

Zur Histologie der Tentakel und des Rhinophors des *Nautilus pompilius*.

Von

Miguel Fernandez

(La Plata).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XII und XIII.

Wohl die älteste Darstellung der feineren Anatomie des *Nautilus*-Tentakels stammt von OWEN (1843), der an Hand eines schwach vergrößerten Querschnittes besonders die eigenartige Anordnung der Längsmuskulatur darstellte und deren Wirkungsweise in bezug auf den ventralen Nerv näher erläuterte.

Seitdem wurde die mikroskopische Anatomie dieser Organe kaum gefördert, bis 1896 VAYSSIÈRE eine viel eingehendere Darstellung derselben gab. Er beschrieb zunächst die äußere Form der gewöhnlichen Tentakel, der Augententakel und des sog. Rhinophors (*tentacule olfactif*) und schilderte dann den feineren Bau der Scheide und des Cirrus der gewöhnlichen Tentakel. Die Scheide besteht hauptsächlich aus Bindegewebe, das durch vielfache Muskelstränge in allen Richtungen durchzogen wird und gegen das äußere Epithel durch eine deutlichere, gegen das innere durch eine sehr schwache Basalmembran abgegrenzt wird. Das Cylinderepithel ist auf der äußeren Seite der Scheide höher, auf der inneren niedriger. Der Cirrus besitzt in der Achse einen dicken Nervenstrang, dessen centrale Zellen schwach färbbar sind, während die Granulationen der äußeren leicht Karmin aufnehmen. Auf einzelnen Querschnitten gehen von ihm feine Nervenfasern ab. Um den Nerv liegt eine Ansammlung von Muskel- oder Bindegewebsfasern, von der radiäre Strahlen gegen die Oberfläche ziehen und dabei große Räume abgrenzen, in denen mächtige Längsmuskulatur verlaufen. Auf der inneren Seite kommen ein kleineres inneres und ein größeres äußeres Gefäß vor, welche VAYSSIÈRE als Arterie, bzw.

Vene deutet. Das gewöhnliche Cirrusepithel geht auf der inneren Seite in ein sehr hohes Epithel über, welches einer bindegewebigen Fibrillenmasse aufsitzt und in das Nervenfasern eintreten, wie er in seiner Figur angibt. Er hält es für ein Sinnes-, höchstwahrscheinlich Tastepithel.

L. E. GRIFFIN (1898 und 1900) machte in einer vorläufigen Mitteilung und später in seiner *Nautilus*-Monographie sehr genaue Angaben über die gröbere und die mikroskopische Struktur der hier behandelten Organe. Den Inhalt dieser vorzüglichen Untersuchungen in Kürze mitzuteilen ist unmöglich. Da die vorliegende Arbeit nur Ergänzungen zu seinen mikroskopischen Befunden bringt, so werde ich auf seine Angaben im Text eingehend Bezug nehmen.

WILLEY hatte bereits im Jahre 1897 in zwei Mitteilungen die Tentakel des *Nautilus* behandelt und kam in seiner Monographie (1902) auf dieselben zurück. Ganz besonders wertvoll sind seine Beobachtungen am lebenden Tier. Wenn die Tentakel sich mit ihrer Unterseite irgendwo befestigt haben, können sie sich zu außerordentlicher Länge ausziehen, ja sie brechen eher ab, als daß sie sich loslösen. Der äußere Teil der Ringwülste (»suctorial ridges«) ist frisch blaßbläulich (»neutral«), während die übrigen Flächen der Tentakel tiefbraun pigmentiert sind. Die Ringwülste sind mit einem hohen, sehr dichten Epithel bekleidet, das plötzlich in das gewöhnliche Epithel der Rinnen übergeht.

Am Augententakel sind die Ringwülste zu Lamellen geworden. WILLEY fand an frischem Material, daß die Lamellen und die dazwischenliegenden Rinnen mit Cilien bekleidet sind, und auf seiner Figur (Q.J.M.S. 1897 und Monograph. Pl. LXXIX, Fig. 14) erkennt man, daß dies für die äußeren Ränder der Lamellen nicht gilt. Am Lebenden sind die Augententakel im Gegensatz zu den gewöhnlichen einfarbig weiß, und nur in den Ringgruben und an den Rändern der Lamellen ist eine Spur braunen Pigments bemerkbar. Die Augententakel sind so empfindlich, daß die geringste Berührung ihr Zurückziehen veranlaßt.

Der von VALENCIENNES entdeckte Rhinophor besteht nach WILLEY aus einem kleinen, papillenförmigen Tentakel, der unter dem Auge liegt, und an dessen Basis sich eine geräumige Grube öffnet, deren Boden tiefe Falten bildet und mit Wimperepithel ausgekleidet ist. Die Grube nennt er »Olfactory Labyrinth« und hält den Rhinophor und das Auge von *Nautilus* dem Tentakel und dem Auge der *Haliotis* und anderer Schnecken für homolog.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an einem mir freundlichst von Herrn Prof. BÜTSCHLI zur Verfügung gestellten, etwa halberwachsenen *Nautilus pompilius* gewonnen, dessen zwar unbekannte Konser-

vierung sich für die gewöhnlichen mikroskopischen Arbeiten als genügend erwies. Leider waren die in Frage kommenden Teile ziemlich verletzt; insbesondere war nur noch der eine Rhinophor vorhanden und die einzige Geruchsgrube nicht ganz intakt. Es wurden sowohl Schnitt- als Macerationspräparate hergestellt und außer mit den gewöhnlichen Hämatoxylinfarbstoffen mit Mucikarmin und besonders mit Eisenhämatoxylin, sowie mit Dahlia (nach SCHUBERG, 1903) gefärbt. Für die Goldchloridmethode erwies sich das Material nicht geeignet; auch Boraxkarmin färbte nur diffus. Die Niederschrift der Ergebnisse wurde durch verschiedene Umstände leider stark verzögert; auch stand mir bei derselben der größte Teil der Literatur nicht mehr zur Verfügung, was die ungenügenden bibliographischen Angaben entschuldigen möge.

1. Hafttentakel (gewöhnliche Tentakel).

Die Hafttentakel (»digital tentacles«) sind lange, dreiseitig pyramidale Körper, die in eine Hautfalte, sog. Scheide, einziehbar sind, und in ganzer Ausdehnung mehr oder weniger geringelt erscheinen. Die Ringfurchen schneiden besonders tief auf der Seite ein, die dem Munde zugekehrt ist. Auf Querschnitten (Fig. 1) erscheint der Tentakel als ein gleichschenkliges Dreieck mit abgerundeten Ecken, dessen Schenkel etwas kürzer sind als die Basis. Die Basis ist dem Mund zugekehrt, die Dreiecksspitze von ihm abgewandt. Auf den dem Munde abgewandten beiden Tentakelflächen ist zuweilen, jedoch nicht immer, jederseits eine Rinne kenntlich (Fig. 1 *), die längs dem Tentakel herabzieht. Diese Rinnen sind also nicht identisch mit jener, die nach GRIFFIN auf der inneren Tentakelfläche, ebenfalls nicht regelmäßig, vorkommt.

Auf dem Längsschnitt (Fig. 2) bemerkt man, daß die Ringfurchen gegen die Tentakelbasis immer enger aufeinander folgen und gleichzeitig auf der inneren Seite tiefer einschneiden, so daß die Wülste hier schließlich in eigentliche Lamellen übergehen (noch viel dünner als in Fig. 2 dargestellt). Dies Verhalten gilt nur so weit basalwärts, als die Tentakel normalerweise aus den Scheiden hervorgestreckt werden, denn weiter basalwärts werden die Furchen, wie GRIFFIN schon angegeben hat, und wie man sich an jedem Tentakel überzeugen kann, wieder undeutlich und die Lamellen niederer, bis sie endlich ganz verschwinden, wobei der Tentakel im Querschnitt rundlich wird.

Die Tentakel bestehen aus einem äußeren Epithel (Fig. 1, 2 *ep*), einem axialen Nervenstrang (*nc*) und dem dazwischenliegenden Gewebe, einer zellenarmen Bindesubstanz, in das namentlich Längsmuskelfasern

in der bereits von OWEN (1843) skizzierten, typischen Anordnung eingelagert sind.

1) Epithel: Das Epithel, welches die beiden äußeren Flächen des Tentakels bedeckt, ist ein hohes Cylinderepithel. Seine Zellen sind ziemlich schlank (Fig. 4) und sitzen dem darunter liegenden Bindegewebe meist mittels einer Art Stiel auf, der sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, mit gewöhnlichen Hämatoxylinen dagegen nicht färbt. Allem Anscheine nach ist dieser Stiel nur eine sehr starke Verschränkung des basalen Teils der Zelle. Die Kerne sind etwa doppelt so lang als breit mit mehreren Kernkörperchen. Ein scharf abgegrenzter Bezirk am basalen Kernende nimmt oft eine dunkle bis schwarze Färbung an, so daß es scheint, als handele es sich um einen besonderen, in oder hart am Kern liegenden Körper. Dieses Verhalten der Kerne konnte auch bei andern Epithelzellen von *Nautilus* festgestellt werden (vgl. Fig. 10 b). Im übrigen sind die Zellen hell; nur fand ich an einigen Epithelpartien bei Hämatoxylin-Eosinfärbung in dem distal vom Kern liegenden Teil eine gelbe, stark lichtbrechende Körnelung, deren Bedeutung unklar ist. Vielleicht bedingt diese die von WILLEY am Lebenden beobachtete bräunliche Färbung. Über den freien Enden der Zellen liegt eine sie umschließende und bedeckende Schicht (Fig. 4 *cut*), die zwischen jene hineinreicht und sich mit Hämatoxylin stark färbt. Sie zeigt eine schwache Schichtung und macht durchaus den Eindruck einer Cuticula.

Zwischen den geschilderten Zellen finden sich Drüsenzellen, die je nach dem Secretionsstadium bald schlank sind, und dann nur wenig von den gewöhnlichen Zellen abweichen, bald hingegen große aufgeblähte Gebilde darstellen (Fig. 4 *Z.dr*). Ihr Kern liegt stets basal; nimmt das Secret zu, so wird er zusammengedrückt und erscheint als schwarzer, stabförmiger oder polygonaler Körper. Die gefüllte Drüsenzelle zeigt bei gewöhnlicher Behandlung ein helles Plasma, das auf dem Schnitt ein Netzwerk bildet und mit Mucikarmin sich leuchtend rot färbt. Diese Reaktion deutet also auf den schleimigen Charakter des Inhaltes der Drüsenzellen hin. Das entleerte Secret bedeckt als mehr oder weniger körnig-schaumige Masse die Cuticula, die über den Drüsenzellen selbst fehlt (Fig. 4 *).

Das Epithel der obenerwähnten Ringwülste, bzw. Lamellen der inneren Tentakelfläche (s. Fig. 2) besitzt auf der vorderen, bzw. distalen Fläche der Lamellen oder Wülste den geschilderten Charakter des gewöhnlichen Epithels, wogegen es auf der hinteren oder proximalen Fläche und an dem freien Rand der Wülste in ein sehr eigenartiges, hohes Epithel übergeht.

