigen Kenntnissen nur bei *Mülleria maculata* (Br.) in der inneren Bindegewebsschicht (nach SEMPER) vorzukommen. Wir sehen aber, dass auch in dem freien Ende von in toto aufgehellten Schläuchen der *Holothuria lamperti* einzelne Kalkkörper in der inneren Bindegewebsschicht liegen, welche seltener die Form eines Gitterplättchens, häufig die Gestalt eines geraden oder schwach gebogenen, mit einigen Spitzchen besetzten Stabes haben.

Das Drüsenepithel bereitet unter allen Bestandtheilen der CUVIER'schen Organe der Untersuchung die größten Schwierigkeiten. Wir untersuchten dasselbe zunächst an den europäischen Arten *Holothuria poli* und *forskali* und richteten dabei unser Augenmerk in erster Linie auf die Frage, ob es in Wirklichkeit, wie SEMPER, JOURDAN und HAMANN behaupten, aus zwei wesentlich verschiedenen Schichten, dem eigentlichen Drüsenepithel und einem dieses bedeckenden Cölomepithel zusammengesetzt ist. JOURDAN beschreibt die Elemente des Cölomepithels, ohne die von SEMPER angegebene Wimperung desselben zu bestätigen, als abgeplattete, hyaline Zellen, deren Grenzen verschmolzen und deren Kerne schwer wahrzunehmen seien; auch seien diese Zellen in engster Verbindung, ja in Verschmelzung mit den darunter gelegenen eigentlichen Drüsenzellen. Auch wir konnten die helle, schleimige, kernhaltige Schicht, welche JOURDAN und HAMANN als Cölomepithel deuten, wahrnehmen, finden sie aber nach außen sehr unregelmäßig begrenzt und vermissen sie bald hier bald dort vollständig. Von der Fläche betrachtet erscheint die Schicht fein punktirt und lässt auch auf Schnitten oft durch ihre ganze Dicke eine feinkörnige Beschaffenheit erkennen. Zellgrenzen vermochten wir nirgends in ihr mit Sicherheit wahrzunehmen, eben so ist nirgends irgend eine Grenzlinie zwischen ihr und der darunter befindlichen Lage zu bemerken. Wir halten deshalb das angebliche Cölomepithel nicht für eine besondere Zellenlage, sondern für einen Theil der unter ihr befindlichen Drüsenzellschicht, gebildet aus Resten des ursprünglichen Epithelüberzuges der CUVIER'schen Schläuche, welche für die Lieferung der Klebsubstanz nicht verbraucht worden sind. Indem wir die Existenz eines Cölomepithels in dem von JOURDAN und HAMANN behaupteten Sinne zunächst für *Holothuria poli* und *forskali* in Abrede stellen, befinden wir uns in Übereinstimmung mit den vor Kurzem veröffentlichten Beobachtungen von CUÉNOT¹, welcher sich bei *Holothuria impatiens* vergeblich von dem Vorhandensein eines derartigen Epithels zu überzeugen versuchte. CUÉNOT fasst alle Kerne, welche in der fraglichen Schicht vorkommen,

¹ l. c. p. 370, 374.

als Kerne von Zellen der Leibeshöhlenflüssigkeit auf, welche sich an die äußere Oberfläche der Schläuche angesetzt haben, und wir müssen zugeben, dass, wenn auch nicht alle, so doch ein Theil der von uns gesehenen Kerne eine solche Auslegung gestattet.

Auch bei den untersuchten außereuropäischen Arten gelangten wir zu dem gleichen Ergebnis. Bei *Holothuria lamperti*, *pervicax* und *klunzingeri* fehlt jede Spur des angeblichen Cölomepithels. Bei *Holothuria lagoena* finden sich hier und da einige Kerne, welche dem eigentlichen Drüsenepithel außen anliegen und anscheinend aus demselben herrühren. Bei *H. fusco-cinerea* liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den europäischen Arten; an den kontrahirten Schläuchen (Fig. 2) treten die Kerne des angeblichen Cölomepithels besonders häufig und deutlich in den tiefen Thälern der Oberflächenfaltung auf; durch ihre ungleiche Größe machen sie manchmal den Eindruck, als wären sie Sekretkugeln oder doch mit solchen untermischt; mitunter sieht man auch um den einen oder anderen der in den tiefen Thälern befindlichen Kerne einen deutlich abgegrenzten Zelleib, der uns anzudeuten scheint, dass es sich in diesem besonderen Falle um amöboide Inhaltszellen der Leibeshöhlenflüssigkeit handelt, welche in die Thäler hineingerathen sind. Am auffallendsten war uns das Bild, welches die Außenzone des Drüsenepithels bei *H. marmorata* darbietet. Von dem Wimperepithel, welches SEMPER bei dieser Art als äußeren Überzug der Schläuche angiebt, ist an unserem vortrefflich konservirten Material gar nichts zu sehen. Dafür aber liegt nach außen von dem eigentlichen Drüsenepithel eine ziemlich dicke Schicht, die aus einer feinkörnigen Sekretmasse besteht, in welche große Vacuolen eingelagert sind (Fig. 7).

Das eigentliche Drüsenepithel wurde von JOURDAN, dem sich HÉROUARD und CÉNOT anschlossen, als eine Lage platter, großer, unregelmäßig quadratischer bis rechteckiger Zellen beschrieben, welche sich an den kontrahirten Schläuchen in der Weise in quere Falten legt, dass jede Falte einer Querreihe von Zellen entspricht, die sich so gebogen haben, dass ihr Umbiegungsrand den Grund der Falte bildet; die beiden Wände einer jeden Falte bestehen also aus einer Reihe von Zellhälften; die Höhe der Falte stimmt überein mit dem halben Längsdurchmesser der ausgebreiteten Zelle; der Kern der Zelle liegt in ihrer Mitte und kommt dadurch bei der rinnenförmigen Zusammenbiegung der Zellen (*«cellules en gouttière»* JOURDAN) auf den Grund der Falte zu liegen, während auf den Außenkanten der Faltenwände die Zellen zweier benachbarten Falten zusammenstoßen. Wir können dieser Auffassung nur zum Theil beistimmen, nämlich in so fern als in Wirklichkeit die von GREEFF als Blinddärmchen, von HAMANN als schlauchförmige

