

Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Asteriden (*Asterias rubens*).

Von

Rudolf Meyer

aus Detmold (Lippe).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Mit Tafel IX und X.

In den letzten Dezennien des vorigen Jahrhunderts ist über Anatomie und Histologie der Asteriden wiederholt gearbeitet worden. Die Ansichten und Untersuchungsergebnisse, besonders in bezug auf den feineren histologischen Bau, gehen aber bei den einzelnen Autoren so weit auseinander, daß ich mich auf Anregung von Herrn Prof. Dr. SEELIGER gern einer genaueren Nachprüfung über den subtilen Bau des Nervensystems unterzog. Für das Wohlwollen und die mir bei meiner Arbeit entgegengebrachte liebenswürdige und gütige Unterstützung gestatte ich mir auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. SEELIGER, den aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. WILL für das rege Interesse, mit dem er meinen Untersuchungen folgte, und für den Rat und die Hilfe, mit denen er mir stets zur Seite stand, sehr verbunden.

Die in meiner Arbeit vorgelegten Resultate beziehen sich auf *Asterias rubens*. Das Material entstammt der Ostsee vor Warnemünde. Die Tiere lassen sich lebend sehr lange Zeit ausgezeichnet in den Ostseeaquarien des hiesigen zoologischen Instituts in Aufbewahrung halten. Die Beobachtungen erstrecken sich sowohl auf verhältnismäßig junge Individuen, deren Armlänge (ich verstehe darunter die gerade Entfernung der Armspitze von der Hauptachse, also die Länge einer radialen Hauptebene) 0,4 cm betrug, als auch auf geschlechtsreife, vollkommen ausgewachsene Tiere mit einem Armradius von 9,5 cm.

Von verschiedenen bei der Untersuchung in Anwendung gebrachten Methoden, lieferten mir Schnittpreparate die lehrreichsten Resultate.

Zuerst bemühte ich mich das Nervensystem auf dem Wege der vitalen Methylenblaufärbung nach APÁTHY und DOGIEL zur Darstellung zu bringen; jedoch erzielte ich bei diesem Verfahren keine positiven Ergebnisse. Ich machte noch einen zweiten Versuch mit Methylenblau, indem ich die Tiere in ein Gefäß mit Methylenblaulösung (1 : 100 000) brachte. In dieser Lösung beließ ich sie so lange, bis eine mit bloßem Auge deutlich sichtbare Färbung der Füßchen und des Ambulacralstranges eintrat. Jedoch auch diese Bemühungen führten mich nicht zum gewünschten Ziele; denn eine Tinktion der Nervelemente fand nicht statt; dagegen konnte ich beobachten, wie die Farbstoffkörnchen in dem Epithel der Füßchen sowohl, als auch vor allem in dem des Ambulacralstranges noch nach 8 Tagen, nachdem ich die Seesterne wieder in ein mit einem Seewasser gefüllten Aquarium zurückgebracht hatte, sehr zäh festgehalten wurden. Ich habe diese Erscheinung in Fig. 1 angedeutet, welche Zeichnung uns außerdem noch einen Überblick über die ventrale Fläche von *Asterias rubens* geben soll.

Die besten Tinktionen der Nervelemente erzielte ich mit dem molybdänsauren Hämatoxylin nach CODIS und dem MALORYSchen Hämatoxylin. Zum Vergleiche habe ich noch andre Färbungsmethoden angewendet, die ich weiter unten beschreiben werde. Auch verschiedene Konservierungen brachte ich in Anwendung. Um bei der Fixierung Kontraktionsstadien zu vermeiden, betäubte ich die Tiere in einer $\frac{1}{4}\%$ igen Chloralhydratlösung, in der sich alle Organe ganz ausgezeichnet ausstrecken. Nach vollkommener Reflexlosigkeit, die meistens nach Verlauf von 20—30 Minuten eintrat, trennte ich die Arme von der Scheibe ab, und fixierte die in kleinere Stücke geschnittenen Arme und Scheibe in Sublimat, Sublimat-Essigsäure oder in Sublimat-Osmium-Essigsäure. Die 4 Stunden lang in Sublimat konservierten Tiere wurden mit destilliertem Wasser und Jodalkohol ausgewaschen und zur Entkalkung in ein Gemisch von 70% Alkohol und Salpetersäure, im Verhältnis 100 : 3, gebracht. Schon nach Verlauf von 3—4 Tagen war jede Spur von Kalk aus den Geweben entfernt. Die Objekte wurden für einige Stunden in reinem 70 und 50%igen Alkohol und Aqua dest. ausgewaschen und mit Alaunkarmin gefärbt. Da sich die Seesterne der Ostsee durch ihren geringen Kalkgehalt auszeichnen, wandte ich der Einfachheit halber und mit außerordentlich guten Erfolgen Sublimat-Essigsäure zur Fixierung und gleichzeitigen Entkalkung an. Ich bereitete mir eine in Seewasser heiß gesättigte Lösung und setzte dieser auf 100 Teile

Sublimat 2 Teile Eisessig zu. Das Gemisch wurde nach dem Erkalten angewendet. Gleichzeitig mit der Fixierung der Gewebe erfolgte entsprechend der Einwirkungsdauer des Konservierungsmittels eine mehr oder weniger umfangreiche Auflösung der Kalkbildungen. Nach 12—15 Stunden waren diese nicht mehr in den Präparaten nachzuweisen; aber auch schon bei einer Einwirkungszeit von 4—8 Stunden ließen sich die Arme junger Tiere gut schneiden, so daß ich Serienschritte davon erhalten konnte. Nach erfolgter Härtung der Gewebe schlug ich mit Rücksicht auf die vorzunehmende Färbung verschiedene Wege ein. — Die einfachste Tinktion, die mir bei der Untersuchung von Drüsenzellen und Muskelementen gute Dienste leistete, ist die mit Hämatoxylin (DELAFIELD) und Orange G. Nach kurzem Auswaschen der fixierten Objekte in Aqua dest. und längerem Verweilen in Jodalkohol (70%), entwässerte ich dieselben in steigendem Alkohol. Dann wurden sie in eine Tube gebracht, die mit Chloroform und Alcohol abs. angefüllt war. Ich ließ die Präparate hier so lange, bis sie auf den Boden des Gefäßes gesunken waren; zur Vorsicht brachte ich sie noch in reines Chloroform; so hatte ich die Gewißheit, daß jede Spur Wasser und auch Alkohol aus dem Gewebe entfernt war, um die Einbettung in Chloroform und Paraffin vornehmen zu können. Ich gewahrte bald, daß trotz sorgfältigster Vorbehandlung die Durchtränkung der Gewebe mit Paraffin eine langsame war, so daß ich mich genötigt sah, die Objekte mindestens 48 Stunden im Wärmeschrank zu belassen. Nachher nahm ich noch eine Umbettung vor, indem ich das Objekt in reines Paraffin für 2—3 Stunden überführte. Die angefertigten Schnitte wurden auf dem Objektträger gefärbt, und zwar zunächst mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin, bis eine deutliche Tinktion der Kerne eintrat. Nach gründlichem Abspülen in Leitungswasser wurde der Objektträger für einen Moment in Orange G-Lösung getaucht und dann direkt in 95%igen Alkohol gebracht. Nach vollständiger Entwässerung in Alcohol abs. brachte ich die Schnitte in Xylol und schloß sie in Balsam ein.

Denselben Gang nahm ich bei der Vorbereitung für die Schnittfärbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. Die mit Wasser aufgeklebten Schnitte wurden vom Xylol, durch die Alkohole hindurch, in Aqua dest. gründlich gewaschen und 8—10 Stunden lang in einer 2½%igen Eisenaunlösung (schwefelsaures Eisenoxyd-Ammoniak) gebracht. Nach kurzem Abspülen in Leitungswasser ließ ich die Objektträger mindestens 30 Stunden in einer alten Hämatoxylinlösung stehen.

Dann brachte ich die schwarz gefärbten Schnitte wieder in die Eisenlösung zwecks Differenzierung zurück. Von Zeit zu Zeit beobachtete ich den Verlauf der Differenzierung unter dem Mikroskop; erschien mir dieselbe ausreichend, so nahm ich ein gründliches Auswaschen in Aqua dest. vor; dann folgte eine Entwässerung im steigenden Alkohol, und nach Durchführen durch Xylol Einschluß in Balsam.

Die Konservierungs- und Färbungsmethode, die CODIS zwecks Erforschung von pathologischen Veränderungen der Gehirnstruktur bei Vertebraten angewendet hat, habe ich modifiziert und ausgezeichnete Resultate besonders bezüglich der Nerven Elemente erhalten. CODIS gebrauchte als Fixierungsmittel Quecksilbercyanid; dieses erwies sich für meine Zwecke nicht geeignet, weil ich die Objekte nachher entkalken mußte. Ich bediente mich statt dessen des oben schon erwähnten sublimatessigsauren Gemisches, welches ich bis zu 12 Stunden einwirken ließ. Nach 10 Minuten langem Auswaschen in Seewasser brachte ich die Objekte in eine Lösung von molybdänsaurem Hämatoxylin (auch wohl in MALORYS Hämatoxylin). Da der Farbstoff nicht sehr tief in die Gewebe eindringt, ist es notwendig möglichst kleine Objekte zu nehmen. Für die Färbung in toto benutzte ich die nach CODIS' Angaben hergestellte Lösung von molybdänsaurem Hämatoxylin in der Verdünnung von 1 : 20. In dieser Lösung ließ ich die kleinen Armstücke 1, 2 auch 3 Tage. Nachher gelangten sie direkt in 95%igen Alkohol, und zwar habe ich diesen so oft gewechselt, bis aus dem Objekt kein Farbstoff mehr ausgezogen wurde. Zur Entfernung des Sublimats wurde noch Jodalkohol gebraucht. War die Totalfärbung nicht ausreichend, so wurde nachträglich eine Schnittfärbung vorgenommen. Zu diesem Zweck benutzte ich eine stärkere Lösung (1 : 4) als oben. Nach Entwässerung in steigendem Alkohol und Xylol schloß ich die Schnitte in Balsam ein. Wie die Färbung auf die Elemente einwirkt, gebe ich später bei deren Schilderung an.

Ein vorzügliches Konservierungs- und gleichzeitiges Färbungsmittel fand ich in einem Gemisch von 1 Teil 1%iger Osmiumsäure auf 3 Teile der erwähnten Sublimatessigsäure. Nach einer 12 bis 15stündigen Fixierung in dieser Flüssigkeit habe ich die Objekte 6—8 Stunden in Seewasser ausgewaschen; dann ließ ich rohen Holzessig ebenfalls etwa 6 Stunden einwirken, worauf nochmaliges gründliches Auswaschen in Seewasser folgte. Dann entfernte ich das Sublimat in Jodalkohol und entwässerte in 95%igem und absolutem Alkohol. Die Objekte gelangten dann in Chloroform und Alkohol,

nachher in reines Chloroform, aus diesem in Chloroform-Paraffin und wurden, nach dem Umbetten in reines Paraffin, geschnitten. Dieses Konservierungsmittel ist überdies sehr geeignet zur nachträglichen Anfertigung von Macerations- und Isolationspräparaten, deren Herstellung ich weiter unten beschreiben werde.

I. Das radiale (ambulacrale) Nervensystem.

Bevor ich auf die feineren histologischen Verhältnisse eingehe, möchte ich die Betrachtung des Nervensystems mit einer Schilderung des grob anatomischen Verhaltens beginnen. Nach den letzten Untersuchungen, die CUÉNOT angestellt hat, setzt sich das Nervensystem der Asteriden aus drei voneinander ganz unabhängigen Teilen zusammen. Meine Abhandlung beschäftigt sich mit dem am längsten bekannten, welcher bei sämtlichen Klassen der Echinodermen vorkommt. Er ist ectodermalen Ursprungs und wird von einigen als subepitheliales Nervensystem bezeichnet. Es ist jedoch zutreffender, wenn wir ihn mit CUÉNOT ectodermales Nervensystem oder mit LUDWIG einfach und kürzer Ectoneuralsystem nennen, da er nicht unter, sondern noch im Epithel selbst gelegen ist. Das Ectoneuralsystem hat die Aufgabe, die Haut mit ihren Anhangsorganen und den Verdauungstractus zu versorgen. Wir finden das Ectoneuralsystem centralisiert in Form eines fast kreisförmig den Mund umlaufenden Ringnerven und der von diesem sich abzweigenden Radialnerven. Der Ringnerv gibt peripher Nerven zur Mundhaut ab und versorgt die Verdauungsorgane. Die Radialnerven entsenden Zweige zur Haut, zu den Kiemenbläschen, den Stacheln, den Pedicellarien, den Füßchen, innervieren die Augen und enden an der Spitze des Armes in der Nervenschicht des Fühlers. Überall im Ectoneuralsystem finden sich als nervöse Endapparate Sinneszellen.

Um allzuhäufigen Wiederholungen in der Darstellung zu entgehen, werde ich die Ansichten der verschiedenen Autoren meinen Beobachtungen einflechten.

Bei näherer Betrachtung sieht man schon mit bloßem Auge bei Individuen mittlerer Größe zwischen den Reihen der Ambulacralfüßchen in der Medianlinie einen schwach gelb gefärbten Streifen. Er stellt uns den radialen Nervenstrang dar. Der erste, der dies gelb gefärbte Band beobachtet hat, war TIEDEMANN. Seine Deutung als »orangefarbenes Gefäß« widerlegte 1854 JOH. MÜLLER, der es als platten, bandartigen Nervenzweig und die äußere Wandung des

TIEDEMANNschen ringförmigen Blutgefäßes als Nervenring erkannte. Da nun das Ectoneuralsystem seine Lagerung im allgemeinen Körper-epithel heibehalten hat, so wird man sich über die äußere Form und seinen feineren Bau am besten durch Anfertigung von Quer- und Längsschnitten durch den Arm und die Scheibe orientieren können. Die Beschreibung, die WILSON 1860 vom Ambulacralsystem gibt, basiert schon auf solchen Längs- und Querschnitten. Seine Angaben über den anatomischen und histologischen Bau des Nervensystems übersehen aber die wesentlichsten Punkte, weswegen ich gar nicht weiter darauf eingehen will. Bei Betrachtung von Querschnitten durch den Arm, welche uns die topographischen Verhältnisse der ventralen Nervenbahnen am deutlichsten darstellen, sieht man den Radialnerv als eine V-förmige, leistenartige Ausstülpung des Epiderms in der Medianlinie zwischen den Füßchenreihen liegen. Bei Tieren, die nicht im ausgestreckten Zustand konserviert sind nimmt sich diese epidermale Ausstülpung auf dem Querschnitt ganz verschieden aus. Der Winkel, den die Schenkel des V bilden, ist dann äußerst variabel, je nach der Stärke der Kontraktion der ventralen Wirbelmuskeln. Dieses Variieren beobachtete TEUSCHER schon: »Wir wissen, daß der Ambulacralsnerv der Asteriden einen platten Strang darstellt, welcher, bei ausgedehnter Ambulacrallrinne mehr oder weniger eben, bei Verengerung derselben durch die unteren Ambulacralsmuskeln auf dem Durchschnitt eine V-förmige Gestalt annimmt.« Die Schenkel des V finden wir am längsten in der Nähe des Ringnerven, also beim Abgang der Radialnerven von diesem. Je mehr wir uns der Spitze des Armes nähern, desto mehr nehmen die Schenkel an Länge ab. Sie setzen sich seitlich entweder auf das Epiderm der Füßchen oder auf das der Haut fort. Nach den eben erwähnten Erörterungen zeigt sich der Ambulacralsnerv als eine Rinne, deren Konvexität nach unten, also ventral gelegen ist. In dieser Rinne befindet sich dorsalwärts der radiäre Perihämalkanal eingeschlossen, welcher durch ein vertikales Längsseptum in zwei gleiche Hälften geteilt wird. Dieses Septum hielt TIEDEMANN für Nervengewebe, seiner histologischen Beschaffenheit nach ist es aber eine Bindesubstanzschicht, die als Fortsetzung des den Perihämalkanal auskleidenden Gewebes aufzufassen ist und demnach aus zwei Blättern sich zusammensetzt, die von rechts und links kommend sich aneinander legen. In dem Septum sieht man Lücken, welche uns als das ventrale radiäre Blutgefäß entgegentreten. Von dem Vertikalseptum gehen in horizontaler Richtung noch Quersepten ab, welche

sich aber nicht durch die ganze Länge des Armes hinziehen. LANGE und TEUSCHER wiesen zuerst nach, daß nur zwischen je zwei Wirbeln die Quersepten vorkommen, welche den zu den Füßchen gehenden Seitenzweigen der radiären Blutgefäße entsprechen. Der Perihämalkanal ist dorsal durch die queren Wirbelmuskeln abgeschlossen. Über, also gleichfalls dorsal von diesen verläuft das radiäre Wassergefäß, dessen blindes Ende an der Armspitze der Fühler darstellt. Das Epithel des Fühlers verdickt sich ventral sehr stark zu einer wulstartigen Erhebung, dem sog. Sinnespolster, in welchem die Augenflecke eingebettet liegen.

Ein ähnliches Verhalten besteht in der Region des Ringnerven. Während die beiden Schenkel des V im Radialnerven gleich lang sind, ist hier im Gehirnring der proximale kürzer und setzt sich überall nach innen in die Mundhaut fort. Der distale längere Schenkel geht dagegen einerseits in das Epithel der Scheibe, anderseits, wenn der Querschnitt gleichzeitig einen Arm in der Längsrichtung trifft, in das Epithel der Ambulacralfüßchen oder in einen Schenkel des Radialnerven über. Es tritt uns demnach der Ringnerv als ein über die Oberfläche der Mundhaut vorspringender Wulst entgegen, welcher ebenso wie der Radialnerv auf seiner Dorsalseite die Perihämälräume einschließt. Während einige Forscher den Gehirnring als eine sekundäre Commissur der Radialnerven auffassen, ist es wohl richtiger, da nach den neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der Ringnerv vor den Radialnerven entsteht, diese letzteren als die sekundären Bestandteile des centralen ectodermalen Nervensystems der Asteriden anzusehen. Zu dieser Auffassung bestimmt mich noch die Tatsache, daß ich bei der histologischen Untersuchung in dem Ringnerven eine bedeutend größere Anzahl von Ganglienzellen antraf, als in den Ambulacralsträngen. Im übrigen ist es mir nicht gelungen, im histologischen Bau sowohl des Ring- als Radialnerven weitere Unterschiede zu finden, so daß ich, wie die früheren Forscher, beide Teile als physiologisch vollkommen gleichwertig betrachten muß.

Meine histologischen Untersuchungen nahm ich zuerst an dem Radialnerven vor, und es beziehen sich die Abbildungen auf diesen. Was aber im folgenden über die Histologie des Radialnerven gesagt wird, gilt in demselben Maße von dem Ringnerven.

Um eine klare Vorstellung von dem feineren Bau des Ectoneuralsystems zu gewinnen, ist es unumgänglich, sich auch über die histologischen Details des Epiderms, in dem es gelegen ist, Aufklä-

rung zu verschaffen. Daher ergab es sich von selbst, daß ich mich bei meinen Untersuchungen nicht allein auf die nervösen Elemente beschränken konnte, sondern sämtliche Elemente des an dieser Stelle gelegenen Epidermis berücksichtigen mußte.

Wie ich oben erwähnte, sind die als Ring- und Radialnerven beschriebenen Bildungen nichts anderes als eine ventral, um den Mund und in der Ambulacralfurche verlaufende, bandförmige, stark entwickelte Epithelschicht, welche die Nervenelemente beherbergt. Ich unterscheide an derselben von außen nach innen zwei Schichten: eine Zellschicht oder Kernzone und die eigentliche Nervenschicht. Die nervösen Elemente liegen teils peripher als Sinneszellen zerstreut zwischen den im ganzen Körperepithel vorherrschenden Stütz- oder Deckzellen, teils liegen sie als Ganglienzellen in der die basale Schicht darstellenden Nervenmasse, in welcher die Nervenfasern verlaufen. Neben den Stützzellen und nervösen Endapparaten finden sich ebenso wie im übrigen Körperepithel neben den Deckzellen, aber nicht so zahlreich, verschiedenartige Drüsenzellen, deren Vorhandensein in den ventralen Nervenbahnen der Beobachtung bis jetzt noch meist entgangen ist.