In nahe der Spitze gelegenen Partien des Tentakels lassen sich an den hier sehr breiten, abgeplatteten Querwülsten jedes Tentakelsegmentes je zwei Teile unterscheiden (Fig. 3), ein vorderer, mit gewöhnlichem Epithel bedeckter (*w.bi*¹) und ein hinterer Teil (*w.ep*¹), der wie eine tiefere Treppenstufe an dem viel höheren Vorderteil sich ansetzt und der allein mit dem hohen spezialisierten Epithel bekleidet ist. In letzteren Teil treten von innen zahlreiche Radiärmuskeln ein, während der vordere Teil nur von homogenem Bindegewebe gebildet wird. In der basaleren Region der Tentakel ist dagegen der ganze Ringwulst von Muskelsträngen durchzogen, welche jedoch auch hier fast ausschließlich zu dem hochdifferenzierten Epithel ziehen, indem sie der vorderen Fläche des Wulstes parallel verlaufen (Fig. 2).

Das erwähnte besondere Epithel bereitet wegen der Feinheit und der dichten Zusammenlagerung seiner Elemente der Untersuchung große Schwierigkeiten, doch kann man, am besten auf Längsschnitten, zweierlei Zellen unterscheiden (Fig. 5):

1) Außerordentlich schlanke Zellen (*zk*) mit ziemlich basal gelegenen, langgestrecktem Kern, die sich nur an der Basis stark verschmälern, sonst aber überall gleichbreit sind, und deren lange, distal vom Kern gelegene Partie ganz von Körnern erfüllt ist. Sehr wenige Körner genügen, um den Querschnitt der Zelle auszufüllen (man trifft auf einem solchen meist ein bis drei Körner), so daß sie auf Längsschnitten durch das Epithel als Längsreihen erscheinen. Auf dem ungefärbten Schnitt fallen die Körner durch starkes Lichtbrechungsvermögen und einen schwach gelblichen Ton auf; von den angewandten Färbemitteln färbte sie Safranin und besonders Eisenhämatoxylin außerordentlich intensiv und scharf; ihre Gestalt erschien dann immer etwas eckig. Die Körner finden sich auch außerhalb der Zellen auf deren freier Oberfläche, wo sie über ihnen kleine Haufen bilden. In diesen Körnern haben wir also das Secret der Zellen vor uns, und die Zellen sind Drüsenzellen. Es ist wohl möglich, daß die »pale neutral tint«, die nach WILLEY die Tentakelrinnen im Leben besitzen, durch diese Körner hervorgerufen sein kann.

2) Zellen, die mit langen, feinen Stielen dem Bindegewebe aufsitzen (Fig. 5 *z.z*). Die Stiele erscheinen bei Eisenhämatoxylinfärbung als geschlängelte, tiefschwarze Linien, die sich an der Basis meist mit einer kleinen Platte verankern, oder auch dadurch, daß sie in zahlreiche auseinanderweichende Fäden aufspießen. Distal reichen diese Fäden weit in die Körnerregion der andern Zellen hinein und erscheinen auf Querschnitten durch das Epithel als Punkte oder kurze Striche zwischen

den Ecken der runden Durchschnitte der Körnerzellen. Auf den Stiel folgt der ebenfalls noch lange und schmale Zellkörper, der zum größten Teil von dem sehr langgestreckten Kern eingenommen wird. Über dem Kern setzt sich der Zellkörper noch eine kurze Strecke als schlecht färbbare, schmale Plasmamasse fort. In keinem Falle fand ich an der Oberfläche dieser Zellen vortretende haar- oder borstenähnliche Gebilde, weshalb ich sie auch nicht für Sinneszellen halten möchte.

Der Übergang des gewöhnlichen Epithels in das spezialisierte vollzieht sich an der Basis der Lamellen und an ihrem äußeren Rande außerordentlich plötzlich, so daß das hohe Epithel dort das andere weit überdeckt (Fig. 2 u. 3), indes an den abgerundeten, basalen Längskanten der Tentakel (Fig. 1) der Übergang sehr allmählich stattfindet. Es gelingt an solchen Stellen sehr oft, zu sehen, wie die Kerne des gewöhnlichen Epithels sich allmählich in zwei verschiedene Höhenzonen ordnen und wie in den Zellen, die zur unteren Kernzone gehören, ganz allmählich die charakteristischen Sekretkörner auftreten. Die Bilder an diesen Übergangsstellen erwecken durchaus den Eindruck, daß die beiden Zellarten des hohen Epithels tatsächlich verschieden und nicht nur Funktionsphasen einer einzigen Zellart sind. GRIFFIN (1900) beschreibt die Körnerzellen vollkommen richtig und gibt eine Abbildung des Epithels bei Boraxkarmin-Bleu-de-Lyonfärbung. Es ist wohl dem wesentlich diffuseren Charakter dieser Färbung zuzuschreiben, daß er die beiden Zellarten nicht auseinanderhält.

Auf OWEN geht die Ansicht zurück, daß das Festhalten der *Nautilus*-Tentakel an ihrer Unterlage eine Saugnapfwirkung sei. Weiter ausgeführt wurde dieser Gedanke von GRIFFIN und von WILLEY, der beobachtete, daß der *Nautilus* sich mit seinen Tentakeln selbst an durchaus glatten Flächen anklammern kann. Es scheint mir, daß die Fähigkeit des Festhaftens allein nicht genügt, um von einer Saugnapfwirkung zu sprechen, speziell um anzunehmen, daß die Rinnen als Saugrinnen funktionieren. Höchstens könnte das Einstrahlen von besonders angeordneten, mächtigen Radiärmuskeln (transversalen Muskeln, GRIFFIN) in die Wülste dafür sprechen. Auf diese Anordnung der Muskulatur, die von GRIFFIN zuerst genau beschrieben wurde, stützt er denn auch hauptsächlich seine Annahme von der Saugnapfwirkung der Rinnen und gibt vor allem in seiner ersten Mitteilung an, wie er sich deren Mechanismus denkt. Die übrige Anordnung der Muskulatur ist indessen nicht derart, daß ohne weiteres einzusehen wäre, wie der Rand der Wülste wasserdicht schließen und ein Zustandekommen eines luftverdünnten Raumes erlauben könne. Das hochdifferenzierte Drüsen-

epithel scheint mir auch nicht für eine Saugwirkung zu sprechen; Saugnäpfe pflegen meist mit einem platten, oft mit einer Cuticula versehenen Epithel bedeckt zu sein. Ich glaube daher nicht nur mit GRIFFIN, daß das Secret der hochdifferenzierten Drüsenzellen in irgend-einer Beziehung zum Festhaften stehe, sondern geradezu, daß eine Klebwirkung statffinde durch jenes gekörnte Secret, das mir seinem Aussehen nach eine Substanz von festerer Konsistenz zu sein scheint. Es würde sich also um einen Vorgang handeln, der durchaus dem Kleben gewisser Muscheln am Gestein vermöge des Byssus vergleichbar wäre. Bei der systematischen Stellung des *Nautilus* läge natürlich die Frage nahe, ob diese Art des Anhaftens nicht als primitiv anzusehen sei; obgleich bei vielen Lamellibranchiern und Gastropoden sich besondere Klebapparate im Fuße finden, läßt sich diese Frage doch kaum beantworten.

Daß neben der Klebwirkung auch noch das Tasten in hohem Grade als Funktion der Tentakelcirren in Betracht käme, scheint mir nach den histologischen Befunden nicht sehr wahrscheinlich, insbesondere da WILLEY angibt, daß man die Tentakel berühren könne, ohne daß sie zurückgezogen werden. Dies Verhalten wäre für hochempfindliche Organe doch wohl recht ungewöhnlich.

Unter dem Epithel beginnt das Bindegewebe, in das alle übrigen Organe eingebettet sind. Es besteht hauptsächlich aus einer sich intensiv färbenden Grundsubstanz von mehr oder weniger hyaliner Beschaffenheit, in der bei starker Vergrößerung ein feines, faseriges Netzwerk sichtbar wird (Fig. 4). Nur selten finden sich in ihr vereinzelt Bindegewebszellen, die in einem wohl durch Schrumpfung ihres Plasmas entstandenen Hohlraum liegen und von denen Fortsätze ausgehen. Meist sind nur einzelne dunkle, kleine, in die Länge gestreckte Kerne sichtbar, um die ein Zellkörper nicht erkennbar ist (Fig. 4, 5, 6 *bi.k*). Unter dem Epithel grenzt sich das Bindegewebe durch eine sehr feine, sich etwas dunkler färbende Grenzmembran ab und bildet, besonders wenn die Muskeln nicht dicht an die Oberfläche reichen, Wülste und Zacken (Fig. 4), die auf den Schnitten als spießförmige Gebilde tief zwischen die Epithelzellen eingreifen. Wahrscheinlich sind es diese Gebilde, welche VAYSSIÈRE auf seiner Figur darstellte und als ins Epithel einstrahlende Nervenbündel bezeichnet.

2) Muskulatur: Die eigenartige Anordnung der Muskulatur wurde bereits von OWEN im großen angegeben und später von VAYSSIÈRE genauer beschrieben; jedoch erst GRIFFIN schilderte sie in

befriedigender Weise. Die folgende Darstellung ist denn auch im wesentlichen eine Wiederholung seiner Befunde.

Den Hauptteil der Muskulatur bildet die innere Längsmuskelschicht (Fig. 1 *mil*, *mal*, 2 *ml*). Sie besteht aus Muskelbündeln, die den Tentakel in seiner ganzen Länge durchziehen und durch bindegewebige, gegen die Tentakelachse konvergierende Radiärsepten getrennt werden. Es bilden also auf dem Querschnitt die Septen Radien, und die Gruppen der Muskelfaserdurchschnitte nehmen die zwischen ihnen liegenden Sektoren ein. Als Achse des Tentakels betrachten wir dabei eine Linie, die ziemlich genau mit der äußeren Mittellinie des centralen Nervs zusammenfällt. In bezug auf diese Achse erscheint diejenige des Nervs exzentrisch gegen die orale Tentakelfläche verschoben. Innerhalb der einzelnen Längsmuskelschichten werden durch weitere bindegewebige Zwischenzüge mehr oder weniger deutlich zusammengehörende kleinere Muskelfasergruppen umschrieben (Fig. 1 u. 6).

In den bindegewebigen Radiärsepten selbst verlaufen Radiärmuskelfasern (*transverse muscle-fibres*, GRIFFIN), die vergleichsweise spärlich vorhanden sind. Die Längsmuskelschichten reichen nie bis an den Nerv heran, während die Radiärmuskelfasern gerade in diesem axialen Teil des Tentakels, der sonst keine Muskeln aufweist und nur aus Bindegewebe mit eingelagerten Gefäßen besteht, sehr häufig sind (Fig. 1 *mt*). Sie legen sich hier als tangentielle Fasern um den Nerven, derart, daß sie gewissermaßen eine muskulöse Scheide um ihn bilden. Schon GRIFFIN hat darauf hingewiesen, daß die Hülle des Nerven tatsächlich aus Muskel- und nicht aus Bindegewebelementen besteht; auch ich kann nur wiederholen, daß die Struktur dieser Faser, sowie ihr Verhalten gegenüber differenzierenden Färbungen, wie Pikrinsäure-, Säurefuchsin, Dahlia und andres, gar keinen Zweifel an ihrer muskulösen Natur aufkommen läßt. Das einzige Besondere dieser Radiärmuskelfasern, das ich bei andern Muskelfasern nicht beobachten konnte, ist, daß sie wenigstens auf den Strecken einen eigenartig gewundenen Verlauf zeigen, wo sie noch nicht zwischen die Längsmuskeln eingetreten sind (vielleicht Kontraktionserscheinungen). Die meisten Radiärmuskeln kreuzen sich hart über der äußeren Mittellinie des centralen Nervs (Fig. 1).