Drüsenzellen beschriebenen Bildungen durch Faltenbildungen eines platten Drüsenepithels zu Stande kommen. Von schlauchförmigen Drüsenzellen im Sinne HAMANN's kann ganz sicher nicht die Rede sein, denn dem widerspricht schon die feine zuerst von JOURDAN bemerkte Grenzlinie, welche man auch bei stärkster Kontraktion der CUVIER'schen Organe durch die Längsmittle einer jeden »schlauchförmigen Drüsenzelle« ziehen sieht. Am bestimmtesten aber wird die HAMANN'sche Auffassung durch die Beobachtung halb und ganz ausgereckter CUVIER'scher Organe widerlegt, an denen man die mit der stärkeren Streckung des Organs immer größer werdende Verstreichung der Falten mit aller Deutlichkeit feststellen kann. Wir beziehen uns auch hier zunächst nur auf die beiden von uns untersuchten europäischen Arten *H. poli* und *forskali* und wollen erst nachher auf die Verhältnisse der anderen Arten eingehen. An Stellen, wie an der in Fig. 4 von *H. forskali* abgebildeten (bei *H. poli* liegen die Dinge ganz eben so), kann, bei gleichzeitiger Untersuchung von Querschnittserien, gar kein Zweifel daran sein, dass es sich um eine quere Faltenbildung handelt. Die Abbildung zeigt zugleich, dass die kleinen Einfaltungen des Drüsenepithels sich an der Oberfläche größerer Querfalten der äußeren Bindegewebsschicht anordnen, welche das quengerippte Aussehen der kontrahierten CUVIER'schen Organe bedingen. Das äußere Bindegewebe dringt ferner zwischen die kleinen Einfaltungen des Drüsenepithels ein und bildet so deren Stütze. Man kann demnach zweierlei Querfalten des Drüsenepithels und eben so zweierlei Querleisten des äußeren Bindegewebes unterscheiden: 1) feinere, primäre und 2) gröbere, sekundäre. Bei Streckung des Organs verschwinden zuerst die sekundären, dann erst die primären Falten und Leisten. Bei näherer Betrachtung der primären Falten ergibt sich sofort, dass dieselben eine sehr ungleiche Tiefe haben, was nicht der Fall sein dürfte, wenn die oben erläuterte Ansicht richtig wäre, welche sich JOURDAN von der Beziehung der einzelnen Zellen des Drüsenepithels zu der Faltenbildung zurecht gelegt hat. Ferner können wir uns nicht überzeugen, dass die Kerne des Drüsenepithels immer auf dem Grunde der Falten liegen, wie JOURDAN will; wir sehen vielmehr diese Kerne bald in der Tiefe, bald aber auch in der halben Höhe oder noch höher in den Faltenwänden liegen. Wir glauben daraus und aus der so beträchtlich schwankenden Tiefe der Falten schließen zu dürfen, dass nicht jede Falte nur einer einzigen in ihrer Mitte quer eingeknickten Zellenreihe entspricht, sondern dass die Faltenbildung ohne jede konstante Beziehung zu der Anordnung und Größe der Zellen des Drüsenepithels erfolgt. Leider können wir diese Ansicht nur erschließen, da es uns

an unserem Material in keinem Falle gelingen wollte, deutliche Zellgrenzen in dem Drüsenepithel wahrzunehmen, was uns um so mehr auffiel, als HÉROUARD solche Grenzen mit aller Schärfe zeichnet¹. Hier bleibt also für spätere Untersuchungen noch Einiges aufzuklären, wenn wir auch nicht zweifeln, dass die schließliche Entscheidung unsere vorhin begründete Ansicht bestätigen wird. Was den feineren Bau der Zellen des Drüsenepithels anbelangt, so hat JOURDAN für *H. impatiens* angegeben, dass dieselben zahlreiche, feine Körnchen einschließen, welche sich zu polygonal umgrenzten Gruppen anordnen. Die Körnchen sind auch bei *H. poli* und *forskali* leicht zu sehen und zeichnen sich, wie CUËNOT richtig bemerkt, durch ihre leichte Färbbarkeit durch Karmin aus; wir können aber eine Gruppierung derselben in polygonale Felder nicht erkennen, sondern sehen sie ganz gleichmäßig vertheilt. Sie sind offenbar Tröpfchen des klebrigen Sekretes, welches in den Zellen des Epithels gebildet wird und die Klebrigkeit der ausgestoßenen Organe verursacht; wir wollen sie deshalb als Klebtröpfchen bezeichnen.

Um aber noch einmal auf die Falten des Epithels zurückzukommen, und zugleich zu den Verhältnissen der von uns untersuchten außer-europäischen Arten überzuleiten, sei bemerkt, dass bei *H. poli* und *forskali* eben so wie bei *impatiens* die Falten ausnahmslos quer zur Längsachse des CUVIER'schen Organs verlaufen. In diesem Punkte stimmt *H. marmorata* (Fig. 7, 40) mit den europäischen Arten überein. Im Einzelnen freilich weicht sie erheblich ab. Untersucht man Längsschnitte (Fig. 40), so sieht man sofort, dass hier keine sekundären, sondern nur primäre Einfaltungen des Drüsenepithels vorliegen, dass ferner die Falten so dicht an einander liegen, dass sie nur noch durch eine ganz feine Lamelle des Bindegewebes von einander geschieden werden, und dass endlich die Falten parallel mit einander gerichtet und fast genau von gleicher Tiefe sind. In jeder Falte erblickt man bald in der Tiefe, bald weiter nach außen einzelne Kerne des Drüsenepithels. Manchmal bemerkt man in einer Falte statt eines Kernes deren zwei, was uns als ein weiterer Beweis erscheint, dass auch hier die von JOURDAN angenommene Regel, nach welcher jeder Falte eine einzige Querreihe von Zellen entsprechen müsste, nicht zutrifft. In jeder Falte bemerkt man endlich zwei ziemlich regelmäßige Reihen

¹ HÉROUARD beschreibt diese Grenzlinien bei *H. forskalii* in seinem Text als die Umrisse der JOURDAN'schen *cellules en gouttière*; in seiner Figurenerklärung aber nennt er sie »*épihélium péritonéal*«, so dass man nicht weiß, ob die von ihm gezeichneten Linien wirklich in dem eigentlichen Drüsenepithel oder in dem von JOURDAN und HAMANN nach außen davon angenommenen Epithel liegen.

von Vacuolen, von denen die eine der einen, die andere der anderen Wand der Falte anzugehören scheint. Dass dem wirklich so ist, geht aus Flächenschnitten (Fig. 8, 9) hervor; hat ein solcher Schnitt die tiefere Zone der Falten getroffen (Fig. 9), so stoßen die beiden Reihen der Vacuolen überall an einander; liegt aber der Schnitt in der äußeren Zone der Falten (Fig. 8), so sieht man an einzelnen Stellen die Falte sich öffnen, wobei die beiden Vacuolenreihen aus einander weichen. Der Inhalt der Vacuolen ist weder stark lichtbrechend, noch färbt er sich mit Karminlösungen intensiv, unterscheidet sich also in dieser Hinsicht von den Klebtröpfchen der vorhin besprochenen Arten; dennoch wird man annehmen müssen, dass der Inhalt der Vacuolen die eigentliche Klebsubstanz darstellt. Untersucht man endlich auch Querschnitte (Fig. 7) durch die kontrahierten CUVIER'schen Organe der *H. marmorata*, so sieht man an Stellen, wo der Querschnitt genau der Länge einer Querfalte folgt, von den Falten selbst natürlich nur die innere Grenze; im Übrigen erscheint dann die ganze Schicht des Drüsenepithels als eine fein vacuolisirte Substanz, in welche in verschiedener Entfernung von der inneren Grenzlinie Kerne eingelagert sind; am Außenrande geht das Drüsenepithel ganz allmählich ohne scharfe Grenze in die schon weiter oben beschriebene Sekretlage über. Zellgrenzen konnten wir weder an den Quer- und Längsschnitten, noch auch an den Flächenschnitten in der Drüsen-schicht wahrnehmen. Von besonderem Interesse aber erscheint die Beziehung, in welcher bei *H. marmorata* die Falten der Drüsen-schicht zu den Ringmuskelfasern stehen. An Längsschnitten (Fig. 10) lässt sich mit aller Bestimmtheit feststellen, dass die Zahl der Falten übereinstimmt mit der Zahl der Ringmuskelfasern, und dass die einzelne Ringmuskelfaser genau unter dem Grunde (d. h. dem inneren Umschlagsrande) einer Falte liegt. Wir treffen demnach hier eine ähnliche Beziehung der Ringmuskulatur zu der Faltenbildung, wie sie HÉROUARD bei *H. forskalii* erwähnt. Bei dieser Art entspricht, wie er angiebt, die Zahl der nach ihm aus je zwei Fasern (s. oben) bestehenden Ringmuskeln der Zahl der Querreihen der »cellules en gouttière«, d. h. unserer Querfalten. Während wir aber bei *H. marmorata* sehen, dass die Muskelfasern genau unter den inneren Umbiegungs-rändern der Falten liegen, behauptet HÉROUARD bei *H. poli*, dass sie sich unter dem äußeren Umbiegungsrande der Falten (d. h. der Grenze zwischen zwei Querreihen der JOURDAN'schen cellules en gouttière) befinden.