1. Die Cuticula.

Das Epiderm ist in seiner ganzen Ausdehnung von einer Cuticula überzogen, und so finden wir sie auch das Epithel der Ring- und Ambulacrarnerven überkleiden. OWSJANNIKOW hat die Cuticula schon gesehen und schreibt: »daß das Nervensystem überall von außen, sowohl der Nervenring als die Ambulacrarnerven durch eine sehr feste, helle, durchsichtige Haut bekleidet ist«. Auch GREEFF und HOFFMANN beobachteten die Cuticula im Bereiche dieser Epithelpartien und hatten wahrgenommen, daß dieselbe mit einem lebhaft schwingenden Wimperüberzuge versehen ist. LANGE hat die äußere Bewimperung hin und wieder zu beobachten Gelegenheit gehabt, war aber nicht imstande, die Grenzen derselben genau zu fixieren. Er ist der Meinung, daß die Wimpern auf der Cuticula aufsitzen. Während TEUSCHER die Wimperhaare anscheinend übersehen hat, spricht LUDWIG die Vermutung aus, daß dieselben der Cuticula nicht unmittelbar aufsitzen, sondern durch feine Öffnungen derselben hindurchtreten. Für das Vorhandensein solcher feinsten Öffnungen spricht seine Beobachtung, daß die Cuticula an abgelöst von der Fläche betrachteten Partien stets ein fein punktiertes Aussehen hat. HAMANN hat die Cuticula mit Flimmerhaaren an der ganzen Oberfläche des

Asteridenkörpers nachgewiesen. Er ist aber im Irrtum, wenn er meint, daß sich die Wimpern nur an lebenden Zellen mit Sicherheit konstatieren lassen und bei Behandlung mit Reagentien verschwinden. Im Gegensatz zu CUÉNOT hat HAMANN aber das richtige Verhalten der Flimmerhaare zur Cuticula erkannt, indem er dieselben durch Porenkanälchen hindurchtreten läßt. CUÉNOT behauptet, die Cuticula bestehe aus einzelnen Stückchen, welche wie im übrigen Körper-epithel den darunter liegenden Zellen entsprechen: »La cuticule mesure $4\ \mu$ d'épaisseur, elle est formée des plateaux cellulaires juxtaposées.« PFEFFER, der sich neuerdings mit der Histologie der Augen von Asteriden eingehender beschäftigt hat, scheint diese Ansicht CUÉNOTS in bezug auf die Zusammensetzung der Cuticula aus einzelnen Stücken zu teilen. Jedoch hat er gefunden, daß die Cuticula aus zwei Schichten besteht. Ich kann mich aber dieser Ansicht PFEFFERS ebensowenig anschließen, wie der CUÉNOTS. Ich habe die Cuticula an Schnitten von $1\text{--}5\ \mu$ Dicke untersucht und die oberste Hautschicht, die stellenweise sich umgelegt hatte, auch von der Fläche betrachten können. Fig. 3 zeigt solch einen Schnitt, teils von der Fläche gesehen, teils zur Oberfläche quer geschnitten. Man sieht deutlich, daß es sich hier nicht um eine homogene, einschichtige Membran handelt.

Ich unterscheide an ihr drei Schichten. Ganz außen einen breiten Teil. Bei den stärksten mir zu Gebote stehenden Vergrößerungen erkannte ich, daß sich dieser Teil der Cuticula aus einem äußerst feinen Maschenwerk zusammensetzt und von senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Kanälchen durchzogen wird. Dieses sind die den Wimperhaaren zum Durchtritt dienenden Porenkanäle, welche trichterförmig gestaltet sind; die etwas weitere Öffnung ist nach außen gerichtet und verjüngt sich nach innen. Es tritt aber nur ein einziges Flimmerhaar durch je eine Pore. Als Beweis hierfür gilt mir die Beobachtung, daß ich auf der von der Fläche betrachteten Partie in der Öffnung des Porenkanals immer nur einen Punkt, welcher den Querschnitt der Flimmer darstellt, wahrnehmen konnte. Auf diese Schicht folgt eine äußerst feine, aber sehr stark lichtbrechende, helle, die von jeder einzelnen Wimper durchsetzt wird. An diesen zarten Teil der Cuticula schließt sich der dem peripheren Ende der Zellen am nächsten gelegene. Er ist von der Mittelschicht durch eine scharf hervortretende Grenzfläche geschieden und fast ebenso breit wie die oberste Schicht, zeigt aber eine andre Struktur und entspricht der von PFEFFER beobachteten zweiten inneren Schicht. Nach diesem

Forscher weist sie eine senkrechte Streifung auf, die auch ich beobachtet habe. PFEFFER ist aber der Meinung, diese Streifung rühre von feinen Protoplasmafortsätzen her, die von dem peripheren Ende der Stützzellen zu dem homogenen Teil der Cuticula emporsteigen. Es ist mir unmöglich gewesen eine Auffaserung des Plasma der Epithelzellen, wie sie auch SCHNEIDER in seinem Lehrbuch beschreibt, festzustellen, worauf ich bei Betrachtung der Zellschicht später noch zurückkommen werde. Diese Streifung kann nur bedingt sein durch die Wimperhaare, welche sich an dem peripheren Ende der Epithelzellen befestigen. Die Wimpern verbreiten sich basal petschaftartig. Zu beiden Seiten dieser Anschwellung nahm ich stets ein kleines Korn wahr, dessen Bedeutung ich mir nicht zu erklären vermag. Die Länge der Flimmerhaare an den von mir untersuchten Stellen mißt 0,0238—0,0357 mm.

Was mich zu der Annahme berechtigt, die Cuticula aus drei kontinuierlichen Schichten und nicht aus lauter einzelnen Plättchen zusammengesetzt aufzufassen, sind meine Untersuchungen an Macerationspräparaten. Es ist mir nie gelungen, diese drei Lagen voneinander zu trennen; sie blieben immer im Zusammenhang miteinander, während sie sich von dem peripheren Ende der Zellen als kontinuierliches Häutchen ablösten. Die Cuticula ist also in Form eines für sich abhebbaren, scharf abgegrenzten Häutchens vorhanden und nicht als Decklage der einzelnen Zellen.

Bevor ich mich der Beschreibung der nervösen Elemente zuwende, möchte ich noch vorher die Stütz- und Drüsenzellen einer näheren Betrachtung unterziehen.

2. Deck- oder Stützzellen.

Unmittelbar an die Cuticula setzen sich die Epithelzellen an. Ihre verdickten die Kerne führenden Zellleiber liegen nicht in gleicher Höhe, sondern schieben sich prosenchymatisch zwischeneinander. Dieses Verhalten kann ein mehrschichtiges Epithel vortäuschen. So haben GREEFF und HOFFMANN unter der Cuticula zunächst ein Plattenepithel beschrieben, dorsal von diesem fand GREEFF eine aus Zellen und Fasern bestehende, dicke Gewebelage. Da er sah, daß diese am Ende der Ambulacralrinne die Augenkegel in sich aufnimmt, so hielt er sich für berechtigt, diese Lage als Nerv anzusehen. Auch TEUSCHER unterscheidet zwei verschiedene Zellarten, deren eine an die Cuticula stoßend die Oberhaut bilden, die andre mehr nach innen liegende die Ganglienzellen vorstellen soll. Er beobachtet

eine Lage von blassen, ovalen Zellen, welche die Nervenschicht nach außen begrenzt. Diese hält er wie HOFFMANN für die eigentlichen Ganglienzellen, obwohl er keinen Zusammenhang zwischen denselben und den Fasern gesehen hat. Alles was nach außen von dieser Zellreihe liegt, rechnet er zur Oberhaut, die $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ von der ganzen Dicke des Stranges ausmacht. Es ist das Verdienst LANGES erkannt zu haben, daß es sich hier nicht um zwei verschiedenartige unter, bzw. hintereinander gelegene Zellschichten handelt: »Ich finde vielmehr unter der Cuticula eine dichte Lage langer Zellen von bemerkenswerter Gestalt.« Jedoch ist LANGE noch, wie seine sämtlichen Nachfolger, die sich mit dem Bau des Nervensystems der Asteriden beschäftigt haben, über das richtige Verhalten der Epithelzellen im Irrtum.

Alle diese Forscher sind ein- und derselben Meinung, die Epithelzellen seien solche Zellen, deren basales Ende außerordentlich in die Länge gezogen sei. Daß diese Auffassung eine falsche ist, werde ich sogleich zu beweisen versuchen. Dieses Vorhaben wird mir am besten gelingen durch den Vergleich und die Beschreibung gewöhnlicher Schnitte und der an Macerationspräparaten gewonnenen Resultate. Diese Präparate stellte ich mir her, indem ich mit Osmium-Sublimat-essigsäure konservierte Teilstücke des Armes 8 Tage lang in Formalin mit Seewasser (1 : 1000) liegen ließ. Von diesen fertigte ich nach Entwässerung und Einbetten in Paraffin mit dem Mikrotom Schnitte an. Jeder einzelne Schnitt wurde gesondert auf einen Objektträger für einige Tage wiederum in eine 1‰ige Formalinlösung gebracht. Die Schnitte wurden in 10‰iges Glyzerin eingebettet und mit Deckglas versehen, welches ich durch feine Wachsfüßchen stützte. Durch zartes Klopfen auf das Deckglas gelang es mir eine sehr gute Dissociation der Gewebelemente zu erreichen.

Die Durchmusterung der nach diesem Verfahren angefertigten Präparate zeigte häufig folgendes Bild. Die Cuticula mit ihren drei Schichten trat an manchen Stellen deutlich separat, abgehoben von den darunter gelegenen Zellen, hervor. An andern Präparaten war die Dissociation noch nicht so weit vorgeschritten und ich sah stark lichtbrechende Stäbe mit doppeltem Kontur senkrecht zur Oberfläche der Cuticula an diese herantreten, häufig umgeben von geringen Mengen Protoplasma oder mit anliegendem Kern. Auf der entgegengesetzten Seite sieht man diese Stäbchen mit einer eigentümlichen, füßchenartigen Verdickung an die Bindegewebsschicht, welche die untere ventrale Wand des radiären Perihämalraumes bildet, sich

ansetzen. Diese Erscheinung veranlaßte TEUSCHER zu der Ansicht, daß diese Stäbchen bindegewebigen Ursprungs seien. Auf gut gelungenen Querschnitten durch den Arm erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung eine radiäre Streifung im Bereiche des Ambulacrarnerven. Fig. 2 veranschaulicht uns diese aufs beste. Die Streifung rührt her von den stäbchenförmigen Fasern. Dieselben laufen häufig geschlängelt, mit leichten Biegungen ziemlich parallel zueinander; jedoch treten keine Varicositäten oder Anastomosen unter ihnen auf, wie von verschiedenen Autoren behauptet wird.

Betrachtet man diese Fasern mit Immersionssystemen, so kann man sich davon überzeugen, daß zu jedem Stäbchen eine Epithelzelle gehört. Es ist diese quer durch die Epithel- und Nervenschicht verlaufende Faser aber nicht als basaler Fortsatz der Epithelzelle aufzufassen, sondern diese ist die Matrixzelle jener.

Der protoplasmatische Körper der Epithelzellen ist verschieden gestaltet. Mit breiter Basis setzt sich das Plasma an die Cuticula, um sich nach innen etwas zu verjüngen. Oft ist die Zelle fadenförmig, das Plasma auf eine äußerst feine, dünne Schicht beschränkt, indem es den Kern umgibt, welcher dann als eine Art Höcker vorspringt. Die Struktur des Plasma ist keineswegs homogen. An verschiedenen Zellen konnte ich deutlich ein Wabenwerk wahrnehmen. An andern traten mir die Pigmentkörnchen entgegen, welche dem Band die gelbe Farbe geben und TIEDEMANN zur Bezeichnung »orangefarbenes Gefäß« veranlaßte. Die Pigmentkörner nehmen Eisenhämatoxylin an und finden sich in wechselnder, aber stets geringer Größe. Die Grenzen der Zellen lassen sich bei den mit Osmiumsäure behandelten Objekten nicht so scharf erkennen, wie bei den mit phosphormolybdänsaurem Hämatoxylin gefärbten. In letzteren nimmt der Plasmaleib eine blaue bis dunkelblaue Färbung an und es werden die Zellgrenzen sehr gut sichtbar gemacht.

Die Kerne der Epithelzellen sind nicht gleich groß. Ihre Größe schwankt zwischen 0,00238—0,00476 mm. Auch zeigen sie in ihrer Gestalt Variationen. Man sieht sie kugelig, ellipsoid und oval geformt, scharf von einer Membran begrenzt. Der Nucleolus ist stets vorhanden, ist aber nicht immer im Centrum gelegen. Ich habe ihn verschiedentlich in der Zweizahl gesehen. Mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin tritt er tiefschwarz zutage. Die Kerne liegen nicht in gleicher Höhe, es prävaliert allerdings die periphere Lage. Ich traf sie fast unmittelbar unter der Cuticula an, sah sie aber auch mitten in der Nervenschicht und vereinzelt nicht weit vom basalen

Ende der Querfasern entfernt liegen. Findet man solche Kerne in der Nervenschicht, so kann man leicht dazu neigen, sie für die Kerne von Ganglienzellen zu halten. Beobachtet man aber genauer, so wird man sie von geringen protoplasmatischen Spuren umgeben sehen, die mit den Querfasern in Zusammenhang stehen (Fig. 4). Außerdem ist die Färbung bestimmend, denn das Protoplasma der Ganglienzellen nimmt mit phosphormolybdänsaurem Hämatoxylin andre Tinktion an als die Epithelzellen. In den Kernen kommt ein feines Gerüstwerk von Lininfäden vor, denen sich die Nucleinkörner innig anlegen. Beide, sowohl Gerüst, wie Nucleom kann man leicht bei den verschiedenen Tinktionsmethoden feststellen.

In welchem Verhältnis stehen nun die oben besprochenen Querfasern zu diesen Protoplasmakörpern? Daß diese Querfasern nicht bindegewebigen Ursprungs sind, erkannte schon LANGE. Er bemerkte den Zusammenhang zwischen Epithelzellen und Querfasern: »An einem relativ langen, die ganze sogenannte Parenchymschicht GREEFFS durchsetzenden Stabe sitzt als Köpfchen der eigentliche Zellleib mit Kern und Kernkörperchen.« Es war ihm auch nicht entgangen, daß der Stab in den Plasmaleib eindringt und bis zur Oberfläche zu verfolgen ist. LUDWIG hält die Querfasern für stabförmige Verlängerungen der Epithelzellen. Ebenso ist nach den letzten Angaben HAMANNS und CUÉNOTS die Querfaser nichts weiter als der basale, in die Länge gezogene Teil des protoplasmatischen Epithelzellenkörpers. PFEFFER kommt meinen Ansichten bezüglich des Verhaltens zwischen Zelle und Faser etwas näher. Nach ihm verdünnt sich das innere Ende der Epithelzellen allerdings auch zu einem fadenförmigen Fortsatz, der sich an seiner Ansatzstelle auf der Basalmembran oft etwas zu einer Basalplatte verbreitert und dessen der Cuticula anliegende Teil eine starke Verbreiterung erfährt. Nun schreibt er: »Jede Stützzelle enthält in ihrem Innern eine dicke Faser, die man dank ihrer starken Färbung durch die ganze Zelle verfolgen kann.« Nach meinen Untersuchungen muß ich die Querfaser als eine von der Epithelzelle sekundär ausgeschiedene Substanz halten. Erstens spricht dafür, wie ich oben gezeigt habe, ihr Verlauf von der Cuticula bis zur Bindesubstanzlamelle durch die ganze Dicke der Zellen- wie Nervenschicht. Die Beobachtung lehrt ferner, daß die Fasern selten den Zellleib durchsetzen, sondern meist ihm zur Seite angeschmiegt sind. Dieses Verhalten konnte ich an macerierten Schnitten feststellen, es gibt uns aber auch Fig. 5 u. 6 darüber Aufklärung. Die beiden Zeichnungen stellen Längsschnitte dar, welche parallel zur Oberfläche

des Tieres geführt sind. Der Schnitt folgt unmittelbar auf die Cuticula und trifft den Ambulacralstrang tangential. Man sieht die Zellen deutlich polygonal gegeneinander abgegrenzt (vgl. Fig. 5a u. 6). Ein ähnliches Bild gibt PFEFFER, jedoch sind bei ihm die Polygone gleich groß, während dies in der Tat nicht der Fall ist; denn, wie wir schon oben gesehen haben, ist der Protoplasmaleib der Epithelzellen in Gestalt und Umfang äußerst variabel. Fig. 5a und noch deutlicher Fig. 6 läßt die auf dem Querschnitt getroffenen als Punkte von fast gleicher Größe entgegengetretenen Stützfasern erkennen. Diese enden also, wie ich auch schon oben gezeigt habe, an dem basalen Teil der Cuticula. Die Punkte sieht man nun vornehmlich in der zwischen zwei Zellen gelegenen Grenzschicht, viel seltener im Centrum des Polygons, ein Beweis dafür, daß die Stützfasern ihren zugehörigen Plasmaleibern meist anliegen. Die beiden Abbildungen geben uns gleichzeitig einen weiteren Anhaltspunkt für die Einschichtigkeit des Epithels. Fig. 6 zeigt an einzelnen Stellen mitten in der Zelle gelegen den Kern (*K*), zur Seite die Stützfaser als Punkt. Da man aber im optischen Durchschnitt in der Grenzschicht zwischen den Zellen mehrere Stützfasern beobachtet und daher eine große Anzahl Stützfasern im Umkreis einer einzigen Zelle antrifft, so ist, da eine Stützzelle immer nur eine Querfaser besitzt, anzunehmen, daß diese Stützfasern Zellen angehören, deren Plasmakörper tiefer liegen, als die hier sichtbaren, daß dieselben sich zwischeneinander schieben und demnach das Epithel ein einschichtiges ist. Einen deutlichen Beweis für die Verschiedenheit zwischen Zelleib und Faser liefert mir noch das Verhalten der Zellen und Fasern zu den verschiedenen Reagentien. Während sich das Plasma der Epithelzellen nach der HEIDENHAINschen Methode lilagrau färbt, nimmt die ganze Substanz der Querfaser eine tiefschwarze Färbung an. Das phosphormolybdänsaure Hämatoxylin tingiert das Protoplasma und läßt es vacuolisiert und fein granuliert erscheinen, an der Querfaser läßt sich keine Struktur erkennen, sie bleibt homogen. Bei der Behandlung mit Osmiumsäure wird die Querfaser dunkelbraun bis schwarz und zeigt in Glycerineinschluß einen scharfen doppelten Kontur; dagegen bleibt das Plasma hellbraun. Die Stäbchen zeigen sich überhaupt sehr fest und sehr resistent gegen Säuren und Alkalien. Ich vermute daher, es handelt sich um Produkte des Plasmaleibes, die im Augenblick des Entstehens eine chemische Umwandlung erfahren haben. Es drängt sich uns nun die Frage auf, was für eine Funktion üben diese Fasern aus? Man könnte sie ihrer Beschaffen-

heit nach mit elastischen Fasern vergleichen. Sie würden dann dem Nervenbände eine gewisse Elastizität verleihen können. HAMANN nennt sie Stützfasern und ich glaube annehmen zu dürfen, daß sie beiden Zwecken dienen. Sie stellen dann eine Art elastischen Stützapparat dar, welcher den zwischen ihnen verlaufenden Nervenfibrillen Schutz gegen Verletzung gewährt. Es würde dafür die Tatsache sprechen, daß sie sich nur in den Nervenstämmen solcher Echinodermenklassen finden, bei welchen das Nervensystem durch keine äußere Kalkschale geschützt wird.

3. Drüsenzellen.

Während das Vorhandensein von Drüsenzellen im äußeren Deckepithel des Körpers, besonders im dorsalen, schon lange Zeit bekannt ist und die verschiedenen Formen und die physiologischen Funktionen dieser Zellen des öftern beschrieben sind, wird des Auftretens von Drüsenzellen im Epithel des Ambulacralstranges zum erstenmal von HAMANN und später von SCHNEIDER in seinem Lehrbuch über vergleichende Histologie nur mit ein paar Worten Erwähnung getan. Wie ich in bezug auf manche sehr wichtige Einzelheiten in der Struktur der Cuticula und dem Verhalten der Stützzellen von den Ansichten früherer Forscher abweiche, so muß ich auf Grund meiner Untersuchungen, die auf den Bau der Drüsenzellen gerichtet sind, auch von dieser Zellart eine abweichende Darstellung geben. Ich sehe mich deswegen genötigt, bezüglich der Drüsenzellen genauer auf frühere Arbeiten, welche das äußere, allgemeine Körperepithel behandeln, einzugehen.

