













754

# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTHEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER THIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

**PROF. DR. J. W. SPENGLER**

IN GIESSEN.

---

ZEHNTER BAND.

MIT 47 TAFELN UND 62 ABBILDUNGEN IM TEXT.

---



J E N A ,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1897.

---

Alle Rechte vorbehalten.

---

1597

# Inhalt.

## Heft I

(ausgegeben am 15. Februar 1897).

	Seite
MONTGOMERY, THOS. H., On the Connective Tissues and Body Cavities of the Nemerteans, with Notes on Classification. With Plates 1—4 . . . . .	1
SABUSSOW, HIPPOLYT, Turbellarien-Studien. I. Ueber den Bau der männlichen Geschlechtsorgane von <i>Stenostoma leucops</i> O. Schm. Mit Tafel 5 . . . . .	47
KATHARINER, LUDWIG, Ueber Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen. Mit Tafel 6—8 und 5 Textfiguren . . . . .	55
MILANI, A., Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge. II. Theil. Mit Tafel 9—12 und 19 Textfiguren . . . . .	93

## Heft II

(ausgegeben am 8. April 1897).

JANDER, RICHARD, Die Epithelverhältnisse des Tricladopharynx. Mit Tafel 13—15 . . . . .	157
PRICE, G. C., Development of the Excretory Organs of a Myxinoid, <i>Bdellostoma stouti</i> Lockington. With Plates 16—17 . . . . .	205
MACFARLAND, F. M., Celluläre Studien an Mollusken-Eiern. Mit Tafel 18—22 . . . . .	227
MONTGOMERY, THOS. H., On the Structure of the Nephridia of <i>Stichostemma</i> . With Plate 23 . . . . .	265
HOLM, JOHN F., Ueber den feinern Bau der Leber bei den niedern Wirbelthieren. Mit Tafel 24 und 25 . . . . .	277

## Heft III

(ausgegeben am 12. Juni 1897).

JACOBI, ARNOLD, <i>Diploposthe laevis</i> , eine merkwürdige Vogeltänie. Mit Tafel 26 und 27 . . . . .	287
BETTENDORF, HEINRICH, Ueber Musculatur und Sinneszellen der Trematoden. Mit Tafel 28—32 und 1 Textfigur . . . . .	307
MICHAELSEN, W., Organisation einiger neuer oder wenig bekannter Regenwürmer von Westindien und Südamerika. Mit Tafel 33 . . . . .	359
BRAUER, AUGUST, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. I. Mit Tafel 34—37 und 26 Textfiguren . . . . .	389

## Heft IV

(ausgegeben am 11. October 1897).

	Seite
MAAS, OTTO, Ueber Entwicklungsstadien der Vorniere und Urnieren bei Myxine. Mit Tafel 38—41 . . . . .	473
BRÜEL, LUDWIG, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege sammt Annexen von Calliphora erythrocephala. Mit Tafel 42—44 . . . . .	511
DÖFLEIN, FRANZ, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. I. Kentrochona nebaliae Rompel. Mit Tafel 45 und 46 und 11 Textfiguren . . . . .	619
II. Kentrochonopsis multipara n. g. n. sp., ein Infusor mit multipler Knospung. Mit Tafel 47 . . . . .	641

---

# On the Connective Tissues and Body Cavities of the Nemerteans, with Notes on Classification.

By

Thos. H. Montgomery jr., Ph. D.

With Plates 1—4.

## Contents.

Introduction.

Material and technique.

A. The connective tissues:

- |                                   |                                      |
|-----------------------------------|--------------------------------------|
| I. <i>Carinella annulata</i> .    | VI. <i>Amphiporus virescens</i> .    |
| II. <i>Cerebratulus lacteus</i> . | VII. <i>Tetrastemma vermiculum</i> . |
| III. <i>Lineus gesserensis</i> .  | VIII. <i>T. catenulatum</i> .        |
| IV. <i>L. lacteus</i> .           | IX. <i>Stichostemma eilhardi</i> .   |
| V. <i>Amphiporus glutinosus</i> . | X. Comparisons and conclusions.      |

B. Notes on classification.

Literature cited.

Explanation of plates.

## Introduction.

The present paper deals with the histology of the connective tissue elements, and with the structure of the perivisceral body cavities, in *Carinella annulata* MONTAG., *Cerebratulus lacteus* VERR., *Lineus gesserensis* (O. F. MÜLL.), *L. lacteus* (GRUBE), *Amphiporus glutinosus* VERR., *A. virescens* VERR., *Tetrastemma vermiculum* (STIMPS.), *T. catenulatum* (VERR.), and *Stichostemma eilhardi* MONTG. Incidentally, the origin of the gonads and genital cells is also discussed. And in an appendix, certain points in the nomenclature and classification of the Metanemerteans are considered.

My reason for devoting a special study to the connective tissues, is because there has been as yet no satisfactory classification of these tissues in the Nemerteans, and because no comparison of their differences in representatives of various genera has been made; and such comparative study is necessary, in order to acquire a knowledge of their histogenesis and differentiations, and to enable us to compare them with similar tissues in other animal groups. The indiscriminate use of such general terms as "Parenchym", "Connective Tissue", etc. has led to much confusion, since a careful study shows that a number of morphologically distinct tissues, are thereby grouped together; and in the field of comparative histology, — an important branch of morphology, opened up first by the researches of LEYDIG and MAX SCHULTZE, it is most important to gain an insight into the onto- and phylogenetic relationships of the various connective tissue elements. The recent investigations of v. GRAFF ('91) and BÖHMIG ('95 and other papers) have done much to elucidate these tissues in the Turbellaria; but it still remains to carry on such studies, in other groups of the Metazoa, and especially for the Annelida, Mollusca and Tunicata.

In my terminology, I limit the term "parenchym" to those cells, which are especially characterised by the absence of extracellular fibres, and by the presence of a distinct cell-membrane and of an intercellular fluid; they have a certain structural resemblance to the parenchym cells of plants. The term "mesenchym" has been applied to those membraneless, usually bipolar cells with branching fibres, which are found in the body cavity, and secrete no intercellular substance; these mesenchym cells retaining the general characteristics of the embryonal mesenchym, to a marked degree.

Our present knowledge of the connective tissue elements of the Nemerteans is mainly contained in the following papers:

v. KENNEL ('77) has described these tissues in *Malacobdella* and *Geonemertes*. In neither did he find a body cavity, filled with a fluid. In *Malacobdella*, in the young worm ( $\frac{3}{4}$  to 1 mm in length), he found the whole space between the body epithelium und the inner organs, nearly filled with small membraneless cells, with spherical nuclei; these (mesenchym) cells produce the connective tissues, genital cells, and muscle cells of the adult worm. In the latter stage the intercellular gelatinous substance has much increased in amount, and in it lie bipolar, branching cells, and, around the oesophagus, gland cells (sic!). Thus v. KENNEL gives a fuller description of the histo-

genesis of the mesenchym, than any other author. In *Geonemertes* he finds the inner organs imbedded in a tissue, consisting of fibrous elements.

HUBRECHT ('75 a, b, '87) has applied the term "gelatinous tissue", to the connective tissues, and states ('87) that the gelatinous tissue "is not only present in the space between the body wall and the intestine, but also between the individual muscle-bundles, when these are not very closely applied against each other, and outside of these, between the muscles and the integument, as the so-called basement membrane". This tissue, which he compares to the jelly of the Medusae, he finds in three modifications: 1) the basement membrane of the body epithelium; 2) between the muscle bundles, where it shows a peculiar, homogeneous appearance, with imbedded nuclei; 3) around the intestine, consisting of a homogeneous jelly, evincing a delicate fibrillation, in which nuclei and fibres occur. HUBRECHT has also figured the parenchym cells around the dorsal blood vessel (tab. 10, fig. 8), though he makes no reference to them.

SALENSKY ('84), in a paper on the anatomy and development of *Monopora vivipara*, describes a true coelom, which he characterises as follows: "Le coelome est réduit, au point de ne former qu'une fente insignifiante, seulement appréciable sur une coupe dans le cas où la lame somatique du péritoine se trouve séparée, par hasard, de la lame splanchnique. . . . La lame somatique ou la somatopleure . . . se constitue d'une mince membrane formée par une seule assise de cellules aplaties, adjacentes à la face interne de la couche des muscles longitudinaux. La lame splanchnique notablement plus développée, surtout chez les mâles, est représentée par un tissu parenchymateux tapissant le canal digestif; ce tissu s'étend jusque dans les replis que forme l'épithélium intestinal." The mesoderm cells arise as multipolar delaminations from the blastoderm; that of the head (Més. céphalique) develops independently from that of the trunk (Més. somatique). In the former "Ces modifications (of the structure) consistent dans un épaissement du mésoderme et sa division en une lame splanchnique et une lame somatique, ces deux lames délimitant le coelome. . . . Il semble que tout le mésoderme céphalique se transforme exclusivement en un tissu parenchymateux".

BÜRGER ('90, '95 b) has given careful histological descriptions of certain of the connective tissue elements, in different Nemertean genera, more especially of those elements composing the neurilemmatic layers of the nervous system, and its intracapsular tissue, the interstitial

cells of the body epithelium, and the parenchym cells of the blood vessels (which he did not find in *Carinella*). Of the cleft between the "parenchym" and the intestine, he writes ('90, p. 62): "es gelingt bei *Cerebratulus marginatus*, sowohl einen Kernbelag nach aussen auf dem Parenchym, der sich einer feinen Haut anlegt, festzustellen, als auch am Darmtractus einen solchen", adding (p. 185), that the cleft in the Metanemerteans evinces "genau denselben Bau und ein gleiches Verhalten wie dort." BÜRGER writes of the "parenchym" of the *Enopla* (p. 185): "Es ist wie das der *Anopla* ein gallertiges Gewebe mit kleinen, tief tingirbaren, kugligen Kernen. Parenchymzellen bilden einen Mantel um die Blutgefässe, das Rhynchocoelom und dessen Säcke; häufig sind auch Parenchymzellen um den Darmtractus gelagert." The intermuscular connective tissue, he calls simply "Bindegewebe", anglice "connective tissue"; and in regard to this tissue in *Carinella*, we read (p. 60): "Die Musculatur liegt in einem wenig färbbaren Grundgewebe, das wie die Basalmembran keinerlei Structur zeigt und sich nicht von dem Parenchym des Leibesinnern unterscheiden lässt." As far as I am aware, the only place where he refers to the phylogenetic differentiation of this "Bindegewebe", is on p. 60: "Deshalb leitet sich die Structur des intramusculären Bindegewebes, das uns einmal als eine compacte, gallertige Grundsubstanz (*Carinella*), sodann als ein Flechtwerk, in dem radiale Stränge vorherrschen (*Cerebratulus*), oder als ein zartes Netzwerk (*Langia*) erschien, einzig aus der Anlage der Musculatur ab, indem vor allem die mehr oder mindere Ausbildung der radialen Muskelzüge sie am wesentlichsten beeinflusst." Now, though BÜRGER has investigated many fine histological details, which were mainly unnoticed by previous workers, he has failed to present a satisfactory (morphologically) classification of the connective tissues, and has made no attempt to explain their histogenesis, — two points, which are of great histological importance. Further, he confounds the true mesenchym with the true parenchym, speaking of them collectively as "Parenchym", or as "Körperparenchym". Again, he has omitted to show the identity of (to use my term) the connective tissue with dense intercellular substance in the different regions of the body, where it occurs as basalmembrane of all epithelia, as neurilemma, or as intermuscular tissue, although his descriptions of these different layers agree in the main details.

In the Nemerteans I distinguish the following types of connective tissue: 1) Branched cells with dense (i. e. not fluid)

intercellular substance, 2) mesenchym, 3) parenchym, 4) the intracapsular tissue of the nervous system, 5) the interstitial connective tissue of the body epithelium, 6) the pigmented, branched connective tissue cells of the body wall (this latter only in *Lineus*). I have also attempted to express the probable ontogenetic development (histogenesis), of the tissues in question. The terms "gelatinous tissue" (HUBRECHT) and "body parenchym" (BÜRGER), which have led to much confusion, and in fact greatly retarded our knowledge of the connective tissues, will not be employed.

I wish to express my thanks to Dr. ALEXANDER AGASSIZ, for the opportunity to work in his private laboratory at Newport, and to the U. S. Fish Commission, for the use of its Station at Wood's Holl, during last summer. My obligations are further due to the Directors of the Wistar Institute of Anatomy and Biology, for the well-equipped laboratory placed at my disposal.

### Material and Technique.

In regard to the synonymy of the species herein enumerated, the reader is referred to the appendix on classification.

*Tetrastemma vermiculum* I found abundantly between tides, on fucoid sea-weeds at Newport, R. I.; at Wood's Holl, Mass., this species is represented by *T. catenulatum*, which occurs in similar localities. I collected both the red and green color-varieties of *Lineus gesserensis* on the shore at Newport, usually near high-water mark; while I found only the green variety at Wood's Holl, where it is abundant in the so-called "Eel Pond" — a little inlet of the sea — among the roots of water plants. *L. lacteus* I found in large numbers in a salt-water aquarium of the Berlin Zoological Laboratory; and I collected *Stichostemma eilhardi* from two freshwater aquaria of the same laboratory. Several specimens of *Carinella annulata* were kindly collected for me at Bergen, Norway, by my friend Dr. F. SCHAUDINN, of the University of Berlin. One immature specimen of *Cerebratulus lacteus* I found at Wood's Holl, in the sand at low water mark. *Amphiporus virescens* is abundant at Wood's Holl, on sea-weeds between tides, and among roots in the Eel Pond; *A. glutinosus* is also found in this Pond, though in smaller numbers than the preceding species.

The results of my experiments with fixatives and stains shall be

given somewhat in detail, since the study of the delicate connective tissue elements presents many technical difficulties. And as far as my experience goes, it may be safely said, that methods which are satisfactory for these elements, which are especially difficult to prepare, may also be applied with advantage to the study of other histological structures.

The best fixative for Nemerteans is corrosive sublimate; this is best used in a conc. aqueous solution, warmed to 40° C, for the smaller species; and in a 50% alcoholic solution, used cold, for the larger forms; sublimate fixes the freshwater species better than the marine forms. HERMANN'S fluid (platinic chloride + acetic acid + osmic acid) is a better fixative than the preceding for nuclear details, but as it does not penetrate rapidly, can only be used for the smaller species, which may remain in the fluid 20 minutes; a disadvantage of the fluid of HERMANN, is the fact that but few differentiating stains can be used after it. FLEMMING'S mixture (chromo-aceto-osmic acid) does not fix as well as the preceding, but owing to its more rapid penetration, is better adapted for the larger forms; worms may remain in the stronger fluid recommended by FLEMMING (in: Z. wiss. Mikr., 1884, p. 349), from 10 to 25 minutes, according to size. PERENYI'S fluid (chromo-nitric acid) is good for the preservation of fibrous elements, cell walls, cilia etc., but causes distortion of softer structures, and renders the application of stains difficult. These four methods of preservation are indispensable for the study of cytological details; and it is more important to use a number of different fixatives, than to use a single fixative, followed by various stains. The addition of acetic acid, stronger than 2%, to corrosive sublimate, causes an abnormal turgescence of the softer structures, and is to be avoided on this account. Chromic acid in aqueous solutions produces excessive vacuolisation of the more delicate cell structures, and after its use, haematoxylin and carmine stains produce unsatisfactory results; further, the following preservatives are to be avoided: absolute alcohol, picric acid (both aqueous and alcoholic solutions) and KLEINENBERG'S fluid (picrosulphuric acid). It is very probable that the mixture, corrosive sublimate + acetic acid + osmic acid, as used to good effect by BÖHMIG for *Rhodope* ('93) and Rhabdocoelida, could also be applied to the preservation of Nemerteans.

The stains to be recommended, depend entirely upon the nature of the elements to be studied; for the connective tissues I have found the following the most satisfactory, to be applied to sections:

1) DELAFIELD'S haematoxylin (diluted with an equal part of water) 20 minutes, followed by a conc. aqueous sol. of eosin, 5 minutes. 2) EHRLICH'S haematoxylin (undiluted) 1—3 hours, then eosin (as above) 5 minutes. 3) The EHRLICH-BIONDI stain (orange G + methyl green + acid fuchsin), staining 3 hours with the solution made from the precipitated powder, manufactured by GRÜBLER; this is the only stain I have found for the parenchym cells. 4) Indigo-boraxcarmine (after NORRIS & SHAKESPEARE) used in aqueous solution, for about 48 hours. These four stains produce clear differentiations of the tissues, and are to follow fixation in corrosive sublimate. After fixation in HERMANN'S fluid, I stain 50 hours in a conc. solution of saffranin in 70 % alcohol, then 1 hour in conc. aqueous solution of gentian violet, and lastly 1—2 minutes in a conc. aqueous solution of orange G (this being a modification of FLEMMING'S methods, in: Arch. mikr. Anat., 1891; Z. wiss. Zool., 1891, and particularly adapted to the study of nuclear structures). After HERMANN'S fluid, the EHRLICH-BIONDI stain (as above) may also be used, from 12 to 24 hours. For material fixed with FLEMMING'S fluid, the following stains are most advisable: 1) DELAFIELD'S haematoxylin followed by eosin, as given above; 2) GRENACHER'S alumcarmine (alcoholic solution, to prevent decay, as recommended by v. MÄHRENTHAL), 24 hours; 3) MAYER'S conc. solution of cochineal in 70% alcohol, though this is less serviceable than 1 and 2.

I have found no methods of staining in toto, which are satisfactory for cytological details.

I have also experimented with the following stains, which are not to be recommended: Victoria blue in aqueous sol., alone, and followed by eosin. Acid fuchsin in aqueous and alcoholic sol., also in combination with DELAFIELD'S or EHRLICH'S haematoxylin. Dahlia in conc. aqueous sol., with the addition of acetic acid. Brasilin (aqueous and alcoholic solutions), alone, and in combination with eosin. Saffranin (conc. sol. in 70 % alcohol), also followed by DELAFIELD'S haematoxylin. Methylene blue (in conc. aqueous and alcoholic sol.), 10—15 minutes, followed by acid fuchsin, 15 minutes, or eosin, 5 minutes; a fair double stain for gland cells is produced by the combination of methylene blue with brasilin (SCHAUDINN'S method); methylene blue does not stain at all, on material fixed with chromic acid, but always to some extent on corrosive sublimate preparations.

It is remarkable that corrosive sublimate is a poor reagent for the preservation of *Amphiporus virescens*, while it is the best for the

other species examined. And since the same stain may also act differently on different species, and since a stain or fixative may serve for the study of one tissue, and be of no practical value for another, I would insist upon the importance of using both various fixatives and various stains, for the finer cytological study. The methods advocated here, are the results of some three months experimentation.

For the clearing of sections, and as a medium of transference from alcohol to paraffine, cedar oil is preferable to clove oil, xylol, benzine or turpentine oil.

## A. The Connective Tissues.

### I. *Carinella annulata* MONTAGU.

The connective tissue elements of this species have been studied to some extent by HUBRECHT ('75 a, b, '87) and by BÜRGER ('90, '95 b). I distinguish the following kinds:

1) Branched connective tissue cells, with more or less dense intercellular substance. This composes the so-called basement membrane of the external epithelium; the outer and inner neurilemmatic layers; the sheaths around the muscle fibres, and bundles of muscle fibres, in the outer circular, longitudinal and inner circular layers, and in the muscle layers of the proboscis, and its sheath; the layer immediately investing the intestine; the layer outside of the endothelium of the blood vessels (BÜRGER's, '90, "gallertige Grundschrift"), both in the head and trunk; and perhaps the enveloping membrane of the gonads.