Bei *H. lagoena* stimmt die Faltenbildung des Drüsenepithels im Ganzen mit den bisher betrachteten Fällen überein. An stark kontrahierten Schläuchen liegen die Querfalten fast so dicht wie bei *marmorata*,

sind aber bedeutend kürzer als bei dieser Art; an etwas ausgereckten Schläuchen aber sehen wir sie weiter aus einander gerückt und dem entsprechend weniger tief. Kerne liegen bald in der Tiefe der Falten, bald aber auch weiter nach außen oder in dem äußeren Umschlage der Falten. Zu der queren Faltenbildung kommt aber bei *H. lagoena* auch noch eine Bildung von schwachen Längsfalten, welche bei *H. pervicax*, *lamperti* und *fusco-cinerea* zu stärkerer Entwicklung gelangen.

Bei *H. fusco-cinerea* bekommt die ganze Oberfläche des CUVIER'schen Organs durch die Ausbildung von Quer- und Längsfalten ein gefeldertes Aussehen (Fig. 5, 4), welches sich auf Flächenansichten des ganzen Schlauches, sowie auf Flächenschnitten deutlich dem Blicke darbietet. Mit Zuhilfenahme von Längs- und Querschnitten (Fig. 2, 3) erkennt man, dass die Längsfalten etwas weniger tief in das darunter liegende äußere Bindegewebe eindringen als die Querfalten. In der Tiefe der Falten liegen die beiden Wände einer jeden Falte in den Längsfalten eben so dicht an einander wie in den Querfalten; nach außen aber rücken die Faltenwände in den Längsfalten weiter aus einander als in den Querfalten. In jeder Faltenwand bemerkt man eine ziemlich regelmäßige, einfache Schicht von kleinen, kugeligen, sich lebhaft färbenden Klebröpfchen, welche sich nicht in polygonalen Gruppen anordnen, sondern ganz gleichmäßig vertheilt sind. Zwischen den Klebröpfchen liegen bald in der Tiefe der Falten, bald weiter nach außen einzelne Kerne, um welche sich mitunter ein enger, heller Hof abgrenzt (Fig. 3); dieselben Kerne trifft man (Fig. 3) auch außen auf den nicht eingefalteten Stellen des Drüsenepithels, woselbst sie an die Bilder erinnern, welche JOURDAN und HAMANN von dem von ihnen angenommenen, äußeren Epithel geben. Zellgrenzen konnten wir in dem Drüsenepithel nirgends erblicken. Die eben erwähnten Kerne sind aber so zahlreich, dass man trotz des Mangels deutlicher Zellgrenzen für sicher annehmen kann, dass die Zellen viel kleiner sind, als sie sein müssten, wenn man die JOURDAN'sche Vorstellung von den großen Rinnenzellen (*cellules en gouttière*) auf die CUVIER'schen Organe der *H. fusco-cinerea* übertragen wollte. Längsschnitte (Fig. 2) lehren ferner, dass das Drüsenepithel außer den beschriebenen Quer- und Längsfalten auch noch gröbere sekundäre Querfalten bildet, ähnlich wie bei *H. poli* und *forskalii*; die sekundären Querfalten sind aber hier viel breiter und machen auch die quere Runzelung, welche man an der Oberfläche der kontrahirten Schläuche bemerkt, zu einer recht auffälligen und deutlichen. Die Kerne, von welchen vorhin bemerkt wurde, dass sie auch außen auf den nicht in die primären Falten eingetretenen Partien des Drüsenepithels zu sehen sind, findet man besonders zahlreich in den Thälern der sekun-

dären Falten (Fig. 2), was vermuthlich dadurch bedingt ist, dass sie hier in geschützter Lage einer Abscheuerung weniger ausgesetzt sind, als auf den freiliegenden Strecken der Schlauchoberfläche. An den Längsschnitten kann man auch deutlich sehen, dass die primären Querfalten noch weiter von einander abstehen, als bei *poli* und *forskalii*. In die Bindegewebs-Querleisten, welche die Querfalten des Epithels trennen, dringen feinste Bündel von Bindegewebsfasern ein, welche von den größeren Faserbündeln der äußeren Bindegewebssschicht abzweigen (Fig. 2). Die Dicke dieser Querleisten des Bindegewebes ist etwas beträchtlicher, als der Abstand zweier benachbarter Ringmuskelfasern; zählt man aber die Zahl der Querleisten, welche zu einem sekundären Querwulste gehören, so ergiebt sich, dass sie eben so groß ist, wie die Zahl der auf denselben Bezirk entfallenden Ringmuskelfasern. Daraus folgt, dass auch bei dieser Art jeder primären Querfalte eine Ringmuskelfaser entspricht. Weiterhin lässt sich an Quer- und Flächenschnitten feststellen, dass die Längsfalten in gleichem Abstände von einander stehen, wie die Bündel der Längsmuskelfasern und dabei so geordnet sind, dass gerade unter dem Grunde einer jeden Längsfalte ein Längsbündel der Muskulatur seinen Weg nimmt. Es korrespondiren also die Felder, welche durch die primäre Quer- und Längsfaltung des Drüsenepithels entstehen, mit den queren, rechteckigen Maschen des Muskelnetzes. Da durch dieselben Maschen die Faserbündel des Bindegewebes hindurchtreten, welche sich bis dicht unter das Drüsenepithel verfolgen lassen, so wird man zu der Ansicht gedrängt, dass in der Anordnung der Muskulatur und des Bindegewebes die ausreichenden Momente gegeben sind um die Form der Faltenbildung des Drüsenepithels an den kontrahirten Schläuchen mechanisch zu erklären. Die Felder der äußeren Oberfläche der kontrahirten Schläuche sind eigentlich nur die Kantenansichten kleiner Läppchen, die breiter als lang sind, von je zwei Querrinnen und zwei Längsrinnen begrenzt werden und im Inneren von so viel Bindegewebe gestützt werden als aus dem inneren Bindegewebe durch je eine Masche des Muskelnetzes hindurchtritt.

H. pervicax stimmt in Anordnung und Bau ihres Drüsenepithels wie überhaupt im ganzen Aufbau ihrer *CUVIER*'schen Organe vollständig überein mit *H. fusco-cinerea*.