Zuerst hat TEUSCHER in der von ihm benannten Hautschicht im Bereich der Saugfüßchen von *Astropecten* Drüsen beobachtet. Da er hier aber keine Kerne sichtbar machen konnte, war es ihm nicht möglich festzustellen, ob sie ein- oder mehrzellig gewesen sind. Er beschreibt sie als im allgemeinen länglich ovale Körper, welche zahlreiche, glänzende Körner enthalten und je nach den verschiedenen Gegenden einige Unterschiede zeigen. Er fand sie dicht unter der Cuticula liegend, ohne jedoch die Ausführungsgänge zu erkennen. Was nun das Charakteristische seiner Beobachtung ist; er läßt Bindegewebsfasern an das basale Ende der Drüsenzellen reichen und sie daran befestigen. Diese Bindegewebsfasern entsprechen den oben beschriebenen, im Nervenstrang, wie im übrigen Körperepithel vorkommenden Querfasern der Stützzellen. Ähnliche drüsige Gebilde, aber von schlankerer Gestalt, fand TEUSCHER in der Mitte der

Füßchen und in der die Paxillen überziehenden Haut, sowie an der Sohle der Saugscheibe bei *Asteriscus verruculosus*. Bei mehreren andern von ihm untersuchten Arten konnte er in der Oberhaut des Rückens zahlreiche aber ungleich verteilte Hautdrüsen ganz denen ähnlich, welche auch in den Füßchen vorkommen, beobachten. Von andrer Beschaffenheit, auch viel größer, von kugeligter Gestalt und wenig durchsichtig, bemerkt TEUSCHER bei *Echinaster* Drüsenzellen in der tiefen Cutisschicht zahlreich über alle Teile der Rückenhaut zerstreut. Diese Art Zellen liegen frei in einer Höhlung und sind nur am Ausführgang und an der tiefsten Stelle durch einen dünnen Strang befestigt. Der enge Ausführgang war sehr deutlich sichtbar und cylindrisch. Der Drüsenkörper besteht aus fast gleich großen Ballen grober Körner, die sich mehr oder weniger gegeneinander abplatten.

HAMANN beschreibt in seiner ersten Arbeit über »Histologie der Echinodermen« im Epithel der Füßchen von *Solaster papposus* und *Asteracanthion rubens* Drüsenzellen, deren Zellleiber mit stark lichtbrechenden Körnern erfüllt sind. Ihre Form ist variabel, je nach der Höhe des Epithels; vornehmlich besitzen sie eine langgestreckte, schlauchförmige Gestalt, und außerdem fand er solche, die man als becherförmige bezeichnen kann. Auch HAMANN beobachtet an der Basis der Drüsenzellen, wo der Kern gelegen ist, einen fibrillären Fortsatz, welchen er als Stützfaser deutet. Eine andre Art von Drüsenzellen ist HAMANN im dorsalen Rückenepithel aufgefallen. Diese erinnern ihn an die bei den Acalephen vorkommenden Nesselkapseln. Er charakterisiert sie als Kapseln mit einem fein granulierten Inhalt, von ovaler, eiförmiger Gestalt. Die Kapseln sind vom Protoplasma der Zelle umgeben, welche in einen Fortsatz sich verlängern soll. Diese Zellen sind es, die HAMANN auch mehrere Male im Epithel des Radialnerven gefunden hat. In seiner zweiten Abhandlung gibt uns HAMANN auch noch eine Beschreibung von Drüsenzellen, welche in der Saugscheibe bei *Solaster papposus* Retz. vorkommen. Er schildert sie als schlauchförmige Gebilde von wechselnder Größe, deren Funktion in der Absonderung von Schleim besteht, vermöge dessen ein Anheften der Saugplatte bedeutend erleichtert werden müsse und zwar besonders an glatten Flächen. Weiterhin gibt er in seiner Darstellung über das Rückenepithel der Asteriden noch becherförmig gestaltete Drüsenzellen an, deren Inneres einen fein granulierten Inhalt birgt.

Während HAMANN bei der Beschreibung vom Epithel der Pedi-

cellarien und Kiemenbläschen drüsige Elemente nicht erwähnt, hat CUÉNOR sowohl im Bereiche dieser beiden Hautanhänge, sowie im übrigen Rückenepithel solche angetroffen und ihren Bau und ihre Funktion eingehender untersucht. CUÉNOR unterscheidet zwei Arten von Drüsenzellen: Schleim- und Maulbeerzellen. Er hat sie vornehmlich bei *Asterias glacialis* untersucht und fand, daß sich der Inhalt der Schleimzellen mit Osmiumsäure grau färbt. Den Kern sah er sowohl seitwärts als auch am Grunde der Zelle liegen. Seiner Meinung nach sind die Drüsenzellen, wie auch TEUSCHER und HAMANN beobachteten, manchmal gestielt, oft aber fehlt den Zellen der Fortsatz und dann liegen sie mit der Basis auf dem Bindegewebe. Neben diesen Schleimzellen beschreibt CUÉNOR eine zweite Art Drüsenzellen, die er maulbeerförmige nennt. Sie sind viel zahlreicher und haben das Aussehen einer Traube. An der Basis setzt sich ein Stiel an. Ihr Inhalt ist im Reifezustand mit runden wenig lichtbrechenden, im Leben gefärbten Körnchen dicht angefüllt. CUÉNOR hat neben diesen Zellen noch andre drüsenartige Gebilde gesehen, die ein im Durchschnitt polygonal erscheinendes Protoplasmanetz einschließen, aber der eben angegebenen Zellart unähnliches Aussehen zeigen, obwohl es dieselbe Drüsenzelle ist, welche sich jedoch im jugendlichen Zustande befindet.

Die von CUÉNOR geschilderten Drüsenzellen, die er im Rückenepithel fand, habe auch ich in ähnlicher Form im Epithel des Ring- und Radialnerven beobachtet. Ich möchte sie kurz als Becher- und Körnchenzellen unterscheiden.

a. Die Becherzellen entsprechen ihrer Funktion ganz und gar den von HAMANN bei *Solaster papposus* und *Asteracanthion rubens* untersuchten Drüsenzellen, die er gleich mir becherförmig nennt. Es sind dieselben, die CUÉNOR ihrer Funktion nach mit dem Namen Schleimzellen belegt. Während beide Autoren der Ansicht sind, daß die Basis der Drüsenzellen von einem Fortsatz gestützt wird, der sich distalwärts an der Bindegewebslamelle befestigt, liegt auf Grund meiner an Schnitt- als auch an Macerationspräparaten gemachten Beobachtungen für mich keine Veranlassung vor, dieser Auffassung beizupflichten. Es wäre allerdings a priori anzunehmen, daß die Drüsenzellen ein Stäbchen abgeschieden hätten, da, wie wir ja oben gesehen haben, ein analoges Verhalten sich bei den Stützzellen findet. Ich habe schon bei Betrachtung der Stützzellen darauf hingewiesen, daß es sich bei dieser Zellart nicht um einen Fortsatz des Protoplasmaleibes handelt, sondern daß wir es mit einem

von dem Protoplasma ausgeschiedenen und von ihm differenzierten Produkt zu tun haben, welches uns, die ganze Epithelschicht durchsetzend, in Gestalt einer Querfaser entgegtritt. Wir müssen annehmen, daß das noch indifferente embryonale Ectodermepithel sich frühzeitig, abgesehen von Ganglien- und Sinneszellen, nach zwei verschiedenen Richtungen differenziert, einerseits zu Stützzellen, anderseits zu Drüsenzellen. Daß eine Umbildung einer bereits in einem ganz bestimmten Sinne histologisch differenzierten Zelle noch möglich wäre, halte ich für ausgeschlossen. Da nun den Drüsenzellen die charakteristische Funktion der Secernierung eines Secretes zukommt, und sie nur diesem einen Zweck angepaßt sind, ist es meines Erachtens nicht anzunehmen, wenn nicht unmöglich, daß sie zur Ausübung einer zweiten Funktion, nämlich zur Ausscheidung einer Stützfaser befähigt sind; denn diese Funktion haben ja die Stützzellen übernommen. Es ist mir aber auch nicht ein einziges Mal gelungen, eine Faser sich an die Basis der Drüsenzellen befestigen zu sehen. Stets, wenn ich bei der Untersuchung zuerst geneigt war, eine Faser, die sich ganz in der Nähe der Drüsenzelle befand, für deren Fortsatz zu halten, stellte es sich bei genauer Einstellung des Mikroskops heraus, daß die betreffende Faser einer Stützzelle zugehörte und sich weiterhin zur Cuticula hin verfolgen ließ. Auf Fig. 7 und 10a sehen wir solche Querfaser den basalen Teil der Drüsen-elemente erreichen, dann aber weiter der Zellmembran dicht anliegend verstreichen, um auf einmal ganz von ihr abzuweichen und an die Cuticula heranzutreten, vorher noch den Kern derjenigen Zelle zu streifen, von welcher sie ausgeschieden ist. Somit muß ich, gestützt auf meine Beobachtung, die Drüsenzellen eines Fortsatzes, der sich an die Bindegewebslamelle ansetzt, entbehren lassen. — Im übrigen führten mich meine Untersuchungen bezüglich des Baues und der Funktion der Drüsenzellen wesentlich zu denselben Ergebnissen, zu welchen HAMANN und CUÉNOT gelangt sind.

Ich sehe mich veranlaßt, von den Becherzellen wieder zwei Arten zu unterscheiden, welche Einteilung ich nur hinsichtlich des so merkwürdigen Verhaltens des Plasmas zu den angewendeten Reagentien treffe, besonders aber mit Rücksicht auf den Unterschied, der uns in der Größe der Kerne entgegtritt und endlich die Gestalt der Zelle selbst betrifft. Ich möchte an der Hand meiner Abbildungen (Fig. 7 und 8) mit der Schilderung der ersten Art anfangen.

Es handelt sich in Fig. 7 um einen Querschnitt durch den Ambulacralstrang. Das Objekt ist mit Osmium-Sublimat-Essigsäure

und nachfolgender Einwirkung von rohem Holzessig behandelt. Wie wir sehen, liegen die Drüsenzellen unter der Cuticula und zwar verhältnismäßig dicht nebeneinander, was aber keineswegs in diesem Maße überall der Fall ist. Das wechselnde Aussehen der Zellen steht im Zusammenhang mit den verschiedenen Secretionsphasen, zweitens erklärt es sich aus dem Umstande, daß der Schnitt die Zellen schräg getroffen hat. Daher sind die Ausführungsgänge nicht sichtbar. Für gewöhnlich haben die Zellen eine zylinderförmige Gestalt mit an der Basis abgerundeten Ecken, oder sie sind flaschenförmig, wie ich sie in Fig. 8*b* abbilde, wo auch der Ausführungsgang, die Cuticula durchsetzend, sichtbar ist. Außerdem kann auch die Form beeinflusst werden durch den Druck der sie umgebenden Stützzellen, wenn sich die drüsigen Elemente passiv verhalten. Das Protoplasma wird bei der angegebenen Behandlung leicht braun gefärbt; es ist fein granuliert. Im Verlauf der verschiedenen Reifestadien dürfen wir folgende Zustände unterscheiden. Zu Beginn der Secretbildung ist die Zelle verhältnismäßig schlank, oft sogar sehr schmal. Das Plasma bildet größere und kleinere Maschen, in welchen das Secret eingeschlossen liegt (vgl. Fig. 8*a*). Den Kern findet man hier noch im Plasmagerüst, er rückt aber sehr bald an die Basis der Zelle, oder er wird an die Seitenwand der Zelle gedrängt. Es ist in bezug auf die Form der Kerne zu erwähnen, daß dieselbe nicht überall die gleiche ist; bald ist sie kugelig, bald ellipsoid, wie das bei Drüsenzellen überhaupt häufig der Fall ist, indem sich der Kern den Zelleinschlüssen in der verschiedensten Weise anschmiegt und demnach die mannigfachsten Gestalten zeigt. Auf einem folgenden Stadium kann man oft beobachten, wie der basale Abschnitt der Zelle kolbenförmig infolge weiterer Ansammlung von Secretmassen anschwillt. Fig. 8*b* zeigt ein ähnliches Stadium; man findet das Secret in zwei großen Tropfen die Zelle füllen. Die centralen Waben, die das Plasma gebildet hatte, sind geschwunden; das Plasma liegt zum größten Teil wandständig. Den Wandbelag sieht man nur noch durch eine zarte Plasmabrücke verbunden, welche die beiden Secrettropfen voneinander trennt. Schließlich wird auch dieser die Zelle durchquerende Plasmarest schwinden und das Secret zu einem einzigen großen Tropfen konfluieren. Auf dieser Entwicklungsphase hat die Zelle die typische Becherform erreicht. Den Kern sieht man dann als einen flach ovalen Körper der Zellwand angepreßt im Protoplasma gelegen. Das Protoplasma kann soweit aufgebraucht werden, daß nur noch ein ganz geringer Teil an der Basis der

Zelle übrig bleibt. Auf welche Art und Weise die Entleerung des Secretes erfolgt, konnte ich nicht beobachten, jedoch behält die Zelle nach derselben noch vorläufig ihre Form (Fig. 8c und Fig. 7). Wie Fig 8b deutlich erkennen läßt, durchsetzt der Ausführungsgang der Zelle die Cuticula. Nach CUÉNORS Angaben sollen diese Schleimzellen ihr Secret auf Reize, die das Tier treffen, in reichlicher Menge ausschleudern.

Die zweite Art von Becherzellen, die ich beobachtet habe, fand ich nur vereinzelt. Es sind langgestreckte Zellen von flaschenförmiger Gestalt. Das periphere Ende ist im Verhältnis zum basalen recht schmal. Die Längsachse der Zellen beträgt ungefähr 0,0323 mm. Diese Art Zellen unterscheiden sich von der eben beschriebenen hauptsächlich durch den mächtigen Kern, welcher sich scharf vom Protoplasma absetzt. Aber auch im Plasma liegt eine Differenz zwischen diesen und den oben erwähnten Drüsenzellen. Während uns die erste Art in den verschiedensten Formen entgegentrat, traf ich diese nur in fast ein und derselben Gestalt an. Die Wandung der Zelle besteht aus einer strukturlosen Membran, ebenso wie bei der vorigen Art. Dagegen erschien mir das Plasma nicht so fein granuliert, sondern körnig und bei der Behandlung mit Osmium-Sublimatessigsäure und nachfolgendem Holzessig tief braunschwarz, während das Sarc der ersten Art nur leicht gebräunt wurde. Bei der Färbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin war das Plasma nicht so gut zu erkennen. Aber bei dieser Tinktion wurde der gewaltige Kern deutlich sichtbar. Sein Durchmesser beträgt etwa 0,0059 mm. Eine scharf konturierte Membran begrenzt ihn. Es fällt aber nicht nur seine relative Größe, sondern auch sein bläschenförmiges, helles Aussehen dem Beobachter sofort auf, und man kann gleich auf das Vorhandensein dieser Zellen schließen, wenn man im Epithel zwischen den viel kleineren und dunkler gefärbten Kernen der ersten Drüsenart und den den Stützzellen zugehörigen Kernen diese großen hellen findet. Der Kern läßt ein äußerst feines achromatisches Netzwerk mit eingelagerten Nucleinkörnern erkennen, und weist einen relativ großen Nucleolus auf, der durch Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbt wird. Fig. 9 zeigt uns eine solche Zelle in einem aktiven Stadium. Das körnige Plasma stellt ein Wabenwerk dar, dessen Maschen verschieden groß sind und in welchem größere oder kleinere Secrettröpfchen liegen. Mit fortschreitender Secretbildung werden immer größere Mengen Protoplasma zu Secret umgewandelt. Die bei der weiteren Bildung und Ausscheidung des

Secrets sich abspielenden Vorgänge sind denen analog, wie ich sie oben geschildert habe.

b. Die Körnchenzellen entsprechen den maulbeerförmigen Drüsenzellen CUÉNORS und auch wohl denen, die HAMANN im Epithel der Füßchen von *Solaster papposus* und *Asteracanthion rubens* beobachtete. Sie sind auch morphologisch und physiologisch gleichwertig zu betrachten denjenigen Drüsenzellen, die HAMANN im Rückenepithel einzelner Asteriden fand und mit den bei den Acalephen vorkommenden Nesselkapseln vergleicht, und diese Zellen sind es, die er im Epithel der Radialnerven gesehen hat. Mit den von TEUSCHER im Epithel der Saugfüßchen von *Astropecten*, der Paxillen und der Saugscheibe von *Asteriscus verruculosus* auftretenden Drüsenzellen könnte man die von mir gefundenen Körnchenzellen gleichfalls analogisieren. Aber auch diesen muß ich wie den oben geschilderten Becherzellen die Existenz einer sie stützenden Faser absprechen. Ich wies schon bei der Beschreibung der Becherzellen darauf hin, daß mein Befund mich zu der Annahme geführt hat, die von früheren Forschern bezeichnete Stützfaser nicht den Drüsenzellen zuzurechnen, sondern dieselbe als ein differenziertes Plasmaproduct der Stützzellen anzusehen. Ich möchte diesbezüglich hier nochmals auf Fig. 10a und Fig. 7 verweisen, die uns vollkommen über das Verhalten von Drüsenzelle und Quersfaser aufklären. Im übrigen deckt sich der Bau so ziemlich mit den Zellen der früheren Autoren. Allerdings fand ich sie nicht so dicht unter der Cuticula liegen wie CUÉNOR sie in seiner Abbildung zeichnet. Aber was das Secret betrifft, so sah ich ebenfalls nicht lichtbrechende Körnchen, welche das Innere je nach dem Funktionszustand mehr oder weniger dicht anfüllen. In Fig. 10a ist die Körnchenbildung noch im Gang. Das Plasma ist dunkel gefärbt und fein granuliert. Auf diesem Stadium ist es noch möglich mit Leichtigkeit den Zellkern festzustellen, der vom Plasma umgeben ist, aber schon beträchtlich der äußeren Zellwand, die von einer strukturlosen Membran gebildet wird, näher rückt. Auf der andern Seite im Protoplasma, in der Nähe der Zellwandung, hatte ich Gelegenheit deutlich das Vorhandensein einer Vacuole zu konstatieren. Auf einem weiteren Stadium, welches uns Fig. 10b gegenwärtigt, ist die Zelle derartig mit Secretkörnern angefüllt, daß es mir nicht mehr gelang den Kern nachzuweisen. Die Secretkörner werden von Osmiumsäure geschwärzt. Auf welche Weise die Zelle sich ihres Secrets entledigt, kann ich nicht mit Gewißheit sagen, da ich keinen Ausführungsgang fand. Aber ich möchte die Vermutung

aussprechen, daß durch Platzen der Zellwand die Secretkörner nach außen gelangen. Hierfür möchte ich die Tatsache anführen, daß ich gelegentlich unter der Cuticula Körner von gleicher Größe und demselben Aussehen liegen sah, wie ich sie innerhalb dieser Drüsenzellen fand. Aus der Beschreibung und den Zeichnungen, die CUÉNOT gibt, muß ich entnehmen, daß auch er einen Ausführgang nicht wahrgenommen hat. Dem Secret schreibt er eine Rolle zu, die für das Tier als Waffe gegen angreifende Feinde Bedeutung hat. Es wäre möglich, daß seine Ansicht richtig ist; denn ich habe nämlich beobachtet, daß Seesterne, die mit Gammariden zusammen in einem Aquarium lebten, von diesen nie befallen wurden. Aber eines Tages gab ich einen Seestern, dem ich einen Arm abgeschnitten hatte und zu diesem Zweck vorher mit Chloralhydrat betäubt hatte, ins Aquarium zurück und da konnte ich sehen, wie die Gammariden über das narkotisierte Tier herfielen. In diesem betäubten Zustand können die Seesterne natürlich das Secret ihrer Hautdrüsen nicht ausstoßen und nicht als Waffe gebrauchen.

