

## Zur Feinstruktur des „Gehirns“ und der Sinnesorgane von *Protodrilus rubropharyngaeus* Jaegersten (Archannelida)

Mit besonderer Berücksichtigung der neurosekretorischen Zellen

GESA MERKER und MARIANNE VAUPEL-VON HARNACK \* \*\* \*\*\*

Anatomisches Institut der Universität Gießen, Lehrstuhl I  
(Direktor: Prof. Dr. A. OKSCHE)

Eingegangen am 4. Mai 1967

*Summary.* The brain, eye, and statocysts of *Protodrilus rubropharyngaeus* JAEGERSTEN (Archannelida) were examined with the light and electron microscope. The brain of *Protodrilus* is composed of neurons and neuroglia. Fibrous and protoplasmic neuroglia cells were observed. The central neuropile is formed by the finest processes of the nervous and glial elements. The sensory organs of *Protodrilus* can be compared with similar structures in larvae of polychaetes and in turbellaria. The brain of *Protodrilus* shows a remarkable accumulation of neurosecretory elements. By means of the light microscopy (paraldehydefuchsin method) large selectively stainable perikarya were found in a particular arrangement near the palps, the nuchal organ and the dorsal coelomic cavity. In the electron micrographs it is possible to demonstrate five different types of elementary granules and vesicles. Only a part of these materials can be stained by conventional methods. A great number of perikarya and unmyelinated neurosecretory nerve fibers display more than one uniform type of elementary granules. In *Protodrilus* the problem of different neurosecretory cell types and their chemical and biological properties is still open to discussion.

*Zusammenfassung.* „Gehirn,“ Auge und Statozysten von *Protodrilus rubropharyngaeus* JAEGERSTEN (Archannelida) wurden licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. Das Gehirn von *Protodrilus* besteht aus Nervenzellen und der Neuroglia. Nachgewiesen wurden sowohl faserhaltige als auch protoplasmatische (filamentfreie) Gliazellen. Der zentrale Neuropilknern wird von den feinsten Ausläufern der Nerven- und Gliazellen gebildet. Die Sinnesorgane von *Protodrilus* werden mit den entsprechenden Bildungen bei Polychaetenlarven und Turbellarien verglichen. Das Gehirn von *Protodrilus* enthält zahlreiche neurosekretorische Elemente. Die großen, mit Paraldehydfuchsin elektiv färbbaren Perikaryen dieser Zellen finden sich vornehmlich in einer bestimmten Anordnung in der Nähe der Palpen, des Nuchalorgans und des dorsalen Coeloms. Im elektronenmikroskopischen Bild gelang es, fünf verschiedene Typen von Elementargranula und Bläschen nachzuweisen. Nur ein Teil dieser Substanzen ist mit konventionellen Neurosekretmethoden färbbar. Vielfach enthalten neurosekretorische Perikaryen und Axone mehr als einen (einheitlichen) Typ der Elementargranula. Die Klassifizierung der neurosekretorischen Zelltypen auf einer chemischen und biologischen Basis ist bei *Protodrilus* noch ungeklärt.

### Einleitung

Neurosekretorische Zellen sind bei Vertretern aller drei Klassen der Anneliden — den Polychaeten, Oligochaeten und Hirudineen — in verschiedenen Abschnitten des Zentralnervensystems nachgewiesen worden. Auch bei diesen Wirbellosen bestehen deutliche Zusammenhänge zwischen der Aktivität solcher Zellgruppen und

\* Frau Professor Dr. BERTA SCHARREER gewidmet.

\*\* Ein Teil dieser Arbeit wurde mit dankenswerter Förderung durch die Herren Prof. Dr. W. BARGMANN und Prof. Dr. A. REMANE am Anatomischen und Zoologischen Institut der Universität Kiel durchgeführt.

\*\*\* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

physiologischen Vorgängen wie Wachstum, Geschlechtsreife oder Regeneration (s. E. und B. SCHARRER, 1954a, b, 1963). Mit dem Problemkreis der Neurosekretion bei Invertebraten setzen sich eingehend auch GERSCH (1964) und GABE (1966) auseinander (s. Literatur, vgl. dazu KNOWLES, 1963 und HERLANT-MEEWIS, 1966).

Die Ordnung der *Archianneliden* fand bei den bisherigen *Neurosekretionsstudien* keine Berücksichtigung. In dieser Gruppe sind einfache Annelidenformen zusammengefaßt, die meist keine oder weitgehend reduzierte Parapodien aufweisen. Zur Lokomotion dient den meisten Arten eine Ventralbewimperung. Wahrscheinlich stellt die Ordnung keine systematisch haltbare Einheit dar. Verschiedentlich wurde auf Grund gewisser larvaler Merkmale diskutiert, ob die Archianneliden nicht als Basisgruppe der Polychaeten zu betrachten seien. Am besten begründet erscheint jedoch die Auffassung, die Archianneliden als sekundär vereinfachte Polychaeten anzusehen (REMANE, 1932).

Sowohl morphologisch als auch systematisch und phylogenetisch ist die Gruppe sehr interessant (vgl. auch BULLOCK und HORRIDGE, 1965). Über das *Nervensystem* und die *Sinnesorgane* der *Archianneliden* liegen nur vereinzelte, mit konventionellen histologischen Methoden erhobene Befunde vor (SALENSKI, 1907; HANSTRÖM, 1927, 1928; JAEGERSTEN, 1940a, b, 1952). Ein Vergleich mit entsprechenden Differenzierungen der Polychaeten ist bisher nur vereinzelt versucht worden.

Bei der von uns untersuchten Art handelt es sich um einen Vertreter der Familie *Protodrilidae*, *Protodrilus rubropharyngaeus* JAEGERSTEN. Mit Sicherheit wurde die Art bisher an der schwedischen und norwegischen Westküste und in der westlichen Ostsee gefunden. Die erwachsenen Tiere leben auf Schalenkies in der Brandungszone und werden 8—9 mm lang. Sie sind getrenntgeschlechtig; ihre Eier sind 50  $\mu$  groß. Die Entwicklung erfolgt über eine freischwimmende, der Trochophora ähnliche Larve und ein sich anschließendes bodenlebendes Larvenstadium (JAEGERSTEN, 1940a u. b, 1952).

### Material und Methodik

Die untersuchten Tiere (*Protodrilus rubropharyngaeus* JAEGERSTEN) wurden in den Monaten Mai und Juni 1964 in der Otoplanenzone (vgl. REMANE, 1940) vor Schilksee (Kieler Förde) gefangen. Sie waren voll ausgereift, die meisten ♀♀ standen kurz vor der Eiablage.

Für die *lichtmikroskopischen Untersuchungen* wurden die Tiere nach Betäubung mit einer isotonschen  $MgCl_2$ -Lösung (7,5% ige wäßrige  $MgCl_2$ -Lösung und Ostseewasser im Mischungsverhältnis 1:1) durch Einlegen in Bouin oder Kaliumbichromat-Sublimat-Formalin (Abwandlung der Fixierung nach HELLY, s. GIESA, 1966) fixiert. Der Darstellung neurosekretorischer Elemente dienten die folgenden Verfahren:

Paraldehydfuchsin (GOMORI), Chromalaunhämatoxylin-Phloxin (BARGMANN), Aldehydthionin, Alcianblau nach Voroxydation mit  $KMnO_4$  (für alle diese Färbungen s. PEARSE, 1960; ferner — als Übersichtsfärbungen — Azan, Stückfärbung nach DOGRA und TANDON (1964)<sup>1</sup> mit Viktoriablauf und Stückfärbung nach OKSCHE, MAUTNER und FARNER (1964) mit Paraldehydfuchsin. Einige der totalgefärbten Exemplare wurden mit Wintergrünöl aufgehellt, andere in Esterwachs eingebettet und geschnitten.

Als Kernfarbstoff bewährte sich vor allem Gallocyanin; besonders günstige Effekte der Gegenfärbung ergaben die Trichromfärbungen nach GOLDNER und GOMORI (s. ROMEIS, 1958 und PEARSE, 1960) oder die Methode mit Neoponceau (GURR).

Für *elektronenmikroskopische Studien* wurde das Material 20 min in 5%igem Glutaraldehyd (GORDON) fixiert, anschließend 1 Std in Phosphatpuffer (pH 7,4) ausgewaschen, nach einstündiger Nachbehandlung mit  $OsO_4$  (pH 7,4—7,6) und Entwässerung (Alkohol) in Araldit eingebettet. *Ultramikrotom*: Porter-Blum MT I. *Elektronenmikroskopische Aufnahmen*: Elmiskop I Siemens, Strahlspannung 60 kV.

<sup>1</sup> Vgl. dazu BRAAK (1962).

## Befunde

### 1. Allgemeine Morphologie und Histologie des „Gehirns“ und der Sinnesorgane (licht- und elektronenmikroskopische Ergebnisse)

1. *Bauplan des „Gehirns“*. Über das „Gehirn“ von *Protodrilus flavocapitatus* ULJANIN liegt eine eingehende Studie von SALENSKI (1907) vor. In bezug auf den allgemeinen Bauplan des Zentralnervensystems stimmen die eigenen Ergebnisse bei *Protodrilus rubropharyngaeus* mit den genauen Beobachtungen SALENSKIS überein. Zur Einführung wird daher lediglich eine kurze Beschreibung gegeben.

Das *Zentralnervensystem* von *Protodrilus* besteht aus einer proximalen ganglienförmigen Auftreibung, die als *Gehirn* bezeichnet wird, und einem Bauchmark. Im folgenden soll nur das Gehirn abgehandelt werden; die Feinstruktur des *Bauchmarkes* von *Protodrilus* ist noch nicht untersucht.