Bei *H. lamperti* gleichen die Verhältnisse des Drüsenepithels ebenfalls denen von *fusco-cinerea*, doch fehlen die sekundären Querfalten, wofür die primären Querfalten viel dichter gedrängt stehen. Die primären Längsfalten sind eben so tief wie die Querfalten. Die Lagebeziehung der Quer- und Längsfalten zu den Ring- und Längsmuskelfasern ist dieselbe wie bei *H. fusco-cinerea*. Im Drüsenepithel sieht man auch

hier deutliche Kerne, welche bald tief, bald hoch in den Falten liegen; auf Querschnitten findet man sie so vertheilt, dass ungefähr auf jedes Läppchen des Drüsenepithels ein bis zwei Kerne kommen. Statt der Klebtröpfchen der *H. fusco-cinerea* sieht man nur feinste Körnchen, die in den Knotenpunkten eines feinen Netzwerkes liegen, welches die Substanz des Drüsenepithels durchzieht. Zellgrenzen sind auch hier nicht zu erkennen.

Ganz anders aber verhält sich das Drüsenepithel bei *H. klunzingeri* (Fig. 14, 15). Hier sieht man an der äußeren Oberfläche der kontrahirten Schläuche weder Quer- noch Längsleisten; die Oberfläche ist eben so wie an den halb oder ganz ausgereckten Schläuchen vollständig glatt. Macht man aber Schnitte durch die Schläuche, so zeigt sich, dass auch hier das Drüsenepithel sich in das darunter gelegene Bindegewebe einsetzt, aber nicht in Form von Falten, sondern in Gestalt solider Wucherungen. Das äußere Bindegewebe entsendet kräftige Züge, die zwischen die Wucherungen des Drüsenepithels eindringen und sich, bis nahe zur äußeren Oberfläche des Drüsenepithels vordringend, baumförmig in immer feiner werdende Bindegewebsstränge auflösen. Fig. 14 giebt bei schwacher Vergrößerung eine Vorstellung davon, wie sich auf dem Längsschnitte die Verästelungen des äußeren Bindegewebes und die nach innen drängenden Wucherungen des Drüsenepithels zu einander verhalten. Ganz ähnliche Bilder bekommt man auf den Querschnitten, wie Fig. 15 bei stärkerer Vergrößerung zeigt. Die Wucherungen des Drüsenepithels füllen in Form von größeren und kleineren Lappen alle Zwischenräume zwischen den verästelten Bindegewebssträngen aus. In der Tiefe besteht die dicke Masse des Drüsenepithels aus kleinen, sich lebhafter färbenden Kügelchen, zwischen denen sich eine feinkörnige, hellere Substanz befindet; ferner bemerkt man in der tieferen Zone bald hier bald dort, ohne besondere Regelmäßigkeit der Lagerung, größere Kugeln, welche die Karminfärbung noch intensiver angenommen haben als die kleinen Kügelchen. Ob diese größeren, anscheinend ganz homogenen Kugeln etwa aus der Verschmelzung einiger kleinen Kügelchen entstanden sind, vermögen wir einstweilen nicht zu entscheiden. Die kleinen Kügelchen selbst halten wir für die eigentlichen Klebtröpfchen, und zwar deshalb, weil sie sich in der äußeren Zone des Drüsenepithels immer dichter zusammendrängen, so dass die feinkörnige Zwischensubstanz fast ganz verschwindet. Durch den größeren Reichthum an Klebtröpfchen färbt sich überhaupt die ganze äußere Zone des Drüsenepithels viel lebhafter, als die innere; beide Zonen gehen aber ganz allmählich in einander über. Irgend etwas was sich im Sinne von *JOURDAN* und *HAMANN* als eine das ganze Drüsen-

epithel überkleidende, äußere Epithellage deuten ließe, ist hier nicht vorhanden. Zellgrenzen können wir aber auch in diesem Falle weder in der äußeren noch in der inneren Zone des Drüsenepithels bemerken. Möglicherweise sind die größeren, vorhin als Verschmelzungen von Klebtröpfchen gedeuteten Kugeln die Kerne der in die Bildung des klebrigen Sekretes aufgegangenen Drüsenzellen. Indessen sehen wir auch hier und da noch andere größere Kugeln in der tieferen Zone des Drüsenepithels liegen, welche deutlich umgrenzt sind und im Inneren einen kleineren, kernartigen, kugeligen Körper einschließen; vielleicht haben wir in ihnen Drüsenzellen vor uns, welche noch nicht in die Bildung des Sekretes aufgegangen sind.

Überblicken wir schließlich Alles, was wir über die drüsige Schicht der CUVIER'schen Organe bei den verschiedenen Arten wahrnehmen konnten, so kommen wir zu der Auffassung, dass es sich hier in allen Fällen um eine epitheliale Schicht handelt, welche sich genetisch aus einem die CUVIER'schen Organe ursprünglich überkleidenden Cölomepithel ableitet. Dieses Cölomepithel hat durch Produktion einer klebrigen Substanz eine drüsige Beschaffenheit angenommen und hat sich an den kontrahirten, nicht ausgestoßenen Schläuchen unter Einwirkung der Muskulatur entweder in Querfalten (*H. poli*, *forskalii*, *marmorata*) oder in Quer- und Längsfalten (*H. lagoena*, *fusco-cinerea*, *pervicax*, *lamperti*) gelegt oder hat gelappte, solide Wucherungen (*H. klunzingeri*) in das äußere Bindegewebe getrieben. Bei der Bildung der Klebsubstanz gehen die Zellen des Epithels nach und nach zu Grunde, ihre Grenzen schwinden, ihr Plasma bildet, so weit es nicht zur Lieferung von Klebsubstanz Verwendung gefunden hat, nur noch ein Bindemittel für die Klebtröpfchen; die Kerne der Zellen bleiben aber erhalten und finden sich bald zwischen den Klebtröpfchen, bald auch werden sie zum Theil an die Oberfläche der Klebschicht gedrängt und bilden hier in Gemeinschaft mit Resten des Plasmas eine unregelmäßige Schicht, welche irrthümlich als ein besonderes äußeres Epithel aufgefasst werden konnte.

Die Verbindung der CUVIER'schen Organe mit dem Stamme der Kiemenbäume haben wir namentlich an *H. poli*, *marmorata* und *fusco-cinerea* untersucht. In allen Fällen konnten wir, eben so wie neuerdings CUVÉROT an *H. impatiens*, uns an Schnittserien überzeugen, dass der Achsenkanal der Schläuche in offener Verbindung mit dem Innenraum des Kiemenstammes steht. Auch bemerkt man bei der Innenansicht der Wandung des Kiemenstammes kleine, von Muskulatur (HÉROUARD's Schließmuskel) umzogene Löcher, welche die Mündungen der CUVIER'schen Schläuche darstellen und in der von HÉROUARD