4. Sinneszellen.

Ich wende mich jetzt zur Betrachtung der Nervelemente, und zwar möchte ich mit den zwischen den Stützzellen zerstreut auftretenden Sinneszellen beginnen. Gerade bezüglich dieser Zellen besteht zwischen HAMANN und CUÉNOT eine Meinungsverschiedenheit, die für die Auffassung des Nervensystems bei den Asteriden von weittragender Bedeutung ist. Die Existenz dieser zerstreut liegenden, ausschließlich der Reizaufnahme dienenden Sinneszellen, welche HAMANN zuerst beobachtete, leugnet CUÉNOT aufs bestimmteste. CUÉNOT unterscheidet wohl Sinnesapparate, nämlich die des Gefühls und des Gesichts, und beschreibt auch Sinneszellen, aber er bestreitet einen direkten Zusammenhang, welcher zwischen diesen und den Elementen des centralen Nervensystems besteht: »Je suis parfaitement convaincu qu'il n'y a pas continuation entre les cellules épithéliales, sensorielles ou autres, et la couche nerveuse«. Er hat, um eine Verbindung zwischen Epithelzellen und Nervenfibrillen feststellen zu können, die Elemente, welche das Auge zusammensetzen, daraufhin untersucht. Aber auch hier ist es ihm nicht gelungen einen Fortsatz zu sehen, welcher von den Retinazellen in die Nervenschicht übergeht; er sagt: »j'ai pu constater sur des préparations d'une grande évidence, que la cellule s'attache par son extrémité inférieure sur le tissu conjonctif sous-jacent«. Und nun stellt er die Frage auf, ob es überhaupt not-

wendig ist, daß sich die Sinneszelle direkt in die Nervenfibrille fortsetzt; er beantwortet dieselbe auf Grund eines angestellten Versuches mit nein. Er hat den Ambulacralstrang mit der größten Behutsamkeit berührt und gesehen, wie sich die umliegenden Organe kontrahierten und sich nach allen Richtungen bewegten. Da er aber von der Annahme ausgeht, daß spezifische der Reizwahrnehmung angepaßte Sinneszellen im Sinne HAMANNS fehlen, gelangt er zu dem Schluß, die Reizleitung wird schon dadurch fortgepflanzt, daß die Zelle von Nervenfibrillen umgeben ist.

Es ist ja allerdings eine Grundeigenschaft des Protoplasmas die Fähigkeit zu besitzen, Reize aufzunehmen und auf dieselben auf die mannigfachste Art und Weise zu reagieren, das lehren uns Erscheinungen, die wir selbst bei höchst organisierten Tieren wahrnehmen, und wir können deshalb, selbst wenn der Zelle eine ganz spezifische Funktion zukommt, dem Protoplasma die Fähigkeit der Reizbarkeit nicht gänzlich absprechen. Aber nicht so leicht ist die Frage zu beantworten, ob es einer einen ganz bestimmten Charakter tragenden und einer spezifischen Funktion angepaßten Zelle überdies möglich ist diesen Reiz fortzuleiten, mit andern Worten, ob sie die Fähigkeit der Reizübertragbarkeit besitzt und, wie in unserm Fall, die Deck- oder Stützzelle imstande ist, Reize auf die Nervenfibrillen fortzupflanzen. Hier haben wir eine unter der Cuticula gelegene Epithelzelle, die eine Faser, die Quer- oder Stützfaser ausgeschieden hat, wodurch ihr ein charakteristisches Gepräge verliehen wird. Die Faser reicht von der Cuticula bis zur Bindegewebslamelle, durchsetzt also die ganze Kern- und Nervenschicht und wird auf diese Weise von den Nervenfibrillen umspinnen. Wie ich bei der Betrachtung der Nervenschicht weiter unten genauer werde auseinandersetzen müssen, war es mir nicht möglich einen innigen Kontakt zwischen Stützfaser und Nervenfibrillen festzustellen. Es ist aber bei der Untersuchung des auf einer relativ niedrigen Stufe stehenden Nervensystems der Hydroiden nachgewiesen, daß die Ganglienzellen durch ihre Ausläufer, die Nervenfasern, nicht nur untereinander, sondern auch mit den entsprechenden Fortsätzen der Sinneszellen und sogar in vereinzelten Fällen mit den übrigen Epithelzellen ein Nervennetz bilden. Zugunsten der CUÉNOTSchen Ansicht hätte die Annahme, daß auch in unserm Gewebe eine solche Verbindung besteht, daß ein viel komplizierterer Zusammenhang vorliegt, als es mir möglich war bei den angewendeten Konservierungs- und Färbungsmethoden festzustellen, etwas Bestechendes. Dann wäre die Möglichkeit nicht aus-

geschlossen, daß eine Reizübertragung von dem einen zum andern Element stattfindet, wie CUÉNOT glaubt.

Aber hier drängt sich sofort die Frage auf: ist es denn denkbar, daß eine Zelle ohne reizempfindliches Endorgan, unter einer relativ dicken Cuticula gelegen, zu einer solch blitzschnellen Fortleitung von Impulsen befähigt ist, wie wir zum Beispiel bei der Berührung eines Tastfüßchens leicht die momentane Kontraktion desselben, die hierdurch ausgelöst wird, wahrnehmen können, wenn auch dem Protoplasma eine gewisse Reizbarkeit und Fortleitung nicht abgesprochen wird? Eine solch hohe Irritabilität kann ich denn doch nicht einer Zelle, die nicht ausschließlich für die Aufnahme des betreffenden Reizes angepaßt ist, zuschreiben und als solche muß ich die von CUÉNOT bezeichnete Sinneszelle ansehen. Er charakterisiert sie folgendermaßen: »On retrouve bien, dans les divers épithéliums des cellules plus délicates que les autres, et qui paraissent identiques aux Sinneszellen de HAMANN; j'ai constaté nombre de fois que ces cellules ne se continuaient pas avec les fibrilles nerveuses.«

Es ist also diese ungemein schnelle Fortleitung von Reizen nur durch besondere eigens diesem einen Zweck angepaßte Bahnen möglich, so daß es zu einer Differenzierung von spezifischen der Perception von Reizen dienenden Sinneszellen kommen mußte. Auf Grund der oben angeführten theoretischen Erwägungen, aber besonders und hauptsächlich gestützt auf die Beobachtungen, welche sich aus meinen Präparaten ergaben, kann ich mich mit vollem Recht der Ansicht HAMANNs, die auch von PFEFFER in seiner jüngst erschienenen Arbeit über »die Sehorgane der Seesterne« bestätigt wird, anschließen, daß nämlich im Epithel des Ring- und Radialnerven, sowie im übrigen allgemeinen Körperepithel zerstreut zwischen den Stützzellen besondere der Reizwahrnehmung dienende Sinneszellen auftreten.

Diese besonderen Elemente als Träger der Sinnesfunktion zu deuten, berechtigt mich erstens ihr morphologischer Bau, zweitens ihre Lagebeziehungen und ihr Connex mit andern Elementen des Nervensystems und vielleicht ihr Verhalten zu den Reagentien.

Der allgemeine morphologische Charakter der Reiz percipierenden Elemente wird gekennzeichnet durch ihre fadenförmige, im Umkreis des Kerns spindlige Gestalt. Das periphere Ende, in Form eines schlanken Fortsatzes verjüngt, reicht an oder in die Cuticula, der basale Abschnitt läuft in eine oder mehrere Fasern aus, die in den Nervenplexus eintreten. — Die Sinneszellen, welchen die Aufnahme von Reizen der Außenwelt überwiesen wird, liegen nun entweder diffus, zwischen den

Stützzellen zerstreut oder sind zu Sinnesorganen, welche spezifische Energien ausüben, konzentriert angeordnet. Da sich meine Untersuchungen speziell auf den Ring- und Radialnerven und zwar auf die zerstreut liegenden Sinneszellen beschränken, muß ich in bezug auf den Bau derjenigen Elemente, welche sich durch die Anpassung ganz spezifischer Reize, wie der lichtempfindlichen, auszeichnen, also den das Auge zusammensetzenden Zellen, auf die Abhandlung von PFEFFER verweisen.

HAMANN gibt ebenfalls eine genauere Schilderung über den Zusammenhang des Auges. Er findet zwischen den Pigmentzellen noch gewöhnliche Sinneszellen, wie sie im übrigen Körperepithel zerstreut auftreten. »Diese Sinneszellen, welche übrigens zwischen den Augenflecken im Wulstepithel überhaupt, sowie auf der Spitze des terminalen Fühlers sich finden, sind von feiner haarförmiger Gestalt.« Der länglich ovale Kern ist nur von wenig Protoplasma umgeben und liegt meist im oberen Teile der Zelle und ist bedeutend kleiner als der Kern der Stützzellen. HAMANN hat diese Sinneszellen sowohl an Zerpupfungspräparaten als auch auf Längsschnitten durch das Ambulacralepithel nachgewiesen. Seine Untersuchungen lehrten ihn, daß neben den Stützzellen eine zweite Zellart vorkommt, welche eine spindelige Gestalt besitzt und deren basaler Fortsatz »von sehr hinfalliger Natur« sich in der Nervenschicht verzweigt. Dieselben Sinneszellen trifft er im Fühler wieder an. Er beschreibt: »Die auf dem Distalende des Fühlers sich findenden Epithelsinneszellen setzen sich in feine Fibrillen fort, welche die Nervenfaserschicht bilden helfen. Bei der Beschreibung des Epithels der Saug- und Tastfüßchen von *Astropecten platyacanthus* geht HAMANN auch auf die auffallenden Unterschiede zwischen den Stütz- und Sinneszellen ein, welcher sich besonders durch den feineren Bau letzterer ausprägt. »Nach der Peripherie verlängert sich die Zelle in einen feinen Fortsatz und in gleicher Weise sendet sie basalwärts einen solchen aus, welcher vom feinsten Bau erscheint. Die basalen Fortsätze bilden ein Geflecht, das Nervenfasergeflecht, welches zwischen den basalen Stützfasern der Stützzellen verläuft.« Diese Stützzellen mit ihren »lichtbrechenden robusten Fortsätzen« lassen sich deutlich von den Sinneszellen mit ihren zarten Fortsätzen unterscheiden. In der Saugscheibe der Füßchen bei *Solaster papposus* Retz. beobachtete HAMANN solche Sinneszellen, deren spindelig aufgetriebener Zellleib einen ovalen Kern umschließt und sich nach der Peripherie zu in einen schmalen cylindrischen Fortsatz verjüngt, der auf seiner Ober-

fläche eine Wimper trägt. In den Kiemenbläschen sind nur selten Sinneszellen in größeren Mengen nachzuweisen, ebenso hat HAMANN in den Pedicellarien nur hier und da solche gefunden.

Den angegebenen Beobachtungen HAMANNS werde ich jetzt meinen Befund in Hinsicht auf den morphologischen Bau der Epithelsinneszellen anschließen. — Ich fand den Protoplasmaleib dieser Zellen meist von spindelförmiger Gestalt und ziemlich konstanter Größe. Oft ist er in der Mitte aufgetrieben und dann kürzer, in manchen Fällen ist er mehr in die Länge gezogen. Wenn man Fig. 11 und 12 vergleicht, so fallen einem allerdings Größenunterschiede zwischen den Zellen auf, die aber in dem Alter des Tieres und damit in der verschiedenen Länge des Armes wohl ihre Erklärung finden. Fig. 11 stellt den Längsschnitt parallel zur Oberfläche eines Tieres dar, dessen Armlänge etwa 4,8 cm betrug, während ein in derselben Richtung geführter Schnitt eines bedeutend kleineren und jüngeren Tieres mit einer Armlänge von etwa 1,3 cm in Fig. 12 wiedergegeben wird. Der Längsdurchmesser der größeren Sinneszellen ist etwa $11\ \mu$, der der kleineren auf Fig. 12 ungefähr $7-8\ \mu$, der größte Querdurchmesser der ersteren $1,5-1,6\ \mu$, der letzteren $1-1,3\ \mu$. Ich habe die Sinneszellen besonders in Fig. 12 etwas schärfer hervortreten lassen, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Es handelt sich hier um eine Färbung, die ich mit dem phosphormolybdänsauren Hämatoxylin erzielt habe, welches ich nach einer $4\frac{1}{2}$ stündigen Konservierung des Objektes in Sublimat-Essigsäure und darauf folgender Behandlung mit 10% Formalinlösung für 70 Stunden in toto 24 Stunden einwirken ließ. Nach gründlicher Entwässerung in 95% und Alcohol abs. und Einbetten in Paraffin wurden die Schnitte während eines Zeitraumes von 14 Stunden nachgefärbt. Die Sinneszellen traten viel markanter als die übrigen Zellen zutage, was wahrscheinlich auf die größere Affinität derselben zum Farbstoff zurückzuführen ist. Das Protoplasma erscheint mir äußerst fein und gleichmäßig granuliert und läßt mehr oder weniger deutlich einen ovalen Kern im Inneren erkennen. Die Größe der Kerne schwankt sehr unwesentlich, ihr Längsdurchmesser beträgt ungefähr $1,8-2\ \mu$. Sie sind aber durchschnittlich kleiner als die Kerne der Stützzellen, was auch HAMANN schon aufgefallen war. Ein Gerüst feinsten Lininfäden konnte ich nicht immer wahrnehmen, was wohl an der mehr oder minder guten Färbung der betreffenden Zelle liegt, während ich Nucleinkörnchen sowie Nucleolus stets antraf.

Die Richtung und Stellung der Sinneszellen zur Oberfläche des

Tieres oder zur Cuticula ist nicht immer eine gleiche; wenn die Zellen auch im allgemeinen mit ihrer Längsachse mehr oder weniger senkrecht zur Cuticula liegen, so sieht man, wie z. B. in Fig. 11, häufiger ihre Längsachse mit der Cuticula einen Winkel von 45° bildet. Im Zusammenhang mit diesen Lageveränderungen steht aber keineswegs eine Differenz in der Entfernung des Zellleibes von der Cuticula. Überall liegt der Protoplasmaleib der Sinneszellen, soweit ich feststellen konnte, in fast gleicher Höhe, und zwar in der von mir bezeichneten Kernzone. HAMANN gibt über diese Lagebeziehungen nichts an, aber wie ich aus seinen Zeichnungen entnehmen kann, scheint er dieselben Verhältnisse vorgefunden zu haben.

Die Bilder, welche ich in Fig. 11 und 12 gebe, lassen darüber keinen Zweifel, daß alle Sinneszellen darin übereinstimmen, daß ihr Zellkörper sich in mindestens zwei Fortsätze auszieht, von denen der eine, periphere, zur Cuticula aufsteigt, während der andre, basale, in das Innere der Nervenschicht hineinstrebt. Der periphere oder receptorische Fortsatz ist schlank, aber relativ kurz, jedoch dicker als der centrale. Er steigt meist in gerader Richtung zur Cuticula empor und dringt in deren basale Schicht hinein. So findet man im wesentlichen die Verhältnisse stets wieder. Ein etwas abweichendes Verhalten zeigt uns die auf Fig. 12 von den Sinneszellen am meisten nach rechts gelegene. Hier endigt der periphere Fortsatz in der Cuticula mit einem Bläschen. Diese Erscheinung erinnert auffallend an die Sinneszellen, wie sie im Ectoderm der Cestoden und Trematoden vorkommen und von ZERNECKE und BERTENDORF ausführlich beschrieben sind.

Wenn es mir gestattet ist, einen Vergleich ziehen zu dürfen zwischen den peripheren Endigungen der Sinneszellen der genannten Plathelminthen und denen, wie ich sie bei *Asterias* finde, so lassen sich neben einigen Differenzen weitgehende und wichtige Übereinstimmungen feststellen. ZERNECKE fand bei den Cestoden spindelförmige Zellen, von denen er zwei Fortsätze ausgehen sah, einen peripheren Faden, der in die Höhe steigt, in die Cuticula eintritt und an ihrer Basis mit einer birnförmigen Anschwellung endet; der andre centrale Fortsatz geht in die Tiefe und ist oft noch eine Strecke weit zu verfolgen. Die in der Cuticula liegenden Endigungen sind bläschenförmige Hohlräume von kugliger bis birnförmiger Gestalt¹,

¹ Wie mir Herr MINKERT persönlich mitgeteilt hat, ergaben seine Untersuchungen, die er an gewissen Cestoden mit dem GOLGI- und Methylenblaufarbstoff im hiesigen zoologischen Institut angestellt hat, daß die von ZERNECKE

welche von der Nervenfasern von unten nach oben senkrecht durchsetzt werden. An der oberen Seite endet die Faser mit einer plattenartigen Verbreitung. Nicht selten fand ZERNECKE auf dem Bläschen noch einen Stift sitzen, welcher senkrecht zur Cuticula gerichtet ist und ungefähr halb so lang ist wie das Bläschen. Im wesentlichen liegen also ähnliche Verhältnisse vor. Bei den Cestoden wie Trematoden sind die sensiblen Sinneszellen ebenfalls in gleicher Höhe gelegen und reichen mit dem peripheren Fortsatz in die Cuticula. Allerdings liegt im Bau dieser peripheren Faser ein, wenn auch geringer Unterschied, nämlich der, daß der percipierende Fortsatz bei genannten Plattwürmern zart ist, während ich ihn bei den Asteriden stärker entwickelt finde. Aber ein Analogon des Endbläschens ist bei *Asterias* vorhanden; wenn es mir auch nicht gelungen ist, wie ZERNECKE und BETTENDORF bei ihren Untersuchungsobjekten feststellen konnten, dieses Bläschen von der Nervenfasern durchsetzt und diese sich nagelkopfförmig verbreitert zu finden, ist es wohl nicht überflüssig gewesen, einen Vergleich zwischen den sensiblen Nervenendigungen der Cestoden sowie Trematoden und denen der von mir bei *Asterias* beobachteten aufzustellen.

Ich möchte noch eines Befundes Erwähnung tun, der sich aus Fig. 11 herausstellt, und ihn mit kurzen Worten erläutern. Dort fand ich zwei Sinneszellen, deren periphere Fortsätze sich nicht bis zur Cuticula oder vielmehr nicht in sie hinein verfolgen ließen. Es möchte scheinen, daß die Fortsätze in der Tat die Cuticula nicht erreichen; jedoch ist diese Möglichkeit ausgeschlossen, da sie ja sonst nicht als percipierende Elemente fungieren würden. Diese Fortsätze sind angeschnitten und es beweist uns dieser Umstand, daß auch Sinneszellen vorkommen, deren peripherer Fortsatz nicht in ganz gerader Richtung, wie es meist der Fall ist, der Cuticula zustrebt, sondern einen etwas gebogenen Verlauf nimmt.

Ebenso wie das periphere Ende der Sinneszellen, so verdünnt sich auch das basale und zieht sich in ein oder, wie ich häufig feststellen konnte, in zwei Fortsätze aus. Diese sind aber wesentlich zarter und bieten bei ihrer Verfolgung in der Nervenschicht bedeutend mehr Schwierigkeiten als die peripheren. Treten sie in der Zweizahl auf, so laufen sie zunächst eine kurze Strecke zusammen

als Endbläschen bezeichneten Gebilde diesen Namen nicht mit Recht verdienen, sondern als Proterminalerscheinungen zu bewerten sind. Die wahren Endigungen der Sinneszellen sind bei Cestoden frei über die Cuticula hervorragende Härchen.

und teilen sich in geringer Entfernung von der Basis der Zelle, so daß die Gabelung jedenfalls ganz in der Nähe des Zellkörpers liegt und die Fasern dicht unterhalb der Kernzone im Gewirr der Nerven-fibrillen sich nach kurzem Verlauf verlieren. Anfangs treten sie an einigen Stellen schärfer hervor, zeigen unregelmäßige, varicöse Anschwellungen oder Nodositäten, allmählich feiner und zarter werdend, lassen sie sich nicht mehr von den Nerven-fibrillen unterscheiden.