The so-called basement membrane („Basalmembran") of the external epithelium, is, strictly speaking, not a true epithelial basement membrane, since it is not a product of the epithelial cells; but as the previous describers of Nemertean histology have employed this term, I also will use it, in order to avoid confusion. This membrane is on cross-section not of uniform thickness, but thicker portions alternate with thinner (Fig. 1); since its substance is denser, and stains more deeply, at the latter portions, the decrease in thickness must be caused by the contraction of its radial fibres; this fact, even the presence of the radial fibres alone, would show that the membrane is pliant and elastic. It is not "skeletalogenous" (BÜRGER, '90), since it produces no skeletal structure, being itself the subepithelial

skeletal sheath of the body. Its outer surface is pitted, the pits being the seat of the deep lying epithelial gland cells; on each side of such a pit, a ridge or thorn of the membrane juts out between these cells, serving as a point of insertion for the more superficial gland-, and also for the supporting cells. The substance of the basement membrane consists of branched cells and their fibres, imbedded in an homogeneous intercellular substance (Fig. 9). The latter stains very faintly, and encloses rounded or oval vacuoles (*Vac*) (filled in life with a fluid?) of varied size and uneven distribution, which become larger towards the inner surface of the membrane, and whose contents do not stain. The cells imbedded in this homogeneous substance are comparatively more numerous anteriorly (i. e. towards the head) than posteriorly. They are usually multipolar and branched, and usually lie in a vacuole in the intercellular substance; the nucleus is seldom oval, more frequently elongated, often irregular in outline, and stains deeply (Figs. 9, 6a—c). Especially characteristic for this tissue is the structure of the cytoplasm around the nucleus, as is best seen after the use of the EHRlich-BIONDI stain. The nucleus, namely, lies in, or more frequently upon, the surface of an irregularly spherical or elongate mass of cytoplasm, the latter filled with highly refractive granules (*Nutr*), which stain a deep maroon color after the EHRlich-BIONDI stain and also intensely red after eosin; usually these are nearly uniform in size, but occasionally one or two granules or globules occur, even exceeding the nucleus in size. Since the finely-alveolar, circum-nuclear cytoplasm very seldom contains no granules, their presence furnishes a good criterion for the occurrence of this tissue in other parts of the body. These granules do not accompany, or but for a short distance, the cell fibres. The cell is multi- or bipolar; its fine branching fibres are of uniform diameter, but I have been unable to determine whether they anastomose or not. Radial groups of such fibres transverse the cutis, producing cone-shaped clusters, which are placed at regular distances apart; each cluster is situated beneath a ridge of the outer surface of the basement membrane, and its fibres converge towards the point of the ridge (Figs. 1, 9). Since no muscle nuclei accompany these radial fibres, and since, with the EHRlich-BIONDI stain, they stain a rose-color, while the muscle fibres of the outer circular layer stain a brown-red, they are certainly connective tissue, and not muscle fibres. HUBRECHT ('87) recognized the true nature of these fibres, while BÜRGER ('90) supposed them to be radial muscles, adding (l. c. p. 43): "In die Züge der radialen Musculatur

eingebettet werden auch Nervenfibrillen aus ihrem ursprünglichen Lager auf der äussern Ringmuskelschicht mit fort an das Epithel geführt." I have found no evidence that these fibres contract spirally, as maintained by HUBRECHT ('87). Distally, at the apex of a ridge of the basement membrane, the radial fibres of a cluster fuse together to form a deeply staining mass; proximally they curve outward, diverging from one another, so that their proximal portions run parallel to the basement membrane, placed either in the latter, or penetrating between the muscle fibres of the outer circular muscle layer. The ends of the radial fibres do not terminate in cells; but about the middle of each cluster of fibres are frequently found one or two cells, which cells undoubtedly produce the fibres in question, since the radial fibres are structurally equivalent to the other fibres, found in this tissue. The outer layer of the basement membrane stains deepest; this is due to the fact, that the fibres are arranged more densely, and concentrically on the outer surface, while more internally fewer fibres occur (i. e. there is here a proportionately greater amount of intercellular substance), and are not arranged concentrically, but intersect one another. The outermost portion of the basement membrane is the most deeply staining, since here the fibres are fused together, and the intercellular substance wholly absent. Occasional oval, lightly staining nuclei are found in the basement membrane, especially near its inner surface; and, as BÜRGER ('90) suggests, these probably belong to intracapsular connective tissue cells, accompanying peripheral nerve fibres.

In the basement membrane this tissue reaches its greatest differentiation — the production of special radial and concentric fibre layers; in the remaining portions of the body where it is present, such fibre clusters are absent, and the intercellular substance occurs in proportionately much greater amount. Thus, only when we exclude the basement membrane does this tissue deserve the term used by HUBRECHT, "gelatinous tissue." The largest cells of this tissue are found between the fibres of the inner circular muscle layer.

Posteriorly the intermuscular connective tissue is more easily studied than anteriorly, since there the spaces between the muscle bundles are larger, owing to the smaller diameter of the individual muscle fibres. As BÜRGER ('90) has first shown, later corroborated by me ('95 a), each non-striated muscle fibre is equivalent to a muscle cell; in the Proto- and Heteronemertini, much more plainly than in

the Metanemertini, the muscle fibres are arranged in muscle bundles. In *Carinella*, in the longitudinal muscle layer, a varying number (averaging about 15) of muscle fibres produce a muscle bundle, which is round on cross section. Between such muscle bundles, and enveloping each bundle, as well as its separate fibres, is situated the connective tissue under discussion, being in direct connection with the intermuscular tissue of the other muscular layers, and bearing the characteristic granulated cells (Fig. 4). The fibres of these cells produce a thin sheath around each muscle bundle, while between such sheaths, and between the individual muscle fibres, mainly homogeneous intercellular substance is situated. But this tissue apparently does not envelop that portion of the muscle fibre, which faces the cavity of the muscle bundle. This cavity remains on preparations as a rule colorless, and without evidence of structure, except that at intervals a few connective tissue fibres cross it; on a few sections I found a finely granular, faintly staining mass, which would represent the homogeneous fluid which probably fills the cavity in life (Fig. 4 *F'*).

2) The mesenchym tissue. In the mature worm, the body cavity is much more reduced than in the specimen of *Cerebratulus* examined. But even in the mature *Carinella*, a body cavity may still be found in the posterior region of the trunk (behind the proboscis), around the lateral blood vessels and between the gonads (Fig. 2 *B.C*); dorsally and ventrally, however, the intestine is in contact with the longitudinal muscle layer. The mesenchym cells (Figs. 3, 7 *Mes*) found in this body cavity are usually elongate and bipolar, with flattened, irregular, anastomosing fibres. Neither in *Carinella*, nor in the other species, do the mesenchym cells produce cell membranes nor intercellular substance, but are always surrounded by the fluid of the body cavity. The nucleus, oval or elongated in form, and frequently presenting evidences of amitotic division, lies, as a rule, in or upon a deeply staining granular mass, similar to that of the cells of the last described tissue; a small percentage of the mesenchym cells are apparently devoid of the granular mass. One or two nucleoli are usually present, and division of the nucleolus is figured in Fig. 7. Finally, a small number of free floating cells, also characterized by the granular mass, and from which the fibres have become detached, are situated in the body cavity. There is found in the body cavity, between these cells, a faintly staining, finely granular mass; these granules would represent sections of the terminal fibres of the

mesenchym cells, and the unstaining spaces between them, the structureless fluid, with which the cavity is probably filled in life. A pseudoepithelial lining of the body cavity formed by mesenchym cells, as we find in *Cerebratulus*, is absent in *Carinella*; for in this species in fact, even in the posterior body region, the blood vessels, intestine, and the inner surface of the longitudinal muscle layer, are covered by a layer of the last described connective tissue.

Around each gonad (a ♂ examined) is a fibrous membrane containing deeply staining nuclei, some with, some without the refractive granular mass mentioned above; I have been unable to decide whether the cells of this membrane are products of mesenchym cells, or of the previously described connective tissue cells. As I had no immature individuals for study, I can offer no new facts as to the derivation of the genital cells themselves; BÜRGER ('90) states that the genital cells develop simultaneously with the gonadal membrane. But early stages of genital cells being found in proximity of the mesenchym cells (Figs. 3, 7), they are probably derived from the latter.

The mesenchym tissue and the connective tissue with intercellular substance, are structurally very similar, their main difference being the absence of intercellular substance in the former. As we have seen, in both the nucleus lies usually in or upon a refractive, granular mass (cf. Figs. 3, 7 with Figs. 6 a—d). I have found these granules also within the nucleus, causing an enlargement of the latter — as in the case with the granules in the mesenchym cells of *Cerebratulus*; therefore it is probable that they are concerned in the nutritive process of the cell. These granular masses are characteristic of these two tissues, being found elsewhere only in the blood and rhynchocoelomic corpuscles, but there with a different color reaction to the EHRLICH-BIONDI stain.

3) The parenchym tissue in the anterior region of the body, forms a layer around the ventral and lateral surfaces of the proboscis sheath (absent on its dorsal aspect), an interrupted layer on the dorsal part of the intestine, an interrupted layer around the rhynchocoelomic blood vessels, and a mass of cells around the lateral blood vessels (except upon their outer side); also groups of parenchym cells lie in the inner circular muscle layer, between the intestine and proboscis sheath. Only those cells surrounding the lateral vessels come into contact with the longitudinal muscle layer of the body wall, the rest of this tissue lying mainly within (internally from) the

inner circular muscle layer. In the posterior region of the body, behind the rhynchocoelom, parenchym cells are found only around the lateral vessels, and there only on those parts lying within the body cavity (Fig. 2 *Par*).

The parenchym cells (Figs. 12, 15) are polygonally spherical, often of a more or less hexagonal form, caused by their mutual pressure. The easily discernible, doubly refractive, non-staining cell membrane is characteristic for this tissue, since the cells of all other connective tissues are without membranes; the membranes of adjacent cells are in immediate contact, without the interposition of any intercellular substance. The whole cell is filled with a structureless unstaining fluid. The nucleus is spherical or oval, never elongated, and surrounded by a small mass of finely alveolar cytoplasm, the latter being placed excentrically against the wall of the cell; from this cytoplasmic mass a few fine fibres radiate into the cell fluid, but, except in the vicinity of the nucleus, it produces no layer on the inner surface of the cell wall.

In *Carinella* this tissue is more abundantly distributed than in the other genera examined.

4) The intracapsular connective tissue cells of the central nervous system. (The term "intracapsular" was applied by BÜRGER, '90, specifying its position within the brain capsule.) These cells (Figs. 5, 10) are situated between inner and outer neurilemma, and internally from the former (i. e. in and around the fibrous core), in the brain and lateral nerve chords. These small cells are multipolar, and their fine, branching fibres build a network around the ganglion cells. Their nuclei are mostly oval, or somewhat elongated, and stain less deeply than those of the ganglion cells; the chromatin forms a network, as in *Cerebratulus*; usually also a spherical nucleolus may be found, which stains with eosin. Two modifications of these cells occur in *Carinella*, though they are less distinct than in *Lineus* or *Cerebratulus*:

a) Cells with a larger, more faintly staining nucleus; occurring around the ganglion cells (Fig. 10).

b) Cells with a smaller, but more deeply staining nucleus, which is also more irregular in outline than in the preceding; occurring in the fibrous core, within the inner neurilemma (Fig. 5).

5) The interstitial connective tissue of the body epithelium (discovered and described by BÜRGER, '90). This consists of membraneless, multipolar cells (Fig. 8), whose branching,

anastomosing fibres produce a plexus around the epithelial cells; apparently none of these fibres penetrate into the basement membrane. The nucleus is oval, with a large amount of chromatin; around it is a cytoplasmic mass, from which the fibres are given off. There is no pigment present in this tissue, the pigment of the epithelium being situated in the supporting cells, as shown by BÜRGER ('90).

## II. *Cerebratulus lacteus* VERRILL.

The "gelatinous tissue" and "parenchyma cells" have been briefly referred to by COE, in his recent paper ('95) on the anatomy of this species. The connective tissue elements have been more minutely delineated by BÜRGER ('90), for other species of the genus.

1) Branched connective tissue cells, with more or less dense intercellular substance. This tissue has the same distribution as in *Carinella*, but is apparently absent in the inner longitudinal muscle layer of the body wall — or at least is present around only the more externally situated muscle fibres of the same. The cell (Fig. 13 *C1*) is multipolar, its fibres branch and anastomose. The elongated, often spindle shaped nucleus, stains very deeply, and is situated in a cytoplasmic envelope, which stains intensely with eosin, often presenting a refractive appearance, but which contains no easily discernible granules, such as we found in the cells of *Carinella*. The homogeneous intercellular substance (*I.S*) stains slightly with haematoxylin, and seems denser than in *Carinella*; also the number of the cells is proportionately smaller, and the amount of the intercellular substance greater than in that genus. The fact of the proportionately small number of nucleated cells, and the frequent evidences of cell degeneration, would show that in *Cerebratulus* this tissue is much less alive, if I may be allowed the expression, than in *Carinella*. After the degeneration of the cells just mentioned, their fibres still remain in the intercellular substance.

2) Mesenchym tissue. The fact that the specimen of this species which I studied, was an immature individual, of about six or seven inches in length, may account to some extent for the discrepancy in my results, and those of COE. Thus this investigator writes ('95, p. 485): "It is not uncommon to find a small split between the outer border of the intestinal caeca and the surrounding gelatinous tissue. In some species of Nemerteans this split is stated to be lined with a special membrane, although in this species it could not be found, the split appearing merely as an artificial shrinking of the intestinal

wall away from the surrounding gelatinous tissue." BÜRGER's (90) results are more in accord with mine, since he states, of a split found between the intestine and the "parenchym": "In der That, es gelingt bei *Cerebratulus marginatus* sowohl einen Kernbelag nach aussen auf dem Parenchym, der sich einer feinen Haut anlegt, festzustellen, als auch am Darmtractus einen solchen statt einer fibrösen Substanz, welche SALENSKY hier beschreibt, zu constatiren" (p. 62). But no author has thus far described the true mesenchym tissue occupying this space, which is probably to be accounted for by their use of poor fixing reagents.

In the immature *Cerebratulus lacteus* I find a spacious body cavity, situated between the intestine and the inner longitudinal muscle layer, thus surrounding the nephridia and blood vessels (Figs. 19 a—c *B.C.*). This cavity begins a little anterior to the mouth, and continues backward, being most spacious in the region of the posterior intestine, to the caudicle (*mih*i = "caudal papilla" HUBRECHT, = "Schwänzchen" BÜRGER), where it becomes nearly obliterated by the massing of mesenchym cells. I will leave to a future time the consideration of the morphological equivalence of this cavity, which may represent a pseudocoel, or a combination of pseudocoel and coelom.

In the structureless, unstaining fluid of this body cavity are situated the mesenchym cells. These are elongated, bipolar, seldom multipolar cells, with irregularly flattened, branching and anastomosing fibres, which produce a loose cellular network in the body cavity (Fig. 20, Figs. 19 a—c, *Mes*). They are, further, membraneless, and generate no intercellular substance. The caudicle excluded, these cells occupy but a small space in the body cavity, being found most abundantly between the body muscular wall and the blood vessels, thus supporting the latter, and also between the muscular wall and the intestine; further, they occur quite abundantly above the oesophagus, and around the posterior portion of the cephalic vascular lacunae. The nucleus of each cell stains deeply with haematoxylin, and is usually spherical, and on account of its form is to be easily distinguished from the elongate nuclei of the connective tissue previously described. It is situated near the middle of the cell, the finely alveolar cytoplasm of which completely envelops it.

A discontinuous layer of mesenchym cells, which are held in mutual connection by the anastomosing of their fibres, is found as a lining of the inner surface of the inner longitudinal muscle layer of

the body wall (Fig. 22); and a similar discontinuous layer is found around portions of the intestine. These layers may be termed pseudo-epithelia, to use the word advocated by HATSCHKE (Lehrbuch der Zoologie, '88, p. 113). BÜRGER ('90) compares these layers to the splanchnopleura and somatopleura described by SALENSKY ('84) for *Monopora*, but the latter genus is Metanemertean, where the layer termed "somatopleure" encloses the nerve chord; and it is further probable that in *Monopora*, as I shall show to be the case in the Metanemertean genera examined by me, the layers are differentiations of the connective tissue with intercellular substance, and not mesenchym tissue as in *Cerebratulus*.

There are found in the body cavity, further, free-floating cells, which differ from the other mesenchym cells, in having no cell fibres, the nucleus being simply enclosed in a spherical mass of cytoplasm (Fig. 22 *F.Mes*, Fig. 17).

The cytoplasm of those cells suspending the blood vessels, and in fact of most of the mesenchym cells transversing the body cavity, and fixed at both ends, is usually very finely alveolar, and stains a faint pink with the EHRlich-BIONDI stain. But on the contrary, the cytoplasm of the free-floating cells, as well as many of those constituting the outer pseudoepithelium, may be filled to greater or less extent with small granules (Figs. 17, 22 *Nutr*), which stain a deep red. All intermediate stages are found between cells, in which only a few granules occur near the nucleus, and such, in which not only the cytoplasm, but also the nucleus itself is filled with granules, causing a corresponding increase in the size of the cell and its nucleus. It is very probable that the accumulation of these granules in the cells represent nutritive processes, similar to those which KORSCHLIT ('89) has described for Insect ova, and other objects. Many of both the free-floating cells, and the cells of the outer pseudoepithelium present amitotic division stages — dumbbell shaped nuclei, two nuclei in one cell, etc.; and all cells in such division contain nutritive particles. At occasional distances along the outer (apparently never the inner) pseudoepithelium, one finds, on a section, 4 to 6 cells in a row, which have about ten times the bulk of the surrounding cells, owing to their great accumulation of nutritive particles, and which are also in various states of amitotic division (Fig. 22); the fact that such cells are more or less spherical in shape, owing perhaps to a retraction of their fibres, and the fact of their evincing cleavage stages, leads me to the assumption, that by their divisions the free-floating, spherical

mesenchym cells are produced. In other words, the free-floating mesenchym cells of the body cavity are produced, probably, by the amitotic division of the large cells of the outer pseudoeepithelium.

It is very probable that the genital cells are of mesenchymatic origin, since no connective tissue with intercellular substance — the only other tissue from which the genital cells originate in the Nemerteans, is found within the inner longitudinal muscle layer of the body wall (i. e. in the region of the gonads); but I could make no observations to determine this point, since neither gonads nor genital products were differentiated in the specimen examined.

In this species the mesenchym differs markedly from the connective tissue with intercellular substance, whereas in the other species examined these two tissues may be very similar.

I would note the close structural resemblance between the various states of the mesenchym cells in *Cerebratulus*, and those in the mesenchym cells of *Rhodope*, according to BÖHMIG ('93).

In the caudicle the body cavity is much reduced, owing to the greater size of the mesenchym cells in this region, and their denser grouping (Fig. 16 *Mes*). Here they are closely massed between the fibres of the outer, and of the inner longitudinal muscle layer, as well as between the latter and the intestine. Further, they build a dense layer, about 4 to 6 cells deep, around the lateral nerve chord, since in the caudicle the chords are not enveloped by ganglion cells! — a condition heretofore undescribed in any microrean Heteronemertean (Fig. 18). I have not found any ganglion cells in the caudicle, comparable to those found in the anterior portion of the nerve chords; and while in the last named portions, the ganglion cells are limited in their occurrence to the dorsal and ventral aspects of the chord, the mesenchym cells in the caudicle produce a thick, semicircular layer of cells, enveloping the chord on its outer surface, as well as dorsally and ventrally. Further, there is no gradual intergradation between the mesenchym cells behind, and the ganglion cells in front; but in the space of a few thin sections ( $5 \mu$ ), the latter become entirely replaced by the former. The grouping of mesenchym cells around the nerve chord becomes denser towards the distal end of the caudicle. The mesenchym cells of the caudicle are larger than those of the anterior portions of the body cavity, and the nucleus also is larger, but with a proportionately smaller amount of chromatin. They also have shorter fibres, being somewhat star-shaped, and are much more densely massed together. Many of the cells are evidently

unipolar, though from the one fibre pole a number of fibres may proceed; and in such evidently unipolar cells it is characteristic for the nucleus, that its chromatin is massed together in that portion of the nucleus, which lies nearest the fibre pole; thus the chromatin mass frequently assumes the shape of a concavo-convex lens (Fig. 18). The mesenchym cells of the caudicle, bear a close resemblance to the embryonal mesenchym cells of *Malacobdella*, described by v. KENNEL ('77).

Some weeks after I had determined these unique relations, of the mesenchym elements in the caudicle of *Cerebratulus lacteus*, and had sent to the "Zoologischer Anzeiger" a preliminary note, announcing these results among other items, I had my first opportunity to compare BÜRGER'S recent Monograph ('95 b). In this work the author states (p. 238): "Die Haut und besonders die Muskelschichten und das Parenchym (sic!) des Schwänzchens zeichnen sich vor denen des Körpers durch ihren auffallend grossen Reichthum an Kernen aus und machen somit den Eindruck embryonalen Gewebes. . . . Die gallertige Substanz des Parenchyms ist sehr wenig, dagegen sind die Parenchymzellen sehr reichlich entwickelt." With the exception of BÜRGER and myself, no investigators have noticed these interesting histological points.

3) Parenchym tissue (Figs. 19, 21 *Par*). This forms a single layer around the dorsal and lateral blood vessels, and their commissures, and a layer around the proboscis sheath, except where the latter is dorsally in contact with the inner longitudinal muscle layer; parenchym cells come into contact with the intestine, only where the blood vessels approach the latter. This tissue is absent in the caudicle. The cells have the same histological structure as in *Carinella*. In comparing the occurrence of these cells in the last-named genus, with their occurrence in *Cerebratulus*, we find that in the former they are most abundant in the anterior trunk region, whereas in the latter genus they become more numerous posteriorly.

COE ('95) has briefly described these cells in *C. lacteus*, and BÜRGER ('90, 95 b) more minutely for other species. The latter investigator states ('90, p. 89): "Wir werden sofort sehen, dass die Umwallung der Gefässrohre von Parenchymzellen nur dort statt hat, wo jene frei im Parenchym des Leibesraumes und nicht von Körpermusculatur, wie in der Kopfspitze, eingeschlossen liegen. So muss es uns wundern, dass das Rückengefäss auch dort den Mantel der Parenchymzellen nicht verliert, wo dasselbe in die Musculatur der

Wandung des Rhynchocöloms eingeschlossen ist." But had BÜRGER seen the marked structural distinctions of the several kinds of connective tissues, and had he classified them according to these differences, he would have found, that the true parenchym tissue always envelops the dorsal blood vessel and the ventral portion of the proboscis sheath, though it may be absent on the lateral vessels and the commissures. And we have learned that the parenchym cells lining the lateral blood vessels of *Carinella*, do not lie anteriorly in the body cavity, but between the muscle fibres, as is also the case in *Lineus*.