Das *Gehirn* von *Protodrilus rubropharyngaeus* liegt im Prostomium. Ein röhrenförmiger Hohlraum durchzieht vom Apex an den dorsomedialen Abschnitt des Gehirns. Ein zweiter derartiger Binnenraum, der etwa in der mittleren Hirnregion beginnt, findet sich ventromedial. Beide Hohlräume gehen ohne weitere Unterteilung in das Coelomsystem des Tieres über. Sie sind mit einem Epithel ausgekleidet, das sich nicht vom Peritoneum unterscheidet (Abb. 1).

Das Gehirn steht in einem sehr engen Kontakt mit dem ektodermalen Epithel (Epidermis). Es gliedert sich in eine äußere schalenförmige Rindenzone, die aus Ganglienzellen besteht, und einen fibrillären zentralen Körper — das *Neuropilem*. Die in der Regel multipolaren Ganglienzellen sind relativ cytoplasmareich und haben einen chromatinarmen Zellkern. Dorsal und ventral erkennt man paarige, paramedian gelegene Nervenzellkonzentrationen. Der mittlere Hirnteil enthält die *Corpora pedunculata* (Abb. 1d). An jeder Seite findet sich ein gestielter Globulus (Abb. 1d). Die Zellen der Globuli sind kleiner als die übrigen Ganglienzellen. Der Balken ist relativ schwach ausgeprägt. Glomeruli sind zwar vorhanden, aber nicht deutlich abzugrenzen. Inwieweit von diesen Zentren ein Kontakt zu den afferenten Faserbündeln der Palpen und der Nuchalorgane besteht, war nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Mit der Deutung solcher Beziehungen zu den Sinneszentren setzen sich vor allem HANSTRÖM (1927), GUSTAFSON (1930), BULLOCK u. HORRIDGE (1965) auseinander.

Im *Neuropilem* kommen vereinzelte große Ganglienzellen vor, die nicht an bestimmte Bereiche gebunden sind. Die Faserzüge des *Neuropilems* haben vor allem eine dorso-ventrale Ausrichtung. Sie überkreuzen sich schräg, so daß rechtsseitige dorsale Ganglien mit linksseitigen ventralen Nervenzellgruppen in Verbindung treten.

Das Gehirn entsendet drei Nervenpaare. Die Schlundkonnective haben im Gehirn zwei Wurzeln. Die eine entspringt am ventrolateralen Rand der vorderen Hirnbezirke, die zweite aus den paramedianen Teilen des mittleren Hirnbereichs.

Solche sich vereinigenden Wurzeln der Schlundkonnective kommen häufig bei Polychaeten vor. Entsprechend ihrem Abgang aus dem Gehirn werden sie dort auch als Vorder- oder Ventralwurzel bzw. als Hinter- oder Dorsalwurzel bezeichnet.

Palpennerven entspringen vom lateralen Teil des vorderen Hirnbezirks. Medial vom Abgang der dorsalen Wurzeln der Schlundkonnective liegt die Abzweigung der Visceralnerven. Diese gehen sowohl aus der dorsalen Ganglienkonzentration als auch aus den Schlundkonnectiven hervor.

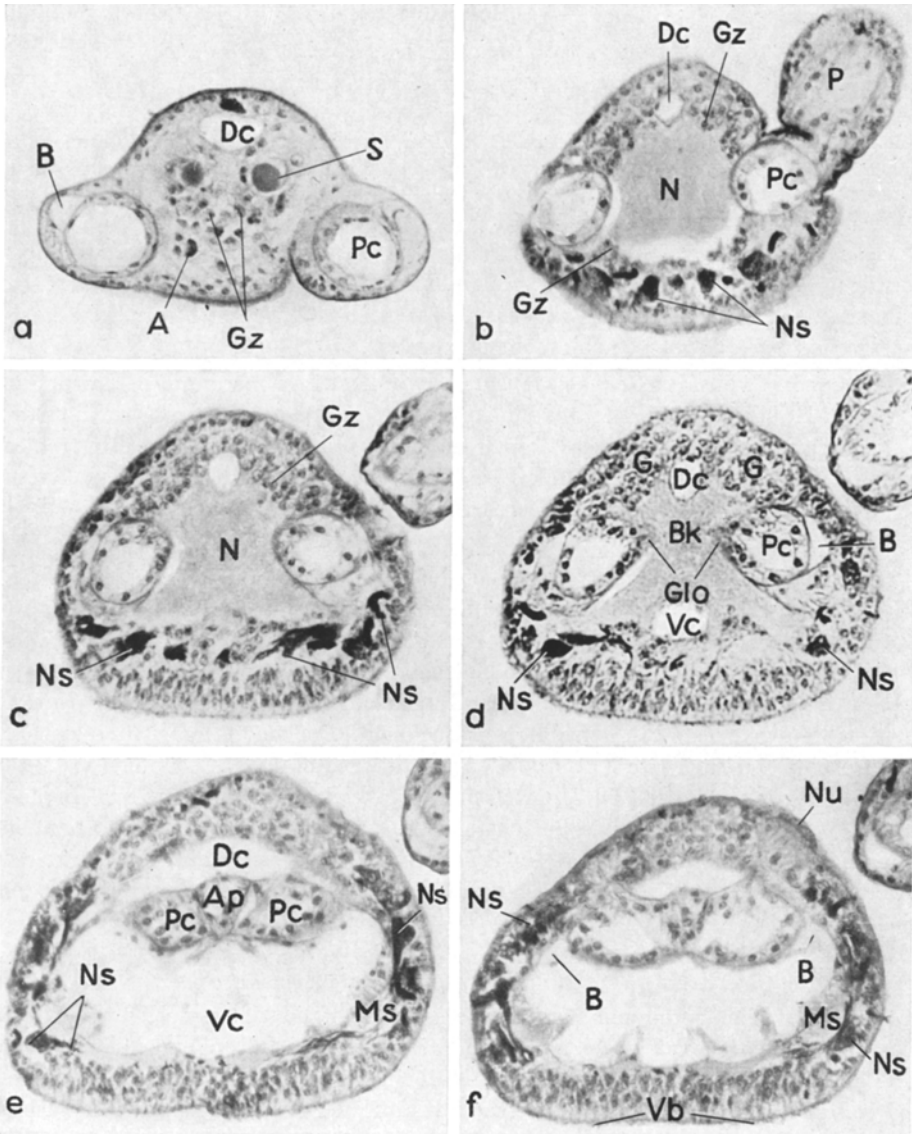


Abb. 1a—f. Querschnitte durch den Kopf von *Protodrilus rubropharyngaeus* JAEGERSTEN von apikal (a) nach distal (f). Bouin. Paraldehydfuchsin-Galloycyanin-Trichromfärbung (GOLDNER) Einzelheiten s. Text. A Auge, B Palpengefäß, Bk Balken, Dc Dorsalcoelom, G Globuli der Corpora pedunculata, Glo Glomerulus, Gz Ganglienzellen, Ms Muskulatur, N Neuropilem, S Statozyste, P Palpe, Pc Palpencoelom, Ap Ampulle, Ns mit Paraldehydfuchsin elektiv gefärbte neurosekretorische Zellen, Nu Nuchalorgan, Vb Ventralbewimperung, Vc Ventralcoelom. Vergr.: 300fach

Die Art des *Gliagerüsts* ist bei *Protodrilus* am besten im elektronenmikroskopischen Bild zu erkennen. Am Rande des Neuropilems finden sich langgestreckte Gliafortsätze, die verschiedentlich lockere Bündel bilden (Abb. 2). Die in diesen