In andern Fällen, wo sich die Zelle nur in eine einzige Faser fortsetzt, beobachte ich, daß diese zunächst einen Teil der Nervenschicht senkrecht durchsetzt und dann erst umbiegt und sich zwischen dem dichten Filzwerk der Nerven-fibrillen verliert. Ihrem Verlauf dann noch auf weitere Strecken zu folgen, ist mir unmöglich gewesen. Anderseits biegen diese in der Einzahl auftretenden Fortsätze schon kurz nach ihrem Austritt aus der Zelle um. Und diese basalen Fortsätze verschafften mir Aufklärung über den Zusammenhang zwischen Sinneszellen einerseits und Ganglienzellen und deren Fortsätzen anderseits. Keinesfalls erscheint mir HAMANNS Ansicht glaubwürdig, die er bei der Beschreibung der Tastfüßchen von *Asteropecten platyacanthus* ausspricht, daß die basalen Fortsätze der Sinneszellen das Nervengeflecht aufbauen. Um so weniger verstehe ich diese Annahme HAMANNS, da er an andrer Stelle wieder sagt, der basale Fortsatz verzweigt sich in der Nervenschicht. Daß sich die Sinneszellen an der Bildung des Nervengewebes beteiligen und an den verschiedenen Stellen, wo sie in beträchtlicher Menge auftreten, einen wesentlichen Anteil am Aufbau desselben nehmen, steht außer Frage, aber daß an diesen Stellen das Nervengeflecht ausschließlich von den Fortsätzen der Sinneszellen gebildet wird, wie HAMANN meint, dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen. Schließlich muß ich noch betonen, daß HAMANN über den Zusammenhang oder die Verbindung von Sinnes- und Ganglienzellen sich im Irrtum befindet. Er hat im Verlauf des basalen Fortsatzes der Sinneszellen eine protoplasmatische Ansammlung gefunden und zwar an der Stelle, an welcher der Fortsatz umbiegt. Er glaubt diese protoplasmatische Anhäufung als Ganglienzelle in Anspruch nehmen zu dürfen, da es ihm einige Male gelang, in derselben kernartige Gebilde nachzuweisen. Seine Anschauung geht also dahin, daß die Substanz des Sinneszellfortsatzes direkt in die des Ganglienzellenfortsatzes übergeht, daß also eine Verbindung per continuitatem besteht. Meine Untersuchungen lehren das Gegenteil. Ich erwähnte eben schon, daß es mir nicht gelungen ist, den basalen Fortsätzen der Sinneszellen in

der Tiefe der Nervenschicht auf weitere Strecken in ihrem Verlaufe zu folgen, und konnte demnach hier auch nicht feststellen, ob sie direkt in die Nervenfibrillen übergehen. Aber an der Übergangsstelle zwischen Kernzone und Nervenschicht liegen für die Untersuchungen in diesen Beziehungen die Verhältnisse viel günstiger. Bei Betrachtung der Fig. 12 sehen wir ganz links eine Sinneszelle mit einem senkrecht zur Cuticula gerichteten perceptorischen Fortsatz; basal sendet die Zelle eine Faser aus, die einen etwas schrägen Verlauf nimmt, aber kurz nach ihrem Austritt aus der Zelle zunächst unterhalb des Zellkörpers einer Stützzelle, dann über den Ansatz eines Ganglienzellfortsatzes sich hinzieht, um schließlich an die basale Fläche des Ganglienzellkörpers heranzutreten. Ob sich nun die Faser an ihrem Ende noch in allerfeinste Fäserchen auflöst, ist bei der angewandten Methode nicht zu konstatieren. Es erklärt sich aber hieraus ohne weiteres, daß die Fortsätze der Sinneszellen mit denen der Ganglienzellen nicht direkt in Verbindung stehen, sondern daß lediglich eine solche durch Kontakt per contiguitatem zustande kommt.

5. Ganglienzellen.

Die vorstehenden Erörterungen führten mich schon zu Betrachtungen, welche gleichzeitig die die eigentliche Nervenschicht zusammensetzenden Elemente betreffen. Sind die Meinungsverschiedenheiten bezüglich der Sinneszellen schon recht weitgehende, so hat die Forschung über Histologie der centralen Nerven Elemente viel mehr Kontroversen gezeitigt. Die Nervenschicht ist im Bereich des Ring- und Radialnerven mächtig entwickelt und füllt den breiten Raum zwischen Kernzone und Bindegewebslamelle aus. Ihre Elemente sind Nervenzellen und Nervenfasern, die in einer ziemlich homogenen Grundsubstanz eingebettet liegen. Es ist aber nicht von jeher nur die von mir bezeichnete Nervenschicht mit ihren Elementen als nervöse Substanz angesehen worden, sondern man hat dem ganzen plattenartigen Band, welches ringförmig um den Mund und von hier aus radial in der Ambulacralfurche verläuft, also was ich eingangs der Abhandlung kurz Ring- und Radialnerv nannte, nervöse Natur zugeschrieben.

OWSJANNIKOW hat außer Nervenzellen und Nervenfasern gar keine histologischen Elemente im Ambulacrarnervenstrang unterschieden, weshalb ich nicht näher auf seine Untersuchungen eingehen möchte. GREEFF hat unter der Cuticula ein kleinzelliges Pflasterepithel beschrieben und ist der Ansicht, daß auf dieses eine

breite, nach innen scharf abgegrenzte und ebenfalls mit einem, dem äußeren ähnlichen Epithel bekleidete Schicht folgt, welche er als Nervensystem in Anspruch nimmt. Es ergibt sich aus meiner Darstellung über die Stützzellen, daß ein solches subcuticulares Plattenepithel nicht existiert. Er ist also im Glauben, daß auch die Stützzellen mit ihren Fasern nervöse Elemente seien. Außerdem senkt sich seiner Meinung nach die Nervensubstanz noch am medianen Längsseptum nach innen ein, so daß der Perihämalraum, welchen GREEFF noch als Blutgefäß ansieht, vom Nervensystem umgeben wird: »Beides, Nervensubstanz und Blut, sind in unmittelbarster Berührung, Gefäß und Nerv untrennbar miteinander verbunden, der letztere ist gewissermaßen die Scheide des ersteren.« Er befindet sich aber auch hierin im Irrtum, denn zwischen Perihämalraum und Nervenschicht befindet sich die Bindegewebsschicht, welche die ventrale Wand des Perihämalraums und ebenso das Septum aufbaut; außerdem ist das Lumen des Perihämalkanals mit einem Epithel ausgekleidet. Eine ähnliche Beschreibung gibt HOFFMANN über das Nervensystem. Er läßt auf die Cuticula gleichfalls ein Plattenepithel folgen und an dieses schließt sich die Nervensubstanz an, in der er eine große Anzahl Ganglienzellen findet, von denen centrale und periphere Fasern entspringen. Diese Zellen sind aber nichts anderes als die Körper der Stützzellen. Die Natur der Querfasern hat er nicht ermitteln können. Die Nervensubstanz läßt er nur bis zur Bindegewebslamelle reichen, während sie sich auf das vertikale Septum noch erstrecken soll.

TEUSCHER erkennt in den Längsfasern wesentliche Elemente des Nervensystems, begeht aber einen großen Irrtum, indem er als Ganglienzellen Stützzellenkerne ansieht, welche an der Übergangsstelle von Kernzone und Nervenschicht gelegen sind. Das, was er als Kerne beschreibt, sind die Kernkörperchen. Den peripheren Teil der Kernzone betrachtet er als Hautschicht und auch hier macht er denselben Fehler, die Kerne als Zellen aufzufassen. LANGE erkennt aber auch die in der Nervenschicht verlaufenden Längsfasern nicht als nervös an, da es ihm nicht gelungen ist, Nervenzellen zwischen diesen nachzuweisen. Er verlegt das Nervensystem in den Perihämalraum.

LUDWIG führt uns in der Erkenntnis der nervösen Elemente wesentlich weiter. Er fand bei seinen Untersuchungen im Verlauf der Längsfasern Kerne eingeschaltet, welche von einer geringen Protoplasmalage umgeben sind. Das Protoplasma soll in die Sub-

stanz der Fasern übergehen und daher betrachtet er die Fasern als Ausläufer dieser kleinen Zellen. Dieselben Verhältnisse findet er im Ringnerven. Auch hier »folgt auf die Cuticula eine Zellschicht von welcher Querfasern ausgehen, welche blässere Längsfasern zwischen sich aufnehmen«. Letztere sind identisch mit den eben beschriebenen Längsfasern und lassen sich an den Verbindungsstellen des Nervenrings mit den radiären Nerven leicht als Fortsetzungen jener erkennen. Weiter beobachtete er richtig, daß die Längsfasern um den Mund kreisförmig verlaufen. Auf Querschnitten durch das Peristom nahm er diese Fasern in Form von runden Pünktchen wahr und kommt zu folgendem Schluß: »Wir haben also bei den Asteriden ein Nervengewebe, welches in seinen Elementen zwar keinen unmittelbaren Zusammenhang mit dem äußeren Epithel des Körpers mehr erkennen läßt, aber doch noch seinen ectodermalen Ursprung dadurch verrät, daß es zwischen die innerste zu Fasern ausgezogene Lage jenes Epithels eingeflochten ist.« Während LUDWIG die Nervenschicht nur im Bereich des Ring- und Radialnerven beobachten konnte und nur die Kernzone als einen Teil des allgemeinen, äußeren Körperepithels auffaßt, müssen wir HAMANN das Verdienst zuerkennen, die Tatsache festgestellt zu haben, daß die Nervenschicht sich nicht nur auf den eben genannten Bezirk beschränkt, sondern daß sie sich auf die Füßchen und das Rückenepithel mit ihren Anhängen fortsetzt, daß also die als Radialnerv bezeichnete Bildung, Kernzone und Nervenschicht, eine besonders stark entwickelte Epithelschicht vorstellt. Außerdem gebührt HAMANN die Ehre, die Innervierung des Darmtractus vom Ringnerven aus aufgefunden zu haben. Er unterscheidet zwei Arten von Ganglienzellen, eine kleinere und größere Form, welche letztere ausschließlich im Epithel des Fühlers vorkommen soll. Seiner Beschreibung entnehme ich, daß es ihm öfter geglückt ist, zwei, drei oder mehrere Fortsätze von den Zellen ausgehen zu sehen.

CUÉNOT bestreitet das Vorhandensein multipolarer Ganglienzellen und geht in seiner Behauptung so weit, daß er die Äußerung wagt: »toutes celles multipolaires, que l'on a décrites sont des cellules du tissu conjonctif ou des cellules épithéliales, et n'ont aucun rapport avec celles que nous venons de définir«. Wenn auch die größere Anzahl der Ganglienzellen bipolar gebaut ist, so kommt unzweifelhaft eine große Menge Zellen vor, welche mehr als zwei Fortsätze aussenden. Wie sollten aber Bindegewebszellen in das Ectoderm hineinkommen? Und daß diese erwähnten Zellen keine indifferenten Epithel-

zellen sind und als Ganglienzellen in Anspruch genommen werden müssen, dafür spricht nicht nur ihre charakteristische Gestalt und Struktur, ihre Lagebeziehungen, sondern auch ihre Ähnlichkeit mit entsprechenden Zellen anderer Tiere.

Während die Sinneszellen peripher zwischen den Plasmakörpern der Stützzellen in der Kernzone gelegen sind, finden die Nervenzellen vorzüglich in den tieferen Lagen des Epidermis basal zwischen den Querfasern der Stützzellen ihren Platz.

Wenn SCHNEIDER die Angabe macht, die Ganglienzellen finden sich dicht unter den Kernen der Deckzellen und nur vereinzelt in der eigentlichen Faserlage, so liegt der Grund hierfür in der Schwierigkeit, die Ganglienzellen in der Nervenschicht mit den von ihm und den früheren Forschern angewendeten Tinktionsmitteln nachzuweisen. Ich muß gestehen, daß es auch mir am leichtesten wurde, die Nervenzellen dicht unter der Kernzone aufzufinden. Da an der Übergangsstelle von Kernzone und Nervenschicht die Nervenfasern nicht so dicht verfilzt sind, ist überhaupt die Beobachtung der an dieser Stelle gelegenen Elemente eine viel leichtere, worauf ich schon gelegentlich der Beschreibung von Sinneszellen hinwies. Mit der modifizierten CODRISSEschen Färbungsmethode konnte ich sowohl den Plasmaleib als auch den Kern der Ganglienzellen sehr deutlich sichtbar machen und es konnte mir nach den ersten mißglückten Präparaten keine Schwierigkeiten mehr bereiten auch inmitten der Nervenfasern Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen zu erkennen. So war es mir z. B. möglich auf einer Fläche von 0,201 mm Länge und 0,027 mm Breite in der Mitte der Nervenschicht acht Ganglienzellen zu beobachten, eine Anzahl, die die Behauptung SCHNEIDERS widerlegt und den Beweis erbringt, daß die Ganglienzellen in der Tiefe der Nervenschicht nicht nur vereinzelt, sondern sogar in relativ beträchtlicher Menge auftreten können.

Ich stimme in dieser Frage mit CUÉNOT überein, der das Auftreten von Ganglienzellen als ein unregelmäßig zerstreutes bezeichnet. Wie ich aber im allgemeinen Teil hervorhob, ist es mir aufgefallen, daß im Ringnerven verhältnismäßig eine größere Anzahl von Ganglienzellen zu finden sind, als im Radialnerven. Hinsichtlich der Größe kann ich keinen solch scharfen Unterschied zwischen den Ganglienzellen machen, wie es HAMANN tut, und sie nicht mit Rücksicht auf die Größenverhältnisse in zwei Formen trennen.

Eine Verwechslung der Ganglienzellen mit einer andern Zellart ist nicht möglich. Es würden ja nur Stützzellen in Betracht kommen;

auf dieses Moment habe ich schon früher aufmerksam gemacht; es liegen verschiedentlich Kerne der Stützzellen in der Tiefe der Nervenschicht (Fig. 4), wo man im ersten Augenblick bei der Untersuchung zweifelhaft sein könnte, ob es sich um Kerne von Ganglien- oder Stützzellen handelt. Bei sorgfältiger Beobachtung erkennt man aber die Zusammengehörigkeit des den Kern umgebenden Plasmas und der heran tretenden Stützfaser. —

Das Erkennen der Ganglienzellen wird erleichtert durch ihre charakteristische Gestalt, welche mit der bei andern Tiertypen im Prinzip übereinstimmt. Eine jede Ganglienzelle besteht aus einem den deutlich hervortretenden Kern umgebenden Protoplasmakörper, welcher eine verschieden große Anzahl von Fortsätzen aussendet, die ihrerseits wiederum in verschiedenen Abständen feinere Nebenzweige abgeben oder aber auch in langen Strecken unverzweigt verfolgt werden können (Fig. 14). Die Formgestaltung wird vornehmlich bedingt durch die Zahl und die Art wie diese Fortsätze dem Zellkörper entspringen. Ich erwähnte eben schon, daß die Ganglienzellen mit zwei Ausläufern bei weitem das Hauptkontingent der Nervenzellen bei den Asteriden stellen. Von diesen bipolaren Zellen könnte man zwei Arten unterscheiden. Zunächst finden sich solche, die eine typische Spindelform zeigen und bei welchen der Zellkörper als eine im Verlauf der Nervenfibrille eingeschaltete in der Umgebung des Kerns spindelförmige Anschwellung erscheint. In der Größe variieren diese Zellen sehr; ich habe solche mit einem Längsdurchmesser von $5\ \mu$ und größere bis $20\ \mu$ gesehen. Die zweite Zellart zeigt ein besonders charakteristisches Aussehen. In diesem Fall liegt der Zellkörper der Fibrille einseitig, besser gesagt buckelförmig an, wie aus Fig. 2a und 12 deutlich zu ersehen ist. Diese Zellform fand ich ausschließlich dicht unter der Kernzone gelegen und zwar derartig, daß der Buckel sich zwischen den basalen, protoplasmatischen Teil der Stützzellen eingeschoben hatte. Des öfters hatte ich Gelegenheit die Beobachtung zu machen, daß die zugehörige Nervenfibrille, welche entweder parallel zur Längsachse des Armes oder auch senkrecht zu dieser gerichtet ist, zunächst parallel mit der Cuticula verläuft, dann aber umbiegt und dieser zustrebt. Auf welche Art und Weise die Fibrille hier endet, ob sie sich noch in feinere Fäserchen verzweigt, ist mir festzustellen nicht gelungen.

Neben den bipolaren Zellen findet man in reichlicher Menge Zellen mit mehr als zwei Fortsätzen, von denen die tripolaren wieder überwiegen. Fig. 15 zeigt uns eine typische tripolare Form, bei

welcher die Fortsätze mit relativ breiter Basis aus dem Zellkörper ihren Ursprung nehmen. Auch Zellen mit vier oder fünf Zipfeln sind zu beobachten und lassen eine Sternform erkennen. Eine Ganglienzelle, deren Körper im Verhältnis zu den Fortsätzen, die von ihm ausgehen, klein zu nennen ist, habe ich in Fig. 17 abgebildet. Das den Kern einhüllende Protoplasma ist nur spärlich vorhanden, aber läßt mächtige mit breiter Basis austretende Fasern erkennen. Im Gegensatz zu dieser Zelle steht eine ausnahmsweise große Ganglienzelle, die einem Längsschnitt durch den Radialnerven entstammt und die ich in Fig 16 wiedergebe. Dieselbe sendet aus ihrem Körper nach allen Richtungen Fortsätze aus, die sich wieder in feinere Äste verzweigen. Diese Zelle, deren Längsdurchmesser 0,0214 mm beträgt, fällt dem Beobachter durch ihren mächtigen Kern sofort auf. Derselbe hat elliptische Gestalt und setzt sich durch seine deutlich konturierte Membran von dem Protoplasma ab. Im Inneren findet sich ein großer runder Nucleolus von einem hellen Hof umgeben. Ob dieser einen vacuolenartigen Flüssigkeitsraum vorstellt, vermag ich nicht zu sagen. In dem äußerst feinen und dichten Kerngerüst sind die eingelagerten Chromatinkörner in großer Anzahl nachzuweisen. Diese Kernform fand ich in den andern Zellen nicht. Bei den ausgesprochen spindelförmigen Zellen hat der Kern meistens ein helles, bläschenförmiges an das Keimbläschen einer weiblichen Geschlechtszelle erinnerndes Aussehen (Fig. 14). In andern Fällen hat er ovale Form.

Nach HAMANN sollen die Kerne der Ganglienzellen stets oval sein: »Diese Ganglienzellen sind vornehmlich durch ihren Kern von ovaler Gestalt zu erkennen.« CUÉNOT nennt seine Form rund. Jedenfalls ist er stets mit einem Kernkörperchen versehen. In einzelnen Zellen fand ich bei genauer Untersuchung, daß sich der Nucleolus aus kleineren miteinander innig verbackenen Körnchen zusammensetzt, wie ich das in der tripolaren Zelle in Fig. 12 angedeutet habe. Das Kernkörperchen besitzt in diesem Fall nicht, wie gewöhnlich, Kugelgestalt. Aber bei allen Ganglienzellen konnte ich im Nucleus ein äußerst feines achromatisches Netzwerk, in welchem eine mehr oder weniger große Menge Nucleinkörner eingelagert sind, wahrnehmen. In manchen Fällen kann der Kern sogar auf die Gestaltung des Zellkörpers Einfluß haben, nämlich dann, wenn das Plasma ihn nur wie mit einer dünnen Hülle umgibt. Stets ist die ganze Oberfläche des Kerns vom Protoplasma eingehüllt. Dieses erscheint mir als eine gleichmäßig und äußerst fein granuliert Masse;

jedoch findet man, zwar unregelmäßig, in vielen Zellen größere und kleinere Granula in abwechselnder Zahl dem Plasma eingelagert. Mit Hilfe der oben angegebenen Färbungsmethode mit Hämatoxylin nach CODIS, auch nach MALORY erzielte ich weit bessere Tinktionen des Plasmas, als bei der Osmium-Holzessig-Behandlung. Bei letzterer wird man erst durch die Gegenwart eines allerdings stets deutlich erkenntlichen Kerns auf das Vorhandensein einer Ganglienzelle aufmerksam gemacht. Das Protoplasma wird von Osmiumsäure ziemlich stark gebräunt, aber läßt sich bei Anwendung dieses Reagens immer nur als eine winzige den Kern umgebende Hülle erkennen; die von der Zelle austretenden Ausläufer sind dann schwer und oft gar nicht zu beobachten. Daher ist es zu erklären, wenn CUÉNOT keine von den Ganglienzellen ausgehenden Fortsätze hat beobachten können und nicht hat feststellen können, ob die Fibrillen von den Ganglienzellen herrühren; er ist der Ansicht, daß die Ganglienzellen zwischen den Fibrillen einfach eingelagert sind: »celles-ci paraissent simplement intercalées entre les fibrilles«. Auch HAMANN hat augenscheinlich nur mit großen Schwierigkeiten das Plasma der Ganglienzellen beobachten können: »während der Zelleib mit den Ausläufern durch seine Kleinheit nur bei stärksten Vergrößerungen zur Wahrnehmung kommt«. Unvergleichlich bessere Dienste als die Osmiumsäure leistete mir zur Untersuchung des Plasmas der Ganglienzellen das molybdänsaure und phosphormolybdänsaure Hämatoxylin. Hierbei tritt das Plasma bei gut gelungenen Präparaten in schön dunkelvioletter und ultramariner Farbe hervor und zwar so scharf, daß man schon bei Trockensystem seine Abgrenzung nicht nur an der Übergangsstelle von Kernzone und Nervenschicht, sondern selbst in letzterer zwischen dem Gewirr von Nervenfibrillen wahrnehmen konnte.

Wie ich bei Beschreibung der einzelnen Ganglienzellformen schon hervorhob, umgibt das Protoplasma den Kern in vielen Fällen in umfangreichem Maße und zieht sich in mehr oder minder starke Ausläufer aus. Bei den bipolaren Zellen sind diese äußerst fein und zart und scheinen keine Neigung zur weiteren Verästelung zu zeigen. Bei den multipolaren Zellen handelt es sich oft um Fasern von beträchtlicher Dicke, welche sich nach kurzem Verlauf verzweigen und in immer feinere und feinste Fäserchen auflösen, deren Gesamtheit uns das komplizierte Netzwerk von Fibrillen der Nervenschicht vorstellt. Eine feinere Struktur konnte ich an ihnen nicht wahrnehmen.