geschilderten Weise Athemwasser aus dem Kiemenstamm in die Achsenkanäle übertreten lassen. Über die Insertionsstelle der Schläuche drückt sich CUÉNOT in so fern nicht ganz korrekt aus, als er die Schläuche an der Wand der Kloake ansitzen lässt, während sie in Wirklichkeit dem Kiemenstamme anhängen. Den verschmälerten Stiel der einzelnen Schläuche, der sich dadurch von dem Schlauche selbst unterscheidet, dass seine Oberfläche von einem einfachen Cölomepithel statt des Drüsenepithels überzogen ist, nennt CUÉNOT das Basalbläschen (*«vésicule basilaire»*) und ist der Meinung, dass dieses Bläschen bei dem Ausstoßen der Schläuche quer durchreißt, damit durch die so entstandene Wunde der Schlauch nach außen getrieben werde. Diese Vorstellung, die, nebenbei gesagt, auf keiner unmittelbaren Beobachtung beruht, ist aber schon von SEMPER als unrichtig zurückgewiesen worden und lässt sich namentlich nicht mit der Thatsache vereinbaren, dass auch die ausgestoßenen Schläuche noch vom Kiemenstamm aus durch einströmendes Athemwasser geschwellt werden können. Der Stiel (= *vésicule basilaire*) reißt auch nach unserer Ansicht, aber nicht beim Anfang, sondern erst beim Schlusse der Ausstoßung des Schlauches. Indessen wollen wir hier nicht weiter auf die Funktion der CUVIER'schen Organe eingehen, da der Eine von uns¹ erst ganz vor Kurzem sich darüber näher geäußert hat. Morphologisch hat unseres Erachtens HÉROUARD das Richtige getroffen, wenn er die CUVIER'schen Organe für Umformungen von Ästen der Kiemenbäume erklärt. Am Kiemenstamm der *H. poli* z. B. sehen wir genau dieselben Schichten in die Zusammensetzung der Wandung eintreten wie am Stiel der Schläuche und an den Schläuchen selbst, nämlich von außen nach innen 1) äußeres Epithel, 2) äußere Bindegewebsschicht, 3) Längsmuskelfasern, 4) Ringmuskelfasern, 5) innere Bindegewebsschicht, 6) inneres Epithel. Die Schichten des Schlauches gehen unmittelbar über in die des Stieles und diese in diejenigen des Kiemenstammes. Nur dadurch unterscheidet sich der Schlauch von seinem Stiel und vom Kiemenstamme, dass sein Cölomepithel sich zu einer Drüsenschicht (Klebschicht) umbildet, sein Bindegewebe eine stärkere Entwicklung der Fasern erfährt und seine Muskulatur sich regelmäßiger ordnet.

2. Die verästelten Cuvier'schen Organe.

Die einzigen Angaben, welche wir bis jetzt über den Bau der verästelten CUVIER'schen Organe besitzen, rühren von SEMPER her und beziehen sich auf *Mülleria lecanora* Jäg. Sie lauten so eigenartig und

¹ BRONN, Klassen und Ordnungen der Echinodermen, p. 404—404.

geben den verästelten Organen im Gegensatze zu den schlauchförmigen eine solche Sonderstellung, dass es uns besonders erfreulich war, die verästelten Organe aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Wir untersuchten sie zunächst bei einer *Mülleria*-Art, der *M. mauritiana*, und fanden das Folgende. Die Schläuche (Fig. 42) haben von ihrer Insertion am Kiemenstamme bis zur äußersten Spitze ihrer Verästelungen eine durchschnittliche Länge von 2,5 cm und sind in der Nähe des unverästelten Stieles etwa 0,5 mm dick. Der kurze Stiel ist glatt, dünnwandig und umschließt einen weiten Hohlraum, der in den Kiemenstamm mündet. Sofort am distalen Ende des Stieles gabelt sich das Organ in zwei Schläuche, von denen ein jeder sich, allmählich dünner werdend, noch zwei- bis viermal gabelt. Im Ganzen sitzen dieser verästelten Schläuche nur wenige an dem Kiemenstamme. Mit Ausnahme des glatten Stieles sind die Schläuche bis zu ihrer Spitze dicht besetzt mit kleinen, rundlichen, gestielten Bläschen, deren Durchmesser etwa 65 μ , und deren Stiellänge etwa 70 μ misst. Das Aussehen der Schläuche stimmt also ganz mit der Beschreibung überein, welche JOH. MÜLLER von den Schläuchen der *Mülleria lecanora* gegeben hat, und erinnert zugleich an desselben Forschers Schilderung der »traubenförmigen« CUVIER'schen Organe seiner *Molpadia chilensis*. Wir können deshalb, wie der Eine von uns schon an anderer Stelle¹ geäußert hat, in der »traubenförmigen« Gestalt keinen besonderen Typus der CUVIER'schen Schläuche erkennen, sondern rechnen diese Form ebenfalls zu den verästelten. Wir glauben uns dazu um so mehr berechtigt, als streng genommen von einer Traubenform auch bei *Molpadia chilensis* nicht die Rede sein kann, denn die Stiele der Bläschen geben bei *Molpadia chilensis* nicht selbst nochmals Bläschenstiele ab, sondern sitzen alle wie bei *Mülleria* dem Stamme der ganzen Anordnung unmittelbar auf. Der ganze äußere Unterschied zwischen den Organen der *Molpadia* und der *Mülleria* liegt nur darin, dass bei jener die Stiele der Bläschen viel länger sind als bei dieser.

Hinsichtlich des feineren Baues betrachten wir zunächst den Stamm der Schläuche, dann die dem Stamme aufsitzenden Bläschen. An dem Stamme folgt wie an den Organen des einfach schlauchförmigen Typus von außen nach innen auf ein äußeres Epithel eine äußere Bindegewebsschicht, dann eine Längsmuskellage, dann eine Ringmuskelschicht, dann eine innere Bindegewebslage und endlich eine Schicht von Zellen, welche einen Achsenkanal auskleidet. Am auffallendsten und bemerkenswerthesten ist, dass das äußere Epithel weder drüsige Be-

¹ BRONN, Klassen und Ordnungen der Echinodermen. p. 177.

schaffenheit zeigt noch Einfaltungen bildet; es besteht aus ganz platten Zellen des Cölomepithels, welche in einfacher Schicht den Stamm überziehen; die Zellen sind unregelmäßig polygonal umgrenzt, zeigen in ihrem Inneren eine sehr feine Granulirung und einen kleinen, runden Kern. Die beiden Bindegewebsschichten (Fig. 13) sind recht schwach entwickelt, namentlich die innere; die äußere ist fast ganz frei von Fasern, während die innere sehr feine, anscheinend cirkulär oder spiral verlaufende Fasern erkennen lässt. Die Längsmuskelfasern sind wie bei dem einfach schlauchförmigen Typus in Bündel vereinigt; in jedem Bündel zählt man deren etwa sieben bis zehn. Die Ringmuskelfasern bilden keine Bündel, liegen einzeln und sind nur schwach entwickelt. Wir können also SEMPER nicht beipflichten, wenn er den verästelten Schläuchen die Muskelfasern überhaupt abspricht. Der Achsenkanal ist zwar eng, aber dennoch unverkennbar vorhanden und an seiner Wand mit deutlich umgrenzten, kleinen, ziemlich dicht gedrängten, mehr oder weniger kugeligen Zellen besetzt. SEMPER dagegen behauptet, es werde die Achse statt von einem Kanal von einem Achsenstrange eingenommen, der aus dicht gedrängten Längsfasern bestehe. Er scheint also entweder schlecht konservirte oder stark gedehnte Schläuche untersucht und dadurch die Längsmuskelfasern, die er überdies für Bindegewebsfasern hält, irrthümlich in die Achse verlegt zu haben; wenigstens wissen wir uns den Gegensatz seiner Angabe zu unserem Befunde in keiner anderen Weise zu erklären. Nach SEMPER geben die Fasern des »Achsenstranges« seitliche Äste ab, welche in ein weites, die hyaline Binde substanz durchziehendes Fasernetz übergehen, das auch in die gestielten Bläschen eintritt und sich daselbst direkt mit Binde substanzzellen in Verbindung setzt. SEMPER scheint uns hier die Muskelfasern und Bindegewebsfasern nicht aus einander zu halten; denn wir sehen auch an unseren Präparaten wie die Längsmuskelbündel seitliche Äste in die Stiele der Bläschen entsenden, können uns aber nicht überzeugen, dass diese Äste mit den Elementen des Bindegewebes in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Die von den Längsmuskelbündeln abzweigenden Fasern (Fig. 13) ziehen, allmählich aus einander weichend, durch den Stiel der Bläschen, verbleiben dabei in der hyalinen Bindegewebsschicht und endigen fein auslaufend in der Wand der Bläschen selbst. Oberflächlich sind Bläschenstiel und Bläschen von demselben platten Cölomepithel überzogen, wie der Stamm des Schlauches. Das Bindegewebe des Bläschenstieles und Bläschens ist eine Fortsetzung des äußeren Bindegewebes des Stammes. Dagegen betheiligen sich die Ringmuskelfasern, das innere Bindegewebe und namentlich der Achsenkanal mit seinem Epithel nicht an der