Schon OWEN und neuerdings WILLEY beschäftigte die Frage, weshalb bei Streckung des Tentakels keine Quetschung des Nervs hervorgerufen werde. Jener machte auf die Ähnlichkeit der Anordnung der Muskulatur mit der im Elefantenrüssel, dieser mit der in der Eichel der Enteropneusten aufmerksam. GRIFFIN glaubt, daß die Quetschung

dadurch vermieden werde, daß die Radiärfasern nicht gerade verlaufen, sondern in hyperbolischen Kurven von 90° Öffnungswinkel, deren Scheitel die Peripherie des Nervs berühre und dadurch die muskulöse Scheide bilde. Soweit meine Beobachtungen reichen, scheinen die Fasern in einzelnen Fällen zwar einen nur schwach hyperbolischen Verlauf einzuhalten, doch ist dies durchaus nicht das allgemein gültige Verhalten.

Die Radiärmuskeln in den Septen teilen sich gegen die Oberfläche hin, meist etwas innerhalb der inneren Ringmuskellage (siehe unten), gabelig, und zwischen den Gabeln finden sich kleinere, nicht soweit axial reichende Längsmuskelbündel (Fig. 1). Hart unter dem Epithel werden die Radiärfasern durch bogenförmig von einem zum andern Septum ziehende Fasern verbunden. Diese gehören einer dünnen, den Tentakel oberflächlich umziehenden Ringmuskellage an (Fig. 1 *m.a.r.*). Unter ihr findet sich eine geringe, durch die Septen ebenfalls in Bündel geteilte äußere Längsmuskelschicht (*m.a.l.*), unter der nun ein oberflächliches Nervengeflecht folgt, das ich als äußere Nervenschicht bezeichnen will (*n.a.*). Da unter dieser Schicht das Bindegewebe meist etwas lockerer ist und Gefäße enthält, so erscheint diese Bindegewebszone auf Schnitten als heller Streif. Zwischen der äußeren Nervenschicht und der Hauptlängsmuskulatur findet sich eine weitere (innere) Ringmuskelschicht (*mir* = oblique muscles, GRIFFIN) von bedeutenderer Dicke als die äußere, durch welche sowohl als durch die Nervenschicht die radiären Septalmuskeln durchtreten.

Die eben beschriebene Anordnung gilt nur für die nach außen und seitlich vom Nervenstrang gelegenen Partien des Tentakels. Auf der inneren Seite erscheinen insbesondere die Längsmuskelfasern nicht mehr in sectorialen Gruppen angeordnet, es finden sich vielmehr dichtgedrängte, meist kleinere Längsmuskelbündel, die durch unregelmäßige Bindegewebssepten getrennt werden und zwischen denen kurze, aber mächtige radiäre Muskeln ziehen, die anscheinend die Störung in der Anordnung verursachen. Die Radiärmuskeln strahlen hier nicht mehr geradlinig vom Centrum aus, sondern stehen vielmehr auf der inneren Tentakelfläche senkrecht, wobei sie sich weit in die Ringwülste hinein fortsetzen. Diese »transversalen« Radiärmuskelbündel fasn dabei eigenartig auf (Fig. 1), so daß GRIFFIN von ihnen treffend sagt, sie seien angeordnet »like the straws of a broom to the handle«. Die saugnapfartige Wirkung der Querwülste, die er annimmt, würde hauptsächlich durch die besondere Anordnung dieser Muskulatur hervorgerufen (s. o.).

In der mittleren Tentakelregion laufen diese Muskeln in den Wülsten

deren Distalfläche ziemlich parallel und inserieren an der proximalen, mit dem Klebepithel versehenen; in der vorderen Region des Tentakels ziehen sie nur zu dem mit umgewandeltem Epithel versehenen Teil des Wulstes. In beiden Fällen würde ihre Kontraktion jedenfalls ein Losreißen des Klebepithels von der Unterlage bewirken.

Unter der Oralfläche des Tentakels sind ferner sowohl die äußeren Muskelschichten als auch die äußere Nervenschicht nicht mehr als solche zu erkennen. Eine weitere Unregelmäßigkeit in der Muskelanordnung wird ferner dadurch bewirkt, daß stets ein Teil der Muskulatur zur Bildung der contractilen Wand des inneren Hauptblutgefäßes verwandt wird, ein anderer wenigstens streckenweise das äußere Hauptgefäß begrenzt.

Die Muskelfasern selbst sind spindelförmig, mit central gelegnem Sarcoplasma und contractiler Rinde, an der an günstigen Stellen die Zusammensetzung aus feineren Längselementen zu erkennen ist. Wenn diese sich schraubig um das Plasma winden, kann eine Art »spiraliger Querstreifung« entstehen. Die Muskelkerne sind langgestreckt, dünn und füllen fast den ganzen Querschnitt der sarcoplasmatischen Substanz aus. Diese Muskelfasern reihen sich also durchaus den von BALLOWITZ (1892) für Cephalopoden beschriebenen an.

3) Nervensystem. Das Nervensystem wird durch einen die ganze Länge des Tentakels durchziehenden Axialnerv gebildet, der etwa in ein Drittel der Höhe des Tentakels vor dessen Oberfläche liegt. Der Querschnitt des Nerven ist rund bis elliptisch, und er ist in den Ebenen der äußeren Ringfurchen des Tentakels ebenfalls ringsherum tief eingeschnürt. Er besteht aus einer axialen Masse, die sich hauptsächlich aus längsverlaufenden Fasern zusammensetzt und in welcher nur sehr wenig Nervenzellen vorkommen, wogegen sich um diese eine mehr oder weniger mächtige Nervenzellschicht legt. Die Zellen liegen seitlich und oral zwischen den abgehenden Nerven am dichtesten und zwar, da die Nerven ziemlich in der Mitte eines jeden Tentakelsegmentes entspringen, den einkerbenden Bindegewebssepten angeschmiegt. Sie können hier geradezu mächtige, ins Innere des Nervenstranges eindringende Knollen bilden. Dagegen finden sich in und um die äußere und innere Mantellinie des Nerven wenige oder gar keine Nervenzellen.

Der Nerv wird umgeben vom Bindegewebe, in dem sehr zahlreiche tangential angeordnete Muskelfasern die erwähnte Muskelscheide bilden. Diese Muskeln liegen dem Nerv sehr dicht auf, ja es kommt vor, daß sich einzelne zwischen ihn und eine Nervenzellgruppe drängen und diese vom Hauptnerv teilweise trennen. Das Bindegewebe durchzieht

in Form feiner Membranen den Nerv und zerlegt ihn dadurch in eine Anzahl feinerer Stränge (Fig. 1). In den Membranen kommen eine Menge kleiner Zellen vor, mit kleinem, dunkelgefärbtem Kern. Sie unterscheiden sich hierdurch sofort von den großen Nervenzellen, die mit blasigen, hellen Kernen ausgestattet sind und nur einen Nucleolus führen. Trotzdem GRIFFIN nicht besonders darauf aufmerksam macht, sind in seinem Querschnitt (Fig. 71) die beiden Zellarten sofort auseinander zu halten.

In dem mittleren und distalen Abschnitt der Tentakel, das heißt soweit die Wülste auf der Oralseite mächtig entwickelt und mit Haftepithel versehen sind, zweigt sich segmental, d. h. zwischen je zwei aufeinander folgenden Ringfurchen, jederseits symmetrisch ein Paar dicker Nerven ab, um deren Ursprung die Nervenzellen besonders dicht liegen. Jeder Nerv verzweigt sich meist sofort in einen inneren, der Mittellinie genäherten und einen äußeren. Der innere versorgt anscheinend ausschließlich die inneren Ringwülste, gegen die er, sich mehrfach gabelig verzweigend, direkt ausstrahlt; wieviel von ihm zur Versorgung der Muskulatur und wieviel zur Versorgung des Klebepithels verwandt wird, konnte nicht bestimmt werden. Der äußere Ast sendet ebenfalls mehrere Zweige in die Wülste hinein, doch zieht sein Hauptteil ziemlich weit seitlich zwischen den Muskelgruppen durch und geht in die bereits oben erwähnte, äußere Nervenschicht (*n.o* Fig. 1, 2) über, die von ihm gebildet wird. Sie stellt eine Lage von Nervenfasern dar, die nicht nach Art eines Nervs in einem festen Verbande zusammengehalten werden, sondern ein loses Geflecht bilden, in und unter dem das Bindegewebe einen lockereren Charakter besitzt, als sonst im Tentakel und viel Gefäßlücken usw. enthält. Die Schicht fehlt unter der inneren Fläche des Tentakels, sie bildet sich erst da heraus, wo der äußere Ast dorsal umbiegt. Dort ist sie auch am mächtigsten und nimmt gegen die äußere Tentakelkante konstant ab. Auch die Längsmuskeln, wenigstens die der dorsalen Sektoren, scheinen von Nerven aus dieser Schicht versorgt zu werden. Direkt in die radiären Bindegewebssepten eintretende, vom Centralnerv abzweigende Faserbündel finden sich wohl ab und zu, sind aber so außerordentlich spärlich entwickelt, daß man sich nicht vorstellen kann, daß sie die mächtige Längsmuskulatur versorgen sollten. — In allen größeren Nervenbündeln finden sich zerstreute Nervenzellen.

Im Gegensatz zu dem geschilderten Verhalten fand ich das von GRIFFIN erwähnte nur in den basalen Regionen des Tentakels, in denen das Klebepithel sich noch nicht so mächtig ausgebildet hat. Der

Verlauf der Radiärnerven ist hier regelmäßiger, indem es anscheinend nicht zur Bildung der beiden mächtigen, oralen Segmentalbündel kommt, sondern in alle Radiärsepten, ähnlich wie beim Augententakel, Nerven einzutreten scheinen. Dies Verhalten ist wohl das ursprünglichere, aus dem sich das ersterwähnte hervorgebildet hat; durch die Notwendigkeit einer mächtigen Innervation des Klebepithels und der dazugehörigen Teile.

4) Gefäßsystem: VAYSSIÈRE und GRIFFIN beschreiben im Tentakel zwei Hauptgefäße, die ersterer als Brachialarterie bzw. -Vene bezeichnet, die oralwärts vom Nerv liegen und von denen stets das oralere (Fig. 1 *gb. a*), also VAYSSIÈRES Vene, das größere ist. Letzteres Gefäß erscheint meist mit Blutgerinnsel gefüllt und auf große Strecken direkt vom Bindegewebe umgeben, ohne daß die Muskulatur sich darum zu einer besonderen Wand ordnete; doch können einzelne Muskelfasern es streckenweise umziehen. In seiner Wandregion können Zellen vorkommen, bzw. Kerne, die jenen des Bindegewebes durchaus ähnlich sehen. Das kleinere Gefäß (Fig. 1 *gl. i*) liegt auf dem Querschnitt in der Mittellinie des Axialnervs dicht an und wird von dem oraleren durch eine bald mächtigere, bald geringere Menge von Längsmuskulatur geschieden. Es ist von einer deutlichen Ringmuskulatur umgeben, deren Fasern nicht von den gewöhnlichen Muskelfasern abweichen und zwischen die das Bindegewebe eindringt. Diese Muskulatur scheint sich durch die Konservierung stark kontrahiert zu haben, daher das kleine Lumen. Die Bindegewebszellen, welche sich an seiner Peripherie stellenweise finden, liegen wohl auch deshalb häufig dicht gedrängt.