Von den Stützzellenfasern unterscheiden sie sich durch ihre Zartheit und die Neigung zur Bildung von Varicositäten; während jene doppelt konturiert erscheinen, sehen diese mehr wie Linien aus. Die Erscheinung des Lichtbrechungsvermögens der Querfasern, welche den Nervenfasern abgeht, gibt uns in zweifelhaften Fällen auf Macerationspräparaten ein sicheres Kriterium ab. Die Länge der Fibrillen ist, wie man sich an Isolationspräparaten überzeugen kann, eine recht beträchtliche. Man kann sie isoliert über weite Strecken, über mehrere Gesichtsfelder verfolgen, ohne ihr Ende festzustellen.

Fertigt man einen Längsschnitt durch den Radialnerven an, so scheint uns die Nervenschicht bei schwacher Vergrößerung ausschließlich aus längsverlaufenden Fasern zu bestehen. Mit Immersionssystemen wird man gewahr, daß hier die Hauptrichtung der Fibrillen allerdings eine mit der Längsachse des Armes parallel verlaufende ist; aber neben diesen auch solche vorkommen, welche schräg und quer verstreichen. Dieser Verlauf von Fibrillen wird verständlich, wenn ich zur Erläuterung einige Abbildungen heranziehe. In den Figuren 16 und 17 sieht man einzelne, breite Fortsätze von den Ganglienzellen ausgehen, die auf einmal, scharf abgesetzt, aufzuhören scheinen. In der Tat liegen aber die Verhältnisse derartig, daß die Fortsätze der multipolaren Ganglienzellen nicht in einer Ebene gelegen sind, bei ihrer Verzweigung natürlich die verschiedensten Richtungen einschlagen müssen und deshalb auf dem Schnitt nicht weiter zu verfolgen sind. In Fig. 2a sehen wir eine aus einem Querschnitt stammende Ganglienzelle, deren Fortsätze genau in einem Winkel von 90° zu den Längsfibrillen verlaufen. In derselben Richtung verlaufen die Fortsätze der Ganglienzellen, die ich in Fig. 18 abbilde. Diese beiden Tatsachen beweisen aufs beste, daß sich kreuzende Fibrillen auftreten. Die Längsschnitte lehren aber weiter, daß die Fibrillen vorwiegend wellenförmig leicht gewunden verlaufen und untereinander Anastomosen eingehen. Dieses letztere Verhalten wird uns durch einen Querschnitt noch deutlicher gemacht. Fig. 10a und b zeigt uns einen Teil der Nervenschicht auf dem Querschnitt getroffen. Die Längsfibrillen, oder mehrere zu feinsten Bündeln vereint, finden wir hier als Punkte wieder, die an verschiedenen Stellen durch Linien verbunden sind. Diese Linien sind aber nichts anderes als die Verbindungen, durch welche die Längsfibrillen anastomosieren. Dieses Bild klärt uns noch über einen weiteren Bestandteil der Nervenschicht auf, ich meine die Grund- oder Zwischensubstanz, in welcher die Ganglienzellen mit ihren Fibrillen

eingebettet liegen. Sie erscheint auf unsrer Zeichnung als ein enges Maschenwerk, welches kleine Lückenräume einschließt. Meine Auffassung ist nun die, daß diese Lückenräume Kunstprodukte sind, welche ebenso wie das Maschenwerk durch die Konservierung zustande gekommen sind. Ich fand nämlich in den verschiedenen Präparaten das Maschenwerk nicht gleich weit und die Lückenräume verschieden groß. Ich nehme daher an, daß die Ganglienzellen und Fibrillen in einer Grundsubstanz liegen, die als gleichmäßig, ziemlich homogene Masse die ganze Nervenschicht durchsetzt. Sie färbt sich bei der Osmiumbehandlung hell braun und mit molybdänsaurem Hämatoxylin hell blau.

Der Bau der Nervenschicht ist an allen Stellen derselbe. Nach einer Scheidung der Nervenschicht in eine ventrale und dorsale Masse, welche im ganzen Ambulacralnerven nach JICKELI (18) bestehen soll, habe ich überall vergebens gesucht. Nur die Hauptrichtung der Fibrillen ist verschieden. So prävaliert im Ringnerven der circuläre Verlauf der Fibrillen; von hier aus breiten sie sich einerseits in die Mundhaut und nach allen Richtungen auf die Scheibe aus, anderseits zweigen sie sich in die Radialnerven ab, wo sie, wie schon erwähnt, vorwiegend in der Längsrichtung des Armes bis zur Spitze desselben hinziehen. Auf diesem Wege geben sie Zweige zu den Füßchen ab, die aber nicht in Bündeln, wie HAMANN (15, 16) meint, sondern als gleichmäßig zusammenhängende Schicht in diese eintreten. Derselben Ansicht ist auch CUÉNOT (17). Diesen Verlauf erkennt man aus Fig. 18, welche uns einen Querschnitt durch den Ambulacralnerven und zwar die Übergangsstelle zum Füßchen vorstellt. Die Nervenschicht im Radialnerven repräsentiert sich wiederum als fein punktierte Masse, der Ausdruck der auf dem Querschnitt getroffenen Fibrillen, welche von äußerst feinen Fäserchen, den Anastomosen der Fibrillen, durchsetzt wird. Außerdem sieht man die bedeutend stärkeren Querfasern der Stützzellen quer hindurchtreten. Je mehr man sich der Übergangsstelle zum Füßchen nähert, desto mehr treten die Fibrillen in der Längsrichtung zutage und schließlich sieht man nur noch Fibrillen in dieser Richtung, welche sie dann in den Füßchen beibehalten. Die Fibrillen liegen hier wie im Radialnerven im Grunde des Füßchenepithels, sind aber nicht zu Faserzügen angeordnet. Nachdem die Fibrillen des Radialnerven nach Innervierung der Sehorgane und des Fühlers dessen distales Ende erreicht haben, breiten sie sich auf die Rückenfläche aus.

Aus meiner Darstellung geht hervor, daß die Nervenschicht im

Ring- und Radialnerven aus einem mächtigen Plexus von Fibrillen besteht, die von den Nervenzellen herkommen. Die Fibrillen, welche dicht aneinander gedrängt liegen und untereinander Anastomosen bilden, werden von einer Grundsubstanz zusammengehalten und geben das Gesamtbild eines unentwirrbaren Filzwerkes.

Es mag mir noch gestattet sein, auf Grund einzelner Präparate einige Betrachtungen anzustellen über die Art und Weise, wie das Entstehen dieses komplizierten Netzwerkes zu erklären ist und wie sich die Entwicklung seiner Elemente in der Ontogenie vollzieht. Nach den jüngsten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ist die erste Anlage des Nervensystems in dem später die Mundöffnung umkreisenden epithelialen Ringwulst zu suchen. Die noch indifferenten Epithelzellen sollen am Ende der Metamorphose eine Veränderung erleiden, indem sich einzelne von ihnen in die Länge strecken, in die Tiefe rücken und sich faserförmig bzw. spindelförmig ausziehen. Ihre Lage soll später eine zur Oberfläche parallele werden. Dies ist der Bildungsgang einer bipolaren Ganglienzelle. Ähnlich muß der einer multipolaren sein. Wenn wir Fig. 13 betrachten, fällt uns eine zwischen den Kernen der Stützzellen gelegene Nervenzelle auf, welche zwei Fortsätze nach der Peripherie zu erstrecken scheint und zwei andre Fortsätze mit den Fibrillen der Nervenschicht parallel verlaufen läßt. Sie liegt zwischen den Zellleibern der Stützzellen eingeschlossen und, wenn ich so sagen darf, peripher im Vergleich zu den oben beschriebenen Ganglienzellen. Ihre Lage und die von ihr ausgehenden Fortsätze lassen mich wohl mit gutem Recht annehmen, daß sie aus Epithelzellen hervorgegangen ist, welche sich noch auf embryonalen Stadien vor Eintritt der spezifisch histologischen Differenzierung zu Stützzellen befinden. Sie gab ihre Oberflächenbegrenzung auf, rückte allmählich tiefer und nahm an Volumen zu. Jetzt setzt der Differenzierungsprozeß ein, der sich durch Gestaltsveränderung der Zelle äußerlich zu erkennen gibt. Schließlich resultiert eine Zelle, wie wir sie vor uns sehen, die sich als eine typische Ganglienzelle dokumentiert, indem sie alle Merkmale zeigt, die für diese Zellart sprechen. Dieser Prozeß wird sich an den verschiedensten Stellen im Epiderm wiederholen und indem die Zellen tiefer unter die Kernzone rücken, ihre Fortsätze in der einen oder andern Richtung aussenden, das komplizierte Nervengerüst, wie ich es oben geschildert habe, entstehen lassen.

Wir finden das Nervensystem der Asteriden im Ring- und Radialnerven, überhaupt das Ectoneuralsystem, wie das schon der

Name sagt, auf einer relativ niedrigen Organisationsstufe stehen. Seine Elemente sind ursprünglich sich an der Bildung der Oberfläche des Körpers beteiligende ectodermale Zellen, die infolge der Arbeitsteilung ihre oberflächliche Lage aufgegeben und durch Differenzierungsprozesse sich einer spezifischen Funktion angepaßt haben. Durch weitere Ausbildung ist es zu scharf begrenzten, aus gleichgerichteten Elementen bestehenden nervösen Bahnen gekommen, die aber ihre Lage im Ectoderm nicht aufgeben. Diese Tatsache ist insofern von Interesse, als sie für uns bei der Frage nach der Sonderung des Nervensystems im Tierreich wichtig ist.

Es ist unschwer einzusehen, warum das Ectoderm den bevorzugten Platz für die Lagerung des Nervensystems einnimmt. Das Ectoderm steht mit der Außenwelt in freiem Verkehr und kann so von dieser herrührende Sinneseindrücke, welche für die Ausbildung eines Nervensystems Bedeutung haben, am leichtesten aufnehmen. Während nun bei den höheren Tieren sich das Nervengewebe zu einem hochorganisierten System im Laufe der Entwicklung ausbildet, finden wir bei den niederen das Nervensystem auf einer Stufe, welche wir in den ersten Entwicklungsphasen eines jeden höheren Tieres antreffen. Daß dem so ist, beweisen die embryologischen Forschungen, nach welchen das Nervensystem fast sämtlicher Metazoen in letzter Instanz seinen Ursprung aus dem Ectoderm nimmt. So finden wir denn bei den Hydropolypen ein Nervensystem, das jeder Centralisation entbehrt und bei den Medusen neben dem diffusen Plexus bereits die Bildung eines im Ectoderm gelegenen nervösen Centralorgans. Bei den Asteriden ist ebenfalls morphologisch eine Konzentrierung von Elementen des Nervenplexus eingetreten, welche physiologisch die Bedeutung einer Centralisation trägt. Die Elemente liegen auch hier noch im Ectoderm und wir würden zu einer höheren Stufe gelangen, wenn wir das Nervensystem außerhalb dieses, in die Tiefe des Mesoderm gerückt sähen. Und dieses Stadium findet sich in der Tat auch bei den Echinodermen, aber ob es in der Klasse der Asteriden vorhanden ist, das wage ich nicht zu behaupten.

Ich führte oben an, daß LANGE (12) die nervöse Natur der Nervenschicht im Radialnerven nicht erkannt hatte und den Ort des Nervensystems in die ventrale Wandung des Hyponeuralkanals verlegt. Nachdem HAMANN und CUÉNOT (20) dieser Auffassung zuerst widersprachen, haben beide Forscher später neben dem Ectoneuralsystem das Vorhandensein eines tiefliegenden Nervensystems, welches dem

LANGESchen Nerven gleichbedeutend ist, angenommen. CUÉNOT behauptet die Ganglienzellen des »système nerveux profond« seien Umbildungen des mesodermalen Epithels des Hyponeuralkanals.

II. Das dorsale Peritonealepithel (sog. dorsales Nervensystem).

Neben diesem »système nerveux profond« hat CUÉNOT (19, 20) ein drittes Nervensystem, das »système nerveux entérocoélien« bei verschiedenen Species in der Klasse der Asteriden festgestellt. Seine Untersuchungen beziehen sich auf *Asterias glacialis* und *tenuispina*, *Echinaster sepositus* und *Astropecten aurantiacus*. Bei all diesen Arten hat CUÉNOT ein Nervensystem im Peritonealepithel konstatieren können, während er bei *Asterina gibbosa* sich von dem Vorhandensein nervöser Elemente an dieser Stelle nicht überzeugen konnte; er sucht den Grund hierfür in der Kleinheit des Objekts zu finden, welches für solch feine Untersuchungen nicht geeignet sei. Ich habe *Asterias rubens* auf dieses peritoneale Nervensystem hin eingehender untersucht. Jedoch bin ich, wie CUÉNOT bei *Asterina*, zu einem negativen Ergebnis gelangt, so daß ich die Existenz eines entérocoélien Nervensystems bei *Asterias rubens* in Abrede stelle. Ich will im folgenden meine Untersuchungen über die histologischen Elemente, die das Peritonealepithel zusammensetzen, vorlegen.

Die Körperwand der Asteriden besteht aus der Epidermis und der von ihr bedeckten, mächtig entwickelten Bindesubstanzschicht, der Cutis. In dieser finden sich sowohl dorsal wie ventral Kalkgebilde. In der Tiefe wird die Cutis von einem Hohlraumssystem, welches als schizocöle Leibeshöhle anzusehen ist, durchzogen. Nur von einer dünnen Gewebsschicht getrennt, liegt unter diesem Schizocöl der Hautmuskelschlauch, von außen nach innen aus Ring- und Längsmuskelschicht zusammengesetzt. Von dieser Muskelschicht nach innen kleidet das Cölomepithel die innere Fläche der Körperwand, sowie alle dem Cölom zugehörigen Organe aus. Auf dieses Epithel, sowie auf die Längsmuskelschicht und zwar in der Region der Rückenhaut, habe ich die Aufmerksamkeit zu richten.

Wenn man eine Serie durch den Arm geführter Querschnitte von der Spitze bis zur Scheibe verfolgt, kann man sich leicht überzeugen, daß die Längsmuskelschicht nicht überall gleich stark entwickelt ist. In der aboralen Körperwand kommt es durch Verdickungen vornehmlich in der Medianlinie und seitlich von dieser zur Ausbildung von Muskelsträngen. Diese konvergieren nach der Scheibe hin, wo sie sich zu einem einzigen Muskel vereinigen, der

dem aboralen Centrum zustrebt und mit den Strängen der übrigen Arme zusammenstößt. Diese Muskelstränge waren es, welche zuerst zur Kenntnis von Längsmuskeln in der Körperwand geführt haben.

Der erste, welcher sie beobachtet hat, ist KONRAD. Er hat sie von *Asterias glacialis* O. F. Müll. beschrieben und abgebildet. Bei *Ophidiaster ophidianus* ist sie nachher DELLE CHIAJE aufgefallen; 1872 hat HOFFMANN bei *Asterias rubens* L. auf die fibrillären Muskelbündel hingedeutet. In seinen »vergleichend-anatomischen Bemerkungen über Echinoderinen« stellte LUDWIG (14) ihre allgemeine Verbreitung durch Untersuchungen an *Culeita*-, *Echinaster*-, *Linckia*- und *Pentaceros*-Arten fest. Erst HAMANN (16) erkannte, daß die ganze Körperwand eine Längsmuskulatur besitzt, die nur auf der Ventralseite durch die Ambulacralwirbel eine Unterbrechung erfährt. Er nimmt für diese Längsmuskeln epithelialen Ursprung an, welche Annahme zu Recht besteht und zu der ich durch meine Untersuchungen ebenfalls bestimmt werde. Diese Längsmuskeln werden vom Peritonealepithel, welches ihre Matrixzellen enthält, bedeckt.

CUÉNOT (20) ist aber der Ansicht, daß zwischen Epithel und Muskulatur das Nervensystem liegt: »Lorsque dans une coupe de la paroi du corps, on rencontre des muscles péritonéaux, on peut être certain de trouver au-dessus une couche nerveuse courant entre les filaments de l'épithélium entérocoelien.« Die Fibrillen sollen in derselben Richtung wie die Längsmuskeln verlaufen und sich zu dem Peritonealepithel genau so verhalten wie die Fibrillen des Ectoneuralsystems zu dem Epithel der Epidermis. Er beschreibt das Peritonealepithel als eine einzige Schicht von Zellen, die sich in ihrem unteren Teil in eine zarte, feine Faser verlängern. Diese Zellfortsätze durchqueren die Nervenschicht senkrecht, um sich auf dem darunter gelegenen Bindegewebe zu befestigen. Außerdem sollen noch Bindegewebsfasern die Fibrillen- und Muskelschicht durchsetzen: »De place en place, on voit très nettement des paquets de filaments et des fibrilles conjonctives traverser le ruban nerveux pour se prolonger entre les faisceaux musculaires.« Wo die Längsmuskulatur nicht zu stärkeren Bündeln angeschwollen ist, schildert CUÉNOT das Epithel als ein pflasterförmiges. Zwischen den in der Längsrichtung des Armes verlaufenden Nervenfibrillen, die dieselbe Beschaffenheit und das gleiche Aussehen haben wie im Ambulacralnerven, hat er eine beträchtliche Anzahl von Nervenzellen beobachtet. Mir ist es nicht geglückt weder auf Quer- noch auf Längsschnitten unter dem Peritonealepithel eine Lage von Fibrillen zu entdecken. Obwohl ich

an einzelnen Individuen die Längsmuskulatur sehr gut entwickelt fand, konnte ich mich nicht ein einziges Mal von dem Vorhandensein einer vom Epithel bedeckten Fibrillenschicht und in dieser gelegenen Ganglienzellen überzeugen.

Mein Befund über die histologische Beschaffenheit des Peritonealepithels und der Längsmuskulatur ist folgender: Das Epithel ist einschichtig und besteht aus Deckzellen, epithelialen Muskelzellen und zerstreut zwischen ihnen liegenden Drüsenzellen.

Man sieht die Drüsenzellen im gefüllten Zustand höckerartig über das Epithel hervorragen. Es sind typische Körnchenzellen, ähnlich denen, wie ich sie im Ambulacrarnervenepithel fand, nur bedeutend kleiner. Ihr längster Durchmesser beträgt etwa 8—9 μ . Die Gestalt ist vornehmlich eine mehr eiförmige; auch kuglige Formen konnte ich beobachten. Die Zellwand ist sehr deutlich sichtbar und scheint mir eine strukturlose Membran zu sein. Die Körnchen werden von Osmiumsäure geschwärzt und von Hämatoxylinorange gelb bis orangerot gefärbt. Die Auffindung des Kerns kann oft im reifen Stadium der Zelle mit Schwierigkeiten verknüpft sein. Er ist scharf konturiert und mit einem meist central gelegenen Kernkörperchen versehen (Fig. 21). Diese Drüsenzellen sind in den dorsalen Mesenterien, welche vom Peritonealepithel überzogen werden, gleichfalls wahrzunehmen. —

Die Deckzellen sind ziemlich scharf gegeneinander abgegrenzt. Das Plasma erscheint äußerst fein und gleichmäßig granuliert. Im Innern liegt ein deutlich hervortretender mit einem Nucleolus versehener Kern, dessen Größe und Form unwesentlich variiert. Jede Deckzelle des Peritonealepithels ist mit einer Wimper besetzt, die in das Lumen der Leibeshöhle hineinschlägt; wenn ich sie an allen Stellen nicht beobachtet habe, muß ich diesen Umstand der Konservierung zuschreiben, bei der die Geißeln nicht sichtbar wurden oder verletzt worden sind. Nach der Schilderung CUÉNOTS (19, 20) verlängern sich nun die Zellen, indem sie einen feinen protoplasmatischen Faden in die Tiefe senden; ich konnte dieselbe Beobachtung machen. Jedoch bin ich nicht der Ansicht, daß dieser protoplasmatische Fortsatz sich auf einer zwischen Längs- und Ringmuskulatur befindlichen Bindegewebsschicht festsetzt. So sehr ich diese gesucht habe, konnte ich eine solche Bindegewebslamelle nicht auffinden. Ebensowenig ist die Existenz von typischer Bindegewebsubstanz zwischen den einzelnen Längsmuskelfibrillen nachzuweisen.