Bildung der Bläschenstiele und Bläschen. Das Bläschen selbst unterscheidet sich in seinem Aufbau nur dadurch von dem Bläschenstiele, dass sich in sein hyalines Bindegewebe eine große Kugel einlagert, von deren scharf begrenzter Oberfläche hier und dort feine Bindegewebsfasern abstrahlen, welche bis an den dünnen, epithelialen Überzug des Bläschens herantreten, indem sie sich durch die hyaline Grundsubstanz des Bindegewebes hindurchspannen. SEMPER beschreibt die Inhaltskugel des Bläschens als eine innere Blase des ganzen Gebildes, welche von einem einfachen Cylinderepithel ausgekleidet sei. Von einem solchen Epithel ist bei *Mülleria mauritiana* ganz sicher nicht die Spur vorhanden und wir glauben, dass dem auch bei der von SEMPER untersuchten *Mülleria lecanora* so ist. Die Kugel selbst ist bei *M. mauritiana* (Fig. 13) aus einem vacuolisirten Plasma gebildet, in dessen ziemlich weitmaschiges Körnchennetz eine Anzahl kleiner Kerne in die Knotenpunkte des Netzes eingeschaltet sind. Wir vermuthen, dass die Kugel aus einer Verschmelzung derselben großen Wanderzellen entstanden ist, welche man bei den einfachen CUVIER'schen Organen im Bindegewebe antrifft. SEMPER hat das kernhaltige Netz im Inneren der von ihm einfach als Schleim bezeichneten Substanz der Kugel auch bei *Mülleria lecanora* beschrieben; wir können ihm aber nicht darin folgen, dass er dieses Netz mit den von außen an die Kugel herantretenden Bindegewebsfasern vergleicht. Die gelblichen Körnchenhaufen, die SEMPER bald in der hyalinen Grundsubstanz des Bindegewebes, bald im Inneren der Kugeln antraf, fanden wir in unseren Präparaten nicht, wollen aber desshalb nicht in Frage stellen, dass sie auch bei *M. mauritiana* vorkommen können. Auch Kalkgitter, welche SEMPER bei der von ihm untersuchten Art hier und da, besonders im Stiel, in den CUVIER'schen Organen antraf, fanden wir bei *M. mauritiana* nicht.

Für den Vergleich der verästelten, mit Bläschen besetzten Schläuche mit den einfach röhrenförmigen des ersten Typus sind die Angaben von besonderer Wichtigkeit, welche SEMPER über den Bau der einfachen, d. h. nicht mit Bläschen besetzten Schläuche einer anderen *Mülleria*-Art, der *M. maculata* (Br.) = *nobilis* Sel., macht. Auch hier bildet statt eines Drüsenepithels ein einfaches Cölomepithel die äußere Begrenzung des Organs. Dicht unter diesem Epithel liegt eine Lage großer, mit zahlreichen Kernen versehener und mit Schleimbläschen erfüllter Schleimzellen. Es kann kein Zweifel sein, dass es sich in diesen großen Schleimzellen um dieselben Gebilde handelt, welche wir weiter oben als große Wanderzellen bei verschiedenen Arten kennen gelernt haben. Unter dieser Voraussetzung sind wir zu der vorhin geäußerten Ansicht gelangt, dass die kugeligen Inhaltmassen der ge-

stielten Bläschen ebenfalls auf Wanderzellen zurückzuführen sind. Sonach bleibt als einziger durchgreifender Unterschied im feineren Bau der CUVIER'schen Organe nur übrig, dass in dem einen Falle das Cöloepithel sich zu einem Drüsenepithel umgewandelt hat, im anderen Falle nicht. Diesem Unterschiede gegenüber halten wir die äußeren Verschiedenheiten, ob die Organe unverästelt oder verästelt sind und ob sie an ihrer Oberfläche gestielte Bläschen tragen oder nicht, für weniger bedeutungsvoll. Wir schlagen dèsshalb vor, die bisher festgehaltene Eintheilung der CUVIER'schen Organe in 1) einfach schlauchförmige, 2) verästelte fallen zu lassen und dafür sie einzutheilen in 1) solche mit Drüsenschicht, 2) solche ohne Drüsenschicht. Drüsige CUVIER'sche Organe sind, so weit wir wissen, stets unverästelt (vielleicht bilden *Holothuria languens* Sel., *rigida* Sel. und *tenuissima* Semp. Ausnahmen von dieser Regel — wir sind aber augenblicklich nicht in der Lage, die CUVIER'schen Organe dieser Arten darauf prüfen zu können). Die nichtdrüsigen Organe sind entweder unverästelt (*Molpadia chilensis* J. Müll., *Mülleria maculata* [Br.]) oder verästelt (*Mülleria lecanora* Jäg., *mauritiana* [Quoy u. Gaim.], vielleicht auch *obesa* Sel., ferner die nachher zu besprechende *Holothuria köllikeri* Semp.) und entwickeln entweder gestielte Bläschen auf ihrer Oberfläche (bei allen genannten, mit Ausnahme der *Mülleria maculata* [Br.]) oder entbehren derselben (*Mülleria maculata*). Aus dem Mangel einer Drüsenschicht erklärt sich, wie schon SEMPER angegeben hat, das Fehlen der Klebfähigkeit bei den nichtdrüsigen Schläuchen.