Außerdem finden sich oral-seitlich und nach außen vom Nerv oft Gefäßdurchschnitte, die nach Art des ventralen Hauptgefäßes nur Lückenräume im Bindegewebe, mit oder ohne einzelne, der Grenzwand aufliegende Zellen sind. Sie bilden um den Nerv geradezu ein Gefäßnetz, von dem aus selbst in die Bindegewebssepten im Innern des Nervs noch vereinzelt Lücken vordringen können. Dies Verhalten ist jedoch beim Augententakel viel auffälliger.

In den radiären Septen zwischen der Muskulatur liegen zahlreiche Radiärgefäße, die segmental angeordnet sind, d. h. die in den äußerlich durch die Ringfurchen bestimmten Ebenen liegen. Von ihnen laufen weitere Zweige zwischen die Muskelbündel. Ebenso kommt unter und in der äußeren Nervenschicht ein ausgebildetes Gefäßlückensystem vor. Gefäßlücken finden sich eigentlich überall im Bindegewebe, und je nach dem Schnitt trifft man an ihrer Umgrenzung Zellen oder nicht. Die Gefäße, die unter den äußeren Kanten der inneren Fläche liegen, zeigen

eine besondere Tendenz ihr Lumen stellenweise sehr stark zu erweitern, so daß große, mit coaguliertem Blut erfüllte Räume entstehen. Ein gleiches Verhalten zeigt auch das innere Längsgefäß dadurch, daß es gegen die Tentakelenden zu regelmäßig unter dem Abschnitte der Ringwülste, der nicht mit umgewandeltem Epithel bedeckt ist, mächtige Erweiterungen bildet (Fig. 3).

2. Augententakel.

Über die Lage der beiden Augententakel in bezug auf das Auge gibt eine Abbildung in WILLEYS erster Arbeit (1897, 1) besonders Auskunft, während ihre Form und der allgemeine Bau von WILLEY wie von GRIFFIN genügend besprochen wird. Sie sind kleiner als die gewöhnlichen Tentakel und nach WILLEY bei dem lebenden Tiere von milchweißer Farbe, während die gewöhnlichen Tentakel bräunlich, ihre Saugrinnen »pale neutral« gefärbt sind. Die Augententakel haben beinahe die Form eines langgestreckten, schwach elliptischen Kegels, nicht die einer dreiseitigen Pyramide wie die Hafttentakel, auch ist ihre Lamellierung viel stärker entwickelt.

Man denke sich den Tentakel als zwei ineinander geschobene Kegel, die längs einer Mittellinie ihrer Mäntel zusammenfallen; der Spitzwinkel des inneren Kegels sei etwa zwei Drittel des äußeren. Man schneide nun, senkrecht zu seiner Achse, den äußeren Kegel durch Ebenenpaare, die voneinander etwa um die doppelte Breite der Zwischenräume zwischen zwei Paaren entfernt sind; der innere Kegel entspräche dann dem Tentakelstamm, während die einerseits durch die Ebenen eines Paares, andererseits durch die Kegelmäntel begrenzten Scheiben den Tentakellamellen vergleichbar sind. Auf Querschnitten durch den Tentakel wird man eine Lamelle kaum je in ganzer Ausdehnung treffen, sondern gleichzeitig mehrere, weil die Lamellen niemals ganz eben und senkrecht zu dem Stamm liegen.

Die Lamellen sind Falten der Tentakeloberfläche, gebildet von dem Epithel, zwischen das eine Schicht der Tentakelgrundsubstanz tritt. Sie sind in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig dick und außen von einem abgeschrägten Rand scharf begrenzt, derart, daß ihre proximale Fläche weniger vorsteht als die distale (Fig. 8 l). Dieser Rand bildet mit dem vergleichsweise erwähnten Kegelmantel einen Winkel. An den Lamellen, die der Spitze am nächsten liegen, ist der Rand kaum erkennbar. An ihrer Basis gehen die Lamellen plötzlich, und ohne sich zu erweitern, in den Tentakelstamm über (Fig. 8).

Die Grundsubstanz der Lamelle bildet ein Bindegewebe von gleicher

Struktur wie das der Hafttentakel, in welches, und zwar im ganzen Umfang der Lamelle, Nerven eintreten, nachdem sie den Tentakelstamm als Radiärnerven zwischen den Längsmuskelbündeln durchsetzt haben. Diese Nerven sind beim Eintritt in die Lamellen noch so stark, daß ihr Querschnitt dieselbe Dicke besitzt, wie die Lamellengrundsubstanz, und daher das Bindegewebe stark zurückdrängt. Die Nerven verlaufen zunächst radiär, um sich dann peripher in der Lamelle zu verzweigen. An welche Art von Epithelzellen sie vor allem herantreten, konnte nicht sicher festgestellt werden. Außer ihnen finden sich zahlreiche Blutgefäße, wogegen Muskeln in den Lamellen vollkommen fehlen. Das Bindegewebe bildet unter dem Epithel eine dicke Basalmembran, auf die GRIFFIN bereits nachdrücklich hinwies, und die bei Chromsäure-Hämatoxylinbehandlung besonders deutlich hervortritt. Die Grundsubstanz nimmt höchstens ein Fünftel bis ein Sechstel der Lamellendicke ein (Fig. 8).

Das Epithel ist ein hohes Cylinderepithel, das auf der proximalen Fläche der Lamelle durchweg etwas niedriger ist als auf der distalen (the cells of the bottoms of the grooves are taller than those upon the outer portions. GRIFFIN). Man kann in ihm hauptsächlich zwei Zellarten unterscheiden:

1) Zellen mit tiefliegendem Zellkörper (Fig. 9 *z.c* und Fig. 10 *a*), deren Kern nahe der Basis liegt. Sie sind fein granuliert; ihr Kern ist ziemlich groß und oval, mit deutlichem dünnfaserigen Kerngerüst. Sie gehen gegen die äußere Oberfläche in einen dünnen Hals über, der durch die in dieser Höhe vorhandenen Zellkörper der zweiten Art bedingt wird, und tragen an der Oberfläche mittels deutlicher Basalkörperchen eingepflanzte Cilien. Die Gestalt und Richtung der Cilien war auf allen Präparaten höchst charakteristisch. Von der Oberfläche weg verliefen sie stets eine Strecke weit in der Richtung der Zellachse, bildeten darauf ein scharfes Knie, um dann der Zelloberfläche parallel gegen den äußeren Lamellenrand hin zu verlaufen. Die letzteren Teile der Cilien bilden daher gewissermaßen eine förmliche Schicht über den beiden Flächen der Lamellen (Fig. 9).

Recht selten finden sich Drüsenzellen (goblet mucus cells, GRIFFIN), die viel größer sind als die erstere Zellart (*z.dr*) mit ebenfalls basalem, aber durch die Secretansammlung zusammengedrücktem, dunklem Kern und einem ziemlich hellen, vacuolären Inhalt. In ihrer Lage stimmen sie mit den Zellen 1 überein.

2) Alternierend mit den Zellen zweiter Art liegen andre, die mit einem dünnen Stiel der Basalmembran aufsitzen (Fig. 9 *z.h* und Fig. 10 *b*).

Dieser Stiel inseriert mittels einer Verbreiterung oder indem er aufspießt an der Membran; er geht zwischen den Zellkörpern 1 hindurch. Auf Querschnitten durch das Epithel bemerkt man, daß die Stiele ziemlich regelmäßig an den Ecken aufsteigen, wo mehrere der ersten Zellen zusammenstoßen. Die Zellen erweitern sich peripher zu einem birnförmig gestalteten Körper; ihr Kern ist in die Länge gezogen und zeigt häufig basal den schon beschriebenen »haubenartigen« Wulst (Fig. 10 b). Diese Zellen tragen keine Cilien, sondern werden an der Oberfläche von einer ziemlich dicken, gewölbten Cuticula überzogen. Da die Cilienzellen nur eine verhältnismäßig kleinere, freie Oberfläche darbieten, bilden die cilienfreien Zellen die Hauptbegrenzung der Lamellen.

Die eben geschilderte Zusammensetzung des Epithels gilt nur für die beiden Flächen der Lamelle, und zwar für die kleinere (proximale) bis zu deren Rande, für die größere nur so weit als die Projektion der kleineren auf sie sie decken würde. Auf dem übrigen, äußersten Rande der größeren Fläche, sowie auf der dritten, schiefen, äußeren Begrenzungsfläche der Lamelle fehlen die Cilien, und die Oberfläche besteht hier ausschließlich aus der Cuticularbildung (s. Fig. 9). Da WILLEY in einer Figur den äußeren Rand der Lamelle ebenfalls cilienlos zeichnet und bemerkt: »The upper and lower surfaces of the lamellae and the basis of the grooves are covered with vibratile cilia«, so ist dies Fehlen der Cilien am Rande wohl durchaus normal. Es zeigt sich nun, daß die Zellen 1 zwar auch hier noch vorhanden sind, jedoch daß ihre Häuse außerordentlich fein geworden sind und wahrscheinlich die Oberfläche nicht mehr erreichen. Die gestielten Zellen sind dagegen viel breiter geworden und tragen je eine mächtige cuticulare Haube (Fig. 9 und Fig. 10 c). Die Cuticula setzt sich anscheinend auch auf die Seitenwand der Zellen fort und bildet dort zahlreiche dicke Querrippen, die auf Längsschnitten der Zellen als Zähne erscheinen, durch welche diese Zellen untereinander verbunden sind.

Der centrale Nerv liegt der von den Lamellen eingenommenen Seite näher als der gegenüberliegenden (Fig. 7). Der Strang ist (GRIFFIN) viel mächtiger als der der Hafttentakel; sein Durchmesser beträgt mindestens die Hälfte des Tentakeldurchmessers. Die Größe wird wohl durch die viel ausgedehntere, modifizierte Epithelfläche bedingt, die bei dem Augententakel zu versorgen ist.