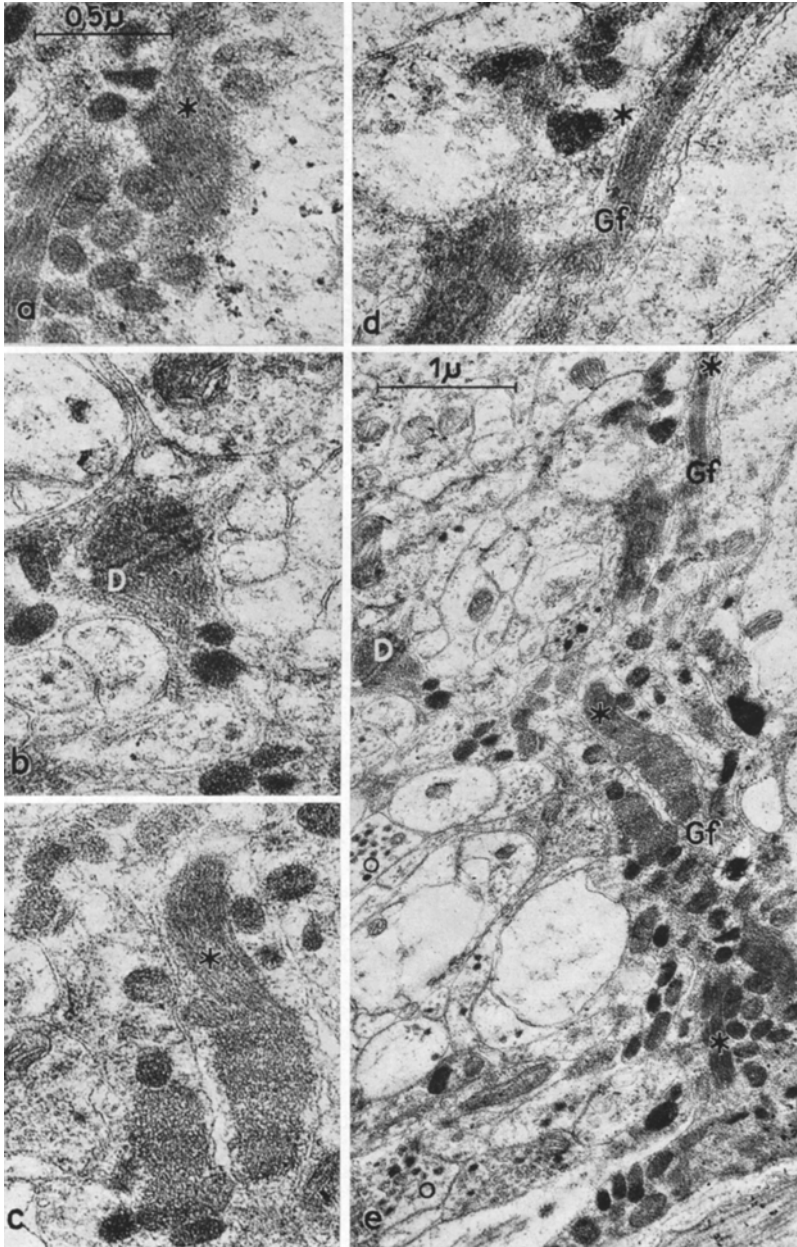


Abb. 2a—e. *Fasergliafortsätze* am Rande des Neuropilems. a—d Ausschnittvergrößerungen. Vergr.: 36000fach. e Übersichtsbild zu a—d. Vergr. 18000fach. *Gf* Gliafortsätze, \* Filamentbündel, o granuliert (neurosekretorische) Faserprofile, *D* Desmosomen.

Bündeln zusammengefaßten Fortsätze enthalten dicht gelagerte Filamente und ähneln den Fasergliafortsätzen der Vertebraten. Neben diesen Gliastrukturen sind vor allem in den mehr zentralen Bereichen der Rindenzone sehr zarte, filament-

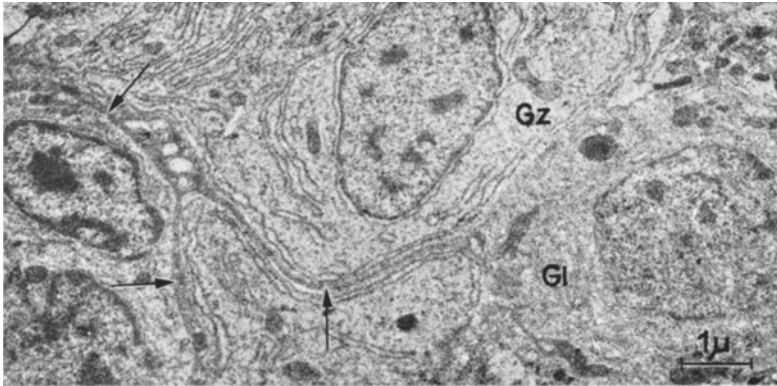


Abb. 3. *Filamentfreie* (protoplasmatische) *Gliazelle* (Gl) und *Ganglienzellen* (Gz) am Rande des Neuropilems. Vergr.: 9000fach. ↑ lamellenartiger, sich aufzweigender Gliafortsatz

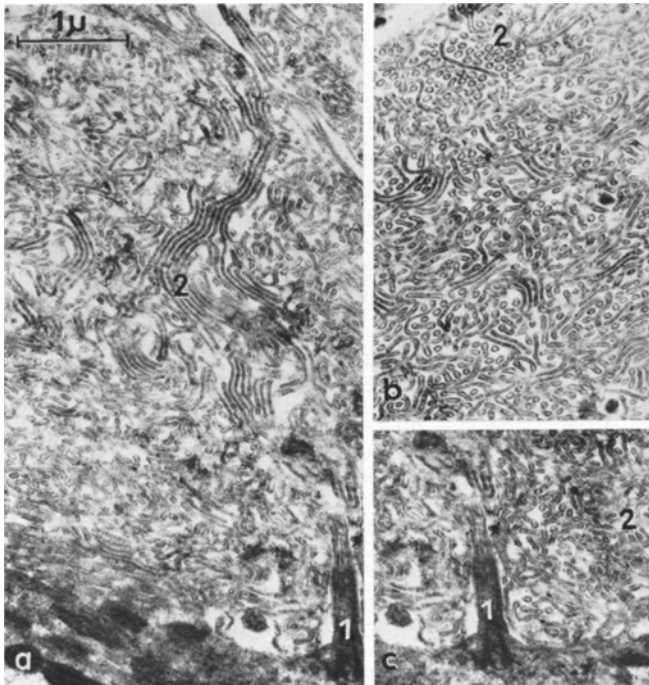


Abb. 4a—c. Ultrastruktur der *Statocyste*. Vergr.: 15000fach. 1 Von der Wandung ausgehende Fortsätze. 2 Feinste Ausläufer (in verschiedenen Ebenen getroffen) im Inneren der *Statocyste*

freie, sich gabelnde Gliafortsätze anzutreffen, die zu plasmareichen, birnenförmigen Perikaryen gehören. Sowohl das Cytoplasma als auch der Zellkern dieser Elemente zeigen eine elektronendichte Struktur (Abb. 3).

Der Feinbau der Nervenzellen und des Neuropils wird im Zusammenhang mit dem neurosekretorischen Apparat abgehandelt (s. S. 233).

2. *Sinnesorgane*. An *Sinnesorganen* besitzt *Protodrilus rubropharyngaeus* ein Palpenpaar, zwei Statozysten, ein Augenpaar und ein Paar „Riechgruben“ (Nuchalorgane).

a) Die *Palpen* (Abb. 1 b) sind die typischen, bei Polychaeten weit verbreiteten Tastorgane. Sie enthalten Längsmuskulatur, ein starkes, in Längsrichtung des Organes verlaufendes Blutgefäß und einen ihre ganze Länge durchsetzenden, von mesodermalem Epithel ausgekleideten Hohlraum. Die Palpenhöhlräume enden in Ampullen, die nicht mit dem Körpercoelom in Verbindung stehen.

Entsprechendes wird von BINARD und JEENER (1928) von Spioniden berichtet. Dagegen erkennt ORRHAGE (1964) bei dem den Spinoiden nahestehenden *Poecilochaetus* eine deutliche, mit einem Ringmuskel versehene Verbindung zum Körpercoelom.

In dem ebenfalls in Längsrichtung verlaufenden Nervenstrang der Palpen sind periphere neuronale Elemente zu erkennen. Die Palpenoberfläche ist mit zahlreichen Sinnesborsten besetzt. Die Blutgefäße der Palpen (Abb. 1 d, f) stellen eine blinde Verlängerung der ventrolateralen Körpergefäße von *Protodrilus* dar. Dieses Gefäßpaar vereinigt sich kurz vor dem Oesophagus und entsendet dann jederseits einen apikalen Palpenast.

b) Die bilateral angelegten, im Gehirn eingebetteten *Statozysten* (Abb. 1 a) sind von zahlreichen Nervenzellen umgeben. Die einzelne Statozyste wird von einer einzigen großen Zelle gebildet. Diese enthält den etwa keulenförmigen Statolythen, der im lichtmikroskopischen Bild an einem Wandzapfen der Statozyste aufgehängt erscheint.

Elektronenoptische Untersuchungen zeigen, daß von der inneren Oberfläche der Statozystenwand feine, vielfach gewundene und verknäuelte Cytoplasmafortsätze in das Innere der Statozyste hineinragen (Abb. 4). Wie diese Ausläufer mit dem Statolythen, dessen Ultrastruktur noch nicht geklärt ist, in Verbindung treten, konnte in dem bisher untersuchten Material nicht beobachtet werden.

Manche lichtmikroskopischen Präparate erwecken den Anschein, als reichten feine Fasern durch die Statozystenwand hindurch an den Statolythen heran. Ähnliches hat SALENSKI (1907) von *Protodrilus flavocapitatus* berichtet.

c) Das *Augenpaar* von *Protodrilus rubropharyngaeus* nimmt — von Nervenzellen umgeben — den inneren Palpenwinkel des Gehirns ein. In frontalen Schnittserien liegt es zwar in einer Schnittebene mit den Statozysten, ist aber in bezug auf die letzteren weiter nach ventral verschoben (Abb. 1 a). Entsprechend der Einteilung von Hesse (1897) besitzt *Protodrilus rubropharyngaeus* Pigmentbecheraugen vom inversen Typ. Solche Augen sind bei Turbellarien verbreitet (HYMAN, 1951; RÖHLICH und TÖRÖK, 1961; EAKIN, 1962, 1963). Sie sind außerordentlich einfach strukturiert und bestehen lediglich aus einer Pigmentzelle und einer Retinazelle. An der freien Oberfläche der Sinneszelle ist bereits lichtmikroskopisch eine in das Innere des Pigmentbeckers gerichtete Streifung zu erkennen. Ein von der Basis der Retinazelle ausgehender Fortsatz stellt die Verbindung zum Zentralnervensystem her.

Das elektronenmikroskopische Bild des Auges zeigt, daß die *Sehzelle* einen einzigen, massiven Sehkolben ausgebildet hat (Abb. 5). Dieser Sehkolben, der zahlreiche Mitochondrien und Vakuolen, aber keine Filamente enthält, ragt mit seinem Sockel kaum in den Pigmentbecher hinein.