Wenn wir uns Fig. 22 betrachten, dieselbe stellt einen Teil eines

Querschnittes durch den median verdickten Muskel dar, so sehen wir an der Peripherie zwei Zellen gelegen. Bei der in der Zeichnung links liegenden Zelle finden wir das Plasma auf ein Minimum reduziert. Der Kern erscheint sehr hell und ist an einer Stelle noch von Plasma begrenzt. Mehr nach der Basis der Zelle sehen wir zwei Muskelfibrillen auf dem Querschnitt getroffen, die eine liegt vollkommen an der Zellgrenze, während die andre im Innern der Zelle gelegen ist. Hier tritt uns also eine Zelle, welche sich noch im Verbande des Peritonealepithels befindet, als kontraktile Fasern produzierendes Element entgegen, also eine typische Epithelmuskelzelle. Nachdem wir uns von dieser Tatsache überzeugt haben, können wir uns den Bau der rechts von ihr gelegenen Zelle leicht erklären. Sie zieht sich in einen feinen Faden aus; derselbe geht aber nicht senkrecht durch die ganze Muskelschicht hindurch, sondern wir sehen, daß er nur einen Teil derselben durchzieht und dann an eine Muskelfibrille herantritt. Diese ist aber nichts andres, als ein Produkt der betreffenden Zelle. Zum Unterschied von der ersten Zelle liegt hier die Fibrille nicht mehr in direkter Berührung mit dem Zelleib, sondern steht mit diesem nur noch durch einen feinen Fortsatz desselben in Verbindung. Diesen basalen Fortsatz der Zelle muß ich demnach als sarcoplasmatische Substanz auffassen und nicht wie CUÉNOT (20) und SCHNEIDER (25) als Stützfaser.

Bei weiterer Betrachtung zeigt uns die Abbildung mehrere Gruppen von Muskelfibrillen. Die zu einer Gruppe angeordneten Fasern sind die von einer einzigen Zelle ausgeschiedenen kontraktile Elemente. Die Scheiden, die sie umgeben, sind die Überreste der sarcoplasmatischen Substanz. Die Zellen entstammen dem Peritonealepithel, sie haben sich aus ihrem Verbande losgelöst und sind in die Tiefe gerückt. Dieses Verhalten wird noch besser und instruktiver veranschaulicht durch Fig. 23, die meine Beobachtung und Auffassung über die Bildung der Muskelfasern sicherstellt. Die Abbildung zeigt einen Querschnitt des median verdickten Muskelbandes und zwar eine Stelle, die ungefähr in der Mitte zwischen Endothelzellen und Ringmuskulatur gelegen ist. Genau in der Mitte des Bildes liegt eine Zelle, in deren Centrum ein hell erscheinender Kern mit Kernkörperchen gelegen ist. Von dem Kern gehen noch kleine plasmatische Brücken zur Peripherie der Zelle, an der die Ausscheidung kontraktiler Substanz vor sich gegangen ist. Aber nicht nur an der Peripherie allein, auch in der Zelle selbst, sind Fibrillen gelegen. Die Grenze der Zelle wird durch Sarcoplasma angedeutet, welches

mit Resten anderer Zellen in Verbindung steht. Überall wo wir Längsmuskulatur antreffen, finden wir solch feine Stränge, die von CUÉNOT teils als Stützfasern, teils als Bindesubstanz gedeutet werden. Daß diese Ansicht CUÉNOTS eine unrichtige ist, beweist mir noch der Umstand, daß ich diese sarcoplasmatischen Reste eben nur im Bereiche von Längsfasern vorfinde, wogegen an den Stellen, wo diese fehlt, wo also auf das Cölomepithel die Ringmuskelschicht folgt, die Zellreste nicht sichtbar sind.

Wir haben also gesehen, daß die Muskelfibrillen in Gruppen angeordnet, mehr oder weniger vom Sarcoplasma miteinander verbunden sind. Die Gruppen liegen in mehreren Schichten übereinander. Je stärker die Muskulatur ist, desto mehr Schichten werden sich finden. Wenn wir Fig. 19 und 20 vergleichen, welche Querschnitte durch den medianen Längsmuskel zweier verschiedener Individuen darstellen und bei gleicher Vergrößerung entworfen sind, beobachten wir, daß auf Fig. 19 die Muskulatur bedeutend stärker entwickelt ist, demnach auch die Schichtung der Muskelgruppen eine beträchtlichere ist, als im Muskelband auf Fig. 20. Seitlich vom medialen Muskelband, wo die Muskulatur schwach ausgebildet ist, findet sich oft nur eine einzige Muskelfibrillengruppe. Prüfen wir solch eine Stelle genauer, so werden wir ähnlichen Verhältnissen, wie ich sie eben geschildert habe, wieder begegnen. Fig. 24 gibt uns einen Querschnitt wieder, der einer seitlichen Partie des Peritonealepithels entnommen ist. Peripher liegen die deutlich sichtbaren Kerne eingebettet in den protoplasmatischen Zellleib. Einzelne Zellen lassen eine recht scharfe Grenze erkennen. Das Protoplasma ist vorzüglich auf die Peripherie beschränkt, während es im basalen Teil geschwunden ist und nur noch als dünner Wandbelag zu erkennen ist, so daß das Plasma im optischen Durchschnitt wie in Fasern ausgezogen erscheint, die sich basal vereinigen. An Stelle des geschwundenen Protoplasmas finden wir zum Teil Muskelfibrillen, allerdings nicht regelmäßig peripher angeordnet, sondern auch innerhalb der Zelle. Deutlich aber erkennen wir hier, daß die Fibrillengruppen nur in einer Schicht angeordnet sind. Wir können schon auf dieser Figur feststellen, daß bei allmählich sich stärker ausbildender Muskulatur, die Gruppen in mehreren Schichten sich anordnen werden. Wir sehen einen Kern, der nicht mehr seine periphere Lage beibehalten hat; er ist in die Tiefe gerückt. Das nächste Stadium würde ein solches sein, wie wir es in Fig. 25 antreffen. Hier liegt die ganze Zelle nicht mehr im Epithel selbst, sondern hat sich von ihm getrennt und

ist zu einer subepithelialen Zelle geworden. Sie hat hier schon an der Basis eine beträchtliche Menge kontraktiler Substanz abgeschieden. Allmählich wird das Protoplasma aufgebraucht und es werden nur noch Reste davon übrig bleiben, die die Längsmuskelschicht in allen Richtungen durchkreuzen, wie das aus derselben Zeichnung und aus den Abbildungen von den medialen Muskelbändern zu ersehen ist (Fig. 19 und 20). Die Verbindung der sarcoplasmatischen Substanz mit den Epithelzellen bleibt entweder bestehen, oder sie geht verloren; denn bei alten Muskelzellen geht das Sarcoplasma oft in mehr oder weniger großem Umfange zugrunde. So ist auch die Beobachtung zu erklären, daß man oft die Muskelfibrillen in regelloser Anordnung trifft.

Rostock, Januar 1905.

Literaturverzeichnis.

1. FRIEDR. TIEDEMANN, Anatomie der Röhrenholothurie, des pommeranzfarbigen Seesterns und des Stein-Seeigels. Landshut 1816.
2. — Beobachtungen über das Nervensystem und die sensiblen Erscheinungen der Seesterne. In MECKELS Deutsches Archiv für die Physiologie. Bd. I. 1815.
3. JOH. MÜLLER, Anatomische Studien über Echinodermen. MÜLLERS Archiv. 1850. S. 117—155.
4. — Über den Bau der Echinodermen. Abh. Akad. Wiss. Berlin. 1853.
5. H. WILSON, The nervous system of the Asteridae; with observations on the structure of their organs of sense, and remarks on the reproduction of lost rays. Transact. Linn. Soc. London. Vol. XXIII. 1860. p. 107—123.
6. PH. OWSJANNIKOW, Über das Nervensystem der Seesterne. Bull. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. T. XV. 1871. p. 310—318.
7. RICH. GREEFF, Über den Bau der Echinodermen. I. Mittlg. Sitzungsber. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg. 1871. S. 53—62.
8. — Über den Bau der Echinodermen. II. Mittlg. Ebenda. 1872. S. 93—102.
9. — Über den Bau der Echinodermen. III. Mittlg. Ebenda. 1872. S. 158—172.
10. C. K. HOFFMANN, Zur Anatomie des Asteriden. Niederländisches Archiv f. Zool. Bd. II. 1872. S. 1—32.
11. R. TEUSCHER, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. III. Asteridae. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876. S. 493—516.
12. W. LANGE, Beitrag zur Anatomie und Histologie der Asteriden und Ophiuren. Morph. Jahrb. II. 1876. S. 241—286.
13. H. LUDWIG, Beiträge zur Anatomie der Asteriden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878. S. 99—162.
14. — Über den primären Steinkanal der Crinoideen, nebst vergl.-anatom. Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt. Ebenda. Bd. XXXIV. 1880. S. 310—332.

15. OTTO HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 1. Die Holothurien u. das Nervensystem der Asteriden. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883. S. 145—190.
16. — Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2. Die Asteriden anatomisch und histologisch untersucht. Jena 1885.
17. L. CUÉNOT, Contribution à l'étude anatomique des Astérides. Dissertationsschrift. 1887.
18. CARL F. JICKELI, Vorläufige Mitteilung über das Nervensystem der Asteriden. Zool. Anzeiger. Bd. XI. 1888. S. 339—342.
19. L. CUÉNOT, Le système nerveux entérocoelien des Échinodermes. Compt. Rend. T. CXI. 1890. p. 836—839.
20. — Études morphologiques sur les Échinodermes. Arch. biol. T. XI. 1891. p. 303—680.
21. H. LUDWIG, BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. II. Abt. 3. 1894.
22. E. ZERNECKE, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Dissertationsschrift. 1895.
23. H. BETTENDORF, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Dissertationsschrift. 1897.
24. W. PFEFFER, Die Sehorgane der Seesterne. Zool. Jahrbücher. Bd. XIV. 1901.
25. CARL CAMILLO SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

<i>ag</i> , Ausführungsgang;	<i>mf</i> , Muskelfibrille;
<i>Bd</i> , Bindesubstanz;	<i>ms</i> , mittlere Schicht der Cuticula;
<i>bf</i> , basaler Fortsatz der Sinneszellen;	<i>nf</i> , Nervenfibrille;
<i>Bl</i> , Bindegewebslamelle;	<i>Nsch</i> , Nervenschicht;
<i>bs</i> , basale Schicht der Cuticula;	<i>P</i> , Pore;
<i>bx</i> , Becherzelle;	<i>Pep</i> , Peritonealepithel;
<i>C</i> , Cuticula;	<i>pf</i> , perceptorischer Fortsatz der Sinneszellen;
<i>Em</i> , Epithelmuskelzelle;	<i>PH</i> , Perihämalraum;
<i>Ep</i> , Epithel des Perihämalraums;	<i>pr</i> , Protoplasma;
<i>F</i> , Flimmer;	<i>ps</i> , periphere Schicht der Cuticula;
<i>glx</i> , Ganglienzelle;	<i>qf</i> , Querfaser;
<i>Gs</i> , Nervengrundsubstanz;	<i>Rdn</i> , Radialnerv;
<i>K</i> , Kern;	<i>Rgn</i> , Ringnerv;
<i>k</i> , Körnchensecret;	<i>Rm</i> , Ringmuskulatur;
<i>Kx</i> , Kernzone;	<i>S</i> , sarcoplasmatischer Rest;
<i>kx</i> , Körnchenzelle;	<i>schl</i> , Schleimsecret;
<i>Lm</i> , Längsmuskulatur;	<i>stx</i> , Stützzelle;
<i>LN</i> , LANGESCHER NERV;	<i>sx</i> , Sinneszelle;
<i>M</i> , Muskulatur der Ambulacralfüßchen;	<i>v</i> , Vacuole;
<i>m</i> , Mundöffnung;	<i>VS</i> , Vertikalseptum.
<i>ma</i> , ausgestülpter Magen;	

Tafel IX.

Fig. 1. Ventrale Fläche eines *Asterias rubens*; nach Lupenvergrößerung gezeichnet.

Fig. 2. Querschnitt durch den Radialnerv. Mit Sublimat konserviert, in salpetersaurem Alkohol entkalkt und in Alaunkarmin gefärbt. (ZEISS DD, Oc. 2.)

Fig. 2a. Bipolare Ganglienzelle, entstammt einem Querschnitt durch den Radialnerv. Die Zelle ist dicht unterhalb der Kernzone gelegen; in ihrer Lage und Richtung ist sie zu Fig. 2 orientiert. Das Objekt ist mit Sublimatessigsäure konserviert und in molybdänsaurem Hämatoxylin gefärbt. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 2.)

Fig. 3. Querschnitt durch die Cuticula, deren periphere Schicht sich zum Teil umgelegt hat und von der Fläche gesehen ist. Das Objekt ist mit Osmiumsäure-Sublimatessigsäure konserviert. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 4. Stützzellen, die einem Querschnitt durch den Radialnerv entstammen. Das Objekt ist mit Sublimatessigsäure konserviert und die Schnitte in Eisenhämatoxylin gefärbt. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 3.)

Fig. 5 u. 6. Längsschnitte parallel zur Oberfläche eines *Asterias*. Der Schnitt trifft den Radialnerv tangential und folgt unmittelbar auf die Cuticula. Fig. 5a bei hoher, Fig. 5b bei tiefer Einstellung des Mikroskops. Konservierung mit Sublimatessigsäure, Färbung in molybdänsaurem Hämatoxylin. (Fig. 5 ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 2. Fig. 6 ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 7. Teil eines zur Längsachse des Armes senkrecht geführten Querschnittes durch den Radialnerv. In der Kernzone (Kx) Becherzellen dicht unter der Cuticula. Das Objekt ist mit Osmium-Sublimatessigsäure konserviert. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 2.)

Fig. 8 u. 9. Becherzellen, entstammen Querschnitten durch den Radialnerv. Osmiumsäure-Sublimatessigsäure-Konservierung. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 10a u. b. Teile von Querschnitten durch den Radialnerv. In der Kernzone (Kx) liegen Körnchenzellen und in Fig. 10b außerdem eine Becherzelle. Von der Nervenschicht ($Nsch$) ist nur der angrenzende Teil in die Figuren eingezeichnet. Das Objekt ist mit Osmiumsäure-Sublimatessigsäure konserviert. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Tafel X.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Radialnerv parallel zur Oberfläche des Tieres geführt. In der Kernzone (Kx) liegen zwischen den Stützzellen die Sinneszellen. An der Grenze von Kernzone und Nervenschicht, von letzterer ist nur ein Teil gezeichnet, liegt eine tripolare Ganglienzelle. Das Objekt ist mit Sublimatessigsäure konserviert und in phosphormolybdänsaurem Hämatoxylin gefärbt. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 12. Desgl. zur Oberfläche des Tieres parallel geführter Längsschnitt durch den Radialnerv. Die Grenzen der Stützzellen sind deutlich sichtbar. Zwischen ihnen in der Kernzone die Sinneszellen gelegen. An der Übergangsstelle von Kernzone und der nur zum Teil in die Figur eingetragenen Nervenschicht die Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen. Das Objekt ist mit Sublimatessigsäure konserviert und in molybdänsaurem Hämatoxylin gefärbt. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 13. Desgl. zur Oberfläche des Tieres parallel geführter Längsschnitt durch den Radialnerv. Im basalen Teil der Kernzone (Kx) eine multipolare Ganglienzelle, in der Nervenschicht, von der hier ebenfalls nur ein Teil

144 Rudolf Meyer, Unters. über d. feineren Bau des Nervensyst. der Asteriden.

gezeichnet ist, eine große bipolare Ganglienzelle. Sublimatessigsäure-Konservierung und Färbung in phosphormolybdänsaurem Hämatoxylin. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 14. Eine typische bipolare Ganglienzelle, deren Fortsätze deutlich eine große Strecke zu verfolgen sind. Die Zelle entstammt einem Längsschnitt durch den Radialnerv. Konservierung und Färbung wie bei Fig. 13. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 15. Eine tripolare Ganglienzelle, gleichfalls aus einem Längsschnitt durch den Radialnerv. Konserviert und gefärbt wie bei Fig. 13. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 16 u. 17. Multipolare Ganglienzellen aus einem Längsschnitt durch den Radialnerv. Konservierung und Färbung wie bei Fig. 13. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

Fig. 18. Ein Teil des auf dem Querschnitt getroffenen Radialnerven und Übergangsstelle von diesem zum Ambulacralfüßchen, welches auf dem Längsschnitt getroffen ist. In Sublimatessigsäure konserviert und in molybdänsaurem Hämatoxylin gefärbt. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 2.)

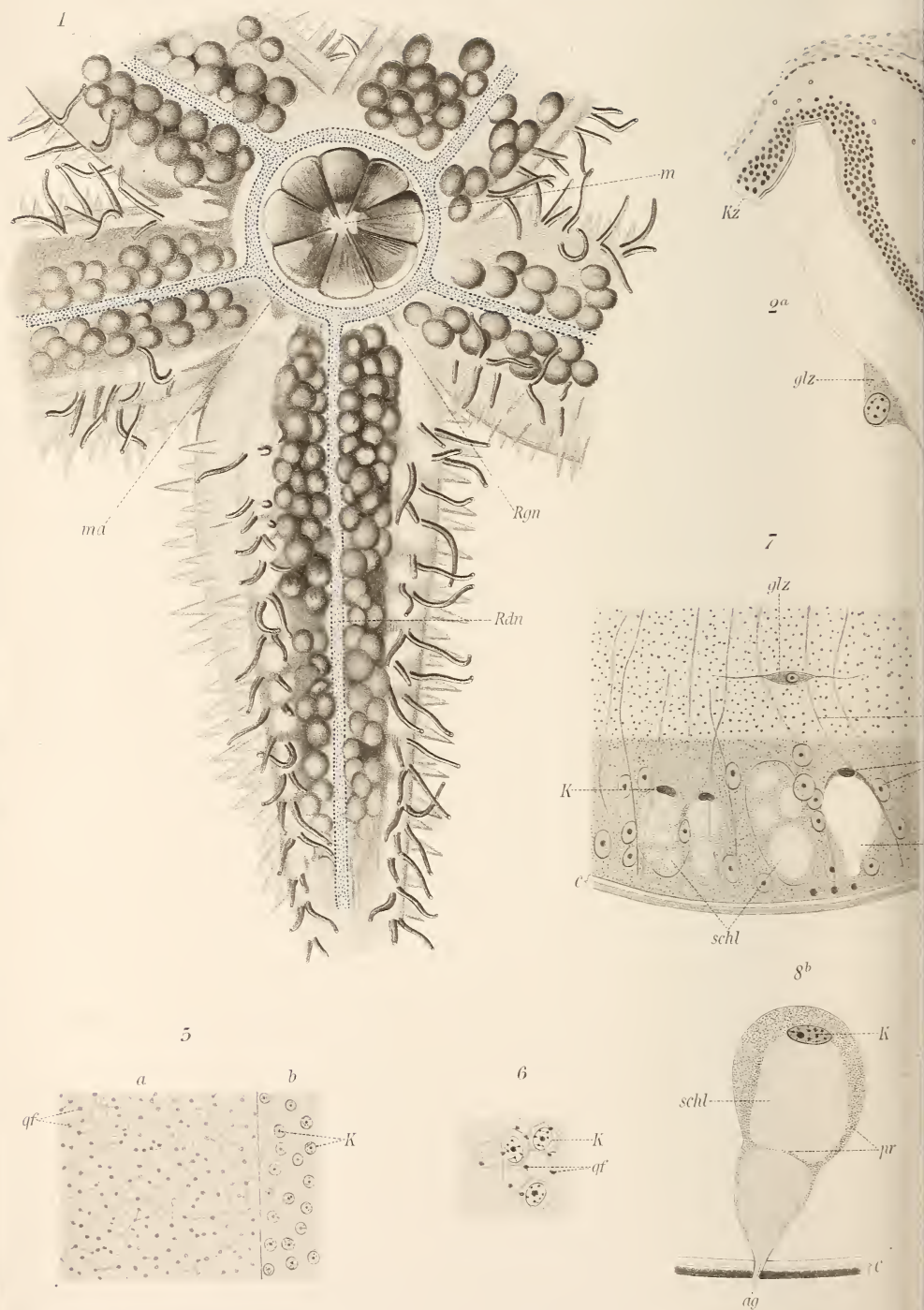
Fig. 19 u. 20. Querschnitte durch die dorsalen medianen Längsmuskel von zwei verschiedenen Tieren, die in Osmiumsäure-Sublimatessigsäure konserviert sind. (ZEISS DD, Oc. 2.)