4) The intracapsular connective tissue of the central nervous system. This consists of usually multipolar, and seldom bipolar (as BÜRGER, '90, states for other species), membraneless cells, whose exceedingly fine fibres form a loose network around and between the ganglion cells (Figs. 11, 14). Around the nucleus is a mass of finely alveolar cytoplasm. The nucleus (Fig. 14) is very variable in size and shape; it is usually flattened, and oval or elongate-oval in outline; the outline is also usually irregularly notched, or angular; frequently nearly spherical, conical, sickle- or spindle-shaped nuclei are found. In fact, these nuclei are more variable in shape than those of any other cells in the body; though the nuclei of the muscle cells (especially of the circular layer of the body wall) are also noticeably variable. Especially characteristic is the comparatively large amount of nuclear sap, causing the nucleus to stain much less deeply, than that of any of the ganglion cells, or than that of any other connective tissue. One nucleolus (Fig. 14 *n*) is always present, of a spherical form, and staining with eosin (with which the true chromatin does not stain); sometimes two nucleoli occur, both of which may be situated centrally, or at opposite poles of the nucleus. Small masses of chromatin are distributed peripherally, apposed to the nuclear membrane, a small mass also surrounds the nucleolus, while chromatic fibres pass from this central mass to the peripheral layer; thus the arrangement of the nuclear chromatin is more or less reticular. No evidences of cell divisions are found.

Three modifications of these intracapsular cells may be distinguished :

a) Cells containing a finely granular pigment, yellowish in color, which may be present in small masses near the nucleus, but is more usually finely distributed along the cell fibres (Fig. 14). These cells occur only in the brain-lobes, between the outer and inner neurilemmatic sheaths. They are especially numerous on the dorsal

and medial aspect of the dorsal lobe, and around the ganglion cells of the ventral lobe; they also occur on the dorsal side of the dorsal brain commissure, where, as BÜRGER ('90) has shown, the neurilemma is absent.

b) Cells in the lateral nerve chords, between outer and inner neurilemma; they are similar to a), except in being devoid of pigment. These are most abundant on the outer side of the chord, where the ganglion cells are wanting. (These cells are pigmented in *C. marginatus* according to BÜRGER, '90, fig. 49.)

c) Cells similar to b), but with smaller, more irregularly angular nuclei, which also stain more deeply (Fig. 11). These cells occur both in the brain and the lateral chords, being situated internally from the inner neurilemma, where they produce a discontinuous layer around the fibrous core, and sparingly in the latter. I may remark here, leaving further details for a following paper, that the fibres of the cells lying beneath the inner neurilemma, produce an outer sheath around at least the proximal portions of the nerve fibres; while an inner sheath of the nerve fibres, as shown by BÜRGER ('90), is formed by fibres of the cells composing the inner neurilemma.

There is no doubt that the three modifications of the intracapsular tissue, described here, are closely related; and their slight differences in structure might be accounted for, by their different portions in the central nervous system.

I have found no evidences of cell division in this intracapsular tissue, nor nutritive particles in the cyto- or caryoplasm, such as occur in some of the other tissues. And since the nucleus contains a proportionately small amount of chromatin, it is very probable that this tissue does not possess any great amount of vitality, but rather plays the rôle of a passive supporting substance.

A very brief description of the intracapsular tissue has been given by COE ('95); and BÜRGER ('90) describes it more fully in *C. marginatus*.

5) An interstitial connective tissue of the body epithelium, I have been unable to find, though COE ('95) mentions such a tissue (but his fig. 1, tab. 15, to which he refers, does not demonstrate its occurrence).

### III. *Lineus gesserensis* (O. F. MÜLLER).

1) Branched connective tissue cells, with intercellular substance. The distribution of this tissue is in general

as in *Cerebratulus*, but in the muscular layers of the body wall it is somewhat diminished in amount, owing to the presence of the tissue there, next to be described. And since in this species of *Lineus*, no mesenchymic pseudoepithelium lines the inner surface of the inner longitudinal muscle layer, this tissue forms a membrane between this muscle layer and the intestine. The nucleus is oval or spindle-shaped, deeply staining, and lies in a membraneless mass of cytoplasm, from which branching fibres radiate into the homogeneous intercellular substance; this intercellular substance stains with haematoxylin, and produces membranes and sheaths around and between the muscle bundles.

2) Pigmented connective tissue without intercellular substance, in the body wall. This is characteristic for *Lineus*, under the genera examined. There is a deep cuticular gland-cell layer, extending from the body epithelium to the circular muscle layer of the body wall, or even penetrating at intervals the inner longitudinal muscle layer, its cells lying among the fibres of the epithelial (so-called) and those of the outer longitudinal muscle layer. The majority of the gland cells are rhabdite producing cells (a large number of rhabdites being produced by a single cell), and become less numerous posteriorly; there are also at intervals eosin- and haematoxylin-staining gland cells, which produce a slimy secretion. Around these gland cells and the adjacent muscle fibres, lies the pigmented connective tissue, in this way occupying most of the space not filled by the previously described tissue. It is more abundant, and more heavily pigmented on the dorsal side of the worm, than elsewhere. Its cells (Fig. 24) are membraneless, and not united by an intercellular substance, and have a great resemblance to the interstitial cells in the body epithelium of *Stichostemma*. The nucleus is oval, and its small chromatin granules are pretty evenly distributed. A multipolar mass of cytoplasm envelops the nucleus, and from this mass, long and immeasurably fine, branching fibres are given off, which anastomose with those of neighbouring cells. Greenish-yellow pigment granules, of unequal size, are distributed along the fibres, or amassed around the nucleus; a fixing reagent containing  $\text{OsO}_4$  produces a globular form of these granules, which might prove that the pigment is of a fluid consistency in life. Pigmented fibres of these cells pass also through the basement membrane, and between the cells of the body epithelium; but none of their nuclei are found in the latter. The only pigment found in the body epithelium is contained in these fibres. Fibres of these cells also penetrate between the

ganglion cells of the lateral nerve chord, accordingly within the outer neurilemmatic sheath.

The amount and distribution of this pigment probably determines the color variety (i. e. red or green). My preparations furnish the following data on this point:

a) Green variety: 7 individuals sectioned; 4 of these with apparently no pigment, 3 with a small amount of pigment.

b) Red variety: 4 individuals sectioned; 3 with a large amount of pigment, 1 with very little pigment.

None of the green individuals had as much pigment, as the red. If it be permissible to draw conclusions from such meagre data, we might consider the red color due to the greater amount of pigment, and the green to the lack of it. But the red color must be due to refraction of light rays coming from the greenish pigment. Further, in both color varieties the dorsal side is darker than the ventral; and we have found the pigment most abundant on the dorsal side.

3) The mesenchym tissue occurs very sparingly in this species, owing to the great reduction of the body cavity. A remnant of this cavity way, however, be found in the mouth region, between the oesophagus and proboscis sheath, and is filled with a structureless, unstaining fluid (Fig. 30). In the latter occur bi- or multipolar mesenchym cells, without membranes, and with oval, deeply staining nuclei: each nucleus being imbedded in a mass of cytoplasm, from which branching and anastomosing fibres radiate outwards (Fig. 26). The exceedingly fine fibrous network found in the fluid of the cavity, and which is densest in the neighbourhood of the cells, represents sectioned terminal fibrils of the cell fibres. A small number of free-floating cells are also situated in the fluid of the body cavity, which are structurally similar to those just described, except that they are devoid of fibres; in a few of them, evidences of amitotic cell division are present. With one exception, in all the individuals examined no trace of a body cavity was to be discovered in the posterior region of the body, it being absent even in an immature individual of only 2 mm in length. Hence, there is in the posterior region also no layer of mesenchym cells to be found, since the space there between the intestinal wall and the inner longitudinal muscle layer is nearly completely filled with the connective tissue elements, with intercellular substance<sup>1</sup>).

1) I would note, in passing, that a special musculature is present

In a single individual (out of 12 examined), about 15 mm in length, I find in the posterior body region a noticeable body cavity between the intestine and the body muscular wall (Fig. 25 *B.C.*). The cells found in this cavity are probably to be relegated to the category of the connective tissue with intercellular substance, but resemble true mesenchym cells in: 1) their nuclei frequently showing amitotic division stages; and more especially 2) in the comparative reduction of the intercellular substance, so that the fluid of the body cavity surrounds them (Fig. 26). These cells are thus intermediate (structurally) between the mesenchym and the tissue with intercellular substance. In this tissue, more abundant above than below the lateral blood vessels, are occasional large nuclei, which are about three times the size of the average cells; each such nucleus is enveloped in a more or less spherical mass of cytoplasm, and as a rule, presents various mitotic arrangements of the chromatin, spirem stages being especially abundant (Fig. 28). In following a continuous series of sections, a few successive sections may contain 2 or 3 of these cells apiece, and are followed by an equal number of sections where they are absent; this fact would indicate a metameric arrangement of the cells in question. Now since the gonads are later also arranged metamERICALLY, and in the same position as these cells, we must regard the latter as the primitive genital cells; and this conclusion seems further justified, by the fact of the occurrence of mitotic division stages in them — only amitotic stages occurring in the connective tissue cells. In fact, in two other individuals, where a few posterior gonads are present, showing early ovogenetic stages, cells occur, in all respects similar to those just described.

Thus in *Lineus gesserensis* the sexual cells are derivatives of the connective tissue with intercellular substance, or of a tissue intermediate between the latter and the true mesenchym tissue.

4) The parenchym tissue is apparently absent in the head and oesophageal regions. Behind the oesophagus it bounds the lateral

---

around the posterior intestine, which is thickest ventrally, and apparently absent dorsally. This layer consists of: 1) an inner, single layer of circular fibres, directly beneath the basement membrane of the intestine; and 2) an outer layer of longitudinal muscle fibres, 3 to 5 deep ventrally; these fine layers also envelop the intestinal diverticula. Neither BÜRGER ('90), nor any other author, has seen the longitudinal muscle layer, nor found muscle fibres around the diverticula.

and ventral aspects of the rhynchocoel, and the dorsal side of the dorsal blood vessels (Fig. 23); but it is certainly absent around the lateral vessels and their commissures — differing in this point from *Cerebratulus*. The parenchym cells around the rhynchocoel are not epithelially arranged, but as in *Carinella*, occur more or less isolated among the fibres of its circular muscle layer, as well as on the periphery of this layer (Fig. 23); and since the cells are seldom massed together, they have usually a spherical instead of a polyhedral form (cf. *Cerebratulus*). The dorsal blood vessel has not a peculiar envelope of parenchym cells, but, lying immediately beneath the proboscis sheath, its dorsal surface is in contact with the parenchym cells of the ventral periphery of the latter. These cells are similar in structure to those of *Carinella*.

5) The intracapsular connective tissue of the central nervous system (Figs. 27, 29). The distribution of this tissue is as in *Cerebratulus*, being the supporting tissue par excellence of the ganglion cells, and to some extent also of their fibres. The membraneless cells are bi- or multipolar, with exceedingly fine, branching fibres; pigment is absent. The nucleus stains more faintly than those of the ganglion cells; and its chromatin is finely distributed in the achromatic sap (Fig. 29), not producing a network as in *Cerebratulus*; further, the nucleolus is comparatively smaller, and occurs in a smaller percentage of cells than in the last-named genus<sup>1</sup>). Though the nucleus varies greatly in size, some being even twice as large than those of the largest ganglion cells, as is never the case in the other species examined; those found between the outer and inner neurilemmatic sheaths are pretty generally oval in form, few being angularly notched or elongated (cf. *Cerebratulus*). Occasional dumb-bell-shaped nuclei are found, but without previous increase in size, such as is always the case in the other connective tissues; so that it is doubtful whether these forms of the nuclei represent division stages. The nucleoli are proportionately small, and rare in occurrence, whereas the opposite is the case in the corresponding cells of *Cerebratulus*. Two modifications of these intracapsular cells may be distinguished:

a) Those situated between the outer and inner neurilemma, in

---

1) Can there exist any physiological relation between the size of the nucleolus, and the manner of distribution of the chromatin?

the brain lobes and lateral nerve chords (Fig. 29). The general description just given applies to these.

b) Those situated within the fibrous core of the brain lobes, and of the lateral chords (Fig. 27). These differ from a) mainly in the smaller size, and more marked irregularity in shape, of their also more deeply staining nuclei; also their cell fibres are thicker, and easily discernible. There is non-continuous layer of these cells around, and a few within, the fibrous core; and especially in the lateral chords, the fibres of each cell of the peripheral layer, radiate very plainly into the fibrous core, furnishing the greater part of the fibrous elements constituting the latter.

6) A special interstitial connective tissue of the body epithelium is absent. The few connective tissue elements found in this epithelium, are fibres of the pigmented connective tissue of the muscular wall, which penetrate the basal membrane of the epithelium.

#### IV. *Lineus lacteus* (GRUBE).

1) Branched connective tissue cells, with intercellular substance. As in *L. gesserensis*, but the basal membrane of the body epithelium is relatively thinner.

2) Pigmented connective tissue cells of the body wall. As in *L. gesserensis*, but the pigment is less abundant than in the red variety of the latter.

3) Mesenchym tissue is still more reduced than in the preceding species, for owing to the total absence of noticeable body cavities even in the immature individual, no positive evidences of a true mesenchym are to be found.

4) The parenchym tissue has apparently the same distribution, as in *L. gesserensis*.

5) Intracapsular connective tissue of the central nervous system, as in the preceding species.

6) A special interstitial connective tissue of the body epithelium, is also absent in this species.

#### V. *Amphiporus glutinosus* VERR.

1) Branched connective tissue cells, with intercellular substance. Produces the basal membrane of the body epithelium, the outer and inner neurilemma, the intermuscular layers of the proboscis and of the body wall, the layer immediately beneath

the intima of the blood vessels and rhynchocoelom; and also a layer on the inner surface of the longitudinal muscle layer, enclosing the gonads and lateral nerve chords (Fig. 33 *Mem*).

This tissue may be most easily studied in the basal membrane of the outer epithelium (Fig. 36). There it is composed of a faintly staining (with haematoxylin), structureless intercellular substance, in which a few vacuolar cavities (*Vac*) are present. In some of these vacuoles lie the multipolar cells, whose irregularly branching fibres form a network in the intercellular substance; the oval or elongate, deeply staining nuclei are centrally situated. Since the long axes of these nuclei are usually parallel to the surface of the basement membrane, it is probable that the latter is at an early ontogenetic stage very thin, and increases in size by the successive addition of other thin layers. The nuclei in the basement membrane stain less deeply, than in the other portions of this tissue, and evidences of nuclear degeneration are present; this would imply that the basement membrane is a more or less dead, merely supporting tissue in the mature worm.

Between the muscle fibres this tissue occurs in the form of irregular threads, which have the appearance of coalesced cell fibres, the intercellular substance being much reduced in amount. This tissue is much more abundant in the head region.

As is plainly seen on cross section, this connective tissue forms a sheath separating the intestine from the longitudinal muscle layer (Fig. 33 *Mem*), this layer dividing so as to enclose the nerve chord, lateral vessels, and gonads — as is apparently the case in all Metanemertans. As is well known, the blood vessel lies beneath the nerve chord, and the gonads above or below it. We have just seen that this connective tissue sheath splits, so as to enclose the organs mentioned, forming two layers on each side, bounding the nerve and blood vessel on both sides; it is, now, the external layer which SALENSKY ('84) terms the "somatopleure", and the inner layer he terms the "splanchnopleure". But there is no open cleft, nor even a "fente insignifiante", between the two layers, as stated by SALENSKY, though not apparent in his figures, which would correspond to his "coelome"; since these layers are coalesced respectively with the outer and inner neurilemma of the nerve chord, and with the connective tissue layer of the blood vessel. And though my own observations on *Amphiporus*, *Tetrastemma* and *Stichostemma* corroborate SALENSKY's on *Monopora*, that "c'est le tissu conjonctif qui revêt les cordons

nerveux latéraux, qui est le lieu de formation des ovisacs et probablement aussi des testicules" (I can state this positively for the testicles also); yet the genital products do not arise in a preformed cleft or cavity, as SALENSKY leads us to suppose, but first by their growth within this membranous sheath, act as a wedge which splits the latter into an outer and inner layer. In other words, in a ♀, for instance, certain cells in the connective tissue membrane above the nerve chord increase in size and become ovogonia, as SALENSKY'S own figures correctly illustrate, thus cleaving the primitive membrane into two layers. Accordingly, as there is no preformed cleft, it is incorrect to speak of a coelom, or even of a somato- and splanchnopleura; and the later gonadal cavity is strictly homologous with e. g. the numerous small intercellular cavities in this perivisceral membrane or in the basement membrane of the body epithelium, being rather archicoelic than coelomic.

To conclude: in *Amphiporus*, and in the other Metanemerteans examined by me, there is no primitive, coelomic cleft in the connective tissue sheath enveloping the nerve chords and lateral blood vessels; but, by the growth and differentiation of certain of the cells composing the sheath, which cells become the genital products, the sheath becomes split into an outer and inner layer, these two layers forming together the later gonadal membrane. The cavity of the gonad arises first later, since the ovogonia (or spermatogonia) at first are united into a solid intercellular syncytium.

2) Mesenchym tissue. A body cavity persists in the adult, as a metamericly constricted cavity between the intestine and the proboscis sheath, as well as laterally from the latter (Fig. 33 *B.C*). In this cavity occur a few multipolar mesenchym cells (Fig. 37), similar to those of the previously described tissue, though without dense intercellular substance; no free, spherical cells are found in the cavity. The mesenchym cells are imbedded in a faintly staining, slightly granular substance. I cannot decide from the study of hardened preparations, whether this substance is freely fluid, or gelatinous in life; but the absence of floating cells in it, and its faint staining power, presents a similarity to the intercellular substance of the previous tissue. Certainly there is a great structural similarity between the mesenchym tissue of this species and that other tissue (1), their main, if not only, difference consisting in the greater density of the intercellular substance in the latter. Perhaps the mesenchym

tissue with its rather more mobile (certainly less dense) intercellular substance, should be regarded as the more primitive (ontogenetically) tissue of the two.

3) *Parenchym tissue.* This tissue is absent in the head and oesophageal regions, posterior to which it produces a layer of cells around the proboscis sheath (outside of its circular musculature, Fig. 32 *Par*). More anteriorly, but a single layer of parenchym cells covers the ventral surface of the sheath, but around its posterior portion the cells are two or three deep, and also larger, and occur on its whole circumference though most abundantly laterally and ventrally. The cells on the ventral periphery of the proboscis sheath, are also in contact with the dorsal surface of the dorsal blood vessel; but, as in the other Metanemertean species examined, no parenchym cells are found around the lateral vessels. The cells are comparatively large, spherical or polygonal (accordingly as they are isolated, or massed together), the easily discernible cell wall surrounds the unstaining, structureless fluid, with which the greater part of the cell is filled. The nucleus is surrounded by a small mass of finely alveolar cytoplasm, and placed against the cell wall.

4) *Intracapsular connective tissue of the central nervous system.* Owing to the minuteness of the elements of the nervous system in the Metanemerteans, and to the great difficulty (apparently even impossibility!) of obtaining a satisfactory method for differentiating them by stains, it is difficult to determine the structure of the ganglion cells, and of the connective tissue elements; and as BÜRGER ('90) has noted, the outer is more closely applied to the inner neurilemma, and the layer of the ganglion cells comparatively much thinner than in the Anopla. The intracapsular connective cells are very small, membraneless, and apparently multipolar, though their fibres are of such exceeding fineness, that I cannot state with certainty that they are multipolar (Fig. 35). The nucleus is centrally situated, with a relatively small amount of chromatin, the latter mainly on the periphery; it is usually oval or elongate in shape, but frequently more or less irregular in outline. These nuclei may be distinguished from those of the ganglion cells, by their more irregular and elongate form; and from those of the neurilemmatic sheaths, by staining less intensely with haematoxylin. As in *Cerebratulus*, three modifications of these cells are found:

a) Pigmented cells in the brain lobes, between the outer and inner neurilemma (Fig. 35). This greenish-yellow pigment occurs

either as exceedingly fine, scarcely discernible granules in the cells; or as comparatively large, homogeneous grains, possibly representing fused masses of fine granules, since usually only one such large grains occurs in a cell.

b) Cells between the outer and inner neurilemma, in the lateral nerve chords. Similar to a), but devoid of pigment.

c) Cells on the periphery of, and within the fibrous core, in both brain and lateral nerve chords. These cells are as a rule unpigmented, but a small percentage in the brain lobes showing evidences of pigment. They differ from the two preceding forms in that their nuclei stain more intensely.

BÜRGER ('90) has described a pigmented intracapsular tissue for *Drepanophorus*, of similar structure and distribution as my modification a). He mentions, further, other pigmented elements, which are not present in any of the species examined by me: "Endlich finden sich im Gehirn und den Seitenstämmen rundliche, sehr dichte, gelbe Pigmenthaufen von verschiedener Grösse. . . . Sie sind nicht mit den Pigmentzellen des Hüllgewebes [i. e. intracapsular tissue] zu verwechseln, da sie nie Verästelungen zeigen, sondern immer compact erscheinen und statt der grossen, blassen Kerne sehr zahlreich äusserst minimale, dünne, kurze Kerne eingelagert besitzen, welche sich intensiv tingiren. Solche Pigmenthaufen finden sich aber auch an andern Orten im Nemertinenkörper" etc. (l. c. p. 221).