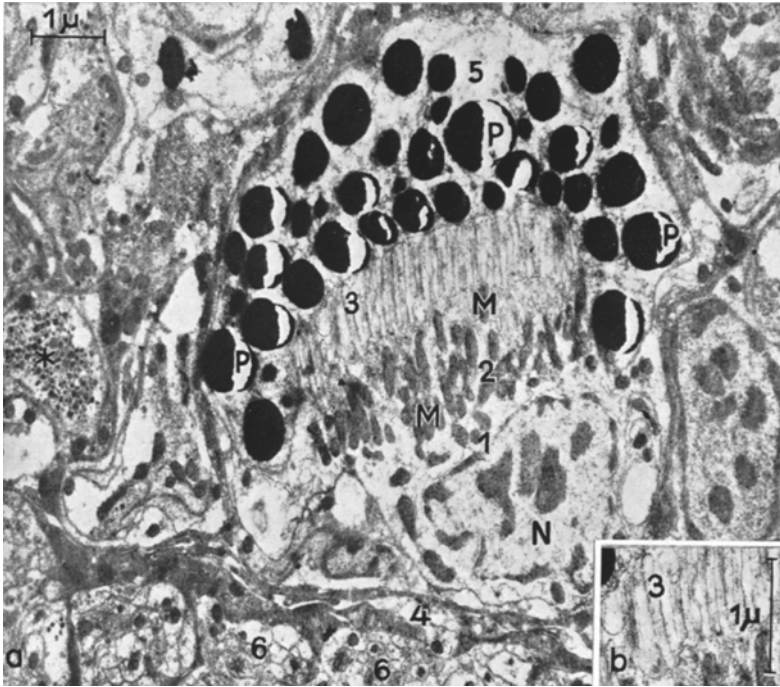


Abb. 5 a u. b. Elektronenmikroskopisches Bild des *Auges*. a Übersicht. Vergr.: 10000fach. b Ausschnittvergrößerung, 15000fach. 1 Sehzelle mit Zellkern (N), 2 Sehkolben, 3 Bürstensaum (Mikrovilli), 4 Fortsatz der Sehzelle, 5 Pigmentzelle, 6 marklose Nervenfasern des Neuropilems, P Pigmentkörnchen, M Mitochondrien im Sehkolben

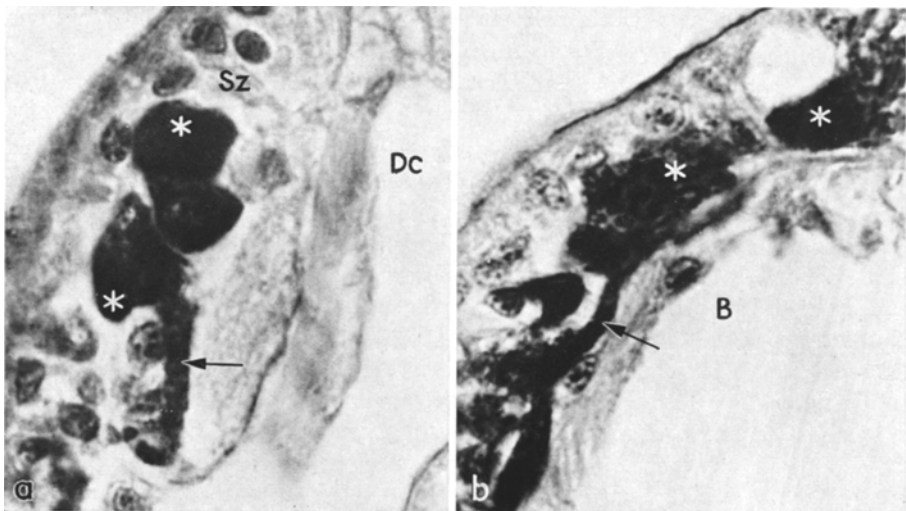


Abb. 6 a u. b. Elektiv gefärbte neurosekretorische Zellen (\*). Ausschnitt aus der Caudalregion des Kopfes (Querschnitt). Bouin. Paraldehydfuchsin-Gallocyanin-Trichromfärbung (GOLDNER). Vergr.: 1400fach. ↑ granuliert Fortsätze der Nervenzellen, Sz Sinneszellen des Nuchalorgans, B Blutgefäß, Dc Dorsalcoelom. (Vgl. auch Abb. 1)



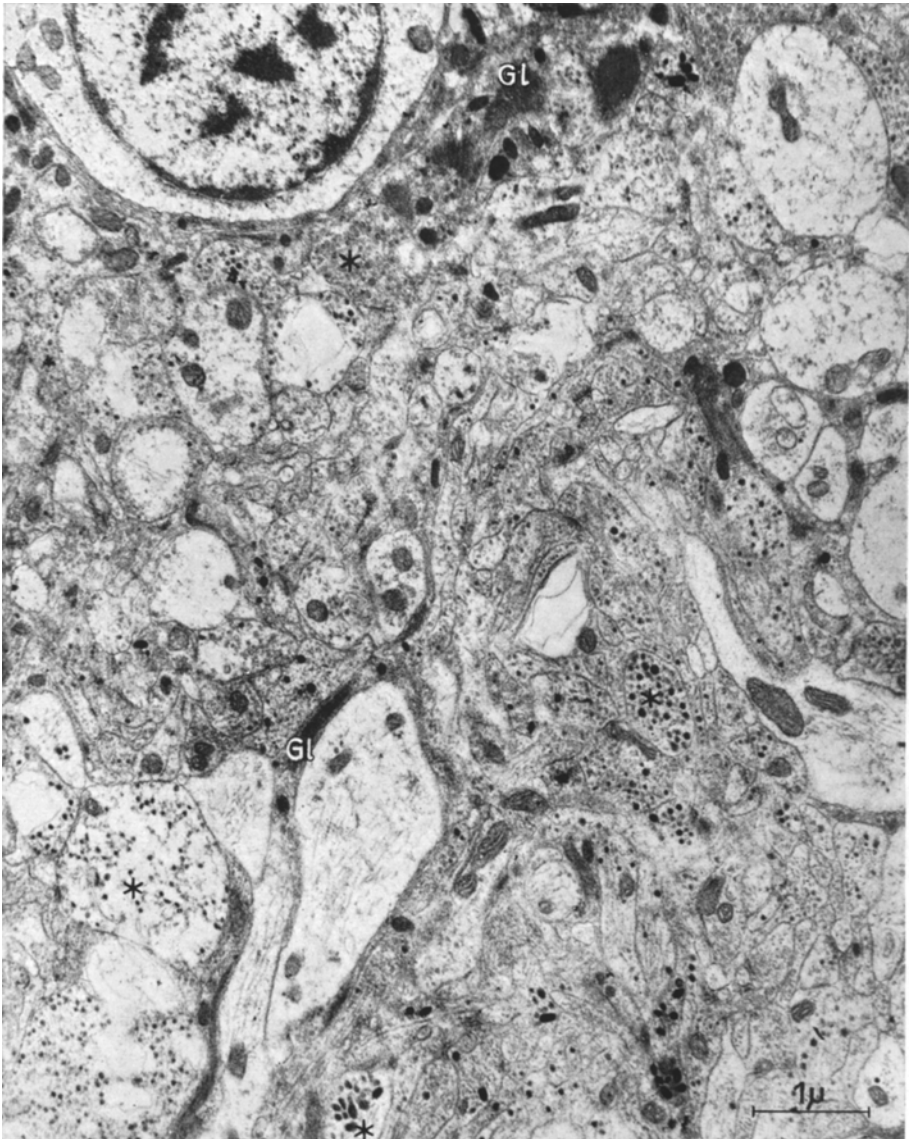


Abb. 7. Elektronenmikroskopisches Bild der Fortsätze neurosekretorischer Zellen (\*) aus der Nähe des dorsalen Coeloms. Beachte die verschieden großen und dichten Granula, die z.T. nebeneinander in einem Fortsatzprofil vorkommen. Gl Faserghlia. Vergr.: 15000fach

Dieser Befund entspricht im Prinzip auch den Beobachtungen von RÖHLICH und TÖRÖK (1961) an der Planarie *Dendrocoelum lacteum*, die allerdings mehrere Sehzellen mit lang ausgezogenen Sehkolben besitzt (vgl. auch S. 236).

Eine Verschlussmembran, die bei den Planarien von der Pigmentzelle gebildet und von den Sehkolben durchsetzt wird, konnte bei *Protodrilus* nicht festgestellt

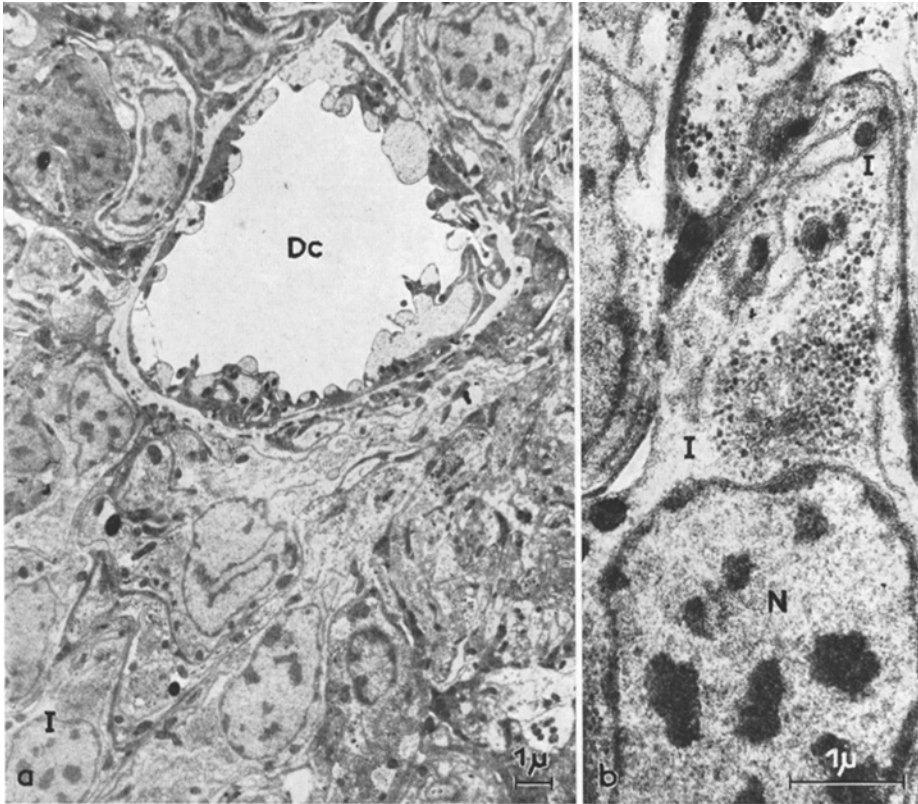


Abb. 8a u. b. Granulierte Nervenzellen und -fortsätze in der Umgebung des Dorsalcoeloms (Dc). Querschnitt. a Übersicht. Vergr.: 4500fach. b stärker vergrößerter Ausschnitt aus dem Perikaryon einer granulierten (Typ 2) Nervenzelle (vgl. Abb. 8a:I). N Zellkern. Vergr.: 15000fach

werden. Der breite Bürstensaum des Sehkolbens<sup>2</sup> reicht hier direkt an die Pigmentzellen heran. Eine glaskörperähnliche Struktur ist nicht ausgebildet.