Wir haben die nichtdrüsigen CUVIER'schen Organe aber auch noch bei einer *Holothuria*-Art, der *H. köllikeri* kennen gelernt, bei welcher ihr Vorkommen bis jetzt unbekannt war. Sie sind ebenfalls verästelt, haben eine Länge von 2,5—3,5 cm, unterscheiden sich aber von den Organen der *Mülleria mauritiana* schon äußerlich dadurch, dass ihr Stiel verhältnismäßig länger ist und die Schläuche selbst sich nur ein- oder zweimal gabeln. Der Stamm der Schläuche ist im Verhältnis zu den zahlreichen, gestielten Bläschen, die seine Oberfläche dicht besetzen, viel dicker (bis 0,8 mm) als bei *M. mauritiana*; die Bläschen selbst sind etwas länglich, ihr 65 μ langer Stiel ist kürzer und dicker und man trifft der Bläschen auf einem Querschnitte durch den Schlauch (Fig. 11) sehr viel mehr an als bei *M. mauritiana*. Die Querschnitte lehren ferner über den feineren Bau, dass die innere Bindegewebsschicht kräftig entwickelt ist, spiral und wellig verlaufende Fasern besitzt und vereinzelte, große, kugelige, gelbe Körnchenhaufen neben zahlreichen, bald einzelnen, bald in kleine Gruppen zusammengedrängten Wanderzellen beherbergt. Der Achsenkanal ist an unseren Präparaten nur

undeutlich zu sehen. Die Ringmuskelfasern sowie die Bündel der Längsmuskelfasern sind kräftig entwickelt. Im Gegensatze zu *M. mauritiana* geben die Längsmuskelbündel keine Abzweigungen in die Bläschenstiele ab. Der Stamm der Schläuche ist eben so wie die Bläschen und Bläschenstiele von einem platten Cölomepithel überzogen. An den Bläschen vermisst man die ziemlich dicke, hyaline Bindegewebsschicht, welche bei *M. mauritiana* sich zwischen dem Epithelüberzug und der inneren Kugel der Bläschen befindet — oder richtiger, es ist diese Schicht bei *H. köllikeri* auf ein Minimum reducirt. Dafür stimmt aber im Übrigen der Inhalt der Bläschen bei *H. köllikeri* vollständig mit der inneren Kugel der Bläschen bei *M. mauritiana* überein; wir treffen hier dasselbe weitmaschige, vacuolisirte Plasma mit zahlreichen, in den Knotenpunkten gelegenen, kleinen Kernen wie dort und halten desshalb auch hier die Füllmasse der Bläschen für eine Summe mit einander verschmolzener Wanderzellen. Während wir bei *M. mauritiana* Kalkkörperchen in den CUVIER'schen Schläuchen vermissten, begegneten wir denselben bei *H. köllikeri* im inneren Bindegewebe der Schläuche in Gestalt von knorrigen, an den Enden unregelmäßig verästelten Stäben.

Die Funktion der nichtdrüsigen Schläuche erfährt durch unsere soeben mitgetheilten Beobachtungen keine Aufklärung; sie bleibt eben so räthselhaft wie vorher¹.

Bonn, im April 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Aus einem Längsschnitt durch einen CUVIER'schen Schlauch der *Holothuria forskalii*. 355/A. *De*, Drüsenepithel; *F*¹, die primären, *F*², die sekundären Einfaltungen desselben; *aB*, äußere Bindegewebsschicht; *Lm*, Längsmuskeln; *Rm*, Ringmuskeln; beide zusammen bilden die Muskelschicht.

Fig. 2. Aus einem Längsschnitt durch einen CUVIER'schen Schlauch der *Holothuria fusco-cinerea*. 230/A. *De*, Drüsenepithel; *F*¹, die primären, *F*², die sekundären Einfaltungen desselben; *K*, Kerne des angeblichen Cölomepithels; *aB*, äußere Bindegewebsschicht; *W*, Wanderzellen; *Lm*, Längsmuskeln; *Rm*, Ringmuskeln; *iB*, innere Bindegewebsschicht.

Fig. 3. Aus einem Querschnitt durch einen CUVIER'schen Schlauch derselben Art. 230/A. Die Abbildung erstreckt sich nur auf das Drüsenepithel, welches bei

¹ BRONN, Klassen und Ordnungen der Echinodermen. p. 402, 403.

De vom Schnitte getroffen ist, im Übrigen von der Fläche zu sehen ist. *De*¹, die innere Grenze der Querfalten des Drüsenepithels; *F*^{1b}, vom Schnitt getroffene Längsrinne der primären Faltenbildung; *Kl*, Klebtropfchen; *Ke*, Kerne des Drüsenepithels; *K*, Kerne des angeblichen Cölomepithels.

Fig. 4. Aus einem Flächenschnitt durch das Drüsenepithel eines CUVIER'schen Schlauches derselben Art. 230/4. Der Schnitt hat die tiefere Zone des Drüsenepithels getroffen. *L*, Basaltheil eines Lappchens der primären Faltenbildung; *F*^{1a}, eine Querrinne, *F*^{1b}, eine Längsrinne der primären Faltenbildung, beide in ihrer Tiefe getroffen; *Kl*, Klebtropfchen. Der Schnitt liegt nicht in allen Theilen der Figur gleich tief, wesshalb an manchen Stellen die weniger tiefen Längsrinnen gar nicht oder nur theilweise getroffen sind.

Fig. 5. Aus einem ebensolchen Schnitte, der aber das Drüsenepithel dicht unter der äußeren Oberfläche getroffen hat. 230/4. *L*, ein Lappchen der primären Faltenbildung, gebildet von äußerem Bindegewebe und überzogen von dem Drüsenepithel; *F*^{1a}, Querrinnen, *F*^{1b}, Längsrinnen der primären Faltenbildung; *Kl*, Klebtropfchen.

Fig. 6. Stück des Muskelnetzes in den CUVIER'schen Organen der *Holothuria fusco-cinerea*, von der Außenfläche gesehen. 355/4. *Lm*, Längsmuskelfaser; *Rm*, Ringmuskeln.

Fig. 7. Aus einem Querschnitt durch einen CUVIER'schen Schlauch der *Holothuria marmorata*. 355/4. *S*, die das Drüsenepithel überdeckende Sekretlage; *V*, Vacuolen in dieser Sekretlage; *De*, Drüsenepithel; *K*, Kerne des Drüsenepithels; *aB*, äußere Bindegewebsschicht; *L*, Lücken darin, in welchen die Längsmuskelfasern *Lm* liegen; *Rm*, Ringmuskelfaser; *iB*, innere Bindegewebsschicht; *L'*, Lücken darin, in welchen große Wanderzellen *W* liegen.

Fig. 8. Aus einem Flächenschnitte durch das Drüsenepithel derselben Art, nahe der äußeren Oberfläche. 355/4. *aB*, die dünnen Lamellen der äußeren Bindegewebsschicht, durch welche die queren Einfaltungen des Drüsenepithels von einander getrennt werden; *a*, die beiden Vacuolenreihen der Einfaltungen, bei *b* sind die beiden Vacuolenreihen aus einander gerückt.

Fig. 9. Aus einem eben solchen, aber etwas tiefer gelegenen Schnitte. 355/4. *aB*, wie in Fig. 8; *K*, die Kerne des Drüsenepithels.

Fig. 10. Aus einem Längsschnitte durch einen CUVIER'schen Schlauch der *Holothuria marmorata*. 355/4. *aB* wie in Fig. 8 und 9; *K*, die Kerne des Drüsenepithels; *a*, das innere Ende der Falten des Drüsenepithels; *b*, die beiden Vacuolenreihen der Falten des Drüsenepithels; *aB'*, das unter den Falten gelegene äußere Bindegewebe; *Lm*, Längsmuskelfaser; *Rm*, Ringmuskelfasern.