5) An interstitial connective tissue of the body epithelium I have been unable to find; and it is probably absent, since the bulky, haematoxylin-staining gland cells of the epithelium lie so closely together, that no noticeable space remains for such an interstitial tissue<sup>1)</sup>.

## VI. *Amphiporus virescens* VERR.

1) Branched connective tissue cells, with intercellular substance. General distribution of this tissue, as in *A. glutinosus*; but in *virescens* the fibres are more pronounced, and between them less intercellular substance is present, so that the tissue stains deeply with haematoxylin. In the basal membrane of the

---

1) These slime cells are larger and more numerous in *A. glutinosus* than in any Nemertean with which I am acquainted; and discharge that thick and viscid secretion, which forms the characteristic covering of this species.

body epithelium but few nuclei occur, and these stain faintly; so the fibres in this membrane are the still remaining fibres of cells, while the central cytoplasmic mass and nucleus of the greater number of these cells has disappeared — the numerous vacuoles in the basal membrane representing spaces, where cells had previously been situated. In the neurilemmatic layers, however, the nuclei are more abundant, and stain more intensely. Finally, this tissue is especially developed (quantitatively) in the anterior head region, where it produces not only intermuscular bundles of fibres, but also extensive sheaths and sheets, around the blood vessels and the canal of the cephalic sense-organ, these sheaths also producing the tubular ducts of the cephalic gland (as BÜRGER, '90, has shown).

2) Mesenchym tissue. Distribution and histology as in the preceding species.

3) Parenchym tissue. As in *A. glutinosus*.

4) Intracapsular connective tissue of the central nervous system, structurally as in *A. glutinosus*, but since none of the cells contain pigment, only two modifications of these cells are to be distinguished in *virescens*, corresponding to the modifications b) and c) in the preceding species.

5) An interstitial connective tissue of the body epithelium is absent.

### VII. *Tetrastemma vermiculum* (STIMPS.).

1) Branched connective tissue cells, with dense intercellular substance. As in *Amphiporus* (Fig. 13 *I.S.*, *Mem*).

2) Mesenchym tissue is apparently wholly absent, the preceding tissue taking its place (Fig. 31). There is no trace, as there is in *Stichostemma*, of a body cavity between the intestine and the longitudinal muscle layer of the body wall; at least, not of a body cavity filled with a fluid.

3) Parenchym tissue is wanting in the head and oesophageal regions, and is met with first in the middle region of the body. Here it is a single layer of cells on the ventral surface (outside of the circular musculature) of the proboscis sheath, but at the posterior end of the sheath, we find the cells about three deep on the ventral surface, and a single layer of cells on the lateral and dorsal surface (Fig. 31 *Par*). As in *Amphiporus*, this layer is in contact with the dorsal side of the dorsal blood vessel; but no parenchym cells surround the lateral vessels, nor their commissures. Although these cells

have the form and structure of those in *Amphiporus*, it is especially characteristic for *Tetrastemma* under the genera examined, that the parenchym cells are more or less unequal in size: thus occasional cells occur, especially on the lateral periphery of the proboscis sheath, which have about 3 to 5 times the diameter of the average cells.

4) Intracapsular tissue of the central nervous system. This consists of small, membraneless, multipolar cells, the nucleus being usually elongate-oval, though frequently irregular in outline, the chromatin forming a thick peripheral layer, and one or two nucleoli are sometimes present. This tissue is more abundant than in *Stichostemma*, and in its differentiation, closely resembles that of *Amphiporus glutinosus*; we may distinguish three modifications:

a) Cells in the brain lobes, between the outer and inner neurilemma, being situated mainly peripherally from the layer of ganglion cells. These cells contain a yellowish pigment, which is distributed either in the form of exceedingly fine granules, in the cytoplasm and cell fibres; or, more usually, each cell contains a few, large, homogeneous granules in the proximity of the nucleus, which are probably fused masses of the finer granules.

b) Cells in the lateral nerve chords, between the outer and inner neurilemma. Similar to the preceding, but without pigment.

c) Cells in the brain lobes and lateral chords, within the fibrous core; they form no peripheral layer around the latter, and occur very sparingly. These cells resemble b), except that their nuclei are smaller, and stain more intensely.

5) Interstitial connective tissue of the body epithelium (Fig. 38). This consists of membraneless, multipolar cells, with fine branching and anastomosing fibres; the nuclei are spherical, and are smaller, and stain more intensely, than those of the gland- and supporting-cells of the epithelium, between the proximal portions of which cells this connective tissue forms a network. In *T. vermiculum* it contains no pigment; the interocular pigment stripes of the head owe their existence to pigment contained in the supporting cells of the epithelium; but only in this region do the supporting cells contain pigment.

### VIII. *Tetrastemma catenulatum* (Verr.).

The histology of the other connective tissues is as in *T. vermiculum*, but we find differences in the interstitial connective

tissue of the body epithelium. In *T. catenulatum* this tissue is pigmented, but differs from that of *Stichostemma*, inasmuch as the pigment is not universally distributed in it, and also that the tissue is less massively developed. The pigment is, namely, found only in the cells of this tissue in certain regions, corresponding to the brown mottlings of the living worm. This yellowish pigment occurs, either in the form of scarcely visible granules, or as comparatively large, homogeneous masses; and since both modes of distribution are found in adjacent cells, neither mode is an outcome of the action of the fixing fluid (Fig. 34). Further, in this species, in contrast to *T. vermiculum*, no pigment occurs in the supporting cells of the body epithelium.

### IX. *Stichostemma eilhardi* MONTG.

1) Branched connective tissue cells, with intercellular substance. This tissue composes the basement membrane of the body epithelium, the intermuscular elements in the body wall, proboscis and its sheath, the layer outside of the intima of the blood vessels and rhynchocoel; and that sheath (Figs. 39, 40 *Mem*) around the intestine, lateral expansions of which enclose the nerve chords, lateral vessels, and gonads (this sheath being equivalent to the somato + splanchnopleura of SALENSKY, '84; cf. my remarks on these layers in *Amphiporus glutinosus*). This tissue has thus the same distribution, as in *Amphiporus* and *Tetrastemma*; for a description of the basal membrane of the body epithelium, which is structurally similar to that of the genera just mentioned, compare my previous paper ('95 a). Between the intestinal diverticula, this tissue forms frontally situated, sheet-like expansions, comparable to septa.

The gonads and the genital cells are derivatives of the connective tissue sheath, between the intestine and the body wall (Fig. 39) as in *Amphiporus*; but in contrast to the latter, the testicular as well as ovarian efferent ducts are always situated above the nerve chord.

2) Mesenchym tissue. Only in immature individuals (males and young hermaphrodites), we find a thin split between the longitudinal muscle layer and that sheath of connective tissue enveloping the intestine (Figs. 39, 40 *B.C*); in more mature individuals, characterised by ova, this split becomes obliterated. This cavity is transversed by the dorso-ventral musculature, and by fibres from the connective tissue sheath. This space is, in life, probably filled with a thin fluid, since in preparations it offers no evidences of structure.

Multipolar and bipolar mesenchym cells are found in this cavity, with fine, branching fibres; their nuclei are of the general size and appearance of those of the previously described tissue, but as a rule stain less intensely. At occasional intervals, small groups of mesenchym cells may be found, producing short, peripheral layers, bounding the body cavity; and, rarely however, their nuclei show evidences of amitotic (?) division. As we have seen in *Amphiporus*, the main difference between the mesenchym and the previously described connective tissue, is to be found in the denser intercellular substance of the latter.

3) Parenchym tissue is quantitatively more reduced than in any other species which I have examined. It is absent in the head and oesophageal regions, and occurs around the proboscis sheath, only from about the middle of the latter, to its posterior end. The layer of parenchym cells, which even posteriorly is not more than from one to three cells deep, forms only a semicircle around the ventral periphery of the sheath, nowhere encircling its dorsal periphery. At those points where the dorsal blood vessel lies immediately below the proboscis sheath, its dorsal surface comes into contact with this layer of parenchym cells; but no cells occur around the dorsal vessel behind the rhynchocoel, nor anywhere around the lateral vessels. The structure of the cells is the same as in *Amphiporus*.

4) The intracapsular connective tissue of the central nervous system is very much reduced in amount, even more so than in *Amphiporus virescens*; the cells apparently resemble those of the species just mentioned, though their smaller size renders them very difficult of study. They stain very faintly, are without pigment, and apparently multipolar. Their nuclei are usually smaller, more elongate, and stain less intensely than those of the ganglion cells. Since these cells occur mainly between outer and inner neurilemma, and very seldom in or around the fibrous core, I cannot say whether more than one modification of them occurs.

5) Interstitial connective tissue of the body epithelium. In my previous paper (90a, p. 100, fig. 8), I have described this tissue as follows: "Seine Kerne sind meist rundlich, von 0,003 mm Durchmesser und enthalten je einige grössere Nucleoli (more properly, chromatin masses). Jeder Kern ist von einem sich mit Carmin färbenden Plasmahof umhüllt, von welchem zarte, mit einander anastomosirende Fasern nach allen Richtungen hin verlaufen.

Dieses Gewebe ist viel mehr als die Stützzellen der Hauptträger des Pigmentes, welches in Massen in seinen Fasern vertheilt ist."

### X. Comparisons and Conclusions.

From these investigations on *Carinella*, *Cerebratulus*, *Lineus*, *Amphiporus*, *Tetrastemma* and *Stichostemma*, the following general conclusions may be drawn:

1) The connective tissue with dense intercellular substance, the parenchym, and the intracapsular tissue of the nervous system occur in all these genera.

2) I find a true mesenchym tissue only where there is an evident perivisceral body cavity, namely in *Cerebratulus*, *Carinella*, *Lineus gesserensis* (absent in *L. lacteus*), *Amphiporus* and *Stichostemma*, it is absent in *Tetrastemma*.

3) A pigmented connective tissue without intercellular substance, situated in the body muscular wall, is possessed only by *Lineus*.

4) The branched connective tissue cells with a more or less dense intercellular substance compose always the basal membrane of the body epithelium, as well as the basal membranes of all other epi- and endothelia (of the blood vessels, nephridia, proboscis, and rhynchocoel, but not that of the intestine); it also constitutes typically the elements between the muscle fibres or muscle bundles. This tissue reaches its greatest quantitative development in the *Metanemertini*, forming in this group a thick sheath separating the intestine from the longitudinal muscle layer, this sheath enclosing the nerve chords, lateral vessels, and gonads. This tissue in all the forms constitutes also the neurilemmatic layers and threads of the nervous system; and produces the inner sheath of the nerve fibres.

5) The true parenchym tissue, under which term I understand walled cells (being the only Nemertean connective tissue cells provided with membranes), without intercellular substance and extraneous cell fibres, and which are largely filled with a structureless fluid, — this parenchym tissue reaches its greatest quantitative development in *Carinella* and *Cerebratulus*. In the former genus, this tissue occurs around the proboscis sheath, dorsal side of the intestine, and lateral vessels even behind the rhynchocoel; in the latter genus, around the proboscis sheath, and dorsal and lateral vessels and their commissures; in both these genera the parenchym cells form a complete mantle around the blood vessels, in the anterior region of the trunk. In *Lineus* and the *Metanemertini*, the parenchym tissue is absent

on the lateral blood vessels and their commissures, while the layer around the ventral and lateral surfaces of the proboscis sheath, comes into contact with the dorsal blood vessel, though the latter has not a complete mantle of parenchym cells around it, and is completely devoid of them behind the rhynchocoel; in these species the layer of parenchym cells becomes thicker, towards the posterior end of the proboscis sheath, and there forms a sheath around the whole periphery of the latter. The parenchym tissue is apparently absent in the head and oesophageal regions, in all the species; and also absent around the blood vessels, behind the rhynchocoel, in all except *Carinella* and *Cerebratulus*. Of all the genera, this tissue is quantitatively least developed in *Stichostemma*; and in *Tetrastemma* alone do we find the parenchym cells of marked unequal size. Since the parenchym tissue is always present around the dorsal blood vessel (except in *Carinella*, where owing to the absence of a dorsal vessel, it surrounds the lateral vessels), and around the proboscis sheath, the parenchym layers of both these organs being in contact, I conclude that the parenchym functionates as a layer for the mutual transfusion of the rhynchocoelomic with the blood fluid; and by such a transfusion, the walls of the parenchym cells would probably aid in the osmotic process. And the fluid within the parenchym cells may be, in part at least, fluid of the rhynchocoel or of the blood.

6) The cells of the intracapsular connective tissue of the nervous systems are in all species, with perhaps the exception of *Stichostemma*, divisible into two categories: a) those between the outer and inner neurilemma, and b) those around and within the fibrous core, these categories being based on nuclear differences; the group a) may in some species (*Cerebratulus lacteus*, *Amphiporus glutinosus*, *Tetrastemma*) be divided into two under-groups, in these species a pigment being present in the brain lobes, but not in the lateral nerve chords. The cell fibres of this tissue produce an outer nerve-fibre sheath, the inner sheath, as BÜRGER has already shown, being formed by the cells of the inner neurilemma.

7) A noticeable body cavity is undoubtedly present in *Carinella* and *Cerebratulus*, and in a more reduced state in *Lineus gesserensis*, *Amphiporus* and *Stichostemma*; so that my investigations do not agree with BÜRGER'S ('95b), who claims there is no body cavity in the Nemerteans. This body cavity consists of a slit between the intestine and proboscis sheath, and the body wall; in *Cerebratulus* it is a very evident cavity, in which both fixed and free mesenchym cells are

found, and which is bounded by non-continuous pseudoepithelia of mesenchym cells; and in males of *Stichostemma*, such pseudoepithelial linings are also found. Only in *Tetrastemma* is this body cavity wholly obliterated. But in the *Metanemertini* there is no coelomic cavity, such as SALENSKY ('84) has described for *Monopora*, in the connective tissue sheath, which encloses the gonads, nerve chords, and lateral vessels; since the (probably archicoelic) body cavity of this group, lies between this sheath and the body muscular wall.

8) Wherever a body cavity is present, it always encloses mesenchym cells. These are typically bipolar, but sometimes multipolar, membraneless cells, with branching, flattened fibres, and without intercellular substance of their own production, situated in the fluid of the body cavity; I have applied the term mesenchym to them, because they resemble, more than any other connective tissue elements found in the mature worm, the true embryonal mesenchym.

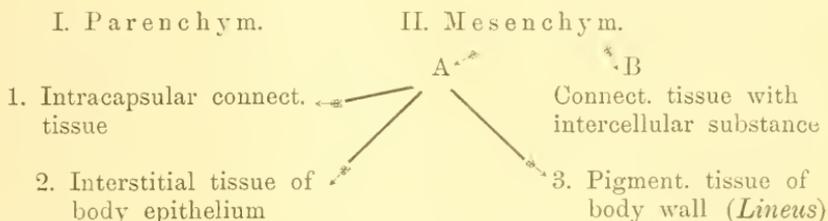
9) The gonadal membrane is, apparently always, a product of the connective tissue cells with dense intercellular substance; the genital cells are either derivatives of cells of this tissue (in *Lineus* and the *Metanemertini*), or of mesenchym cells (in *Carinella* and perhaps *Cerebratulus*).

10) I have been able to demonstrate in *Carinella* a liquid contained within the muscle bundles.

11) In the adult Nemertean, amitotic division stages in the mesenchym cells are frequent; but no cell divisions occur in the other connective tissues, except those true mitotic divisions in the tissue with intercellular substance, which give rise to the genital cells.

12) Having had no embryonal material at my disposal, I have been unable to pursue studies on the histogenesis of these tissues; but having had opportunity to compare the different connective tissues in representatives of the Proto-, Meta- and Heteronemertini, I would endeavour to explain their relationships as follows. The parenchym differs from the other tissues in structure, in that its cells possess membranes, have no intercellular substance nor extraneous fibres, and further, in that the cell is largely filled with a structureless liquid. The differentiation of the parenchym cell may be called endoplastic, to adopt the terminology of LANKESTER ('80), while the cellular differentiations of the other connective tissues are ectoplastic; and since both have very different physiological functions I would class the parenchym tissue by itself, in contrast to the others. Of the other tissues, the mesenchym is structurally the most primi-

tive, approximating closely to the embryonal mesenchym, and is probably the parent form of the other tissues. Thus, by the production of a more or less dense, intercellular substance, the connective tissue elements with such an intercellular substance would be formed. Another line of ascent from the mesenchym tissue, whereby no intercellular substance is produced, but by a greater differentiation of the cell fibres, and by the cell abandoning its more primitive bipolarity and becoming multipolar, would lead to the interstitial tissue of the body epithelium, the intracapsular tissue of the nervous system, and the pigmented tissue of the body wall (this latter only in *Lineus*). These relationships of the various Nemertean connective tissues may be illustrated graphically as follows:



### B. Notes on Classification.

BÜRGER (95 a, b) has united my (95 a) genus *Stichostemma* with the genus *Tetrastemma*, saying (95 a): "Auch der Aufstellung einer neuen Gattung für die Berliner Süßwassernemertine kann ich vorläufig nicht beistimmen, da sich *St. eilhardi* von den marinen Tetrastemmen, z. B. *T. flavidum*, doch nur durch seine Zwitterigkeit und seine grössere Augenzahl unterscheidet". But had this investigator read my paper more carefully, he would have noted that *Stichostemma* differs from *Tetrastemma* also, in that its rhynchocoel does not extend to the posterior end of the body, as is shown in my (95 a) fig. 17, and that it has only 9 longitudinal nerves in the proboscis. The separation of the two genera, on the ground of the difference in the number of the eyes, of the sexual phenomena, of the proboscis nerves, and difference in the length of the rhynchocoel, is certainly based on more important structural differences, than is BÜRGER's (95 b) separation of *Oerstedia* from *Tetrastemma*, on the morphologically unimportant ground, that the former is stiffer, and more cylindrical in shape. I have also, recently, found another distinctive character for *Sticho-*

*stemma*, namely that the nephridia extend from the head, in front of the brain, to the very posterior end of the body<sup>1</sup>). The nephridia of *Stichostemma* are thus the longest known in any Nemertean, being longer [than in *Eunemertes* and *Nemertopsis* (cf. BÜRGER, '95 b) and in *Prosorhochmus* ("*Tetrastemma*") *obscurus*, according to MAX SCHULTZE ('51); it is remarkable that BÜRGER, in his recent monograph, has not referred to the nephridia of SCHULTZE's species. In my opinion, the structural differences mentioned in my previous paper, furnished reasons enough, not to assign *St. eilhardi* to the genus *Tetrastemma*; and the addition of the remarkable differences in the nephridia, may, I hope, convince the distinguished Göttingen investigator, that *Stichostemma* should not be united with *Tetrastemma*. I define the two genera then as follows:

*Stichostemma mihi*: eyes variable in number, usually more than 4; 9 nerves in the proboscis; rhynchocoel does not extend to the posterior end of the body; nephridia extending from in front of the brain, to the posterior end of the body; protandric, hermaphroditic, oviparous.

*Tetrastemma* EHRENB.: eyes not variable in number, either 4 single eyes (the rule), or 4 double eyes (*T. falsum*, *cruciatum*); 10 nerves in the proboscis; rhynchocoel extends to the posterior end of the body; nephridia not extending posteriorly behind the oesophagus; dioecious, oviparous.

In my critical bibliography of the freshwater Nemerteans ('95 a), I showed that DUGÈS' species *Prostoma clepsinoides* and *P. lumbricoides*, being so insufficiently described as to be unrecognizable, are untenable; but BÜRGER ('95 b) while disregarding the doubtful *Emea rubra* LEIDY, which is, however, more fully described than DUGÈS' species, accepts the latter as good species of *Tetrastemma*; this method of dealing with questions of nomenclature, after they have been more fully discussed by a previous author, is to be deprecated. BÜRGER

---

1) Further, the wall of the nephridia is formed of a flattened cubical epithelium, in which the separate cells are scarcely distinguishable, and not by a cylindrical epithelium, with clearly marked cell walls, such as I find in *Tetr. vermiculum*, and as BÜRGER ('95 b) has described for the Metanemertean nephridium in general. In one individual I find 19 excretory pores on the right side and 16—19 on the left, 4 on each side being placed below the nerve chord. For further details on this interesting nephridium, I must refer to a later paper, to be published in the next number of this journal.

adds that *T. clepsinoides* is "wahrscheinlich dieselbe Art", as those insufficiently described forms from Plön, Hamburg, Graz, Cherwell, Canal Saint-Martin, Dorpat, Taschkend, and Africa — though STUHL-MANN's description of the african species e. g., reads merely "eine 4äugige Nemertine"; BÜRGER's assumption is unwarranted, that these freshwater forms, whose structural details are as yet wholly unknown, are of the same species. In fact, judging from the structural diversity of those freshwater and land forms, which are at all adequately described, we must acknowledge not only various faunal derivations (cf. MONTGOMERY, '95b), but also a phylogenetic development from different marine species, and probably even genera.

I accept BÜRGER's ('95a) correction of my ('95a) unfortunate division of the *Tetrastemmatidae*, based on differences in the position of the mouth-opening; at that time, not having had opportunity to study marine species, I relied on the observations of older authors, and their observations were inaccurate.