Die Pigmentzelle ist von zahlreichen, etwa  $1\ \mu$  großen Pigmentkörnchen, die den Zellkern an die Peripherie verdrängen, ausgefüllt.

d) Die Nuchalorgane („Nackenorgane“) liegen direkt hinter der Palpenwurzel (Abb. 1f). Die Bodenzellen dieser grubenförmigen Einsenkungen sind spindelförmig ausgezogen und bewimpert. Sie stehen einerseits mit den peripheren Ganglienzellen, andererseits mit den benachbarten Nervenzellen des Gehirns in Verbindung. Im Aufbau ähneln die Nuchalorgane des *Protodrilus* am ehesten den von HYMAN (1951) eingehend beschriebenen Riechgruben der Tubellarien. Die Ultrastruktur des Nuchalorgans wurde im Rahmen dieser *Protodrilus*-Studie nicht untersucht. Im Lichtmikroskop sind Tangorezeptorenzellen hier nicht zu erkennen.

<sup>2</sup> Die Konstruktion entspricht dem „rhabdomic type“ mit „straight terminal villi“ von EAKIN (1965).

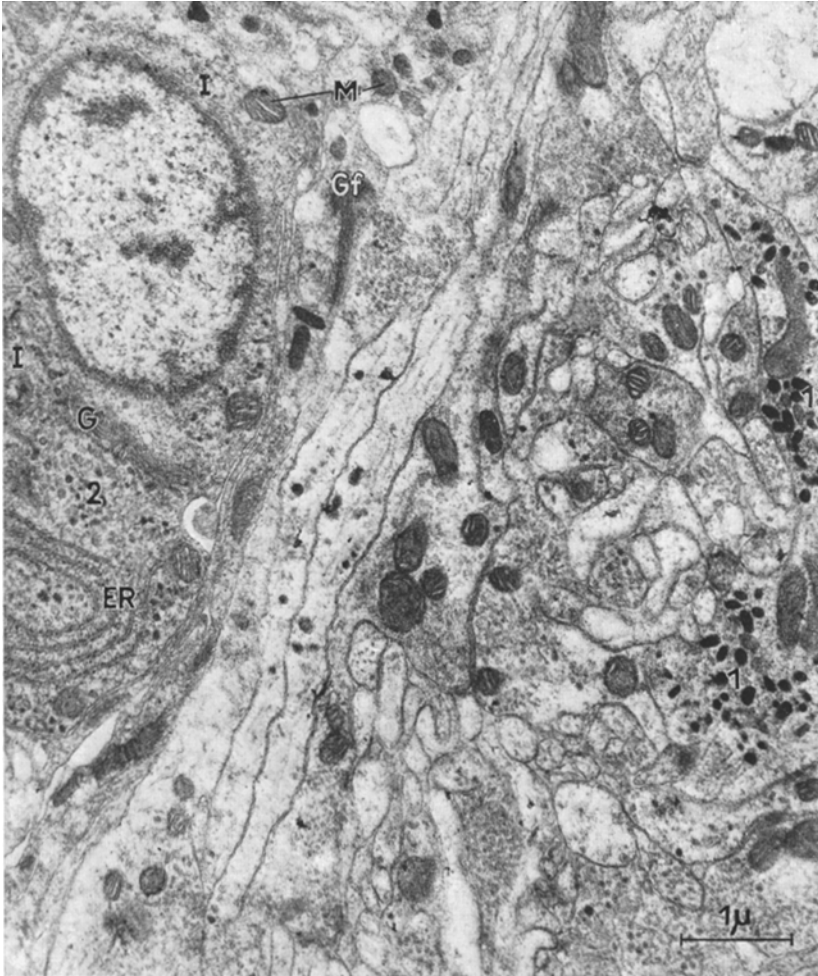


Abb. 9. Ausschnitt aus dem *neurosekretorischen* Bereich in der Umgebung des *Palpengefäßes*. Beachte die unterschiedlichen *Granulagrößen* (s. Text). Vergr.: 15000fach. *I* neurosekretorische Nervenzelle mit wirbelartigem endoplasmatischen Reticulum (*ER*), einer ausgeprägten Golgi-Zone (*G*) und zahlreichen Granula vom Typ 2 (*2*). Im Neuropil Faserprofile mit Granula vom Typ 1 (*1*). *Gf* Gliafilamente, *M* Mitochondrien

## II. Lage und Verteilung neurosekretorischer Zellen

1. *Lichtmikroskopische Befunde*. Bei Polychaeten ist die zahlenmäßig stärkste Anhäufung der *neurosekretorischen* Zellen in den dorso-kaudalen Abschnitten des Gehirns lokalisiert (GERSCH, 1964). Dieses Verteilungsschema gilt auch für *Protodrilus rubropharyngaeus*.

Zu den *neurosekretorischen* Elementen werden in der folgenden Beschreibung alle die Nervenzellen gerechnet, deren Perikaryen und Nervenfortsätze Elementargranula enthalten. Ob diese marklosen Fasern nun im Einzelfall einen *peptidergen*, *adrenergen* oder *aminergen* Charakter haben (vgl. BARGMANN, LINDNER und ANDRES, 1967) konnte mit den in dieser Studie angewandten Methoden nicht aufgeklärt werden. Es sei aber vorausgeschickt, daß 1. sowohl

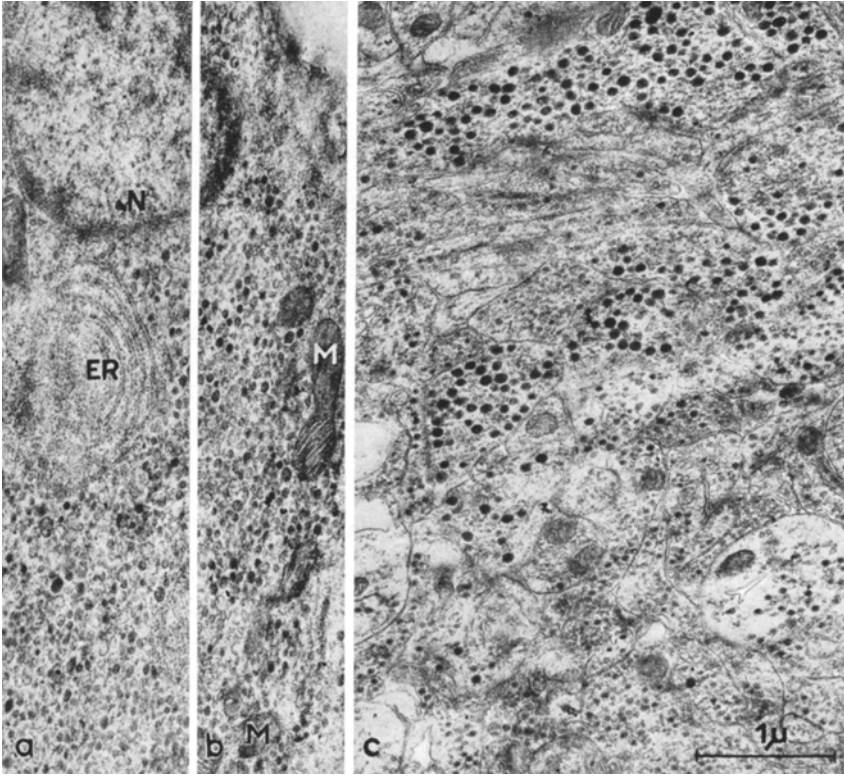


Abb. 10a—c. Verschiedenartige *Granula* in einem *Nervenzellperikaryon* (a—b) und im *Neuropilbild* (c) in der Höhe des *Nuchalorgans*. Vergr.: 18000fach. a—b *N* Zellkern, *M* Mitochondrien, *ER* wirbelartiges endoplasmatisches Retikulum. Elektronendichte Granula vom Typ 2 neben unterschiedlich großen leeren Bläschen. c Beachte, daß eine Nervenfasern verschiedene Granulatypen enthalten kann

die Form als auch die Größe und Dichte der elektronenmikroskopisch nachgewiesenen Elementargranula verschiedene Typen neurosekretorischer Zellen erkennen lassen, 2. nur ein Teil dieser Nervenzellen mit den klassischen Neurosekretfärbungen elektiv darstellbar ist.