Fig. 11. Querschnitt durch einen CUVIER'schen Schlauch der *Holothuria köllikeri*. 95/4. *A*, Achsenkanal; *iB*, innere Bindegewebsschicht; *Rm*, Ringmuskulatur; *Lm*, Bündel der Längsmuskelfasern; *Bl*, die gestielten Bläschen der Oberfläche.

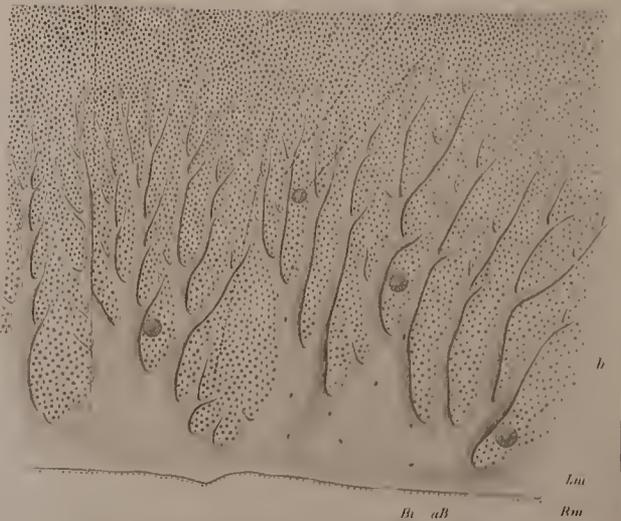
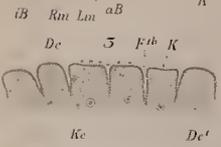
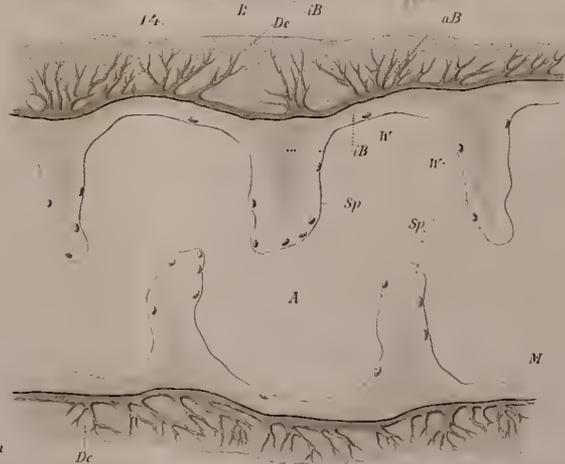
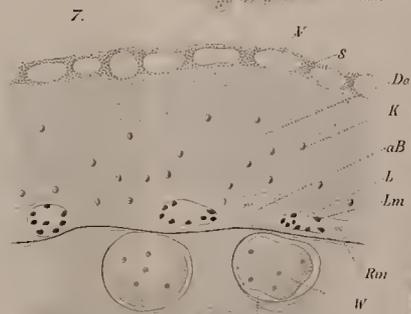
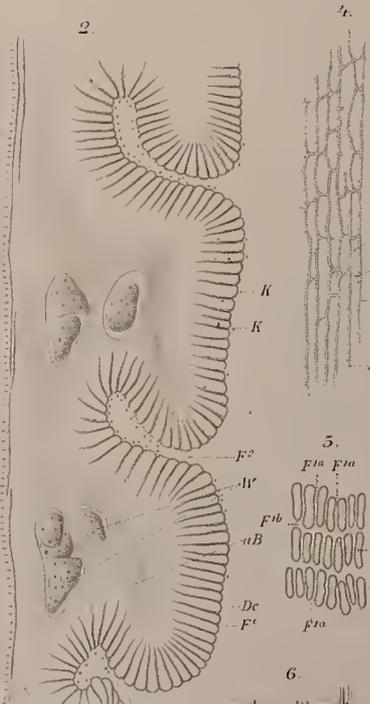
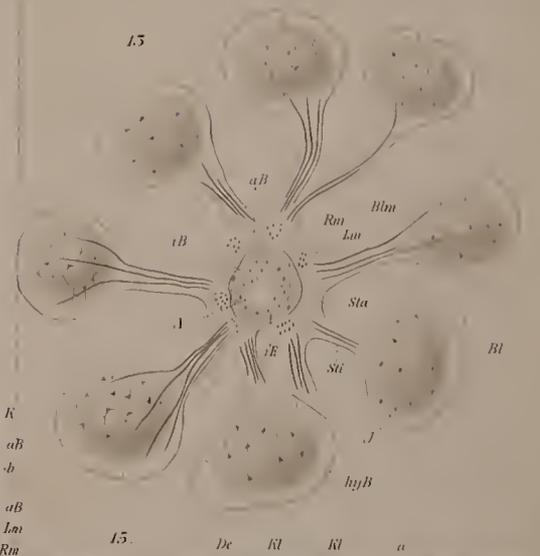
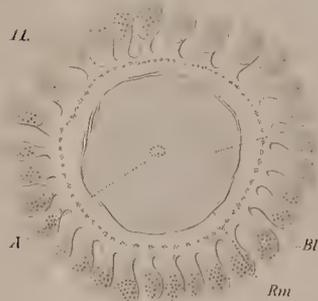
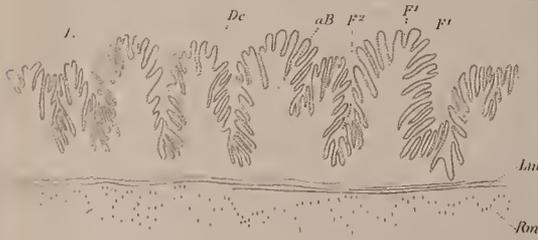
Fig. 12. Ein verästeltes, mit Bläschen besetztes CUVIER'sches Organ von *Mülleria mauritiana* bei schwacher Lupenvergrößerung. *a*, Stiel.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Ast eines solchen Organs. 230/4. *Sta*, Stamm des Schlauches; *A*, Achsenkanal; *iE*, inneres Epithel; *iB*, innere Bindegewebsschicht; *Rm*, Ringmuskelfaser; *Lm*, Bündel der Längsmuskelfasern; *aB*, äußere Bindegewebsschicht; *Bl*, Bläschen; *Sti*, Stiel des Bläschens; *Blm*, Muskelfasern des

Bläschenstieles und Bläschens; *l*, Inhaltskugel des Bläschens; *hyB*, hyalines Bindegewebe des Bläschens.

Fig. 14. Aus einem Längsschnitt durch einen etwas ausgereckten CUVIER'schen Schlauch von *Holothuria klunzingeri*. 95/4. *A*, Achsenkanal; *Sp*, Spiralfalte; *W*, Wanderzellen; *iB*, innere Bindegewebsschicht; *M*, Muskelschicht; *aB*, äußere Bindegewebsschicht; *De*, Drüsenepithel.

Fig. 15. Stück eines solchen Längsschnittes bei stärkerer Vergrößerung. 230/4. *De*, Drüsenepithel; *aB*, äußere Bindegewebsschicht; *Bi*, Bindegewebskörperchen; *Lm*, Längsmuskelfaser; *Rm*, Ringmuskelfasern; *Kl*, Klebtröpfchen; *a*, größere Kugeln im Drüsenepithel (? Kerne der Drüsenzellen); *b*, derartige Kugeln mit Kern (? Drüsenzellen).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [54](#)

Autor(en)/Author(s): Ludwig Hubert

Artikel/Article: [Beiträge zur Anatomie der Holothurien. 631-654](#)