In concluding, I would refer briefly to a few points in the classification of the Metanemertini, adopted by BÜRGER in his Naples monograph. The families *Eunemertidae*, *Ototyphlonemertidae*, *Tetrastemmatidae* (perhaps), *Nectonemertidae*, *Pelagonemertidae*, and *Malacobdellidae*, as he defines them, are morphologically well characterized. But his family *Prosorhochmidae*, comprising the very different genera *Prosorhochmus*, *Prosadenoporus*, *Geonemertes* is a very heterogeneous group; thus the first is hermaphroditic and viviparous, with 4 eyes, without neurochord cells; the second is hermaphroditic and oviparous, with 4 eyes, without neurochord cells, and apparently without nephridia (BÜRGER has not found them, though he supposes them to be present!); the third is oviparous, diöcisch or hermaphroditic, with always a variable number of eyes — in *australiensis* as many as 40, with or without (?) a nephridial system. There is in fact hardly a good character, which these genera have in common<sup>1)</sup>. Further, I agree with BÜRGER in the advisability of limiting *Geonemertes* to the species *palaensis* and *chalicophora*, and founding a new genus for *australiensis* — leaving to him, of course, the right to name the genus;

---

1) I would correct a contradiction in BÜRGER's monograph, where he says (p. 143): "*Prosorhochmus* ist wahrscheinlich getrennten Geschlechts, indess hat man bislang nur ♀♀ aufgefunden"; and (p. 553): "Die *Prosorhochmus*-Arten sind wahrscheinlich meistens Zwitter"; the latter statement is, of course, the correct one.

but the species *agricola* and *rodericana* are so little known, that BÜRGER is unwarranted in referring them to *Geonemertes*. Also the union of *Amphiporus* and *Drepanoporus* in the family *Amphiporidae* is unsatisfactory; for the latter genus should rather be granted family rank, after VERRILL's precept ('93), on the ground of its rhyncho-coelomic diverticula, and large number of central stilets, in which points it is sharply distinguishable from all other Metanemertean.

As a satisfactory classification of the closely interrelated Metanemertean genera, is very difficult to formulate; still more difficult is the establishment of their genetical relationships, based upon a study of their structural similarities. And I would suggest here, preliminarily, that the supposed genetical relationships exhibited in the "family tree" of this group, which BÜRGER presents, by no means stand in complete accord with his own careful histological and anatomical investigations. And this "Stammbaum" would indicate that BÜRGER himself has doubts as to the homogeneity of his family *Prosorhochmidae*, since he derives *Prosorhochmus* and *Prosadenoporus* from *Eunemertes*, but *Geonemertes* from *Amphiporus*.

The species *Tetrastemma catenulatum* was described by VERRILL ('93), and classed by him as a *var. catenulatum* of *T. vermiculum*. I have separated it as a distinct species, *T. catenulatum* (VERR.), from *T. vermiculum* (STIMPS.), on the ground of its metameric pigment mottlings, which extend posteriorly to the anal region, and are never absent, while in the typical *vermiculum* only two longitudinal pigment stripes occur, namely between the anterior and posterior pairs of eyes. I have described above histological differences of the two, in regard to the distribution of this pigment. *T. vermiculum* I found exclusively at Newport, R. I., and *T. catenulatum* exclusively at Wood's Holl, Mass.

Wistar Institute of Anatomy and Biology,  
Philadelphia, April 17, 1896.

---

## Literature cited.

- '93. BÖHMIG, L., Zur feinern Anatomie von *Rhodope veranii* KÖLLIKER, in: Arb. Zool. Institut Graz, V. 5, 2.
- '95. — Die Turbellaria acoela der Plankton-Expedition, Kiel.
- '90. BÜRGER, O., Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik, in: Z. wiss. Zool., V. 50.
- '94. — Studien zu einer Revision der Entwicklungsgeschichte der Nemertinen, in: Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., V. 8.
- '95a. — Referat über MONTGOMERY, *Stichostemma eilhardi* etc., in: Zool. Ctrbl., V. 2.
- '95b. — Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, in: Fauna u. Flora Golf. Neapel, Berlin.
- '95. COE, W. R., On the anatomy of a species of Nemertean (*Cerebratulus lacteus* VERRILL), with remarks on certain other species, in: Trans. Connecticut Acad., V. 9.
- '92. DENDY, A., An Australian Land-Nemertine (*Geonemertes australiensis*), in: Proc. Roy. Soc. Victoria.
- '91. v. GRAFF, L., Die Organisation der Turbellaria acoela, Leipzig.
- '75a. HUBRECHT, A. A. W., Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel, in: Niederl. Arch. Zool., V. 2.
- '75b. — Some remarks about the minute anatomy of Mediterranean Nemerteans, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 15.
- '87. — Report on the Nemertea collected by H. M. S. „Challenger“ during the years 1873—1876, in: „Challenger“ Rep., V. 19.
- '77. v. KENNEL, J., Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 4.
- '89. KORSCHOLT, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Zellkerne, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat.
- '80. LANKESTER, RAY, Connective and vasifactive tissues of the Leech, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 20.
- '95a. MONTGOMERY, T. H., *Stichostemma eilhardi* nov. gen., nov. spec. Ein Beitrag zur Kenntniss der Nemertinen, in: Z. wiss. Zool., V. 59.
- '95b. — The derivation of the Freshwater- and Land-Nemerteans and allied questions, in: J. Morph., V. 11, 2.
- '92. PEREYASLAWZEWA, S., Monographie des Turbellariés de la mer noire, Odessa.
- '84. SALENSKY, W., Recherches sur le développement du *Monopora vivipara* (*Borlasia vivipara* ULJAN.), in: Arch. Biol., V. 5.
- '51. SCHULTZE, MAX, Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien, Greifswald.
- '93. VERRILL, A. E., The marine Nemerteans of New England, in: Trans. Connecticut Acad., V. 8.

### Explanation of Plates.

All outlines have been drawn with the aid of the camera lucida and the finer details studied with the  $\frac{1}{12}$  homogeneous immersion lens of ZEISS. Unless otherwise stated, the figures have been drawn from preparations fixed with corrosive sublimate. The following abbreviations have been employed in the figures:

<i>B.C</i>	body cavity.	<i>Mem</i>	connective tissue membrane
<i>Bl.C</i>	blood cell.	<i>Mes</i>	mesenchym.
<i>B.M</i>	basement membrane.	<i>M.F</i>	muscle fibre.
<i>C</i>	cell.	<i>M.N</i>	nucleus of muscle cell.
<i>C1.</i>	cell of the connective tissue with intercellular sub- stance.	<i>N</i>	nucleus.
<i>chr</i>	chromatin.	<i>n</i>	nucleolus.
<i>C.M</i>	circular musculature.	<i>N.C</i>	lateral nerve chord.
<i>D.N</i>	dorsal, unpaired nerve.	<i>Neph</i>	nephridium.
<i>D.V</i>	dorsal blood vessel.	<i>Neur</i>	neurilemma.
<i>Epi</i>	body epithelium.	<i>Nutr</i>	nutritive particle.
<i>Fl</i>	fluid.	<i>o</i>	outer surface.
<i>F.Mes</i>	floating mesenchym cell.	<i>O.c.M</i>	outer circular musculature
<i>Gen</i>	genital cell.	<i>Oes</i>	oesophagus.
<i>Gon</i>	gonad.	<i>o.L.M</i>	outer longitudinal muscu- lature.
<i>i</i>	inner surface.	<i>Ov</i>	ovum.
<i>i.L.M</i>	inner longitudinal muscu- lature.	<i>P</i>	proboscis.
<i>INT</i>	posterior intestine.	<i>Par</i>	parenchym.
<i>Int.Bm</i>	basement membrane of in- testine.	<i>P.C</i>	proboscis cavity.
<i>I.S</i>	intercellular substance.	<i>Pig</i>	pigment.
<i>L.M</i>	longitudinal musculature.	<i>PS</i>	proboscis sheath.
<i>L.V</i>	lateral blood vessel.	<i>RC</i>	rhynchocoelom.
		<i>Vac</i>	vacuole.
		<i>VC</i>	blood vessel commissure.
		<i>V.Epi</i>	blood vessel epithelium.

#### Plate 1.

Fig. 1. *Carinella*. Part of a cross section of the basal membrane of the body epithelium, from the anterior region of the body. EHRlich-BIONDI stain. (Obj. A, oc. 2.)

Fig. 2. *Carinella*. Segment of a cross section through the body wall; behind the region of the proboscis sheath; showing the position of the body cavity (*B.C.*). DEL. haematoxylin, eosin. (Obj. A, oc. 2.)

Fig. 3. *Carinella*. Mesenchym cells, and pre-genital cells from the body cavity. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 4. *Carinella*. Cross section through 3 muscle bundles of the longitudinal muscle layer of the body wall, from the posterior region of the body. The intermuscular connective tissue (*I.S.*, *C*) is shown, and in one of the bundles the contained fluid (*Fl.*). DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 5. *Carinella*. Intracapsular connective tissue cells from the fibrous core of the brain. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 6. *Carinella*. Cells of the connective tissue with intercellular substance; a—c from the basal membrane of the body epithelium, d from the inner circular muscle layer. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 7. *Carinella*. Mesenchym and pre-genital cells of the body cavity (cf. Fig. 3). DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 8. *Carinella*. Interstitial connective tissue cells of the body epithelium. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 9. *Carinella*. Portion of a cross section of the basal membrane of the body epithelium, showing one of its ridges of the outer surface (cf. Fig. 1). EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 2.)

Fig. 10. *Carinella*. Intracapsular connective tissue cells, from between the outer and inner neurilemma of the brain. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 11. *Cerebratulus*. Intracapsular connective tissue cells from the fibrous core of the lateral nerve chord. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 12. *Carinella*. Portion of a cross section through the medially situated wall of the lateral blood vessel, from the anterior third of the body. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 2.)

Fig. 13. *Cerebratulus*. Cell (*Ct*) of the connective tissue with intercellular substance (*I.S.*), situated between the fibres (*M.F.*) of the outer longitudinal musculature, and medially producing the outer neurilemma (*Neur*) of the lateral nerve chord. DEL. Haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 14. *Cerebratulus*. Intracapsular connective tissue cell (category a) with nuclei of other cells, from the brain, between the outer and inner neurilemma. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 15. *Carinella*. Parenchym cells between muscle fibres, from the latero-ventral periphery of the proboscis sheath. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 4.)

## Plate 2.

Fig. 16. *Cerebratulus*. Half of a cross section through the posterior quarter of the caudicle, showing the abundance of the mesenchym tissue (*Mes*). DEL. haematoxylin, eosin. (Obj. C, oc. 2.)

Fig. 17. *Cerebratulus*. Free mesenchym cells of the body cavity. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 18. *Cerebratulus*. Cross section of the lateral nerve chord (*N.C*) in the posterior quarter of the caudicle, showing its envelope of mesenchym cells (*Mes*); cf. Fig. 16. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 2.) In these cells, the chromatin of nearly every nucleus is directed towards the nerve chord.

Fig. 19. *Cerebratulus*. Dorsal, lateral, and ventral segments of one cross section through the body wall. EHRLICH's Haematoxylin, eosin. (Obj. A, oc. 2.) All show the body cavity (*B.C*). 19 a. Segment enclosing the proboscis sheath (*P.S*) and dorsal blood vessel (*D.V*). 19 b. Lateral segment enclosing the lateral nerve chord (*N.C*), and portions of the commissures (*V.C*) of the blood vessels. 19 c. Ventral segment enclosing the two lateral blood vessels (*L.V*).

Fig. 20. *Cerebratulus*. Network of mesenchym cells in the body cavity. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 2.)

Fig. 21. *Cerebratulus*. Cross section of parenchym cells (*Par*), between the proboscis sheath (*P.S*) and the dorsal blood vessel (*D.V*), cf. Fig. 19 a. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 2.)

Fig. 22. *Cerebratulus*. Portion of a cross section through the outer layer of inner longitudinal musculature, showing the pseudo-epithelium of mesenchym cells applied against it. Certain of the cells, and their nuclei (*N*) are greatly increased in size, through the accumulation of nutritive particles (*Nutr*), cf. Figs. 17, 20. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 4.)

## Plate 3.

Fig. 23. *Lineus gesserensis*. Parenchym cells (*Par*) in the circular musculature of the proboscis sheath, and on the dorsal periphery of the dorsal blood vessel (*D.V*). EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 2.)

Fig. 24. *Lineus gesser*. Pigmented connective tissue cells of the body muscular wall. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 25. *Lineus gesser*. Half of a cross section through the posterior quarter of the body, from an immature individual with exceptionally large body cavity (*B.C*). (Obj. A, oc. 4.) DEL. haematoxylin, cochineal.

Fig. 26. *Lineus gesser*. Network of mesenchym cells from the body cavity. DEL. haematoxylin, cochineal. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 27. *Lineus gesser*. Intracapsular connective tissue cell, with nuclei of other cells, from the fibrous core of the lateral nerve chord. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 28. *Lineus gesser*. A pre-genital cell of the body cavity, with spirem arrangement of the chromatin, and absence of the nuclear membrane. DEL. haematoxylin, cochineal. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 29. *Lineus gesser*. Intracapsular connective tissue cell, with nuclei of other cells, from the ventral lobe of the brain, between the outer and inner neurilemma. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4.)

Fig. 30. *Lineus gesser*. Cross section through the region of the body cavity, in the anterior portion of the oesophageal region. The body cavity (*B.C*) is here situated between the dorsal side of the oesophagus (*Oes*), and the circular musculature (*C.M*) of the proboscis sheath. HERMANN'S fluid; EHRLICH'S haematoxylin, eosin. (Obj. C, oc. 2.)

Fig. 31. *Tetrastemma vermiculum*. Half of a cross section through the proboscis sheath (*P.S*) and surrounding parts, near the posterior end of the body. The body cavity is filled with the more or less dense intercellular substance (*I.S*) of the connective tissue; and in this posterior region, the parenchym cells (*Par*) completely surround the proboscis sheath. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 2.)

#### Plate 4.

Fig. 32. *Amphiporus glutinosus*. Cross section through the posterior portion of the proboscis sheath, which as well as the dorsal blood vessel (*D.V*), is situated in the fluid (*Fl*) of the body cavity. EHRLICH-BIONDI stain. (Homogen. immers., oc. 2.)

Fig. 33. *Amphiporus glut.* Half of a cross section through the posterior region of the body. A thick membrane of the connective tissue (*Mem*) surrounds the intestine (*INT*), and encloses the gonads (*Gon*), lateral nerve chord (*N.C*) and lateral blood vessel (*L.V*). The body cavity (*B.C*) lies without this membrane. DEL. haematoxylin, eosin. (Obj. A, oc. 4.)

Fig. 34. *Tetrastemma catenulatum*. Cells of the interstitial connective tissue of the body epithelium, showing different modes of distribution of the pigment. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4, tube extended.)

Fig. 35. *Amphiporus glutinosus*. Intracapsular connective tissue cells of the dorsal brain lobe, between the outer and inner neurilemma. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4, tube extended.)

Fig. 36. *Amphiporus glut.* Part of cross section through the connective tissue basal (supporting) membrane of the body epithelium. The granular masses, referred to by the letter *c*, represent cell remains. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4, tube extended.)

Fig. 37. *Amphiporus glut.* Mesenchym cells in the fluid (*Fl*) of the body cavity. DEL. haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4, tube extended.)

Fig. 38. *Tetrastemma vermiculum*. Interstitial connective tissue cells of the body epithelium (cf. the same in *T. catenulatum*, Fig. 34). EHRlich's haematoxylin, eosin. (Homogen. immers., oc. 4, tube extended.)

Fig. 39. *Stichostemma eilhardi*. Lateral segment of a cross section through the body wall, showing the parts between the longitudinal musculature (*L.M*) and the basement membrane of the intestine (*Int.Bm*). The lateral nerve chord (*N.C*), lateral blood vessel (*L.V*), nephridial branches (*Neph*), and egg cell (*Ov*) are all enclosed by the intercellular substance (*I.S*) of the connective tissue membrane. The body cavity (*B.C*) lies between this and the longitudinal musculature. DEL. haematoxylin, GRENACHER's alumcarmine. (Homogen. immers., oc. 2.)

Fig. 40. *Stichostemma eilhardi*. Half of a cross section through the posterior region of the body, to show the position of the body cavity (*B.C*). DEL. haematoxylin, GRENACHER's alumcarmine. (Obj. C, oc. 4.)

---

## Turbellarien-Studien.

### I. Ueber den Bau der männlichen Geschlechtsorgane von *Stenostoma leucops* O. Schm.

Von

**Hippolyt Sabussow.**

(Aus dem Zootomischen Cabinet der Universität Kasan.)

Hierzu Tafel 5.

Noch bis vor Kurzem war in der Literatur über den Bau der Geschlechtsorgane der Stenostomeen wenig bekannt. So sagt v. GRAFF (2) in seiner Monographie, dass man von den Geschlechtsorganen dieser Thiere bloss die Eier kenne.

Der Erste, welcher die männlichen Geschlechtsorgane von *Stenostoma leucops* überhaupt gesehen hat, war VEJDOVSKY (9); er beschrieb sie in seiner vorläufigen Mittheilung über die Turbellarien der Brunnen von Prag als eine „ovale Drüse, welche in der Pharyngealregion oberhalb der Wassergefäße liegt, mit einem deutlichen, kurzen Ausführungsgang versehen ist und hinter dem Gehirn nach aussen mündet“. Die wahre Natur dieser Gebilde blieb ihm jedoch unbekannt<sup>1)</sup>. WYLLIS A. SILLIMAN (8), welcher nach dem Vorgang von GIRARD und LEIDY die Süßwasserturbellarien von Nord-Amerika mehr oder weniger ausführlich beschrieben hat, konnte bei *Stenostoma agile* (n. sp. W. SILLIMAN) und *St. leucops* das Vorhandensein der „ovalen Drüse“ von VEJDOVSKY in der Pharyngealregion bestätigen;

---

1) Die vorl. Mittheilung sowie auch die ausführliche Abhandlung von VEJDOVSKY über die Brunnen-Turbellarien von Prag waren mir leider nicht zugänglich. Das Citirte entnehme ich der v. GRAFF'schen Monographie.

er giebt an, dass „die betreffende Drüse kurz hinter dem Gehirn liegt und dorsalwärts nach aussen mündet. Die Wand besteht aus einer einzigen Lage von meist sechseckigen Zellen mit grossen Kernen und Kernkörperchen. Das Lumen ist weit und enthält öfters Gebilde, die man leicht für Sperma, in andern Fällen für Eier halten könnte“. SILLIMAN wäre somit der Erste, welcher eine Vermuthung, „dass wir es hier mit einem den Geschlechtsorganen zugehörigen Gebilde zu thun haben“, ausgesprochen hat.

In der hierauf erschienenen Arbeit von SEKERA (7) über Süswasserturbellarien Böhmens finden wir bloss die allgemeine Angabe, dass die Geschlechtsorgane bei *Stenostoma* in der Pharyngealregion liegen<sup>1)</sup>.

Die folgenden Forscher, welche über die Microstomiden gearbeitet haben, wie BÖHMIG, RYWOSCH, FR. v. WAGNER, behandeln nur die Organisation, die Geschlechtsverhältnisse und die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Microstomeen. Sodann theilt uns B. LANDSBERG (4) einige werthvolle Einzelheiten über den Bau der Vertreter der v. GRAFF'schen Gattung *Stenostoma* mit, behauptet jedoch geradezu, die „ovale Drüse“ von VEJDOVSKY niemals gesehen zu haben. Vom Hoden sagt er, dass er solchen „bei *Stenostoma leucops* in derselben Kette, in der sich auch das Ovarium befand, nur einige Mal in der Anlage als paarige, dicht hinter dem Hirn gelegene, kurze Stränge beobachtet habe“; ein Vas deferens war bei den von ihm untersuchten Exemplaren noch nicht vorhanden.

H. OTT (5), welcher in ausführlicher Weise den Bau von *Stenostoma leucops* nach den in Nord-Amerika gefundenen Exemplaren untersucht hat, theilt wohl einige Details über die ungeschlechtliche Fortpflanzung dieses Thieres mit, erwähnt aber mit keinem Wort den Bau und die Lage der Geschlechtsorgane<sup>2)</sup>.

Die Erscheinung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Stenostoma* hat neuerdings J. KELLER (3) untersucht. Besonders ausführlich stellt er die innern Vorgänge, d. h. die Regenerationen der verschiedenen Organe, das Wachsthum der Zooide, die Ringfurchenbildung und die Ablösung dar, wobei er auch die Entstehung und den Bau der Geschlechtsorgane berührt.

1) Die Arbeit SEKERA's ist mir nur nach Prof. ZSCHOKKE's Referat im Zoologischen Jahresbericht (1889) bekannt.

2) Ich konnte nur die vorläufige Mittheilung im Zool. Anzeiger (V. 15) benutzen; den Inhalt der ausführlichen Arbeit aber kenne ich nur nach dem Referat im Zool. Jahresber. (1892).

Ueber die männlichen Geschlechtsorgane von *Stenostoma langi* sagt er, dass dieselben in der Pharyngealregion als „ein medio-ventral gelegenes, ovales Zellenpolster von Stammzellen“ entstehen müssen; die Zellen dieses Polsters „gruppieren sich nach Erreichung einer gewissen Grösse zur Bildung von ca. 20 Hodenbläschen“. Darauf lösen sich die Hodenfollikel allmählich von hinten nach vorn ab und „sammeln sich zu beiden Seiten des Pharynx im Pseudocöl an“, wo die Spermatozoen gebildet werden.