Bei Färbung mit Paraldehydfuchsin, Aldehydthionin und Alcianblau treten im kaudalen Hirnbereich intensiv gefärbte Zellen hervor (Abb. 1, b—f). Sie liegen vor allem im dorso-lateralen Bereich in unmittelbarer Nachbarschaft der Nuchalorgane, sowie auch lateral in der Nähe der Palpengefäße. Weiterhin finden sich sekretbeladene Nervenzellen auch in den ventralen und dorsalen Teilen des Nervensystems, jedoch nicht so dicht wie im dorso-lateralen Abschnitt. Mit Paraldehydfuchsin totalgefärbte und mit Wintergrünöl aufgehellte Tiere zeigen am distalen Hirnende einen Ring neurosekretorischer Zellen, dessen Scheitel apikal etwas weiter reicht als seine untere Begrenzung.

Von besonderem Interesse erscheinen die Zellen, die sich in der Nähe der Palpengefäße und der Nuchalorgane befinden. In unmittelbarer Nachbarschaft der Nuchalorgane fallen drei große, sekretbeladene Ganglienzellen auf, die zwischen diesen Gruben und der Palpenwurzel liegen. Sie enthalten sowohl im Perikaryon

als auch im Axon große Mengen einer granulären Substanz (Abb. 6). Bei Azanfärbung erweisen sich diese Zellen als acidophil. Auch die weiter lateral in der Umgebung der Palpengefäße lokalisierten sekretorischen Elemente sind überdurchschnittlich groß, aber meist von einer spindelförmigen Gestalt. Auch ihre Axone enthalten eine granuläre Substanz. Im Lumen des Palpengefäßes wurde aber nie elektiv gefärbtes Material beobachtet (vgl. DEUSE-ZIMMERMANN, 1960; *Enchytraeus*).

KORN (1958) vermutet bei *Harmothoë* einen Transport der Neurosekrete mit Hilfe des Coelomsystems, da bei dieser Art die entsprechenden Bereiche keine Blutgefäße enthalten.

Bei *Protodrilus* finden sich in der Nähe der Coelomräume, die das Gehirn durchsetzen, nur ganz vereinzelte, mit den angewandten Sekretmethoden färbbare Nervenzellen.

2. *Elektronenmikroskopische Ergebnisse.* Die elektronenmikroskopischen Übersichtsaufnahmen (Abb. 9—11) stammen aus der Hirnregion, in der lichtmikroskopisch eine Häufung der elektiv gefärbten Nervenzellen erkannt wurde. Im Bereich dieser Zellkomplexe und auch in der Nähe des dorsalen Coelomraumes (Abb. 7 und 8) fallen vor allem die besonders zahlreichen, mit verschiedenen gestalteten Elementargranula beladenen Fortsatzprofile auf. In der Nachbarschaft dieses feinen Fortsatzgefüges lassen sich stets auch Perikaryen nachweisen, die mit ähnlichen Granulatypen wie die feinen axonalen Ausläufer (Abb. 8 b, 9, 10 a, b, 10 c, d) gefüllt sind.

An diesen Nervenzellen fällt der große, oft unregelmäßig gestaltete Zellkern auf. Ihr Cytoplasma enthält zahlreiche Mitochondrien vom lamellären Typ. Das endoplasmatische Reticulum ist gut ausgebildet und dicht mit Ribosomen besetzt; außerdem finden sich auch freie Ribosomen. Besonders hervorzuheben sind die recht häufigen wirbelförmigen Anordnungen (Abb. 9, 10) und zysternenartigen Erweiterungen des endoplasmatischen Reticulums. Der Golgi-Komplex ist sehr deutlich und zuweilen von einer elektronendichteren Substanz erfüllt (Abb. 11 d). Verschiedentlich scheinen sich auch kleine, elektronendurchlässige Bläschen von den Golgi-Membranen abzulösen (Abb. 11 d). Nach Größe, Form und Elektronendichte können in den Perikaryen und Zellfortsätzen neurosekretorischer Elemente verschiedene *Granulatypen* unterschieden werden:

1a. Große, ovale Granula mit einer Längsachse von 1260—2100 Å.

1b. Große, runde Granula mit einer deutlichen, gelegentlich ein wenig abgehobenen Membran und einem Durchmesser von 930—1380 Å.

*Typ 1a* und *1b* sind sehr elektronendicht. Es ist nicht ausgeschlossen, daß — zumindest in einem Teil der Fälle — der Granulatyp *1b* lediglich durch quer getroffene Granula des *Typs 1a* vorgetäuscht wird.

2. Elektronendichte Granula mit einer deutlich sichtbaren Membran und einem Durchmesser von 500—850 Å.

3. Kleine Bläschen mit elektronendichtem Kern (Durchmesser 320—600 Å).

4. Vakuolen von der Größe synaptischer Bläschen (320—700 Å).

5. Vereinzelte größere Vakuolen (Durchmesser bis zu 1200 Å).

In ein und demselben Perikaryon oder Fortsatz können nebeneinander auch mehrere dieser Granulatypen vorkommen (vgl. Diskussion).

Grundsätzlich sind die oben beschriebenen Granula-Arten allenthalben im sekretorischen Bereich des Nervensystems anzutreffen. Das Überwiegen eines bestimmten Granulatypes in einer bestimmten Region ist nicht festzustellen.

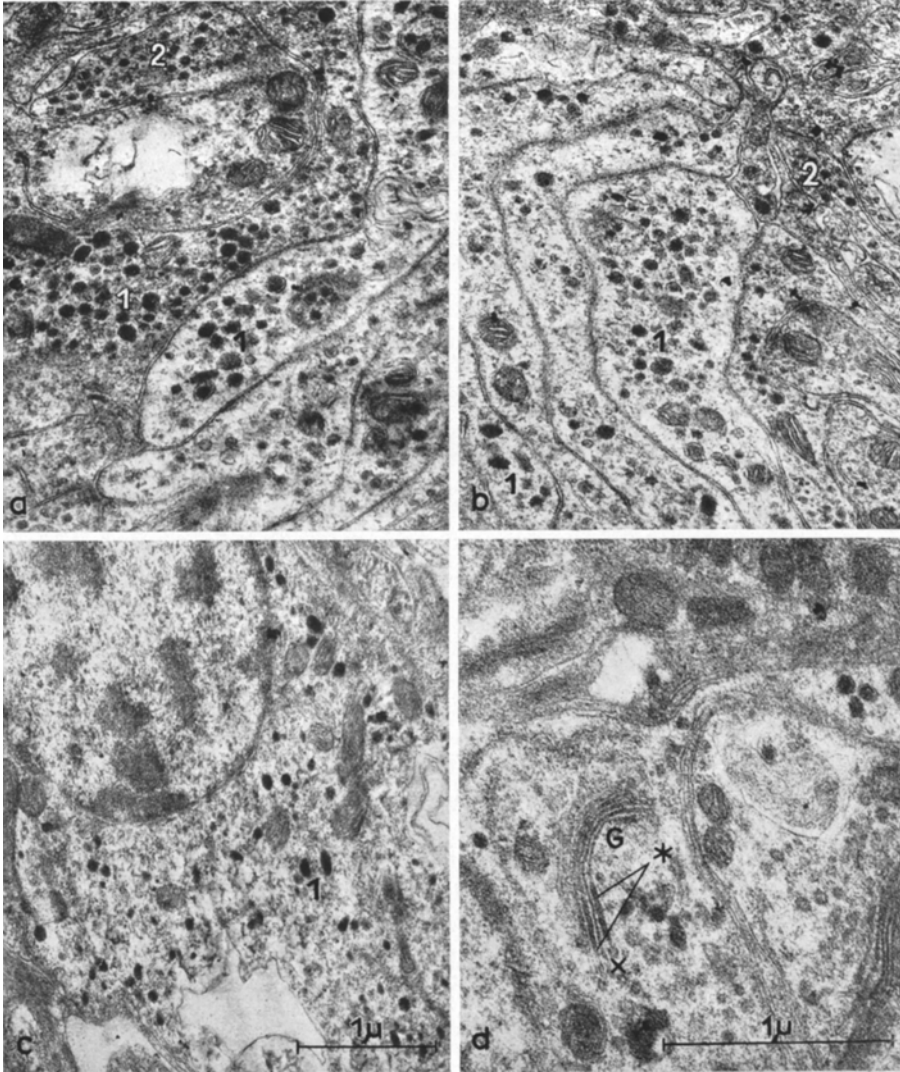


Abb. 11 a—d. Neurosekretorische Strukturelemente in der Nachbarschaft des Nuchalorgans. a—b Verschiedenartige Sekretgranula in Nervenfortsätzen. 1 Typ 1, 2 Typ 2. Vergr.: 18000-fach. c—d Granulahlaltige Perikaryen. In c: Granula vom Typ 1 1. In d: Golgikomplex (G) mit einem verdichteten Inhalt (\*) und sich ablösenden kleinen Bläschen (+). Daneben Granula und Bläschen der Typen 2—4. Vergr.: c 18000fach; d 30000fach

### Diskussion

Das sehr einfach gebaute Gehirn des adulten *Protodrilus rubropharyngaeus* läßt sich nicht wie bei gewissen Polychaeten nach Gangliengruppierungen in deutlich abgegrenzte Teile gliedern. Auch ein so einfach strukturiertes Zentralnervensystem wie das von *Protodrilus* besteht aus neuronalen und gliösen Elementen, deren Ausläufer im *Neuropil* untrennbar miteinander verflochten sind.

Strukturfeinheiten der *Neuroglia* konnten bei *Protodrilus* erst mit dem Elektronenmikroskop ermittelt werden. Gliazellen sind hier vor allem am Rande des Neuropilemkerns anzutreffen. Dabei muß zwischen Fasergliazellen, die mit ihren kräftigen Fortsätzen einen gerüstartigen Charakter haben und filamentfreien („protoplasmatischen“) Gliaelementen, die feinste, hüllenartige Fortsatzlamellen entsenden, unterschieden werden.