Auch hier wird der Nerv durch Bindegewebssepten, in die einzelne Radiärmuskeln treten können, in den Ebenen zwischen den Lamellen, also »segmental« eingeschnürt; jede Auftreibung entspricht also einer Tentakellamelle (Fig. 8). Der Länge nach wird der Nerv durch eine

große Anzahl Bindegewebssepten in verschieden starke, unvollständig abgegrenzte Unterstränge zerlegt. In diesen Septen, die beträchtliche Dicke erreichen können, kommen oft Gefäßlücken vor, an deren Peripherie unter Umständen sogar Bindegewebszellen liegen; wie denn Bindegewebszellen in den Septen im allgemeinen häufig sind. Insbesondere wird durch die Septen eine obere Abteilung von dem Nerven getrennt, die in der mittleren Tentakelregion etwa ein Drittel seines Volumens umfassen mag, und deren Abgrenzung auch durch eine äußere Kerbe am Nerven deutlich sichtbar ist. Der dorsale Teilstrang ist durch feinere, ebenfalls noch Bindegewebszellen enthaltende Septen, ungefähr nach Art des Hafttenkalnerven weiter zerlegt (Fig. 7 *n.d.*). Die einzelnen Teilstränge der unteren Abteilung sind meist, wohl wegen ihrer geringen Dicke, ungeteilt, nur in den größten bemerkt man ab und zu feine Bindegewebssepten (Fig. 7 *n.t.*). Die Nervenzellen liegen immer peripher um die Teilstränge; insbesondere ist der obere in seiner ganzen äußeren Oberfläche von solchen umgeben, auch an der Grenze zwischen ihm und dem unteren Hauptabschnitt dringen Nervenzellen weit central ein. Die Nervenzellen liegen ferner hauptsächlich an den Quersepten, während an der Stelle der größten Auftreibungen die Radiärnerven abgehen. Letztere treten zwischen den einzelnen, sekundären Bündeln des Axialnerven nach außen (Fig. 7), verhalten sich also nach Art der abgehenden Nerven im basalen Teile des Hafttentakels. Der Mächtigkeit der sekundären Stränge entsprechend, sind jene Nerven die dicksten, die an der Basis des oberen Teilstranges austreten. Ebenso wenig wie direkt aus einem der unteren Teilstränge, entspringen Nervenbündel aus dem großen oberen Strang; nur einmal sah ich etwas seitlich von der dorsalen Mittellinie ein feines Nervenbündel von ihm abgehen. Es macht überhaupt den Eindruck, als würde die Abgrenzung der Unterstränge durch die austretenden Nerven unmittelbar bedingt. Daß oben ein solch großer, ungeteilter Strang besteht, und daß sich auf dessen Peripherie die meisten Nervenzellen ansammeln, halte ich für eine Folge des Verschwindens der Lamellen auf der oberen Seite des Tentakels.

An jenem Tentakel, der seine äußerste Spitze anscheinend noch besaß, war der Nerv an dieser Spitze noch außerordentlich ansehnlich im Vergleich zum Tentakelquerschnitt. Dabei war die Abgrenzung des dorsalen Teilstranges, wenn auch noch kenntlich, doch nicht mehr so deutlich, wie in der mittleren Region des Tentakels. Dies stimmt also nicht ganz mit GRIFFINS Beobachtung überein, daß der Nerv an der Spitze den Charakter desjenigen der gewöhnlichen Tentakel annehme. GRIFFIN fand weiter, daß an der Basis des Tentakels der Nerv

dieselbe Größe besitze wie beim Hafttentakel und vermutet, daß im weiteren Verlauf nur der obere Teilstrang des Augententakelnervs dem ganzen Nerven des gewöhnlichen Tentakels entspreche, während die ventralen Stränge, die er als »a kind of accessory nerve« bezeichnet, aus dem Nerven ausgetretene, ihn aber eine Strecke weit begleitende Bündel darstellen. Soweit aus meinem spärlichen Material Schlüsse gezogen werden dürfen, halte ich meine oben dargelegte Auffassung für wahrscheinlicher.

Die aus dem Axialnerv austretenden Zweige umziehen den unteren Abschnitt des Nervs noch eine Strecke weit, so daß unter Umständen ein wahrer Mantel von Fasern um ihn verläuft. Sie treten dann in die radiären Bindegewebssepten und verzweigen sich schließlich in den Lamellen. Jede Lamelle wird also im wesentlichen von so viel Nerven versorgt, als sie radiäre Bindegewebssepten umfaßt, nur durch die sehr weit oben gelegenen Septen, über denen die Dicke der Lamellen ohnedies sehr unbedeutend ist, gehen meist keine Nerven.

Von Blutgefäßen fand ich ein großes Längsgefäß (Fig. 7 *gal*), das dem unteren des Hafttentakels entspricht, und das zwar nicht von Muskulatur umgeben, aber deutlich durch Bindegewebe abgegrenzt ist.

Das innere Längsgefäß (*gil*) besitzt entsprechend dem des Hafttentakels eine bedeutende Muskelschicht und ist meist stark kontrahiert. Es liegt nicht mehr in der Mittelebene, sondern ist stark seitlich verschoben.

Mit Muskulatur versehene Gefäße sind überhaupt selten; eines fand ich in einem Radiärseptum, ein andres als kleines oberes Längsgefäß nahe der Spitze in der Mittelebene, während es auf den mehr basal geführten Schnitten fehlte. Ob die Muskelschicht die Gefäße in ihrer ganzen Länge umgab, ließ sich nicht feststellen.

Gefäße ohne Muskelschicht fanden sich auch in den Radiärsepten und zwischen den Muskelbündeln. Auch der Nerv wird von Gefäßlücken umgeben, die oft in die Bindegewebssepten innerhalb desselben eindringen. Gegen die Tentakelspitze zu wird dies besonders auffällig.

Griffin fand auf Längsschnitten, daß das Bindegewebe in den Interlamellarebenen gleichsam unterbrochen erschien, obwohl der Nerv wie auch die Längsmuskeln durchgingen. Ich fand die auf solche Weise entstehenden hellen Linien auf fast allen Längsschnitten durch den Augententakel (Fig. 8 *). Auch beim gewöhnlichen Tentakel kann man ähnliches sehen, wenn auch viel undeutlicher. Es handelt sich nicht um eine eigentliche Kontinuitätstrennung des Bindegewebes, sondern darum, daß dieses in den Querebenen einen lockeren, maschigen Cha-

rakter annimmt, während es sonst ziemlich homogen erscheint. Da die Augententakel sehr leicht abbrechen, glaubt GRIFFIN, daß diese Stellen das Abbrechen erleichtern sollten. Den Nutzen einer solchen Einrichtung kann er um so weniger verstehen, als WILLEY angibt, daß die Tentakel bei Berührung außerordentlich schnell in ihre Scheiden zurückgezogen werden. Mir scheint, diese Ebenen dienen nicht dem von GRIFFIN vermuteten Zweck, sondern sollen vielmehr eine rasche Bewegung fördern, da das Bindegewebe an Stellen geringerer Dichtigkeit einer Torsion oder Beugung auch geringeren Widerstand leistet. Das leichte Abbrechen der Tentakel, auch am lebenden Tier, ist wohl eher eine Nebenerscheinung.

Ob der Bau der Tentakelscheiden, der Haft- und Augententakel, abgesehen von ihrer geringeren Dicke bei letzteren, derselbe ist, soll hier nicht berichtet werden. VAYSSIÈRE, wie neuerdings WILLEY und GRIFFIN, gehen darauf ausreichend ein.

3. Rhinophor und Flimmergrube

Der Rhinophor ist eine dem Auge dicht anliegende, abgeplattete, dreieckige Falte, deren Basis größer ist als ihre Höhe. An der dem Auge abgewandten Seite findet sich (meine Angaben beziehen sich auf einen einzigen Rhinophor) ein wulstiger Höcker, halb so hoch als das ganze Organ. Ein auf letzterem liegender Schlitz führt in die Flimmergrube (»Geruchsgrube«). Nach GRIFFIN besitzt diese 10—12 mm Tiefe; auf ihrem Grunde erheben sich mächtige Falten und Wälle, weshalb sie WILLEY als »olfactory labyrinth« bezeichnete. Über ihre Form finden sich bei GRIFFIN genauere Angaben, doch konnte ich entgegen seiner Darstellung und Figur keine Fortsetzung der Grube in den Rhinophor feststellen (Fig. 11).

Wie schon aus den Angaben der früheren Autoren hervorgeht, ist der Rhinophor kein auf einen Tentakel beziehbares Gebilde. Er besteht nur aus Bindegewebe von komplizierterer Struktur als das der Tentakel und aus mächtigen Nervenmassen, die jene den Tentakeln typische Anordnung nicht besitzen; dagegen fehlt ihm jede Muskulatur. Die Flimmergrube ist in ebensolches Bindegewebe eingebettet und wird von Bündeln desselben Nerven umgeben, der in den Rhinophor eintritt. Muskelbündel finden sich erst in beträchtlicher Entfernung von der Grube und stehen scheinbar in keiner bestimmten Beziehung zu ihr. Die Ausbildung des Epithels auf dem Tentakel und in der Grube ist vollkommen verschieden.

Das Bindegewebe (Fig. 12 und 13) besteht aus einer dem Volumen nach stark zurücktretenden Grundsubstanz von ganz ähnlichem Aussehen wie in den Tentakeln. In ihr sind feinste Fasern sichtbar, die sich stärker färben und in Knotenpunkten zusammentreffend ein feines Netzwerk bilden. Laufen mehrere Fasern nebeneinander, so entstehen deutliche Stränge.

In die Grundsubstanz eingelagert sind verschiedenartige Zellen:

1) Eigentliche Bindegewebszellen (Fig. 12 *bi.k*).

Sie besitzen unter Umständen einen wohlentwickelten Zelleib, der zahlreiche Fortsätze entsendet, die sich später teilen. Charakteristisch ist ihr Kern: mittelgroß, mit ziemlich dicker Membran, einem Kernkörperchen und schwach entwickeltem Chromatinnetz. Er ist verhältnismäßig dunkel. Meist sieht man die Kerne nicht von einem deutlichen Plasmakörper umgeben, sondern letzterer ist so stark reduziert, daß nur einige Plasmafortsätze direkt vom Kern abzugehen scheinen, und dieser also allein in der Grundsubstanz oder in einer in ihr entstandenen Höhle liegt. (Schlechte Konservierung?) Diese Zellen scheinen derselben Art zu sein wie die Bindegewebszellen im Tentakel.

2) Bindegewebsfaserzellen (Fig. 12 u. 13 *bi.f*).

Sie sind bei Färbung mit Pikrinsäure-Säurefuchsin durch ihre rote Färbung leicht von den Muskelfasern unterscheidbar, auch andere Färbungen ergeben gute Differenzierung (Eisenhämatoxylin-Erythrosin färbt sie kaum, Dahlia hell gräulich, die Muskeln aber dunkelviolet). Sie bilden längere Röhren als die Muskeln, und es ist an ihnen ein sehr feiner, mit plasmatischer Substanz gefüllter Centralkanal und eine äußere fibrilläre Rinde erkennbar. Die Fibrillen stehen auch nicht wie bei den Muskeln in Gruppen, die durch das Plasma voneinander getrennt sind, sondern liegen dicht gedrängt. Tritt an einzelnen Stellen eine Lockerung der Fibrillen ein, so zeigt die Faser eine bedeutende Auftreibung. Auf dem meist kreisrunden Querschnitte dieser Fasern ist der centrale Plasmakanal stets sehr eng im Vergleich zur Rinde. Der Kern ist außerordentlich lang und schmal. Im Gegensatz zu den Muskelzellen verlaufen sie meist stark gewellt, bzw. korkzieherartig gewunden und kreuzen sich vielfach, ohne daß es zu in gleicher Richtung verlaufenden, größeren Ansammlungen käme. Diese Zellen bilden einen Hauptbestandteil im Bindegewebe des Rhinophors, in jenem das ihn umgibt wie in dem der Tentakelscheiden, wogegen sie dem Tentakelbindegewebe vollkommen fehlen. Ganz übereinstimmende Zellen

hat schon BROCK (1883) aus dem Bindegewebe der Heteropoden abgebildet.