Einen Penis hat KELLER nicht gesehen. Er fügt hinzu, dass die männliche Geschlechtsöffnung „ebenfalls ventral in der Mitte der Pharyngealregion“ liege.

In meiner, vor zwei Jahren erschienenen russischen Arbeit (6) habe ich das Vorhandensein „der ovalen Drüse“ von VEJDOVSKY bei *Stenostoma leucops* constatirt. Ich sah da einen ovalen Haufen von etwas modificirten Mesenchymzellen, welche ihrer Gestalt nach jungen Eiern nicht unähnlich waren; ausserdem beschrieb ich einen besondern Ausführungsgang, welcher sich am ovalen Zellenhaufen zu einer Blase erweiterte und dicht vor seiner Ausmündung von einem Drüsenzellenring umgeben war. In ihrer Lage entsprach diese Bildung vollkommen „der ovalen Drüse“ von VEJDOVSKY. Schliesslich habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dass diese Gebilde allem Anschein nach zu den Geschlechtsorganen in directer Beziehung stehen und beim Copulationsvorgang eine wichtige Rolle spielen dürften. Seitdem habe ich die Geschlechtsorgane von *Stenostoma leucops* von Neuem untersucht und will nun meine Ergebnisse über den Bau des männlichen Geschlechtsapparats in Kürze hier mittheilen. Als Objecte für meine diesmaligen Untersuchungen dienten Ketten von *Stenostoma leucops* der verschiedensten Grösse. Die Ketten wurden mit der LANG'schen Flüssigkeit conservirt, mit GRENACHER's Boraxkarmin oder Alaunkarmin gefärbt und nach Einschluss in Photoxylin-Paraffin (nach E. MEYER) in Serienschritte zerlegt.

Die männlichen Geschlechtsorgane liegen bei den einzelnen Kettengliedern in der Pharyngealregion stets an der Dorsalseite, dicht hinter und etwas unterhalb vom Gehirn und oberhalb vom Wassergefäss. Niemals habe ich eine Spur von solchen Organen auf der ventralen Seite gesehen, wie es KELLER für *Stenostoma langi* angiebt.

Die männlichen Geschlechtsorgane bestehen aus fünf Theilen. Diese Theile sind: 1) ein unpaarer Hoden, 2) eine fast kugelförmige Vesicula seminalis, 3) ein röhrenförmiger Penis ohne Chitintheile (Copulationsanhänge), 4) eine Penisscheide und 5) ein kleiner Vor-

raum (Antrum masculinum) (Fig. 1). Der Hoden (Fig. 5, 6 *H*) ist zwischen der Körperwand und dem Wassergefäss eingezwängt; er ist stets unpaarig und folliculär, also fehlt ihm eine Tunica propria vollkommen, und in diesem Falle, wie auch bei den Acölen und den Alloiocölen, bildet das Körperparenchym die Begrenzung des Organs. Die männliche Geschlechtsdrüse stellt einen ovalen Haufen von einzelnen Follikeln dar, welche dicht zusammengepresst sind, aber doch durch spärliches Bindegewebe von einander geschieden werden. Jeder einzelne Hodenfollikel besteht nur aus einer einzigen Zelle. Der Umriss der Zellen ist unregelmässig; sie haben keine Membran, besitzen einen grossen, ovalen oder rundlichen Kern mit dichtem Gerüst und einem Kernkörperchen, welches von einem hellen Feld umgeben und stets excentrisch gelegen ist. Das Plasma dieser Zellen färbt sich ziemlich intensiv und ist dicht und fein granuliert. Somit kann man diese Zellen als Spermatogonien bezeichnen, da sie alle Eigenschaften dieser Gebilde aufweisen (vgl. die Spermatogonien der Plagiostomiden und von *Haplodiscus*). Sie liefern auch hier wahrscheinlich nach einander Spermatoocyten, Spermatischen und endlich Spermatozoen; genauer habe ich diesen Vorgang jedoch nicht verfolgt. Zwischen den reifen Spermatozoen kann man fast stets einen Rest von Plasma bemerken, welchen man mit BÖHMIG (1) als Cytophore bezeichnen könnte. Die Spermatozoen sind sehr klein und an beiden Enden zugespitzt (Fig. 1 *sp*<sub>1</sub>).

Vasa deferentia als besondere Bildungen fehlen. Die Spermatozoen dringen unmittelbar in die Vesicula seminalis ein, welche dem Hoden dicht anliegt und in Form einer fast kugelförmigen Blase erscheint. Der grössere Durchmesser der Samenblase beträgt (an Schnitten) 27  $\mu$ , der kleinere 20  $\mu$ . An der Stelle, wo die Vesicula seminalis den Hoden berührt, scheint sie eine trichterförmige Oeffnung zu haben, durch welche die Spermatozoen eindringen können.

Die Wände der Samenblase bestehen aus zwei Schichten (Fig. 1 *ins.* und *ml.*): 1) einer innern, dünnen Schicht, welche, wie es scheint, aus platten Zellen zusammengesetzt ist, und 2) einer äussern dickern Schicht, welche aus Muskelfasern besteht. Diese letztern erscheinen an Längsschnitten als eine Reihe stark glänzender Ovale. In diesem Falle sind die Muskelfasern quer durchschnitten, da sie um die Samenblase in verticaler Richtung ringförmig angeordnet sind.

Das Lumen der Vesicula seminalis ist zuweilen mit Spermatozoen und einer schleimigen Masse erfüllt. Die Samenblase geht in das Penisrohr continuirlich über, indem sie sich beträchtlich verengt und

sich dabei fast unter rechtem Winkel dorsalwärts umbiegt, so dass beide zusammen ein retortenförmiges Gebilde darstellen. Das Penisrohr ist  $13 \mu$  lang und  $11 \mu$  breit. Der Bau seiner Wände ist ganz derselbe wie bei der Samenblase, d. h. die Wand besteht aus einer innern Zellschicht und einer äussern Ringmuskelschicht. Am Uebergang des Penis in die Penisscheide münden zahlreiche einzellige, accessorische Drüsen ein, welche dicht an einander liegend einen breiten Ring um das Ende des Penisrohrs bilden (Fig. 1 *acdr.*), ebenso wie bei *Plagiostoma dioicum* nach BÖHMIG (1). Das Secret, welches von diesem Drüsenring abgesondert wird, erfüllt den Hohlraum des Penis (Fig. 1, 3 *schl.*).

Die Penisscheide erscheint bei *Stenostoma leucops* als eine kleine, in das Lumen des Antrum masculinum vorspringende Ringfalte, welche, wie es scheint, aus zwei Lamellen zusammengesetzt ist, von denen die innere sich direct in die Peniswand fortsetzen würde.

Die Wände des Antrum masculinum sind mehr muskulös als diejenigen des Penis und der Samenblase. An Sagittalschnitten ist der Bau dieses Vorhofs besonders klar zu sehen. An Horizontalschnitten, wo der Penis quer durchschnitten ist, kann man zwei concentrische Kreise von muskulösen Elementen unterscheiden (Fig. 2). Der innere Kreis stellt das distale Ende des Penis im Querschnitt dar, der äussere Kreis das Antrum masculinum; das Ganze umgeben zahlreiche, Schleim absondernde Drüsen. Die Länge des Antrum masculinum beträgt  $7 \mu$ , seine Breite  $16 \mu$ . Die äussere Genitalöffnung liegt in einer Vertiefung des Körperepithels, wo die Wimpern der Epithelzellen allmählich kleiner werden.

Aus dem Bau des Penis und der Penisscheide geht hervor, dass das Penisrohr etwas ausgestülpt werden kann, und ebenso, dass die Spermatozoen durch Contraction der Ringmuskeln der Samenblase nach aussen befördert werden; das Nachlassen des Muskeldruckes, welches eine Ausdehnung der Blase zur Folge hat, würde dagegen die Aufnahme einer neuen Samenmenge, gleichsam durch Einsaugen, bewirken.

An Ketten von *Stenostoma leucops* kann man verschiedene Entwicklungsstadien der männlichen Geschlechtsorgane zu gleicher Zeit beobachten. Die einzelnen Componenten derselben haben verschiedenen Ursprung. Die Geschlechtsdrüse, der Hoden, entsteht aus dem Mesoderm, während der Begattungsapparat sich aus dem Ektoderm entwickelt.

J. KELLER (3) unterschied im Parenchym von *Stenostoma* und

*Microstoma* echte Parenchymzellen, welche sich durch Verästelung charakterisiren und „sog. Gerüstsubstanz bilden“, von oviden oder runden Zellen, die sich durch einen hellen Kern mit grossen und stark lichtbrechenden Kernkörperchen und durch einen fein granulirten und stark tingirbaren Plasmaleib von den erstern unterscheiden. Diese Zellen, welche „in Netzform angeordnet und durch je einen feinen Plasmaausläufer an der Basalmembran des Integuments befestigt sind“, bezeichnet KELLER als „Stammzellen“ und schreibt ihnen eine grosse Rolle bei der Regeneration verschiedener Organe zu. Seiner Meinung nach hängt die Entstehung des Hodens bei jungen Zooiden von *Stenostoma langi* mit diesen Stammzellen zusammen. Auf welche Weise sich KELLER das vorstellt, ist oben bereits gesagt. Seiner Angabe nach tritt bei den Stenostomeen die männliche Geschlechtsreife erheblich früher ein als die weibliche. Nur als seltene Ausnahme entwickeln sich der Hoden und der Eierstock gleichzeitig. „In der Regel sind nur noch kleine Rudimente der Hodenfollikel vorhanden, wenn das Ovarium angelegt ist.“

Die Parenchymzellen, welche KELLER als Stammzellen bezeichnet, sind auch bei *Stenostoma leucops* in ziemlich grosser Menge vorhanden. Sie sind rundlich oder öfter oval und besitzen einen ansehnlichen Kern mit dunklem Kernkörperchen. Sie bilden eine Schicht unter dem Hautmuskelschlauch und kommen in geringerer Menge auch an andern Stellen des Parenchyms vor, doch habe ich niemals bemerkt, dass sie „netzartig“ angeordnet seien. Es sind diese Zellen den Wander- oder indifferenten Zellen der andern Autoren vollkommen ähnlich.

Zuweilen finden sich hier und da im Parenchym ovale Zellen, welche sich von den erwähnten „Stammzellen“ KELLER's durch ihre Grösse und stärker gefärbtes Plasma unterscheiden, obgleich sie aus diesen „Stammzellen“ möglicher Weise durch Wachsthum hervorgegangen sind. Diese Zellen liefern das Material zur Bildung der Geschlechtsdrüsen (Fig. 5). An der Dorsalseite der jungen Zooide von *Stenostoma*-Ketten, oberhalb des Wassergefässes und unter der sich entwickelnden oder schon entwickelten Gehirncommissur, kann man eine Anhäufung dieser Zellen beobachten. Diese Anhäufungen sind ihrer Grösse nach, dem Alter der Zooide entsprechend, verschieden und stellen die jungen folliculären Hoden mit ihren Spermatogonien dar. Es gelang mir zu beobachten, dass der Begattungsapparat als eine einfache Einstülpung des Körperepithels angelegt wird. Diese Einstülpung ist zu dieser Zeit von mehreren „Stammzellen“ KELLER's umschlossen, welche wahrscheinlich die Drüsen und Muskelemente

des Penis und der Vesicula seminalis liefern. In diesem Zustand, welcher auf Fig. 5 ( $P_1$ ) abgebildet ist, entspricht der sich entwickelnde Penis von *Stenostoma leucops* der einfachsten Penisform von einigen Alloiocölen und Rhabdocölen.

Darauf treten nun Complicationen ein: das Antrum masculinum differenzirt sich schärfer vom Penisrohr; der Penis bildet durch secundäre ringförmige Faltung nach aussen die Penisscheide, während am blinden Ende des Penis eine blasenförmige Erweiterung entsteht, welche sich zur Samenblase entwickelt. Wie aus der Beschreibung des Begattungsapparats hervorgeht, stimmt er im Bau mit demjenigen von *Alaurina composita* (nach METSCHNIKOFF), einigen Mesostomiden (*Mes. tetragonum*, nach v. GRAFF) und Plagiostomiden überein. Bei *Cylindrostoma klostermanni* und *Plagiostoma girardi* (nach BÖHMIG) sehen wir fast alle dieselben Bestandtheile; nur wandelt sich das Atrium genitale bei *Stenostoma leucops* in ein Antrum masculinum um. Bei *Alaurina composita* sind die Hoden auch folliculär; sie bestehen aus mehreren zerstreuten Bläschen. Der Penis unterscheidet sich vom Penis des *Stenostoma leucops* durch das Vorhandensein der chitinösen Bewaffnung und nähert sich in dieser Beziehung demjenigen von *Microstoma lineare*, aber seiner Form nach stellt er ein gerades Rohr, mit einer birnförmigen Samenblase an seiner Basis, dar.

Also ist im Allgemeinen der Begattungsapparat bei *Stenostoma leucops* im Vergleich mit den übrigen Rhabdocölen nach einem sehr einfachen Typus gebaut.

Was die Lage der männlichen Copulationsorgane betrifft, so entspricht dieselbe keineswegs der Lage dieser Organe bei andern Turbellarien. Bei allen Vertretern dieser Classe befinden sich die Begattungsorgane an der Bauchfläche. Nach v. GRAFF's Meinung ist die ursprüngliche Lage der äussern Genitalöffnung nur wenig vom hintern Körperende entfernt. Diese Differenz, falls sie sich auch bei den übrigen Vertretern der Familie bestätigen sollte, könnte man dadurch erklären, dass die Stenostomiden ebenso wie die Microstomiden (mit *Alaurina*) einen Seitenzweig des Rhabdocölenstammes bilden. Vielleicht geht dieser Zweig (vgl. Stammbaum der Turbellarien von v. GRAFF) in der Nähe der den Rhabdocölen, Acölen und Alloiocölen gemeinsamen Wurzel des Stammbaumes ab.

## Literaturverzeichnis.

- 1) BÖHMIG, L., Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiotomina und Cylindrostomina GRAFF, in: Z. wiss. Zool., V. 51, 1891.
- 2) v. GRAFF, L., Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida, Leipzig 1882.
- 3) KELLER, J., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien, in: Jena. Z. Naturw., V. 28, 1894.
- 4) LANDSBERG, B., Ueber einheimische Microstomiden. Programm des Königl. Gymnasiums zu Allenstein, 1887.
- 5) OTT, H., A study of *Stenostoma leucops* O. SCHM., in: J. Morph., V. 7. Vorl. Mittheilung dazu in: Zool. Anz., Jahrg. 15, p. 9—10.
- 6) SABUSSOW, H., Die Microstomiden der Umgegend von Kasan, in: Arb. Nat. Ges. Kasan, V. 27, Lief. 5, 1894 (russisch).
- 7) SEKERA, E., Beiträge zur Kenntniss der Süßwasserturbellarien. in: SB. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Jahrg. 1888 (mit deutschem Auszug).
- 8) SILLIMAN, W., Beobachtungen über die Süßwasserturbellarien Nord-Amerikas, in: Z. wiss. Zool., V. 41, 1885.
- 9) VEJDOVSKY, F., Vorläufiger Bericht über die Turbellarien der Brunnen von Prag, in: SB. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Jahrg. 1879, Prag 1880.

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 5.

Es bedeutet:

<i>Acdr</i> Accessorische Drüsen des Penisrohrs.	<i>P</i> Penis.
<i>Anms</i> Antrum masculinum.	<i>Psch</i> Penisscheide.
<i>gc</i> Gehirncommissur.	<i>Tr.of</i> Trichterförmige Oeffnung der Samenblase.
<i>H</i> Hoden.	<i>Schl</i> Schleimiges Drüsensecret.
<i>ins</i> Innere (Zellen-) Schicht der Samenblasenwand.	<i>sp</i> Spermato gonien.
<i>ml</i> Ringmuskelfasern der Samenblase.	<i>sp<sub>1</sub></i> Spermatozoen.
<i>mz</i> Mesodermzellen (Stammzellen KELLER's).	<i>vs</i> Samenblase.
	<i>wg</i> Wassergefäss.

Fig. 1. Das männliche Begattungsorgan von *Stenostoma leucops*, Sagittalschnitt. Alaunkarmin. Vergr. 500. *ct* Cytophore.

Fig. 2—4. Drei auf einander folgende Horizontalschnitte vom vordern Ende eines Exemplares von *Stenostoma leucops*. Alaunkarmin. Vergr. 500.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch die Pharyngealregion eines jungen Zooids von *Stenostoma leucops*. Boraxkarmin. Vergr. 500.

Fig. 6. Dasselbe von einem ältern Stadium. Boraxkarmin. Vergr. 275.

# Ueber Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen.

Von

Dr. phil. et med. **Ludwig Kathariner,**  
Professor der Zoologie in Freiburg (Schweiz).

(Aus dem Zoologischen Institut zu Würzburg.)

---

Hierzu Tafel 6—8 und 5 Figuren im Text.

Erst gegen Ende des vorigen Jahrhunderts gewann man durch die Untersuchungen FONTANA's<sup>1)</sup> an der Viper einen Einblick in den anatomischen Bau des Giftapparats der Giftschlangen. Dieser verdiente Forscher war der Erste, welcher die Giftdrüse auffand und den eigenthümlichen Bau der Giftzähne erkannte. Während bei den giftlosen Schlangen die Mundhöhlenknochen mit zahlreichen, gleichartigen, spitzen Zähnen besetzt sind, die lediglich zum Festhalten der Beute dienen, zeichnen sich die Giftschlangen dadurch aus, dass bei ihnen der Oberkiefer ausser den eben genannten gewöhnlichen Zähnen, oder auch ausschliesslich, specifische Giftzähne trägt; dieselben sind nach FONTANA's Untersuchungen dadurch gekennzeichnet, dass die Wand des Zahns, die bei den übrigen Zähnen die Form eines gekrümmten Kegelmantels besitzt, an der convexen Fläche der Länge nach tief eingefaltet ist; indem nun die Ränder der Falte sich dicht berühren oder mit einander verschmelzen, entsteht ein Hohlraum, der Giftcanal (Fig. 5, 6 *g*), der neben der Pulpahöhle (Fig. 5, 6 *p*) den Zahn der Länge nach durchzieht. Der Giftcanal besitzt zwei Oeffnungen, eine grössere an der Basis des Zahns und eine spaltförmige an dessen Spitze; durch jene tritt das Gift aus dem Ausführungsgang der Giftdrüse (Fig. 6 *edg*) in den Giftcanal ein, durch diese wird es in die vom Zahn gesetzte Wunde ergossen.

---

1) FONTANA, Ueber das Viperngift. Uebersetzung, Berlin 1787.

Wie die Giftzähne ihrer Lage nach gewöhnlichen Oberkieferzähnen der ungiftigen Schlangen entsprechen, so ist auch die das Gift bereitende Drüse nichts den Giftschlangen durchaus Eigenthümliches. Denn sie ist, wie LEYDIG (6) nachgewiesen hat, nichts anderes als der hintere Theil der auch den giftlosen Schlangen zukommenden Oberlippendrüse. Nur liefert sie statt eines unschädlichen Secrets, des Speichels, ein tödliches Gift, das durch einen langen Ausführungsgang nach vorn in den Giftcanal des Zahns geleitet wird.

Je nachdem die Ränder der zum Giftcanal eingefalteten Zahnwand völlig mit einander verschmelzen oder sich nur innig berühren, unterscheidet man bekanntlich zwei Gruppen von Giftschlangen, die Röhrenzähler (Solenoglyphen), zu denen die Klapperschlangen und Vipern gehören, und die Furchenzähler (Proteroglyphen), mit den Brillenschlangen (*Naja*) als Hauptrepräsentanten. Während beide Gruppen in der Verderblichkeit ihres Bisses sich im Allgemeinen nicht von einander unterscheiden, stehen doch die Proteroglyphen den ungiftigen Schlangen anatomisch weit näher als die Solenoglyphen. Vor allem trägt bei ihnen der Oberkiefer neben den hohlen Giftzähnen noch solide Hakenzähne. Sodann ist er zwar verkürzt, im Vergleich zu dem der ungiftigen Schlangen, verhält sich aber doch im Wesentlichen wie dieser, insofern er in horizontaler Lage unbeweglich mit den übrigen Schädelknochen verbunden ist, so dass die ihm aufsitzenden Zähne jeder Zeit aufrecht im Maul der Schlange stehen. Anders verhält es sich mit der zweiten Gruppe von giftigen Schlangen, den Solenoglyphen. Es ist vielleicht für das Verständniss des Folgenden von Werth, an der

Hand einer Abbildung eines Solenoglyphenschädels die Haupt-eigenthümlichkeit dieser Gruppe, nämlich die Fähigkeit, je nach Bedürfniss den Zahn aufzurichten oder nach hinten umzulegen, zu erläutern. Der Oberkiefer trägt keine soliden Hakenzähne, sondern ausschliesslich

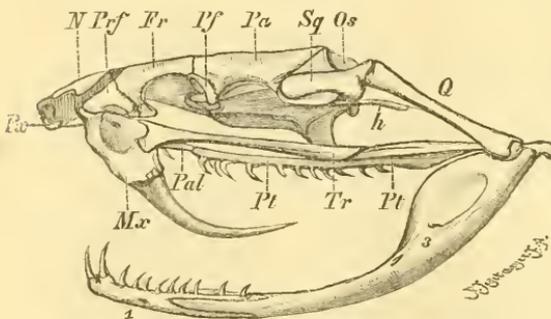


Fig. A. Schädel der Grubenotter, aus: HERTWIG, Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl., Gust. Fischer, Jena 1893.

einen sehr langen Giftzahn; er erscheint sehr stark verkürzt und ist an seinem vordern Ende mit dem Praefrontale gelenkig verbunden, so

dass er um eine Frontalaxe von vorn nach hinten drehbar ist. An seiner Hinterseite setzt sich das Transversum als eine lange, platte Knochenspanne an, welche schräg nach innen und hinten zum Pterygoid zieht. Dieses wieder steht vorn mit dem Palatinum, hinten mit dem distalen Ende des Quadratum in Gelenkverbindung. Bei geschlossenem Maul der Schlange neigt die Längsaxe des den Unterkiefer tragenden Quadratum von vorn-oben nach hinten-unten. In Folge dessen wird das mit ihm verbundene Pterygoid etwas nach hinten gezogen und übt seinerseits wieder auf das Transversum einen Zug in der gleichen Richtung aus. Letzteres, das sich, wie gesagt, an die hintere Fläche des Maxillare ansetzt, bringt dabei diesen Knochen sammt dem ihm aufsitzenden Giftzahn in eine horizontal nach hinten gerichtete Lage. Man sieht dann von letzterm nur die äusserste Spitze, während er im übrigen ganz verhüllt wird von einer taschenartigen Duplicatur der Mundschleimhaut (Taf. 6, Fig. 1).