In Arbeiten über das Nervensystem der Anneliden wird die *Neuroglia* verschiedentlich erwähnt. So beschreibt CLAYTON (1932) bei Polychaeten eine Lage von Faserglia, die zwischen der Ganglienrinde und dem Neuropilem eingebettet ist. Vielfach bleibt jedoch eine Unterscheidung zwischen Glia- und Bindegewebs-elementen sehr unsicher (s. BULLOCK und HORRIDGE, 1965). *Protoplasmatische* und *fibrilläre* Gliazelltypen der Anneliden unterscheidet HAVET (1916). Für beide Formen werden enge Beziehungen zu den Blutgefäßen angegeben. In seiner Studie über den Archanneliden *Saccocirrus papillocerus* beschreibt SALENSKI (1907) „Stützzellen“ des Nervensystems, die eng dem ektodermalen Epithel verbunden sind. Im Strukturbild der *Neuroglia* von *Saccocirrus* dominieren nach SALENSKI fibrillenfreie Perikaryen und nicht etwa ein Fasergeflecht. Trotz der Gabelung der feinen Zellfortsätze erscheinen diese Zellen nur wenig verzweigt. Die von SALENSKI beobachteten Gliastrukturen dürften der „protoplasmatischen“ Glia von *Protodrilus* entsprechen.

Den lamellenartigen Fortsätzen dieser Zellen ähneln auch die Gliaausläufer bei *Formica lugubris* (LANDOLT, 1962) und die feinen Gliafortsätze der Stabheuschrecke *Carausis auratus*, die vor allem zwischen den Perikaryen der Nervenzellen anzutreffen sind (vgl. OKSCHE, 1967). Dagegen unterscheiden sich die bei *Protodrilus* beobachteten abgerundeten Perikaryen und Kerne der Gliazellen deutlich von den unregelmäßig gelappten Gliaformen der untersuchten Insekten.

Die kräftigen Ausläufer der Faserglia von *Protodrilus* gleichen stark den sehr filamentreichen Fasergliastrukturen bei *Lumbricus terrestris* (ZIMMERMANN, 1967) (vgl. dazu auch die Befunde von BARGMANN u. a., 1962, bei *Asterias rubens*).

Sehr einfach gebaut sind auch die großen Sinnesorgane von *Protodrilus*. *Statozysten* sind bei Polychaeten — vor allem bei den sedentären Formen — in mannigfacher Ausprägung und in wechselnder Zahl anzutreffen. Man findet sie meist in den vorderen Segmenten, wo sie entweder im Epithel liegen und in direkter Verbindung mit der Außenwelt stehen oder auch — wie bei *Myxicola* — eingesenkt und völlig geschlossen sind. So einfache Bildungen, wie die bei *Protodrilus* beobachteten *Statozysten*, die offenbar nur aus einer Zelle bestehen, sind bei Anneliden nicht beschrieben. Die *Statozysten* von *Protodrilus rubropharyngaeus* werden, wie es auch für *Statozysten* der Turbellarien angegeben wird (WESTBLAD, 1937), vom Gehirn aus innerviert. Die mit den *Statozysten* der Polychaeten verbundenen Nervenkelte lassen sich entweder bis zu einem der vorderen Ventralganglien oder auch bis zu den circumoesophagealen Connectiven verfolgen. Es bliebe nachzuprüfen, ob die im Turbellarienhirn vorkommenden *Statozysten* im Feinbau denen von *Protodrilus* ähneln.

Ebenso vielfältig in ihrer Ausprägung wie die *Statozysten* sind bei Polychaeten auch die *Augen*. Neben Formen mit sehr kompliziert gebauten und hoch entwickelten Lichtsinnesorganen (auch mehrere Augenpaare!) stehen hier auch Arten, denen *Augen* völlig fehlen oder solche, die nur Pigmentbecherocellen besitzen. Unter *Archanneliden* sind neben Species mit einem (z. B. *Dinophilus*)

oder auch zwei Augenpaaren (z. B. *Nerilla*) augenlose Formen (z. B. *Trilobodrilus*) verbreitet. (Ausführliche Angaben s. PIERANTONI, 1908 REMANE, 1932.) Verglichen mit dem Auge von *Protodrilus rubropharyngaeus* sind die Augen adulter Polychaeten, soweit deren Feinbau<sup>3</sup> bekannt ist, durchweg komplizierter konstruiert. Eine bemerkenswerte Ähnlichkeit besteht dagegen mit dem Auge der Trochophora von *Neanthes succinea*, das EAKIN und WESTFALL (1964) beschrieben haben. Auch bei dieser Larve besteht das Auge lediglich aus zwei Zellen, einer rezeptorischen und einer Pigmentzelle<sup>4</sup>. Wie bereits eingangs erwähnt, ist bei Archianneliden das Auftreten larvaler Merkmale nichts ungewöhnliches. Es erscheint somit gerechtfertigt, den sehr einfachen Bau der Lichtsinnesorgane von *Protodrilus rubropharyngaeus* unter diesem Aspekt zu betrachten.

Einer ausführlichen Diskussion bedarf das *neurosekretorische System* der Archianneliden. Sekretorisch aktive Nervenzellen wurden bei *Protodrilus* sowohl licht- als auch elektronenmikroskopisch nachgewiesen.

a) *Lichtmikroskopische Ergebnisse*. Verschiedene Autoren versuchten eine *Klassifizierung* der neurosekretorischen Zellen der Anneliden (ältere Literatur s. E. und B. SCHARRE, 1954 a, b; GERSCH, 1964, vgl. dazu HERLANT-MEEWIS, 1955, 1956, 1957; KORN, 1958). Bei diesen Typeneinteilungen wurden die folgenden *Kriterien* berücksichtigt: Form und Größe der Zellen, Art des Zellinhaltes (Granula), Ablauf des Sekretionsvorgangs (Aktivitätsphasen).

Nach lichtmikroskopischen Kriterien lassen sich die bei *Protodrilus* beobachteten großen sekretorischen Nervenzellen, deren acidophile und mit Paraldehydfuchsin elektiv färbbare Perikaryen in der Nähe des Nuchalorganes liegen, den a-Zellen von HERLANT-MEEWIS (*Eisenia*) und den a-Zellen KORNS (*Harmothoe*) vergleichen. Eine weitere Gruppierung ist bei *Protodrilus* auf der Basis der klassischen lichtmikroskopischen Neurosekretfärbungen nicht durchzuführen. Allerdings konnte das Nervensystem von *Protodrilus* bisher nur in einer einzigen physiologischen Phase (kurz vor der Fortpflanzungsperiode) untersucht werden. Ungeklärt ist bei *Protodrilus* auch noch die Frage, ob ein Neurosekretdepot vorhanden ist.

Noch HANSTRÖM (1953 und 1954) hielt einen intraaxonalen Sekrettransport bei Anneliden für unwahrscheinlich. Dem stehen entgegen Ergebnisse von E. und B. SCHARRE (1954 b) bei *Lumbricus terrestris*, CLARK (1956) sowie DEFRETIN (1955) an Polychaeten und von HAGADORN (1962) bei Hirudineen. Nach HAGADORN treffen sekretführende Nervenfasern und Blutgefäße, die an das Perineurium herantreten, aufeinander. Auch bei *Protodrilus* kommen sekrethaltige Axone vor. Da intracerebrale Blutgefäße bei dieser Art fehlen, muß erwogen werden, ob ein Neurosekrettransport nicht über das *Palpengefäß* erfolgen könnte. Zur Frage der räumlichen Beziehung zu den Coelomräumen vgl. S. 233.

b) *Elektronenmikroskopische Ergebnisse*. Im elektronenmikroskopischen Bild des *Protodrilus*-Hirns wurden sowohl in marklosen Nervenfasern als auch in Nervenzellperikaryen *verschiedene Körnchentypen* (s. S. 233) beobachtet. Da Granula verschiedener Größenordnungen und verschiedener Dichte in diesen Strukturelementen auch nebeneinander, verschiedenartig kombiniert, vorkommen können, ist die Klassifizierung der neurosekretorischen Zellen von *Protodrilus* auch auf elektronenmikroskopischer Basis vorläufig nicht möglich.

<sup>3</sup> s. EAKIN, 1963, 1965.

<sup>4</sup> vgl. dazu auch EAKIN und WESTFALL (1965; Rotifer *Asplanchna brightwelli*).



Das Nebeneinander verschiedener Elementargranulatypen scheint für die neurosekretorischen Perikaryen und Axone von *Protodrilus* besonders charakteristisch zu sein. Dieses gilt sowohl für die mit elektiven Färbungen lichtmikroskopisch identifizierten sekretorischen Nervenzellen als auch für die Neurone in der Nähe des dorsalen *Coelomraumes*, deren Granulation erst elektronenmikroskopisch erkannt wurde.

Führt man einen Vergleich mit den neurosekretorischen Elementargranula verschiedener Anneliden durch, so entsprechen die bei *Protodrilus* beobachteten Granula vom *Typ 1a* den elektronendichten Körnchen von E. SCHARRER und BROWN (1961), die vom *Typ 1b* den von PELEGRINO DE IRALDI und DE ROBERTIS (1962) als „spezifisch neurosekretorisch“ beschriebenen Granula mit einem Mittelwert von 950 Å. Die Größenordnung und Dichte des *Typs 2* berechtigt dagegen zur Vermutung, daß das Zentralnervensystem von *Protodrilus* auch biogene Amine enthält. *Typ 3* und *4* entsprechen der Größe nach den synaptischen Bläschen. Eine genauere Aussage über die Natur dieser Stoffe ist von der Anwendung adaequater histochemischer Verfahren zu erhoffen.