3) Mastzellen (Plasmazellen, BROCK) (Fig. 12 z.m).

Diese Zellen sind bei gewöhnlicher Behandlung nicht gut unterscheidbar; auf frischen Dahliapräparaten (nach SCHUBERG, 1903) treten sie durch ihre dunkle Färbung sehr deutlich hervor und lassen sich bis in ihre feinsten Verästelungen verfolgen. In ihrem Centrum liegt ein ovaler Kern. Diesen umgibt ein ziemlich kleiner Zellkörper, der meist unmerklich in zwei breite Fortsätze übergeht, welche von Abstand zu Abstand typische, knotige Verdickungen zeigen. Die Fortsätze behalten ihre Dicke lange bei, da sie nur äußerst selten Seitenzweige abgeben; schließlich werden sie dünner und lösen sich durch dichotomische Teilung in feine Verästelungen auf. Die ganze Zelle zeigt (bei Dahliabehandlung) eine gleichmäßige, ziemlich grobe Granulierung, an welcher Beschaffenheit auch durch den Schnitt von ihren Zellen abgetrennte, einzeln im Plasma liegende Fortsätze leicht kenntlich sind.

Im Bindegewebe der Tentakel fand ich diese Zellen nicht. Anscheinend stimmen sie ganz mit den bei Wirbeltieren unter dem Namen Mastzellen (z. B. von SCHUBERG, bei Amphibien) beschriebenen Gebilden überein. Auch die BROCKschen Plasmazellen scheinen denselben Bau zu haben.

Nach außen bildet die Bindegewebsgrundsubstanz des Rhinophors eine anscheinend festere Verdichtungsmembran (Fig. 13), die nur eine geringe Faserung parallel zur Oberfläche aufweist. Im ungefärbten Zustande ist sie von gelblicher, bei Pikrinsäure-Säurefuchsinfärbung rosa, ähnlich den Fibrillen der Faserzellen. Sie ist sehr dick, fast zellenlos und wird stets von Kanälen (*bi.l*) durchzogen, die, untereinander verbunden, ein Netz bilden. Stellenweise sind die Kanäle so spärlich, daß die Membran als einheitlicher Saum erscheint, an andern Stellen so zahlreich, daß nur noch schmale Scheidewände aus Grundsubstanz zwischen ihnen übrig bleiben. In den Kanälen sieht man ab und zu Bindegewebskerne und Plasmateile von Zellen. Sehr oft ließ sich feststellen, daß die Kanäle sich an der Oberfläche unter dem Epithel öffnen; in solchen Fällen bemerkte man in den Kanälen Nervenbündel, die an das Epithel herantraten. Der weitere Verlauf der Nerven im Epithel war mangelnder Konservierung halber nicht erkennbar. Die Kanäle ließen sich oft noch sehr tief in das Bindegewebe hinein verfolgen, und an gewissen Stellen sah man sie in jene übergehen, die bei dieser Konservierung um größere Nervenbündel sich befanden. Die Kanäle

erschieden besonders deutlich auf alten Dahliapräparaten, in denen sich die Färbung diffus in der Grundsubstanz ausgebreitet hatte; ebenso auf Eisenhämatoxylin-Erythrosinpräparaten, bei denen sich auf den Wänden der Kanäle dunkle Körnchen ablageren können, wogegen die Grundsubstanz sich hellrosa färbt. Die erörterte Membran grenzt sich gegen die Oberfläche durch eine scharfe Linie bei Dahliapräparaten, bei andern durch einen dunklen Kontur ab und sendet stellenweise zackige Fortsätze zwischen die Epithelzellen. Unter dem Epithel der Flimmergrube fehlt sie durchweg (außer hart am Eingang), und das Bindegewebe besitzt hier nur eine dünne Linie als Grenzmembran (Fig. 14). Falls unter dieser nicht direkt Nervenstränge oder Blutlacunen liegen, bildet das Bindegewebe entweder ein lockeres, weitmaschiges Netzwerk, oder es beginnt darunter sofort die oben beschriebene, gewöhnliche Form desselben, deren Hauptbestandteil die sich vielfach durchkreuzenden Fasern sind.

Das Epithel des Rhinophors ist außerordentlich hoch und besteht aus hellen, cylindrischen, fast stabförmigen Zellen, die sich basal verschmälern und sogar in feine Fortsätze übergehen. Die Kerne, welche überall in den unteren zwei Dritteln der Zellen liegen, sind lang elliptisch, mit mehreren Kernkörperchen und tragen basal stets die schon erwähnte, dunkle, kappenförmige Masse. Cilien konnten an der Oberfläche nicht wahrgenommen werden; da aber die vorliegende Beschreibung nur nach einem sehr kleinen, übriggebliebenen Epithelstück entworfen wurde, das sich hart an der Spitze, auf der der Flimmergrube abgewandten Seite des Rhinophors noch fand, so ist dieser Befund unsicher. Das übrige Epithel fehlte.

Die zwischen den Epithelzellen liegenden Drüsenzellen sind ebenfalls cylindrisch, nur etwa doppelt so breit als diese, und ihr Zellkörper wird von einem mit Plasmafarben sich dunkel färbenden, engmaschigen Netz gebildet.

Das Epithel der Flimmergrube (Fig. 14) schien gut konserviert. Es ist ein hohes Drüsenepithel, dessen Drüsenzellen (*z.dr*) nach Zahl wie Größe mächtig entwickelt sind. Sie bestehen aus einem äußeren Protoplasmabelag, in dessen unterem, breiteren Teil der Kern liegt, der sehr verschieden geformt sein kann, aber meist groß und blasig ist; ferner aus einem inneren, hellen, aus sehr großen, dünnwandigen Vacuolen aufgebauten Teile, der das Secret enthält. GRIFFINS Angabe, daß die Zellen der Geruchsgrube einen angeschwollenen, sphärischen, hellen Körper besitzen, während die Enden und die Basis sehr schmal seien, bezieht sich wahrscheinlich auf diese Zellen.

Das Secret der Zellen findet man auf der ganzen Oberfläche der Flimmergrube ausgebreitet; außerdem lag in der Mitte der Höhle ein Ballen einer coagulierten, fädig-körnigen Masse, die sich mit Plasmafarben stark färbte und viele Körper aufwies von kreisförmig-elliptischem Querschnitt und gleicher Größe wie die Kerne der Drüsenzellen. Wenschon sie keine Kernfarbstoffe annahmen, so war doch eine äußere, scharfe Membran und ein helleres Innere kenntlich; es sind wohl Kerne von Zellen, die bei der Secretion zugrunde gegangen sind.

Zwischen den Drüsenzellen finden sich andre (Fig. 14 *z.c.*), deren oberflächlicher, birnförmiger Zellkörper mittels eines langen, dünnen Stieles am Bindegewebe befestigt ist. Der Zelleib wendet seine breite, abgeplattete Seite gegen die Oberfläche. Dadurch bilden diese Zellen die Gesamtbegrenzung der Flimmergrube, in der die Enden der Drüsenzellen nur als Öffnungen erscheinen. Der Oberfläche dieser Zellen sind mittels deutlicher Basalkörnchen sehr lange Cilien eingepflanzt. Im Gegensatz zu den Cilien des Augtentakels, die sämtlich eine charakteristische Richtung und Knickung zeigten, konnte für diese Cilien nichts dergartiges festgestellt werden. Sie sind nicht umgebogen, verlaufen dagegen etwas geschlängelt. An Präparaten, auf denen die Zellen durch Klopfen isoliert worden waren, zeigte es sich, daß sie mittels Stacheln, bzw. Ringsäumen untereinander in Verbindung standen; auch ist auf ihrer Endfläche anscheinend eine dünne Kappe vorhanden. Ihr Kern ist hell, kleiner und mehr in die Länge gestreckt als bei den Drüsenzellen, und zeigte ab und zu die schon bei andern Zellen erwähnte, dunkle Bildung an der Basis. Die Zellkörper liegen, wie erwähnt, oberflächlich und den Drüsenzellen eng angeschmiegt; in einzelnen Fällen sah ich aber auch den Drüsenzellen weiter basal anliegende schmale Zellkörper und Kerne, die sich distal in einen dünnen Fortsatz verschmälerten, der oberflächlich anscheinend wieder in einen kleineren, birnförmigen Plasmakörper mit Cilien, aber ohne Kern überzugehen schien.

Ob den Flimmerzellen zugleich eine sensorische Bedeutung zukommt, ist nach diesen Untersuchungen nicht sicher; da aber unter dem Epithel große Nervenmassen verlaufen, und da die Drüsenzellen wohl kaum sensible Funktionen ausüben dürften, muß man füglich annehmen, daß die Cilienzellen sensibler Natur sind.

Schließlich ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor BÜTSCHLI, auf dessen Anregung und in dessen Laboratorium diese Arbeit im Wintersemester 1904/5 ausgeführt wurde, sowie Herrn Prof.

SCHUBERG auch an dieser Stelle für das Interesse, mit dem sie ihr Fortschreiten verfolgten und förderten, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

La Plata, im Januar 1907.

Literaturverzeichnis.

1892. E. BALLOWITZ, Über den feineren Bau der Muskelsubstanzen. 1) Die Muskelfaser der Cephalopoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.
1883. J. BROCK, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX.
1898. L. E. GRIFFIN, Notes on the Tentacles of Nautilus pompilius. John Hopkin's Univ. Circulars. Vol. XVIII. No. 137. Baltimore.
1900. — The Anatomy of Nautilus pompilius. Memoirs of the National Academy of Science. Vol. VIII, 5th Mem. Washing.
1843. R. OWEN, On the Structure and Homologies of the Cephalic tentacles in the Pearly Nautilus. Ann. Mag. of Nat. Hist. Vol. XII. p. 305.
1903. A. SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
1895. A. VAYSSIÈRE, Etude sur l'organisation du Nautilé. Annales sc. naturelles, Zoologie, sér. VIII, T. II.
1897. A. WILLEY, 1) The preocular and postocular tentacles and Osphradia of Nautilus. Q. Journ. Micr. Science, Vol. XL.
1897. — 2) The adhesive Tentacles of Nautilus with some notes on its Pericardium and Spermatophores. Q. Journ. Micr. Science, Vol. XL.
1902. — Contribut. to the nat. hist. of the pearly Nautilus. In: Zoological Results WILLEY. Part VI; Cambridge, Univ. Press. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