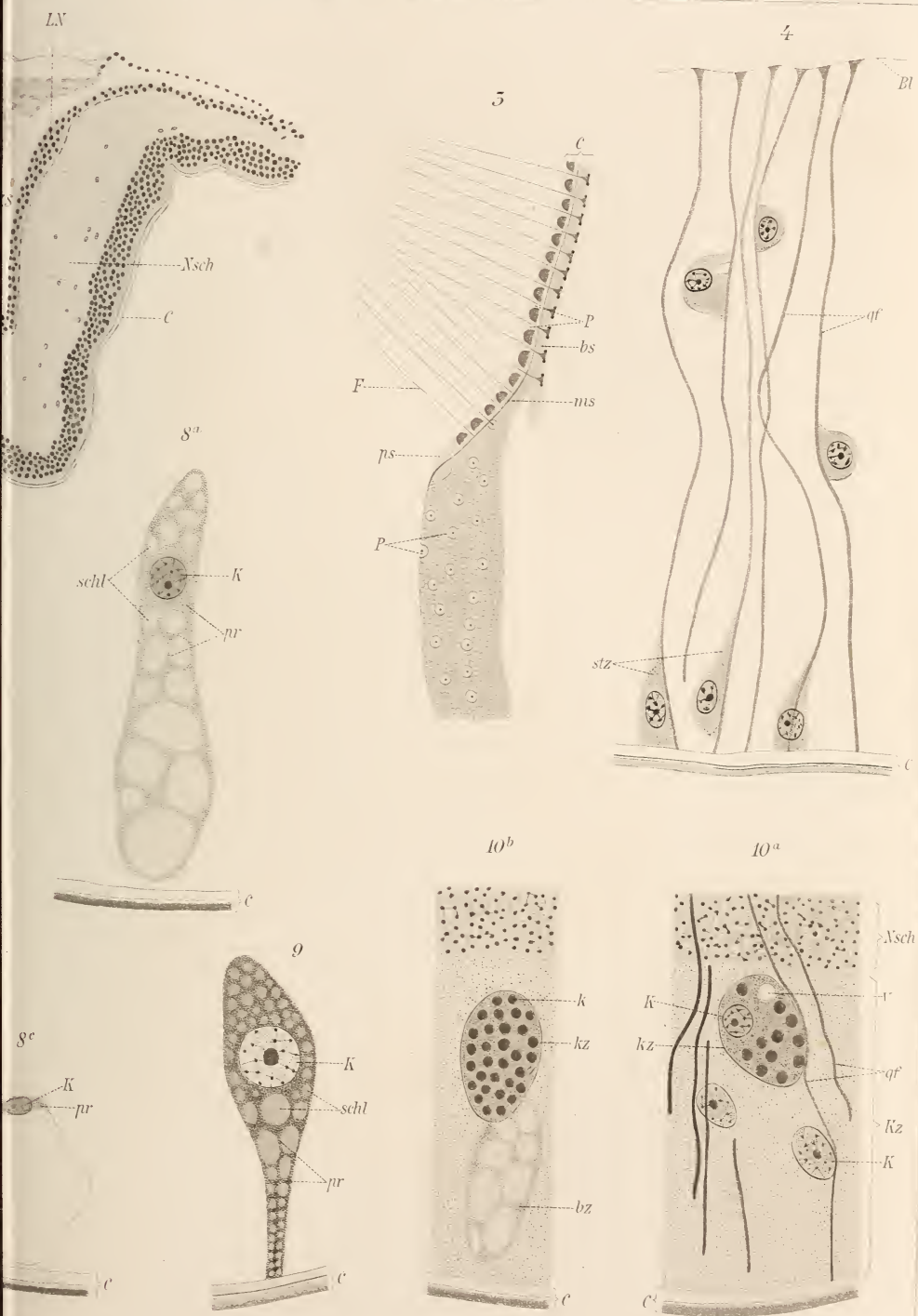
Fig. 21. Drüsenzelle aus dem Peritonealepithel. Das Objekt ist mit Osmiumsäure-Sublimatessigsäure konserviert. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 4.)

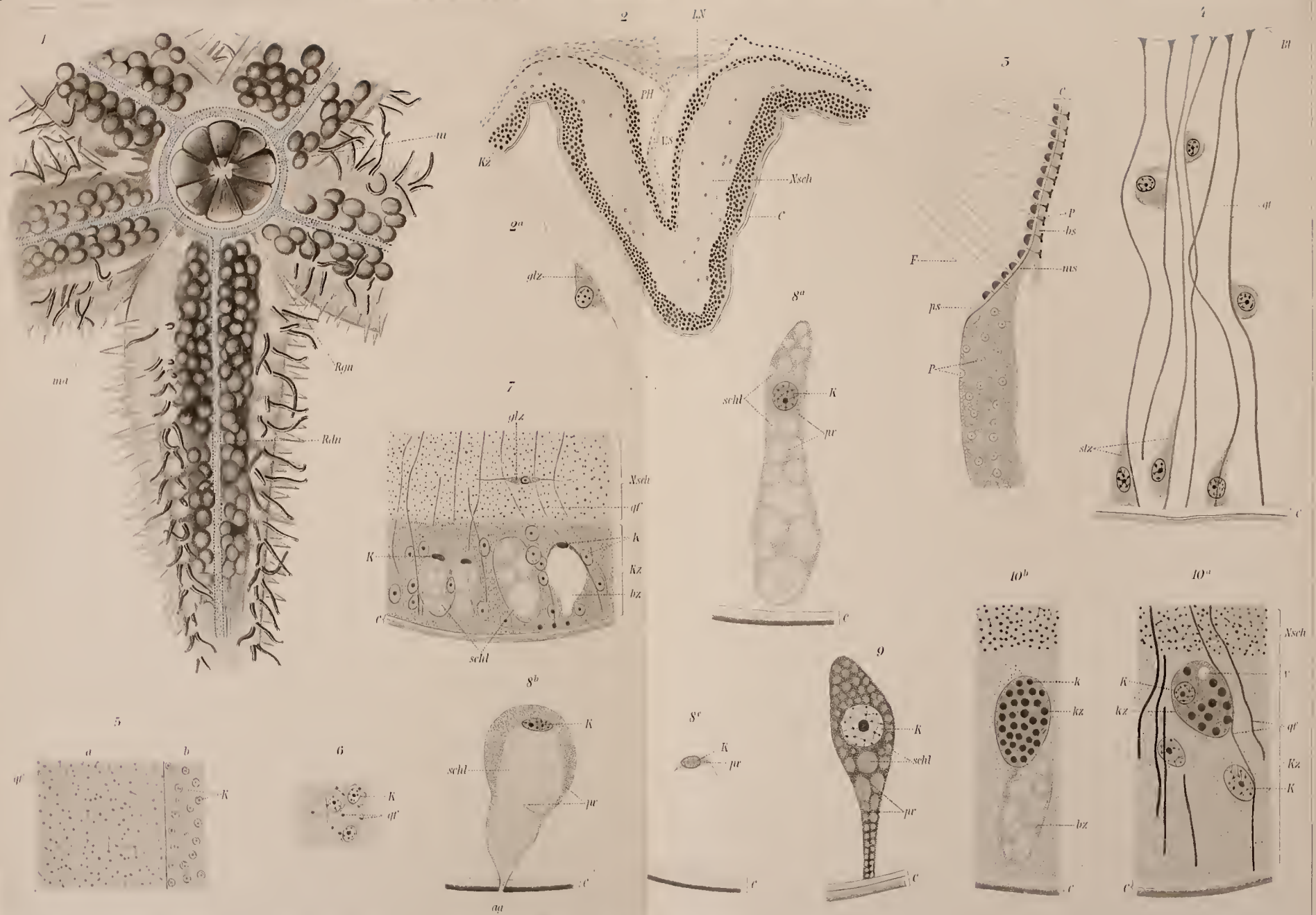
Fig. 22. Teil eines Querschnitts durch den dorsalen medianen Längsmuskel. An der Peripherie, noch im Peritonealepithel gelegen, haben zwei Zellen kontraktile Fibrillen produziert. Osmiumsäure-Sublimatessigsäure. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 2.)

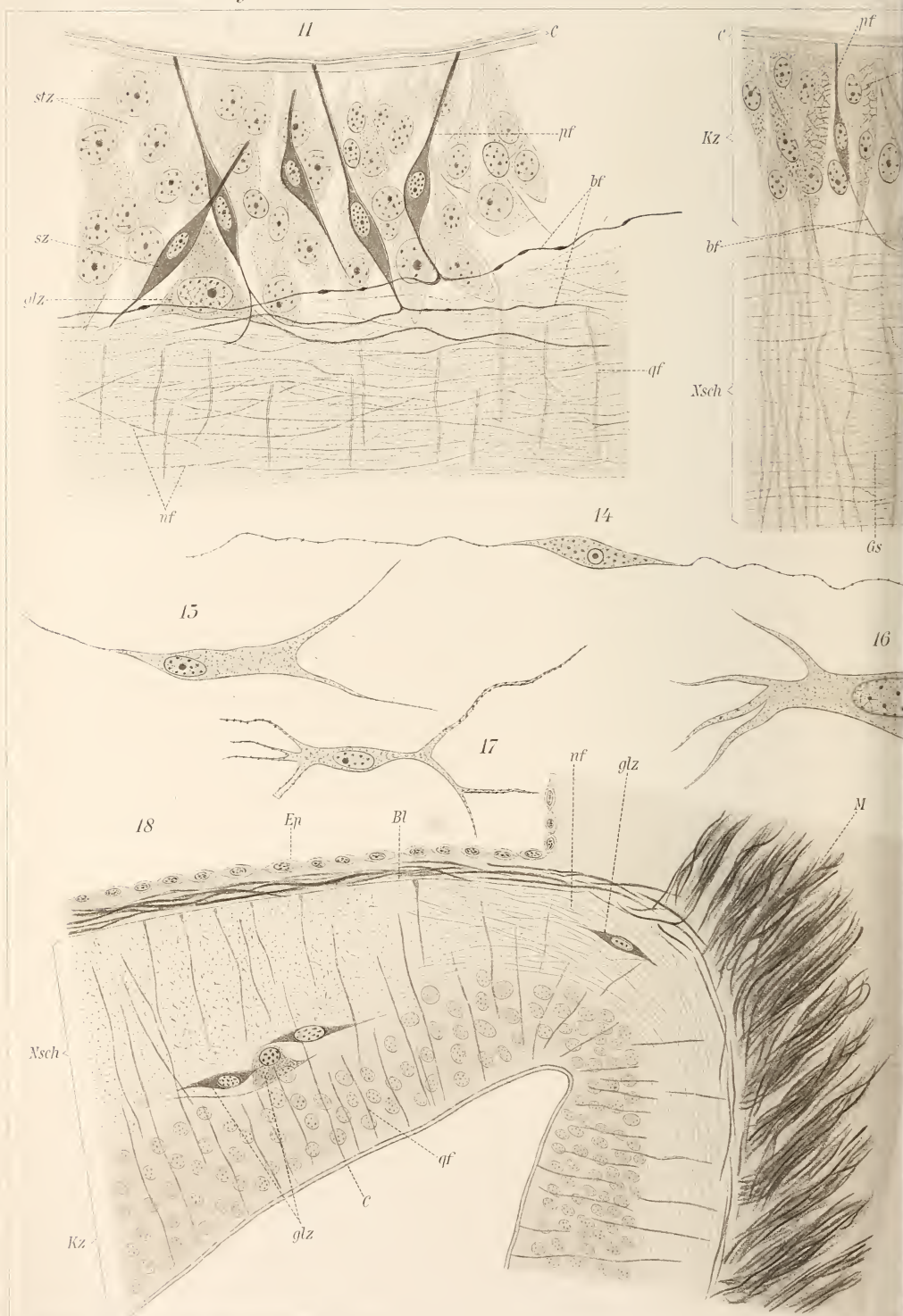
Fig. 23. Querschnitt durch das dorsale, median verdickte Längsmuskelband. Die Zelle, welche Muskelfibrillen abgeschieden hat, liegt in der Mitte des Muskels, zwischen Peritonealepithel und Ringmuskelschicht. Osmiumsäure-Sublimatessigsäure. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 2.)

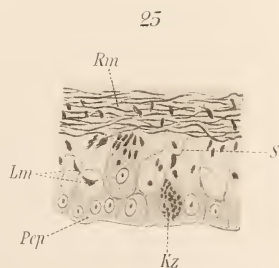
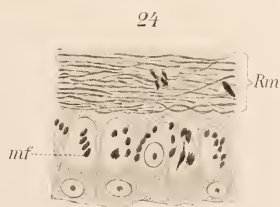
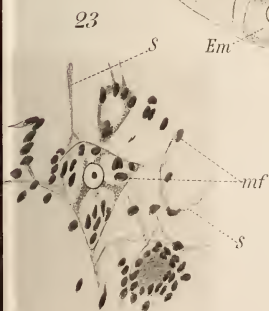
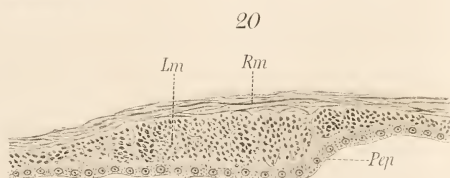
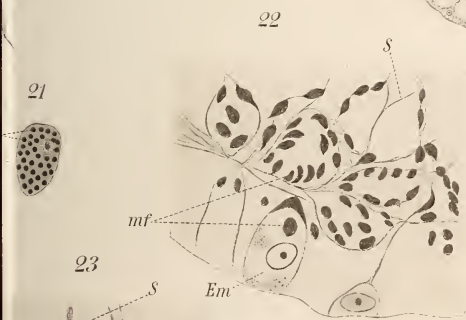
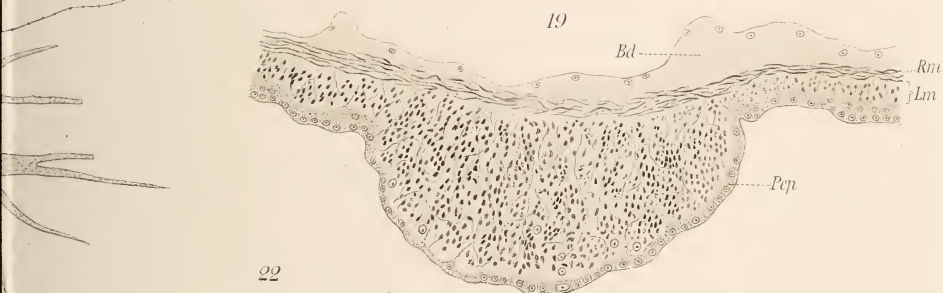
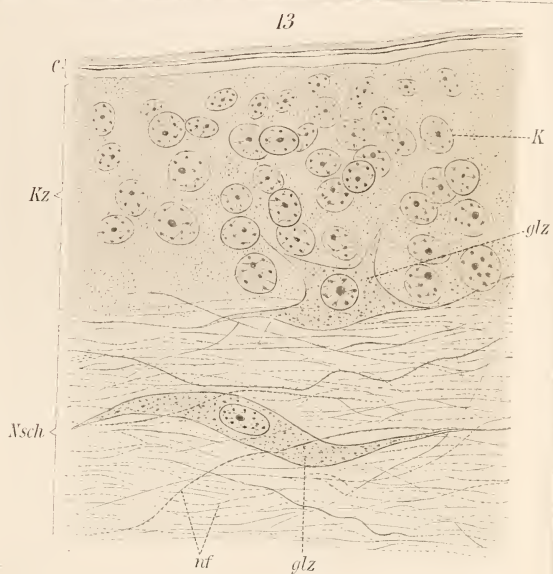
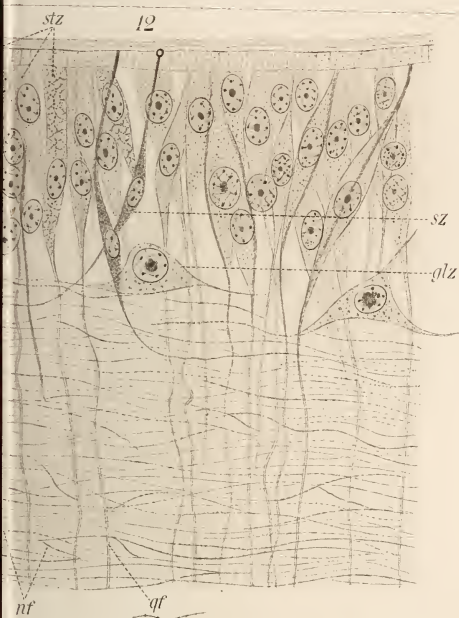
Fig. 24 u. 25. Querschnitte durch das Peritonealepithel, welches in geringer Entfernung lateral vom medianen Längsmuskel gelegen ist. Osmiumsäure-Sublimatessigsäure. (ZEISS $\frac{1}{18}$ Öl-Immers., Oc. 2.)

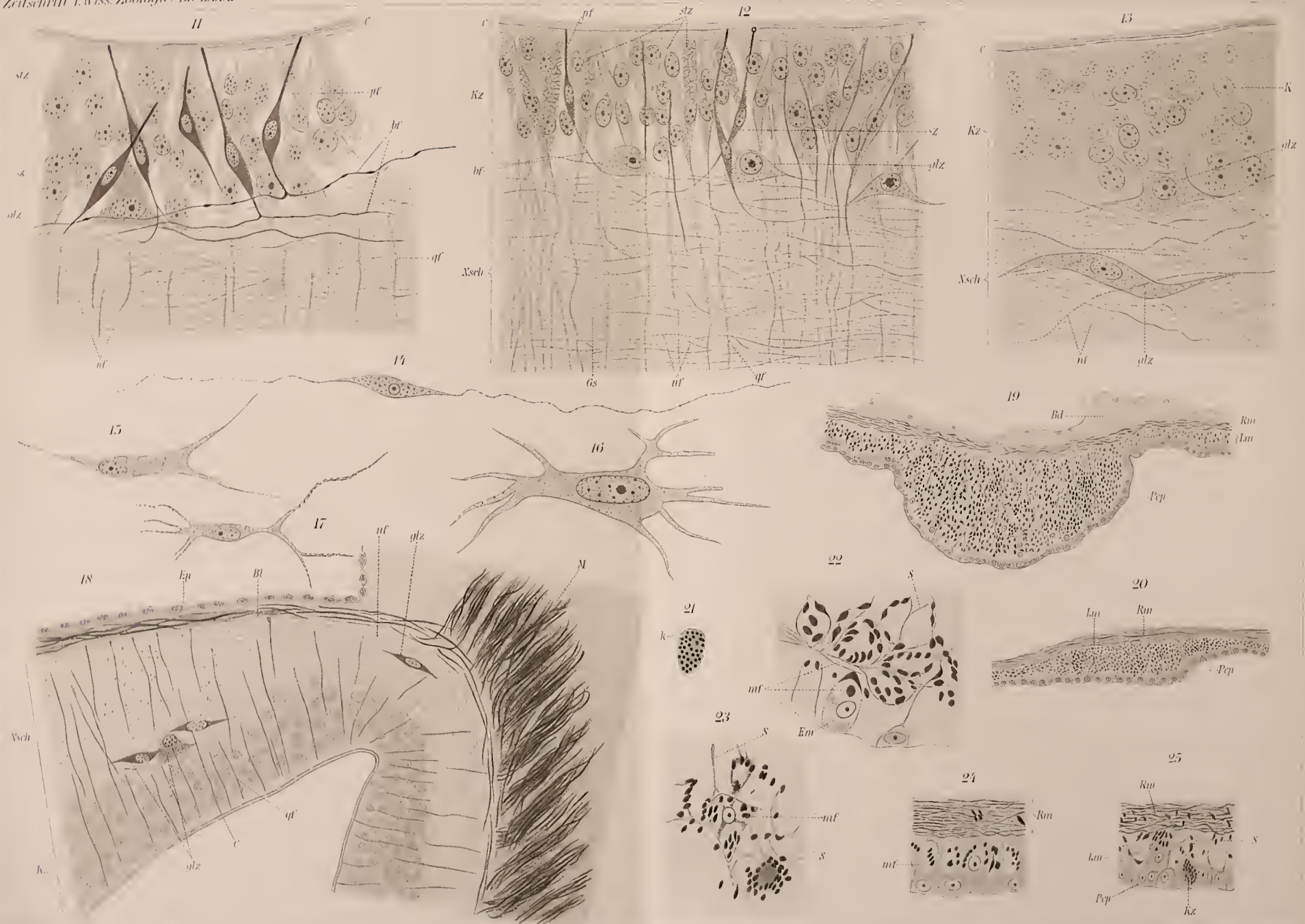












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [81](#)

Autor(en)/Author(s): Meyer Rudolf

Artikel/Article: [Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Ästenden \(Asterias rubens\) 96-144](#)