#### Literatur

- BARGMANN, W., M. v. HARNACK u. K. JACOB: Über den Feinbau des Nervensystems des See-sterne (*Asterias rubens* L.). Z. Zellforsch. **56**, 573—594 (1962).
- E. LINDNER u. K. H. ANDRES: Über Synapsen an endokrinen Epithelzellen und die Definition sekretorischer Neurone. Untersuchungen am Zwischenlappen der Katzenhypophyse. Z. Zellforsch. **77**, 282—298 (1967).
- BINARD, A., et R. JEENER: Sur l'existence de cavités coelomiques dans le segment palpaire des Polychètes. Rec. Inst. Torley-Rousseau **1**, 117—240 (1928).
- BRAAK, H.: Eine Methode zur räumlichen Darstellung des neurosekretorischen Zwischenhirn-Hypophysensystems. Mikroskopie **17**, 344—347 (1962).
- BULLOCK, T. H., and G. A. HORRIDGE: Structure and function of the nervous systems of invertebrates, Vol. I, p. 1—798. San Francisco and London: W. H. Freeman & Co. 1965.
- CLARK, R. B.: On the origin of neurosecretory cells. Ann. Sci. nat. Zool. et Biol. anim., 11e Sér. **18**, 199—207 (1956).
- CLAYTON, D. E.: A comparative study of the non-nervous elements in the nervous-system of invertebrates. J. entomol. Zool. **27**, 3—22 (1932).
- DEFRETTIN, R.: Recherches cytologiques et histochimiques sur le système nerveux des nérédiens. La neurosécrétion des polyosides et ses rapports avec l'épitoquie. Arch. Zool. exp. gén. **92**, 73—140 (1955).
- DEUSE-ZIMMERMANN, R.: Vergleichende Untersuchungen über Neurosekretion bei Enchytraeiden, Tubificiden und Naididen. Z. Zellforsch. **52**, 801—816 (1960).
- DOGRA, G. S., and B. K. TANDON: Adaptation of certain histological techniques for in situ demonstration of the neuroendocrine system of insects and other animals. Quart. J. micr. Sci. **105**, 455—466 (1964).
- EAKIN, R. M.: Lines of evolution of photoreceptors. J. gen. Physiol. **46**, 359A—360A (1962).
- Lines of evolution of photoreceptors. In: General physiology of cell specialisation. New York: McGraw-Hill Book Co. 1963.
- Evolution of photoreceptors. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. **30**, 363—370 (1965).
- , and J. A. WESTFALL: Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes. Z. Zellforsch. **61**, 338—353 (1964).
- — Ultrastructure of the eye of the rotifer *Asplanchna brightwelli*. J. Ultrastruct. Res. **12**, 46—62 (1965).
- GABE, M.: Neurosecretion in invertebrates. In: Neurosecretion. International series of monographs on pure and applied biology, division zoology, vol. **28**, part II, sect. I. 1966.

- GERSCH, M.: Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig 1964.
- GIESA, S.: Die Embryonalentwicklung von *Monocelis fusca* OERSTED (Turbellaria, Proseriata). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **57**, 137—230 (1966).
- GUSTAFSON, G.: Anatomische Studien über die Polychaeten-Familien Amphinomidae Euphrosynidae. Zool. Bidr. Uppsala **12**, 305—471 (1930).
- HAGADORN, I. R., H. A. BERN, and R. S. NISHIOKA: The fine structure of the supraoesophageal ganglion in the rhynchobdellid leech, *Theromyzon rude*, with special reference to neurosecretion. Z. Zellforsch. **58**, 714—758 (1963).
- HANSTRÖM, B.: Das zentrale und periphere Nervensystem des Kopflappens einiger Polychaeten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **7**, 543—596 (1927).
- Weitere Beiträge zur Kenntnis des Gehirns und der Sinnesorgane der Polychaeten (*Polygordius*, *Tomopteris*, *Scolecopsis*). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **13**, 329—358 (1928).
- Neurosecretory pathways in the head of crustaceans, insects and vertebrates. Nature (Lond.) **171**, 72—73 (1953).
- On the transformation of ordinary nerve-cells into neurosecretory cells. Kgl. Fysiogr. Sällsk. Förhandl. Lund **24**, No 8 (1954).
- HAVET, J.: Contribution à l'étude de la névroglie des invertébrés. Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madr. **14**, 35—85 (1916).
- HERLANT-MEEWIS, H.: Neurosécrétion chez les oligochètes. Bull. Acad. roy. Méd. Belg. **41**, 500—508 (1955).
- Croissance et neurosécrétion chez *Eisenia foetida* (Sav). Ann. Sci. nat. Sér. Zool. et Biol. anim. **18**, 185—198 (1956).
- Reproduction et neurosécrétion chez *Eisenia foetida* (Sav.). Ann. Soc. roy. zool. Belg. **87**, 151—185 (1957).
- Les cellules neurosécrétoires de la chaîne nerveuse d'*Eisenia foetida*. Z. Zellforsch. **69**, 319—325 (1966).
- HESSE, R.: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insbesondere der tricladien Turbellarien. Z. wiss. Zool. **62**, 527—582 (1897).
- HYMAN, L. H.: The invertebrates, vol. II. New York: McGraw-Hill Book Co. 1951.
- JAEGERSTEN, G.: Zur Kenntnis der äußeren Morphologie, Entwicklung und Ökologie von *Protodrilus rubropharyngeus* n. sp. Ark. Zool. (Stockh.) **32A**, No 16, 1—19 (1940a).
- Die Abhängigkeit der Metamorphose vom Substrat des Biotops bei *Protodrilus*. Ark. Zool. (Stockh.) **32A**, No 17, 1—12 (1940b).
- Studies on the morphology, larval development and biology of *Protodrilus*. Zool. Bidr. Uppsala **29**, 427—512 (1952).
- KNOWLES, F. G. W.: The structure of neurosecretory systems in invertebrates. In: Comparative endocrinology, vol. II, ed. U. S. VON EULER and H. HELLER, p. 47—62. New York: Academic Press 1963.
- KORN, H.: Vergleichende embryologische Untersuchungen an *Harmothoe* Kinberg (Polychaeta, Annelida). Z. wiss. Zool. **161**, 346—443 (1958).
- LANDOLT, A. M.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Perikaryenschicht der Corpora pedunculata der Waldameise (*Formica lugubris* Zett.) Mit besonderer Berücksichtigung der Neuron-Glia-Beziehung. Z. Zellforsch. **66**, 701—737 (1962).
- OKSCHE, A.: Die pränatale und vergleichende Entwicklungsgeschichte der Neuroglia. Acta neuropath. (Berl.) (im Druck).
- W. MAUTNER u. D. S. FARNER: Das räumliche Bild des neurosekretorischen Systems der Vögel unter normalen und experimentellen Bedingungen. Z. Zellforsch. **64**, 83—100 (1964).
- ORRHAGE, L.: Anatomische und morphologische Studien über die Polychaetenfamilien Spionidae, Disomidae und Pochleochaetidae. Zool. Bidr. Uppsala **36**, 336—405 (1964).
- PEARSE, A. E. G.: Histochemistry, 2nd ed. London: Churchill 1960.
- PELEGRI NI DE IRALDI, A., and E. DE ROBERTIS: Electronmicroscope study of a special neurosecretory neuron in the nerve cord of the earthworm. In: Electron Microscopy, vol. 2, p. 4—7. New York: Academic Press 1962.
- PIERANTONI, U.: *Protodrilus*. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel **31**, 1—122 (1908).

- REMANE, A.: Archannelida. In: Tierwelt der Nord- u. Ostsee 1 a, 1—36 (1932).  
— Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Tierwelt der Nord- u. Ostsee 1 a (1940).
- RÖHLICH, P., u. L. J. TÖRÖK: Elektronenmikroskopische Untersuchungen des Auges von Planarien. Z. Zellforsch. 54, 362—381 (1961).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München: Leibniz 1958.
- ROSENBLUTH, J.: The visceral ganglion of *Aplysia californica*. Z. Zellforsch. 60, 213—236 (1963).
- SALKENSKI, W.: Morphogenetische Studien an Würmern. Mém. Acad. imp. Sci. St. Petersburg, VIII. Sér. 19, 1—349 (1907).
- SCHARRER, E., and S. BROWN: Neurosecretion XII. The formation of neurosecretory granules in the earthworm *Lumbricus terrestris* L. Z. Zellforsch. 54, 530—540 (1961).
- , u. B. SCHARRER: Neurosekretion. In: W. BARGMANN (Hrsg.), Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. VI/5, S. 953—1066. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1954 a.
- — Hormones produced by neurosecretory cells. In: Rec. Progr. in Hormone Res. (The Proceedings of the Laurentian Hormone Conference), vol. X, p. 183—240. New York: Academic Press 1954 b.
- — Neuroendocrinology. New York and London: Columbia University Press 1963.
- WESTBLAD, E.: Die Turbellariengattung *Nematoderma* Steinböck. Acta Soc. Fauna Flora fenn. 60, 45—89 (1937).
- ZIMMERMANN, P.: Fluoreszenzmikroskopische Studien über die Verteilung und Regeneration der Faser-glia bei *Lumbricus terrestris* L. (Mit Hinweisen auf die Struktur und Regeneration des neurosekretorischen Systems). Z. Zellforsch. 81, 190—220.

Dr. GESA MERKER  
Anatomisches Institut der Universität  
63 Gießen, Friedrichstr. 24