- | | |
|--|---|
| <i>bi.f</i> , Bindegewebsfaserzelle; | <i>bi.rs</i> , bindegeweb. Radiärseptum; |
| <i>bi.gr</i> , Bindegewebsgrundsubstanz; | <i>bi.v</i> , Verdichtungsmembran des Bindegewebes; |
| <i>bi.h</i> , hyalines Bindegewebe (ohne Faserzellen); | <i>cut</i> , Cuticularbildung; |
| <i>bi.k</i> , Bindegewebskern, bzw. -zelle; | <i>ep</i> , gewöhnliches Epithel; |
| <i>bi.l</i> , Lücke in der Verdichtungsmembran; | <i>ep.dr</i> , Drüsenepithel; |
| <i>bi.m</i> , Bindegewebs-Grenzmembran; | <i>ep.k</i> , Epithel mit Körner-(Kleb-)zellen; |
| <i>bi.p</i> , bindegewebige Mittelplatte; | <i>m</i> , Muskelfaser; |
| | <i>m.a.l</i> , äußere Längsmuskelschicht; |

<i>m.a.r.</i> , äußere Ringmuskelschicht;	<i>t.k.</i> , Tentakelkörper;
<i>m.f.</i> , Muskelfibrille;	<i>f.g.</i> , Flimmergrube;
<i>m.i.r.</i> , innere Ringmuskel;	<i>g.</i> , Gefäß;
<i>m.k.</i> , Muskelfaserkern;	<i>g.l.a.</i> , äußeres Längsgefäß;
<i>m.l.</i> , Längsmuskelbündel;	<i>g.l.i.</i> , inneres Längsgefäß;
<i>m.r.</i> , Muskelfasern in den radiären Septen;	<i>l.</i> , Lamellen des Augententakels;
<i>m.rt.</i> , Retractoren des Körnerepithels;	<i>w.b.</i> , bindegewebiger Wulst;
<i>m.t.</i> , tangential den Centralnerv umziehende Muskeln.	<i>w.ep.</i> , epithelialer Wulst;
<i>n¹</i> , <i>n²</i> usw., Nerven;	<i>z.c.</i> , Cilienzelle;
<i>n.a.</i> , äußere Nervenschicht;	<i>z.dr.</i> , Drüsenzelle;
<i>n.c.</i> , centraler Nerv;	<i>z.ep.</i> , gewöhnliche Epithelzelle;
<i>n.d.</i> , dorsaler Teilstrang desselben;	<i>z.h.</i> , Zelle mit cuticularer Haube;
<i>n.t.</i> , ventraler Teilstrang desselben;	<i>z.k.</i> , Klebzelle;
<i>n.z.</i> , Nervenzelle;	<i>z.k.k.</i> , deren Kerne;
<i>rhin.</i> , Rhinophor;	<i>.zst.</i> , Zellstiel;
	<i>z.z.</i> , Zwischenzelle.

Tafel XII und XIII.

Die Vergrößerungen 500 und 1000 beziehen sich auf die homogene apochr. Immersion 2 mm Ap. 1. 30. — Das Nervensystem auf allen Figuren blau.

Fig. 1. Hafttentakel: Querschnitt. Eisenhäm.-Orange 50 : 1.

Fig. 2. Hafttentakel: Längsschnitt, medial; Mitte des Tentakels. Eisenhäm.-Erythrosin. 50 : 1.

Fig. 3. Hafttentakel: Längsschnitt durch ventralen Wulst, Nähe der Spitze. 90 : 1.

Fig. 4. Hafttentakel: gewöhnliches Epithel. Eisenhäm.-Erythrosin (vorher Holzessig-Boraxkarmin). 1000 : 1.

Fig. 5. Hafttentakel: Körner(Kleb)epithel, Längsschnitt durch dasselbe. Eisenhäm.-Erythrosin. 500 : 1.

Fig. 6. Hafttentakel: Längsmuskelbündel, Querschnitt. (In den Muskelfasern dunkle contractile Substanz, hell. Sarcoplasma). 1000 : 1.

Fig. 7. Augententakel: Querschnitt, etwa Mitte; die inneren Teile gezeichnet; in den Septen im Innern des Nervenstranges Bindegewebe nicht besonders hervorgehoben. Eisenhäm.-Erythrosin. 60 : 1.

Fig. 8. Augententakel: Längsschnitt; bei * lockere, helle Stellen im Bindegewebe. Eisenhäm.-Erythrosin. 60 : 1.

Fig. 9. Augententakel: Äußerer Teil einer Lamelle; gleiche Schnittrichtung wie Fig. 8. Hämat.-Kaliummonochromat. 500 : 1.

Fig. 10. Augententakel: Isolierte Zellen aus dem Epithel der Lamellen: a) Cilienzelle; b) Zelle mit cuticularer Haube (Lamellenseite); c) Zelle mit cut. Haube (Lamellenrand). Maceriert mit verdünnter Salpetersäure in der Wärme; Hämatoxylin. 1000 : 1.

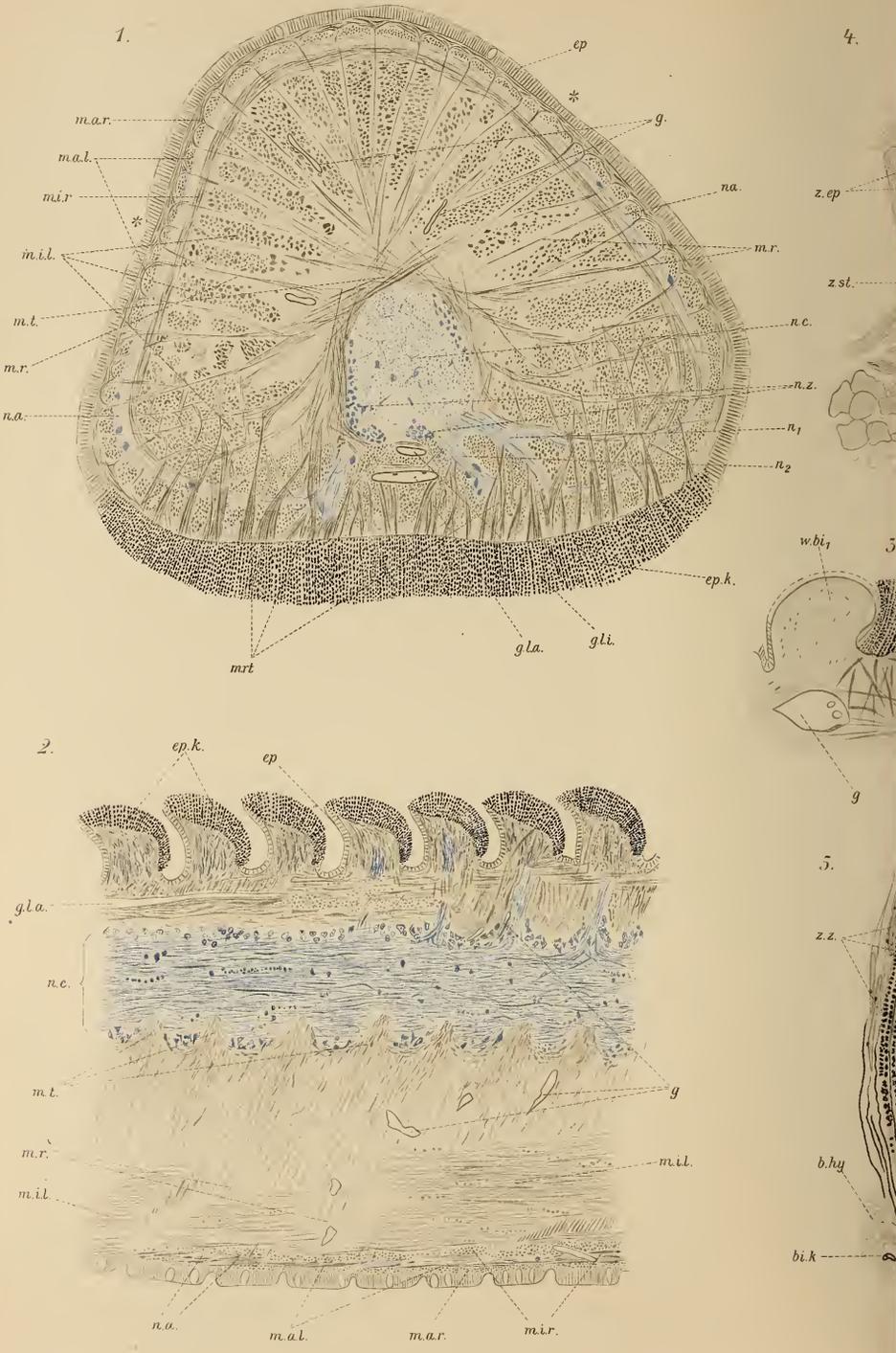
Zur Histologie der Tentakel u. des Rhinophors des *Nautilus pompilius*. 211

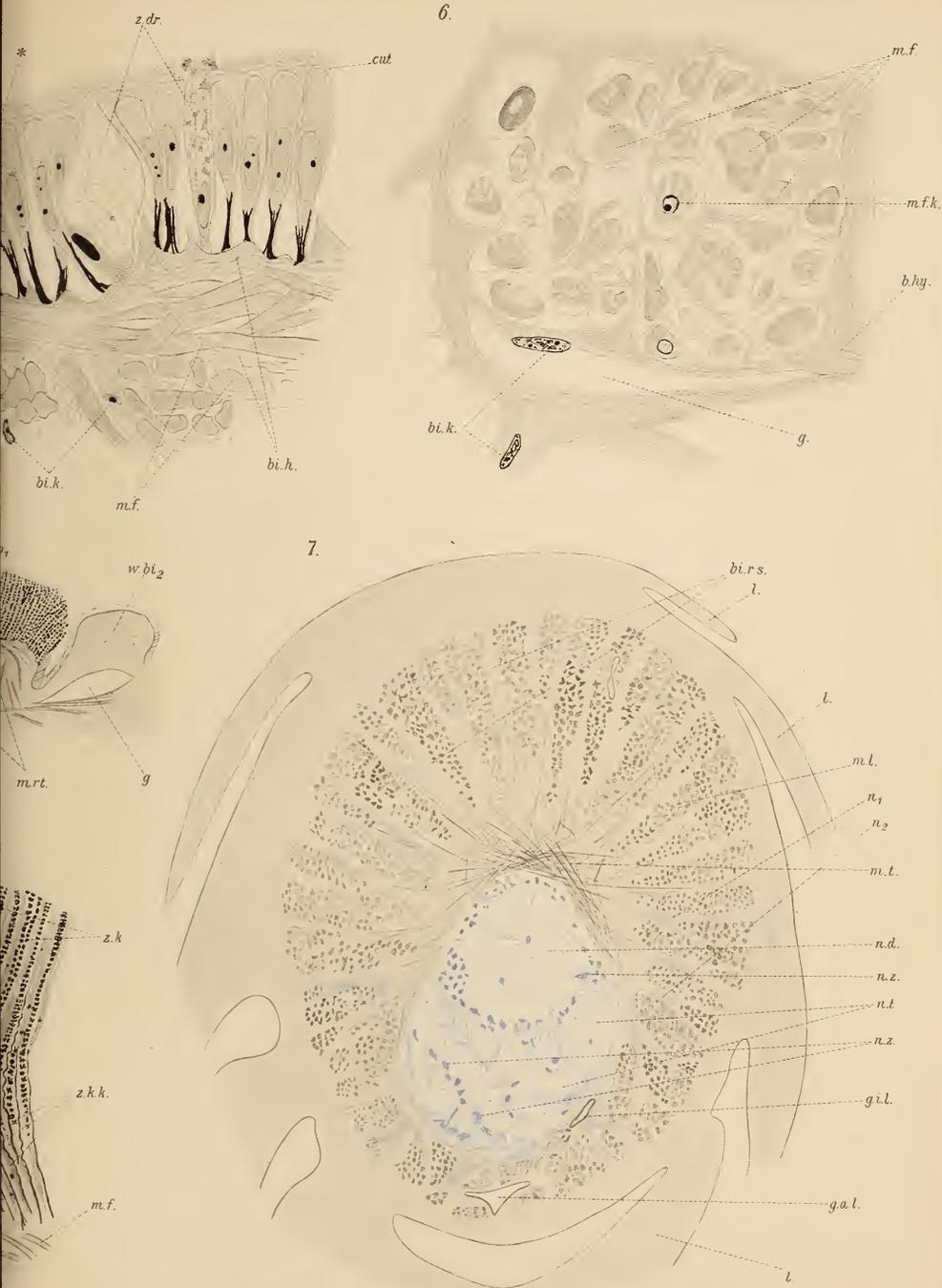
Fig. 11. Rhinophor: Etwas schematisierter Längsschnitt, Form des Rhinophors der Flimmergrube und die Nervenverteilung zeigend; bei * Öffnung der Flimmergrube. Etwa 14 : 1.