Sperrt dagegen die Schlange zum Beissen das Maul auf, so rückt das Quadratum in eine mehr senkrechte Lage. Dadurch werden Pterygoid und Transversum nach vorn geschoben und der Oberkiefer sammt dem ihm aufsitzenden Giftzahn in eine aufrechte Stellung gebracht. Beim Zubeissen wird Seitens der Kaumuskeln auf die Giftdrüse ein starker Druck ausgeübt und das Gift durch den Ausführungsgang nach vorn gepresst, wo es in den Giftzahn eintritt.

Nun ist es zwar seit Langem bekannt, dass man die Giftschlangen durch Ausbrechen des Giftzahns unschädlich machen kann, allerdings nur für kurze Zeit, indem bald ein neuer Zahn an die Stelle des alten tritt und dessen Functionen übernimmt. Ferner weiss man, dass auch ohne einen gewaltsamen äussern Eingriff in gewissen Zeiträumen der alte Giftzahn ausgestossen und durch einen jungen ersetzt wird, ganz ebenso wie auch an den andern Zähnen der Schlangen ein periodischer Zahnwechsel sich vollzieht. Unbekannt blieb indessen, wie der junge Zahn wieder mit dem Giftdrüsenausführungsgang in Verbindung tritt, und es behielt der Ausspruch OWEN's in seiner bekannten Odontographie bis heutigen Tages Geltung: „How the cylindrical cavity of the dilated fold is occupied in the loose growing poison fang, and by what contrivance it is brought into the same relation with the severed duct of the poison gland as the displaced fang which it succeeds is not yet clearly understood.“

Gern folgte ich daher einer Anregung des Herrn Prof. BOVERI, eine Aufklärung dieser Frage zu versuchen. Dabei war es naheliegend,

auch die histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, welche das Ausfallen des alten Zahns vorbereiten und das Festwachsen des neuen Zahns am Kiefer begleiten, sowie auf den feinern Bau der Giftzähne überhaupt und die Art ihrer Entstehung einzugehen.

### I. Untersuchungsmethode.

Eine grosse Anzahl Kreuzottern wurde während mehrerer Monate in Gefangenschaft gehalten und theilweise ihrer Giftzähne durch Ausbrechen beraubt, um die Schnelligkeit des Ersatzes zu ermitteln. Zu letzterem Zweck wurden dann die Thiere in Zwischenräumen von 2 bis 3 Tagen untersucht, nach einer bestimmten, bei den einzelnen Stücken verschieden langen Zeit getödtet, und von Oberkiefer und Zahn sammt den umgebenden Weichtheilen Schnittserien angefertigt. Ausserdem wurden zahlreiche Kreuzottern, an denen kein derartiger Eingriff vorgenommen war, verarbeitet, ferner Vipern (*Vipera aspis*) sowie Embryonen der verschiedensten Entwicklungsstadien von den beiden genannten Arten sowie von *Vipera ursinii*. Weiterhin wurden von ausländischen Giftschlangen Arten der Gattungen *Lachesis*, *Bothrops* und *Crotalus* berücksichtigt und von solchen mit feststehendem Oberkiefer *Enhydris hardwickei* GRAY zum Vergleich herangezogen. Soweit die Thiere von mir selbst conservirt werden konnten, geschah dies mit PERENYI'scher Flüssigkeit, welche sich namentlich für die Fixirung histologischer Details sehr brauchbar erwies; im Uebrigen war ich auf mehr oder weniger gut erhaltenes Spiritusmaterial angewiesen. Eine Anzahl Thiere wurde unter Lupenvergrösserung präparirt, bei weitaus der Mehrzahl dagegen nach Entkalkung in 70 proc. Alkohol mit Zusatz von 2—6 proc. Salpetersäure der Kopf in Schnittserien zerlegt. Die Schnitte wurden meistens in transversaler Richtung geführt, wobei der nach hinten umgelegte Oberkiefer, die Giftzähne und die Anlagen der Ersatzzähne quer getroffen erscheinen.

Was die Färbetechnik betrifft, so ergab eine Färbung der Schnitte mit Boraxkarmin oder Hämatoxylin ganz brauchbare Präparate. Eine Methode jedoch, die ich im Laufe der Untersuchung herausprobirte, erwies sich als besonders zweckmässig. Ich färbte die Schnitte, die mit Eiweissglycerin auf den Objectträger aufgeklebt worden waren, zunächst stark in Pikrokarmin, wusch sie gut aus und überführte sie für wenige Minuten in verdünnte DELAFIELD'sche Hämatoxylinlösung. Auf diese Weise erhielt ich eine sehr gute Doppelfärbung, indem sich Bindegewebe, Muskeln und Knochen roth, Epithelgewebe, embryonales Bindegewebe und Blutkörperchen blau färbten. An den Zähnen er-

hielten die verkalkten Partien eine intensiv blaue Farbe, während das unverkalkte Dentin rein roth blieb; das Pulpagewebe älterer Zähne nahm eine gelb-grüne Färbung an.

## II. Verbindung zwischen Giftdrüse und Giftzahn ausserhalb des Zahnwechsels.

Ehe auf die beim Zahnwechsel stattfindenden Veränderungen eingegangen werden soll, erscheint es mir zweckmässig, vorher noch einiges über die Beziehungen von Giftzahn und Drüsenmündung ausserhalb dieses Stadiums vorausszuschicken, um so mehr, als sich noch in der neuern und neusten Literatur falsche Angaben darüber vorfinden. Obwohl bereits MECKEL (1) richtig angiebt, dass die Mündung des Ausführungsgangs der Giftdrüse der Eingangsöffnung in die Giftröhre des Zahns nur gegenüber liege, also kein organischer Zusammenhang zwischen beiden bestehe, auch LEYDIG (6) ausdrücklich hervorhebt, dass der Ausführungsgang in der Schleimhaut des Mundes aufhöre, spricht noch BANZER (13) von einer „papillenartigen Endigung“ des Ausführungsgangs, die in die obere Canalöffnung des Zahns hineinrage.

Der Ausführungsgang der hinter dem Auge gelegenen Giftdrüse verläuft unter diesem nach vorn, biegt von aussen her um den Oberkiefer herum auf dessen Vorderseite und endigt gegenüber der proximalen Zahnöffnung in dem den Zahn umhüllenden Schleimhautgewebe (Fig. 6). Der um den Oberkiefer ziehende Endabschnitt des Drüsengangs stellt einen im Querschnitt annähernd viereckigen, mit Plattenepithel ausgekleideten Gang dar (Fig. 2 *edg*) und ist in einer straff-fasrigen, derben, fest mit dem Kieferknochen verwachsenen Bindegewebslage (*fg*) eingebettet. Diese setzt sich noch ein Stück weit in die Erhebung der Mundhöhlenschleimhaut fort, welche, wie erwähnt, den Giftzahn taschenartig umhüllt (Fig. 6), ist aber mit dem Bindegewebe derselben nur durch einzelne Faserzüge locker verbunden (Fig. 3). Der Vorderfläche des Zahns dagegen liegt sie in dessen proximalem Theil fest an, und da das Endstück des Drüsengangs in ihr als eine nach der Eingangsöffnung des Zahns, und nur hierhin, offene Rinne ausläuft (Fig. 3 u. 4 *edg*), muss das Gift nothwendig in den Zahn eintreten.

Durch diese feste Anlagerung, die beim Aufrichten des Zahns zum Beissen in Folge der Anspannung der Schleimhauttasche noch inniger wird, erscheint es ausgeschlossen, dass Gift neben dem Zahn abfließt, wie es RÖSE (14) annimmt, um so mehr, als eine später noch mehrfach zu erwähnende Schleimhautfalte nach hinten hin jeden leeren

Raum ausfüllt, wie man aus Fig. 5 (*f*) ersehen kann, wobei noch zu bedenken ist, dass dies beim lebenden Thier vermöge der Turgescenz der Gewebe in erhöhtem Maass der Fall sein muss.

Weil die das Endstück des Drüsengangs enthaltende Bindegewebslage (*fg*) mit dem Kieferknochen vorn fest verwachsen ist, bleibt die Lage der Drüsenmündung zum Zahn immer dieselbe, mag nun der Kiefer horizontal nach hinten liegen oder sich mit dem Zahn zum Beissen aufrichten. Es ist darum unrichtig, wenn unter anderm BREUNING (15) angiebt, dass erst durch das Aufrichten des Kiefers und Zahns die Eingangsöffnung in letztern sich an die Mündung des Drüsengangs anlege. Schnitte durch den Kopf der Kreuzotter bei zurückgelegtem Oberkiefer lassen vielmehr erkennen, dass auch in der Ruhelage desselben die beiden Oeffnungen sich gegenüberliegen (Fig. 3).

### III. Verhältniss zwischen Giftdrüsenmündung und Giftzahn während des Zahnwechsels.

Bekanntlich besitzt der Oberkieferknochen der Kreuzotter auf seiner Basis zwei neben einander liegende Gruben, eine laterale und eine mediale; über einer von beiden ist der thätige Giftzahn festgewachsen, der Art, dass seine Pulpahöhle mit der Markhöhle des Kieferknochens zusammenhängt (Fig. 6), während über der andern die Basis des jeweils ältesten Ersatzzahns steht, um seiner Zeit mit ihrer Wand zu verwachsen. Die jüngern Ersatzzähne liegen über diesen beiden ältesten Zähnen paarweise angeordnet in einem Schleimhautgewebe, welches vorn vom Oberkiefer, oben vom Transversum begrenzt wird (Fig. 6, 7).

Wird nun der Zahn, der etwa über der lateralen Grube gestanden haben mag, nach einer gewissen Functionsdauer ausgestossen, so ist inzwischen sein Nachfolger, der älteste Ersatzzahn, über der medialen Grube festgewachsen und hat seine Thätigkeit begonnen. Bei einem abermaligen Wechsel wächst der nächste Zahn wieder auf der lateralen Seite fest u. s. w. Der jeweils thätige Zahn steht also bald auf der lateralen, bald auf der medialen Hälfte der Oberkiefergrundfläche; dieser regelmässige Stellungswechsel ist bereits vorbereitet in der paarweisen Anordnung der Ersatzzahnanlagen in einer doppelten, einer äussern und einer innern Reihe (Fig. 7). RÖSE (14) giebt an, dass der Wechsel der Giftzähne auf beiden Oberkiefern immer gleichzeitig stattfinde und zwar so, dass, wenn der linke Zahn auf dem innern Sockel des linken Oberkiefers stehe, der rechte auf dem äussern des rechten Oberkiefers sich befinde und umgekehrt; er habe nie be-

obachtet, dass beide Giftzähne auf dem innern oder beide auf dem äussern Sockel ständen; „ein derartiger Zahnwechsel würde für die Kreuzotter von grossem Nachtheil sein, weil dann die Giftzähne bald nahe an einander, bald weit von einander entfernt ständen“. Leider wird nicht gesagt, was es der Kreuzotter schaden würde, wenn die beiden Zähne während einer wochenlangen Periode, in der beispielsweise die beiderseitigen äussern Zähne functioniren würden, um den Bruchtheil eines Millimeters weiter aus einander liegende Wunden setzten als in der vorausgehenden oder nachfolgenden Zeit, wo beide Zähne über den innern Kiefergruben ständen. Selbst die Richtigkeit der Angabe RÖSE's eines asymmetrischen Zahnwechsels vorausgesetzt, würden doch bei den beweglichen Verbindungen der Knochen des Schlangenschädels die beiden Zähne beim Einbeissen nicht immer genau dieselbe gegenseitige Entfernung einhalten, was auch meiner Ansicht nach für die Kreuzotter völlig gleichgültig sein kann. Im Uebrigen aber stimmt die von RÖSE aufgestellte Behauptung nicht mit den von mir an weit über hundert untersuchten Thieren gemachten Erfahrungen überein.

Jedenfalls aber steht nach jedem Zahnwechsel der nunmehr thätige Zahn an einer andern Stelle des Kiefers und in einer andern Lage zum Ausführungsgang der Giftdrüse, welcher letzterer ja unverschieblich in einem fest mit dem Kiefer verwachsenen Gewebe eingebettet liegt.

Es entsteht daher die Frage, wie immer wieder aufs neue der Contact zwischen Giftzahn und Giftdrüse hergestellt wird. Darüber habe ich folgendes gefunden.

Die Mündung des Drüsenausführungsgangs liegt annähernd in einer zwischen den beiden Gruben des Kiefers auf dessen Grundfläche senkrechten Mittelebene, nimmt also eine gegen beide Kiefergruben, resp. die darauf sitzenden Giftzähne neutrale Stellung ein (Fig. 2, 3, 4). Der Zahn selbst aber ist um seine Längsaxe so gedreht, dass die Eingangsöffnung in seine Giftröhre nach der Mittellinie, also nach der Drüsenmündung hinsieht, ein über der lateralen Grube stehender Zahn etwas nach innen, ein über der medialen Grube festgewachsener etwas nach aussen (Fig. 2, 3, 4).

Trotzdem müsste nach dem Ausfallen eines Giftzahns ein Theil des Giftes nach dessen leer gewordener Stelle hin nutzlos abfliessen, wenn dies nicht dadurch verhindert würde, dass zwischen dem jeweilig thätigen Giftzahn und dem neben ihm liegenden ältesten Ersatzzahn eine Schleimhautfalte (Fig. 3, 4, 5, 7 f) eingeschoben ist, die folgender-

maassen functionirt. Ist ein Giftzahn ausgefallen, der beispielsweise über der äussern Hälfte der Kiefergrundfläche gestanden haben mag, so ist daselbst ein leerer Raum im Schleimhautgewebe entstanden. Nach dieser Seite hin nun wird die Schleimhautfalte von dem auf der innern Grube Platz nehmenden Ersatzzahn gedrängt; ihr freier Rand legt sich dabei in die rinnenförmige Mündung des Giftdrüsengangs, füllt dieselbe aus und versperrt dadurch dem Gift den Abfluss nach jener Seite, nöthigt es vielmehr, in die Oeffnung des neuen Zahnes einzutreten (Fig. 3). Inzwischen wird auch rasch die entstandene Lücke durch einen von oben her nachrückenden weitem Ersatzzahn zusammengeschoben. Derselbe Vorgang wiederholt sich, wenn der innere Zahn nach einer gewissen Zeit wieder ausfällt, nur dass dann dem entsprechend die Falte die innere Hälfte der Drüsenmündung verlegt. In gewissen Uebergangsstadien, wenn nämlich der alte Zahn noch festsitzt und auch der neue Zahn bereits mit dem Kiefer verwachsen ist, nimmt die trennende Falte zwischen beiden eine Mittelstellung ein, so dass das Gift in beide Zähne eintreten und durch beide in die Wunde entleert werden kann (Fig. 4). Jedenfalls ist in der geschilderten Einrichtung auf ebenso einfache wie wirksame Weise das Problem gelöst, wie trotz der bei jedem Zahnwechsel sich ändernden Stellung des Giftzahns das Gift doch immer wieder in seine Oeffnung eintreten muss.

#### **IV. Entwicklung der Schleimhautfalte und der ersten Giftzähne beim Embryo.**

Ueber die Entstehung der Scheidewand, welche beim Zahnwechsel eine so hervorragende Rolle spielt, habe ich aus der Untersuchung von Kreuzotterembryonen folgende Resultate gewonnen.

Betrachten wir die Mundhöhle eines Embryos, so finden wir am Dach derselben in der Gegend unter dem Auge beiderseits zwei längliche, in sagittaler Richtung von vorn nach hinten verlaufende Schleimhautwülste, entsprechend der Schleimhautduplicatur, welche beim erwachsenen Thier die Giftzähne umhüllt. Auf Längsschnitten treffen wir nach vorn davon den Oberkieferknochen, welcher in derselben horizontalen Lage sich entwickelt, die er später in der Ruhelage bei geschlossenem Maul einnimmt. An die Anlage des Maxillare schliesst sich die des Os transversum als eine nach hinten und innen ziehende Knochenspanne an. Unter ihr finden wir die ersten Anlagen der Giftzähne, gleichfalls in horizontaler Lage. Nehmen wir jetzt quer durch den Kopf gelegte, also Transversalschnitte zu Hülfe, so zeigen diese

das Maxillare und die Zahnanlagen quer, das Transversum schräg getroffen, aber ausserdem noch Folgendes (vergl. Fig. B). Der Wulst besteht seiner Hauptmasse nach aus sehr zahlreichen, embryonalen Bindegewebszellen, deren äussere Schicht im vordern Theil sich bereits faserig zu differenziren beginnt, entsprechend der mehrfach erwähnten straff fasrigen Bindegewebslamelle, welche den Endabschnitt des Giftdrüsengangs beim alten Thier einschliesst. Aussen wird der Schleimhautwulst vom Mundhöhlenepithel überzogen. Wenn wir nun in der Betrachtung einer Reihe solcher Serienschnitte von vorn nach hinten gehen, so begegnen wir zunächst (Fig. Ba) dem Os maxillare (*m*), über seinem medialen Rand einem Anschnitt des Os transversum; unter dem Maxillare liegt, mitten im Bindegewebe eine Epithelanhäufung (*edg*) von unregelmässiger Form. Bereits auf den nächsten Schnitten nimmt dieselbe eine grössere Ausdehnung nach unten und aussen hin an, zugleich erscheint die äussere Partie verdickt (Fig. B, b *dg*). Letztere ist auf den folgenden Schnitten (Fig. B, c) schon davon losgetrennt, es ist die solide Anlage des von hinten kommenden Ausführungsgangs der Giftdrüse. In Fig. B, c, wie in allen folgenden Schnitten ist von Knochenanlagen allein noch die des Os transversum (*t*) zu finden, dagegen treten nun drei von einander getrennte epitheliale Bildungen auf. Die äussere entspricht dem Giftdrüsengang (*dg*), die mittlere zeigt eine Y-förmige Gestalt (*edg*). Beide liegen isolirt im Mesodermgewebe eingebettet. Auf der Innenseite des Wulstes dagegen wuchert vom Mundhöhlenepithel ein Epithelstrang in ihn hinein: es ist die quer getroffene Zahnleiste (*zl*). Fig. B, d zeigt ausser den genannten Gebilden noch den Querschnitt einer Zahnanlage (*1*), sowie auf der Aussenseite eine weitere Epitheleinsenkung, die Anlage der vordern Oberlippendrüse (*vol*). Fig. B, e lässt bereits 3 Zahnanlagen erkennen, von denen 1 und 3 mit der Zahnleiste in Verbindung stehen, die tiefer in das Mesoderm eingedrungen ist und sich in ihrem obern Abschnitt lateralwärts wölbt. Der mediale Epithelstrang (*edg*) erreicht nach unten hin das Mundhöhlenepithel. Seine Gabeläste treten auf den folgenden Schnitten (Fig. B, f) bereits bis an das Schmelzepithel der ersten und zweiten Zahnanlage heran; zugleich wird eine vierte Zahnanlage (*4*) sichtbar. In Fig. B, g ist bereits das hintere Ende der dritten und vierten Anlage erreicht, dagegen ist hier der Zusammenhang der äussern Zahnanlage (*2*) mit der Zahnleiste deutlich. Diese selbst hat sich in ihrer untern Partie dicht an den medialen Epithelstrang angelegt, scheinbar mit ihm zu einem Ganzen verschmolzen. Von dessen Gabelästen ist der innere nur noch als eine