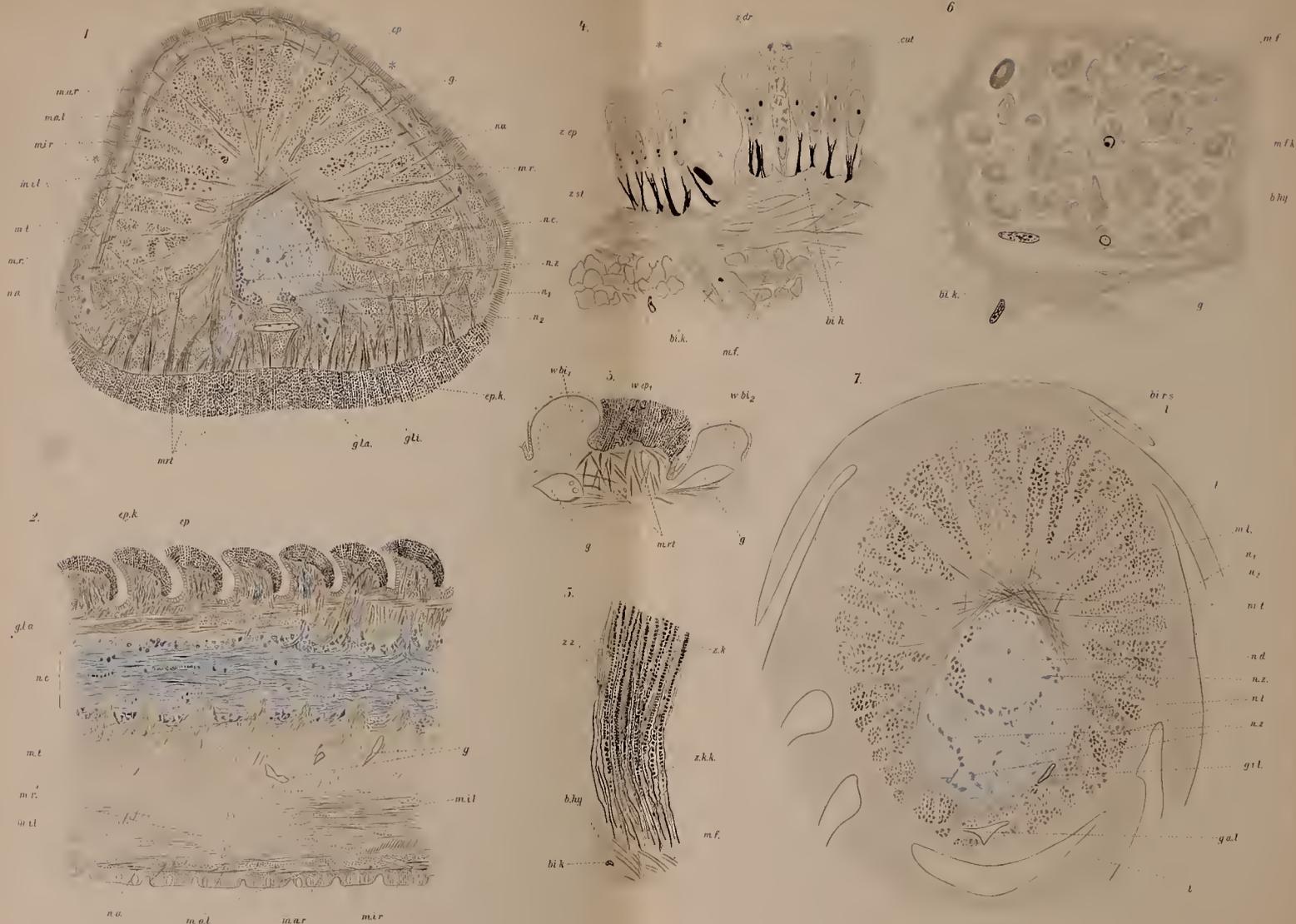
Fig. 12. Rhinophor: Bindegewebe des Rhinophors. Dahlia-Brechweinstein-Tannin. 1000 : 1.

Fig. 13. Rhinophor: » Verdichtungsmembran « des Bindegewebes unter dem Epithel des Rhinophors (letzteres abgefallen). In den Lücken Nerven an das Epithel herantretend. Eisenhäm.-Bordeauxrot. 400 : 1.

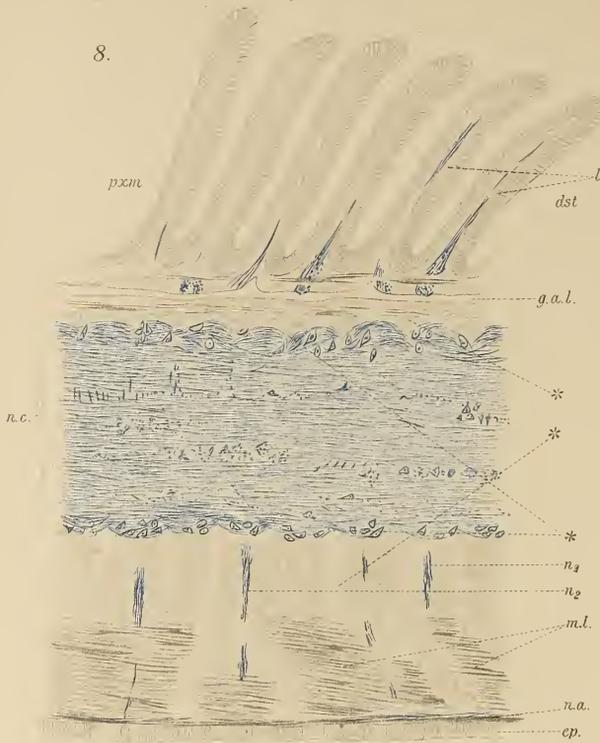
Fig. 14. Rhinophor: Flimmergrube; Epithel an dessen niedrigster Stelle. Eisenhäm.-Pikrinsäure. * 1000 : 1.







8.



9.

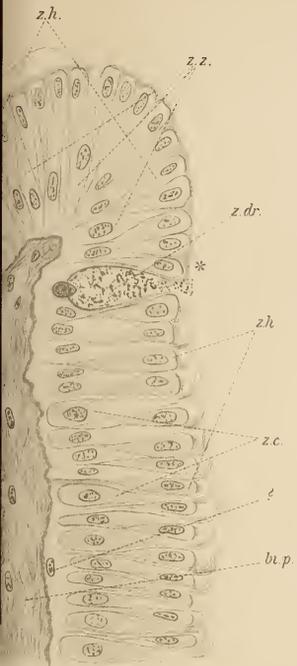


11.



12.

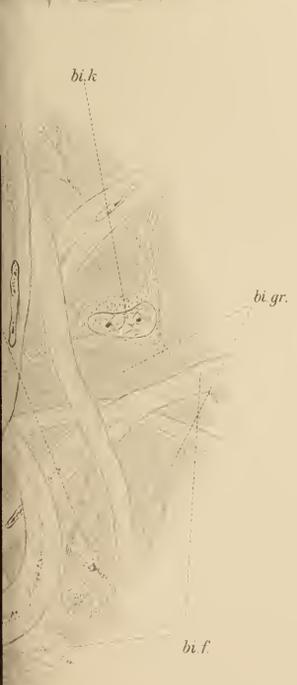




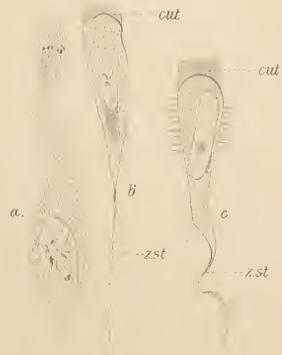
13.



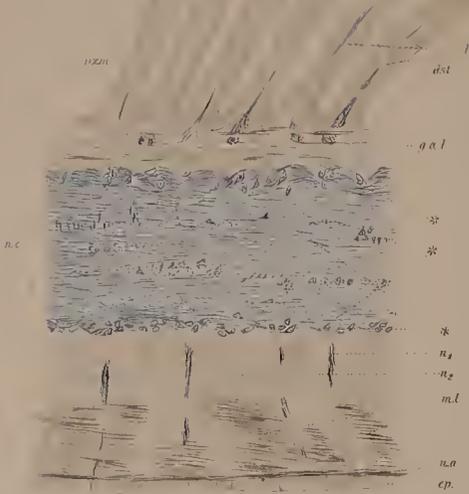
14.



10.



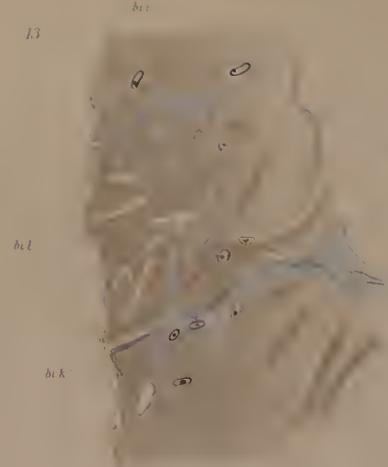
8



9



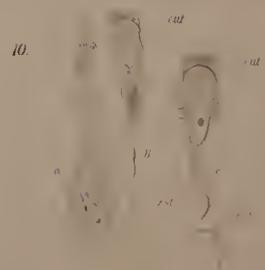
13



14



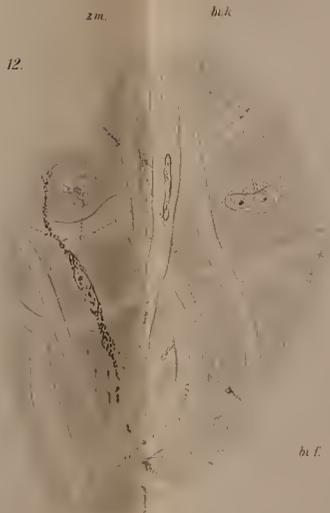
10



11



12



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Fernandez Miguel

Artikel/Article: [Zur Histologie der Tentakel und des Rhinophors des Nautilus pompilius 187-211](#)