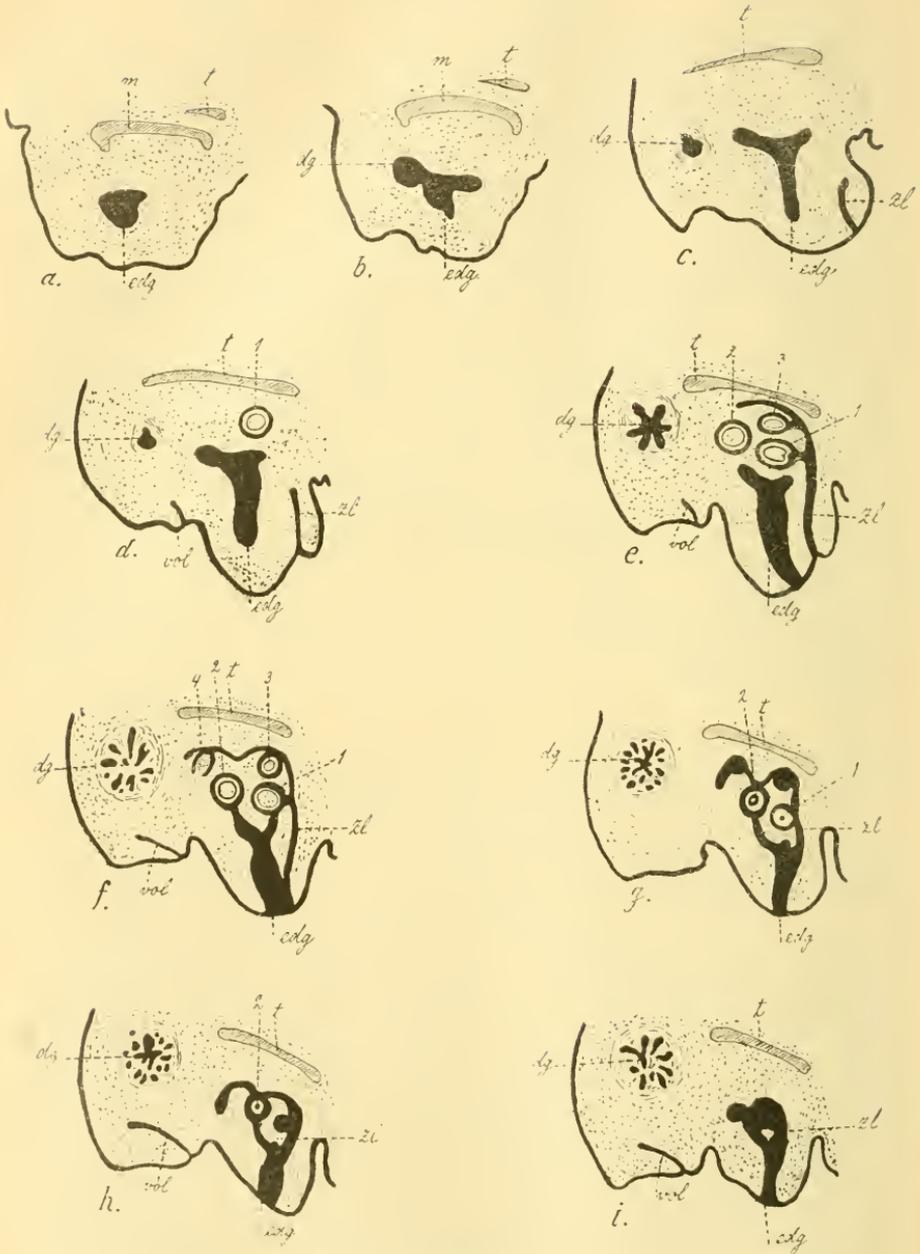


Fig. B. Serienschnitte von einem Kreuzotterembryo von 8 cm Körperlänge. SEIBERT Oc. o, Obj. 1, Vergr. 30. Die Schnitte sind transversal durch das die Giftzahnanlagen enthaltende Schleimhautpolster gelegt.

Alle Epithelgebilde sowie die Anlage der Dentinwand sind schwarz gehalten. Die dickern schwarzen Kreise um die Zahnquerschnitte stellen das Schmelzepithel dar. Im Uebrigen gilt von dieser Figur sowie von Fig. C und D das in der Figurenerklärung zu den Tafeln über die Figuren 2, 3 u. s. w. Gesagte.

kleine Ausbuchtung des Epithels nach oben erkennbar, die in Fig. B, h noch unbedeutender wird; hier ist auch das Ende der ersten Zahnanlage erreicht. In Fig. B, i endlich verschwindet auch die Zahnanlage 2 und sind medialer Epithelspross und Zahnleiste nahezu ganz mit einander verschmolzen. Eine deutliche Trennung beider ist auf den noch weiter nach hinten gelegenen Schnitten noch weniger möglich, vielmehr findet man hier nur noch eine, immer niedriger werdende Epitheleinsenkung, die zuletzt ganz verschwindet. Die eben beschriebenen Schnitte stammen von einem 8 cm langen Kreuzotterembryo. Vergleichen wir damit eine Schnittserie (Fig. C, a—i), die von einem ältern, 13 cm langen Embryo genommen ist, so finden wir Folgendes:

Sowohl in der soliden Anlage des Ausführungsgangs der Giftdrüse (*dg*) als in der des medialen Epithelsprosses (*edg*) ist ein Hohlraum entstanden. Letzterer hat sich im grössten Theil seines Verlaufs gänzlich von der Mundhöhlenschleimhaut getrennt und hängt mit ihr nur noch an seinem hintersten Ende zusammen (Fig. C, i). Zugleich erkennen wir an diesem Schnitt, dass der mediale Epithelspross hier noch solide ist, so dass also noch keine Communication des Hohlraums, den er in seinem vordern Verlauf besitzt, mit der Mundhöhle besteht. Da nun der Ausführungsgang der Giftdrüse (*dg*) unmittelbar in ihn übergeht (Fig. C, a, b, c), so folgt daraus, dass die letztere noch keine freie Mündung besitzt. Trotzdem scheint sie bereits in diesem Stadium eine secretorische Thätigkeit zu entfalten, wie aus der cystischen Ausweitung des Gangs, die man bei allen Embryonen dieses Entwicklungsstadiums vorfindet, wohl geschlossen werden darf (Fig. C, f, g *edg*). Im Uebrigen treten an der Zahnleiste jetzt bereits sechs Zahnanlagen auf; auch hat die Anlage der vordern Oberlippendrüse (*vol*) sowie die des Maxillare (*m*) sich mehr der definitiven Ausbildung genähert.

Bei noch ältern Embryonen (es standen mir noch solche von 15 cm zur Verfügung) betrifft die wesentlichste Veränderung die mit einer einschichtigen Epithellage ausgekleidete Röhre (Fig. C *edg*), in welche sich der solide, mediale Epithelspross (Fig. B *edg*) umgebildet hat. Sie hat ihre Gestalt in der Weise verändert, dass sie ihren grössten Durchmesser in horizontaler Richtung besitzt, gewissermaassen durch die dicker gewordenen Zahnanlagen von oben her zusammengedrückt erscheint (Fig. D *edg*); ausserdem steht sie hinten in offener Verbindung mit der Mundhöhle. Daher fehlt auch jetzt die cystische Erweiterung des Drüsengangs, seine Wände haben sich viel-

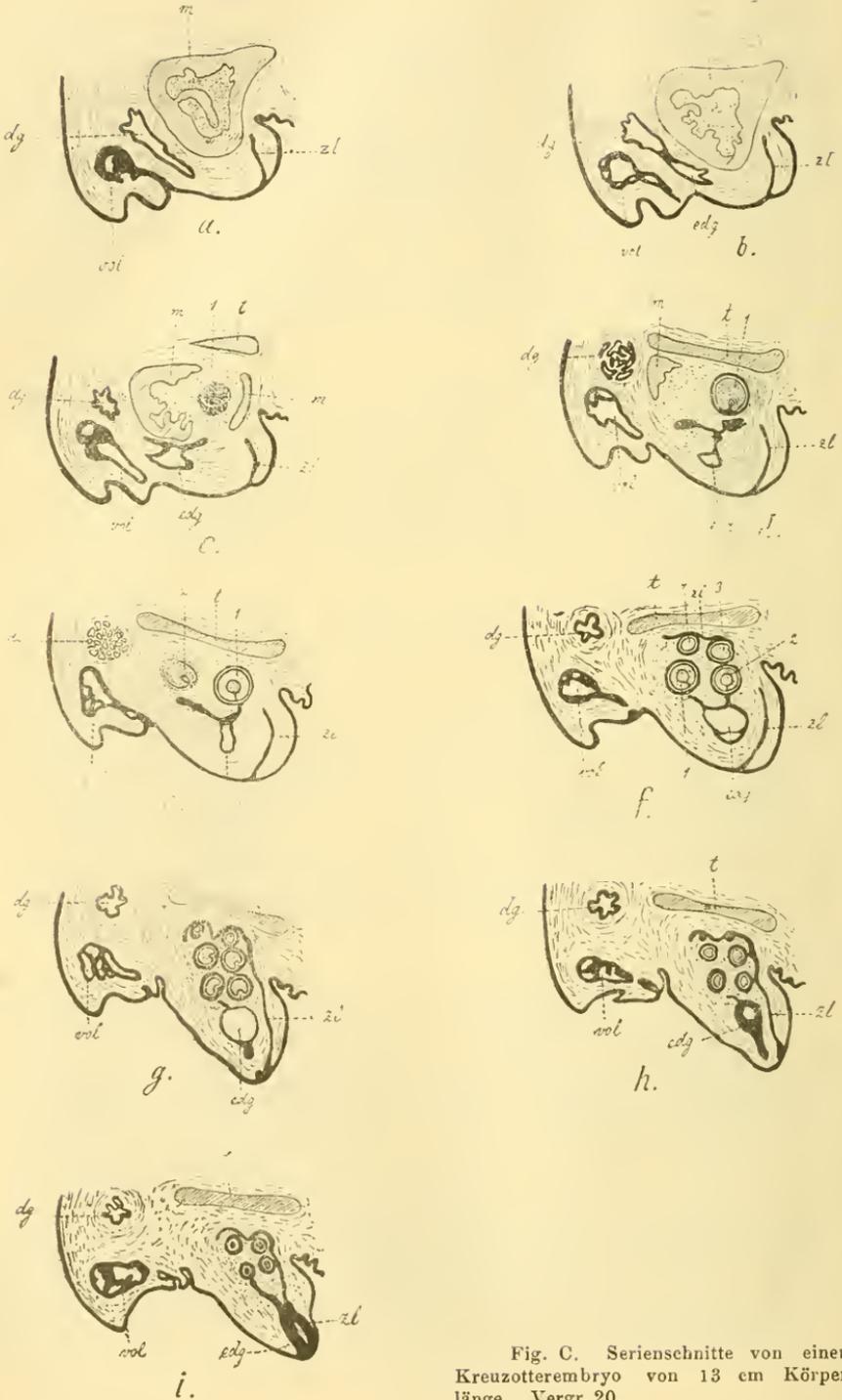


Fig. C. Serienschritte von einem Kreuzotterembryo von 13 cm Körperlänge. Vergr. 20.

mehr fest an einander gelegt (Fig. D, b *edg*). Die beiden gabelförmigen Epithelsprossen stehen in dem grössten Theil ihres Verlaufs mit dem Schmelzepithel der beiden ältesten Zahnanlagen in Zusammenhang. In beiden Gabelästen tritt gleichfalls ein Hohlraum auf in Form eines feinen Spalts, offenbar durch das Auseinanderweichen seiner Epithellagen hervorgerufen (Fig. D, b *edg*). Obwohl ich nun noch ältere Embryonen, an denen man die weitere Entwicklung bis zur definitiven Ausbildung und Functionsfähigkeit des ersten Zahns verfolgen könnte, nicht untersuchen konnte, so kann man doch aus der Art, wie beim erwachsenen Thier die Ersatzzähne freigelegt werden, schliessen, dass der Vorgang auch bei den ersten Zähnen des Embryos so verläuft; die anatomischen Verhältnisse sind ja ganz analoge.

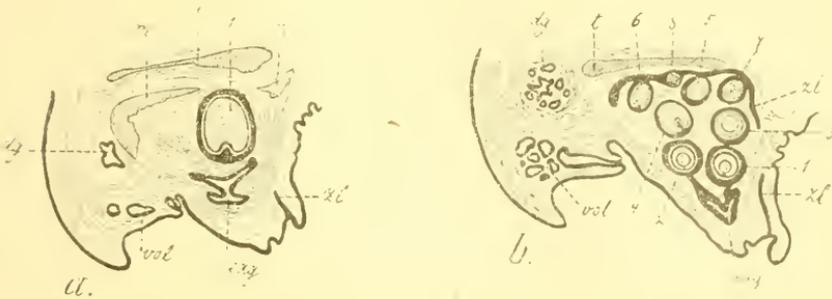


Fig. D. Von einem Kreuzotterembryo von 15 cm Körperlänge. Vergr. 20.

Während die älteste Giftzahnanlage sich allmählich zum fertigen Giftzahn entwickelt, ist der Spaltungsprocess in dem nach ihm hin gerichteten Gabelast so weit in der Länge und Tiefe fortgeschritten, dass dadurch der Giftzahn auf seiner vordern convexen Fläche nur noch durch sein Schmelzepithel vom Lumen des Endstücks des Giftdrüsenausführungsgangs getrennt ist, der, ehemals ein solider Epithelspross (Fig. B *edg*), dann ein hohler Gang (Fig. C *edg*), endlich als Spalt (Fig. D *edg*) den Schleimhautwulst der Länge nach durchzieht und an dessen hinterm Ende in die Mundhöhle mündet. Es ist nun wahrscheinlich, dass der junge Zahn, wenn er, mit dem Kieferknochen verwachsen, zum ersten Mal zum Beissen sich aufrichtet, das Säckchen seines Schmelzepithels der Länge nach von hinten nach vorn durchschneidet. Dann liegt er frei in einem allseitig von Epithel ausgekleideten Spalt, der sich nach hinten in die Mundhöhle öffnet, nach vorn aber sich unmittelbar in den proximalen Theil des Giftdrüsenausführungsgangs fortsetzt. Aus diesem kann dann das Gift in die

an der Basis des Zahns gelegene Oeffnung seines Giftcanals eintreten, und der Zahn ist fertig zum vergiftenden Biss. Wird er nach einer bestimmten Dauer seiner Thätigkeit ausgeworfen, so ist inzwischen der zweite Zahn herangewachsen, hat sich fest mit dem Kieferknochen verbunden und ist durch Spaltung des zweiten, nach ihm gerichteten Epithelasts gleichfalls freigelegt und functionsfähig geworden. Auf diese Weise aber ist das zwischen den beiden Gabelästen gelegene Bindegewebe in Form einer von Epithel bekleideten Falte herausgespalten worden, welche von nun an ständig zwischen activem Zahn und ältestem Ersatzzahn liegt und in der früher geschilderten Weise beim Zahnwechsel functionirt.

Obschon nun von einem eigentlichen Hohlraum innerhalb des Schleimhautpolsters nicht gesprochen werden kann, da ja die Weichtheile die Zähne dicht umschliessen und die beim Ausfallen eines Zahns entstehende Lücke rasch durch einen von oben nachrückenden Ersatzzahn wieder ausgefüllt wird, so sei doch im Nachfolgenden der Kürze halber der Ausdruck „Zahntasche“ für den Raum gestattet, der, rings von Epithel ausgekleidet, die Giftzähne umhüllt und die Mündung des Giftdrüsengangs in sich aufnimmt; unter „Zahnfach“ ist der Raum zu verstehen, welchen innerhalb derselben der active bzw. älteste Ersatzzahn einnimmt. Beide „Zahnfächer“ sind durch die Schleimhautfalte (*f*) geschieden (Fig. 4 u. 5).

## V. Morphologische Deutung des beschriebenen Epithelsprosses.

Es bleibt nun noch die Frage zu erörtern, als was der Epithelspross aufzufassen ist, welcher durch Spaltung seiner Zellenlagen die Giftzähne in die Lage versetzt zu functioniren (Fig. B, C, D *edg*).

RÖSE (14) bezeichnet ihn als „solide Anlage der Giftzahntasche, Bursa gingivalis“, ohne auf seinen Ursprung einzugehen. Er scheint demnach nicht die Arbeit REICHEL's (10) gekannt zu haben, da er dessen Auffassung dieser Bildung als „Zahnleiste“ unberücksichtigt lässt.

REICHEL (10) beschreibt nämlich vom Kreuzotterembryo eine auf dem Querschnitt Y-förmige Leiste als Zahnleiste, die beiden Gabeläste nennt er „secundäre Zahnleisten“, in deren äussere der Ausführungsgang der Giftdrüse einmünde. Indem nun REICHEL (10) die Giftdrüse der Kreuzotter mit der hintern Oberlippendrüse der Ringelnatter homologisirt, sagt er weiter: „... so verschieden auch das Verhalten der Ausführungsgänge beider Drüsen auf den ersten Blick erscheinen mag, so gleichen sich doch beide darin, dass sie in die Zahnleiste

an der Aussenseite des Zahns einmünden. Der einzige Unterschied ist der, dass der Gang bei der Ringelnatter in die primäre, der der Giftdrüse in einen Fortsatz derselben, eine secundäre Leiste mündet, ist also mehr ein quantitativer, als ein qualitativer“. REICHEL hat sich in der Deutung des gegabelten Epithelsprosses als Zahnleiste geirrt; die wirkliche Zahnleiste hat er zwar gesehen, wie aus seinen Abbildungen von Transversalschnitten hervorgeht, aber nicht als solche erkannt. Die falsche Auffassung REICHEL's ist leicht begreiflich; denn an Schnitten von gewissen Embryonalstadien sieht man die äussere Zahnanlage ganz von der Zahnleiste abgeschnürt und mit deren Epithel scheinbar in gar keinem Zusammenhang, während das Epithel des Gabelasts sie auf der Ventralseite erreicht und in das Schmelzepithel unmittelbar überzugehen scheint (Fig. B, f). Man ist dann leicht geneigt, die Zahnanlage als ein Derivat des gegabelten Epithelsprosses, diesen selbst als Zahuleiste zu deuten, zumal Zahnleiste und Epithelspross hinten sich an einander legen. Liegt jedoch ein jüngeres Stadium vor, so sieht man sehr wohl, dass alle Zahnanlagen nur von der Zahnleiste gebildet werden, dagegen von jenem Epithelspross bzw. seinen Gabelästen noch durch mesodermales Gewebe getrennt sind. Auch kann man bei genauerm Zusehen die Zellen des Epithelsprosses von jenen der Zahnleiste selbst da, wo beide Gebilde scheinbar mit einander verschmolzen sind, noch durch ihre höhere cylindrische Form unterscheiden.

Der das Schleimhautpolster der Giftzahnanlagen durchziehende gegabelte Epithelspross kann keine Zahnleiste sein, weil er keine Zähne liefert, auch kein Derivat derselben, weil beide Gebilde, wie ganz junge Embryonen zeigen, sich unabhängig von einander vom Mundhöhlenepithel her in das Bindegewebe des Schleimhautwulstes einsenken.

Dagegen stellt er sich dar als unmittelbare Fortsetzung der Anlage des Giftdrüsenausführungsgangs (Fig. B, a, b, c; Fig. C, a, b, c; Fig. 9), findet also seine natürlichste Deutung als der Endabschnitt desselben, mit dem er in die Mundhöhle mündet. Diese Auffassung wird noch durch vergleichend-anatomische Gründe gestützt.

Bekanntlich ist die Giftdrüse, wie LEYDIG (6) dargelegt und REICHEL (10) bestätigt hat, der hintern, gelblichen Partie der Oberlippendrüse der Ringelnatter homolog. Die embryonale solide Anlage des Ausführungsgangs der letztern mündet in die Zahnleiste des Oberkiefers. Dieser Umstand veranlasste auch REICHEL (10), beim Kreuzotterembryo den gegabelten Epithelspross als Zahnleiste, seine

Gabeläste als „secundäre Zahnleisten“ aufzufassen, in deren äussere der Ausführungsgang der Giftdrüse münden sollte. Thatsächlich entsprechen nun die Verhältnisse beim Kreuzotterembryo noch viel mehr denen beim Ringelnatterembryo, als REICHEL erkannte. Wie bei der Ringelnatter, so mündet auch bei der Kreuzotter der Ausführungsgang der hintern Oberlippendrüse bezw. Giftdrüse in die Zahnleiste selbst, nicht in einen Seitenast derselben; denn wie früher gesagt wurde, liegen Zahnleiste und Endabschnitt des Giftdrüsengangs am hintern Ende des Schleimhautwulstes unmittelbar an einander und gehen dort zusammen in das Mundhöhlenepithel über. Nur ist der Verlauf des Drüsengangs bei der Kreuzotter etwas modificirt, in so fern als er, von hinten kommend, unter dem Auge nach vorn zieht, dann um den Oberkiefer auf dessen Vorderseite herum biegt und nach hinten verläuft. Diese Umbiegung nach hinten erklärt sich aber un-gezwungen aus der Thatsache, dass ja bereits beim Embryo der Kreuzotter der Oberkieferknochen horizontal, mit nach hinten gerichteter Basis sich anlegt, so wie er später beim erwachsenen Thier in seiner Ruhestellung, nach hinten umgeklappt, im Maul liegt. Vergleicht man zwei entsprechende Entwicklungsstadien von Ringelnatter- und Kreuzotterembryonen, so wird man von der Aehnlichkeit der Bilder überrascht sein. In beiden Fällen legt sich der Drüsenausführungsgang von aussen her an die Zahnleiste an und geht mit ihr in das Epithel der Mundhöhle über (Fig. 11, 12).

Beim Embryo der Kreuzotter liegt die Mündung des Giftdrüsengangs im hintern Bereich des Schleimhautwulstes am Dach der Mundhöhle; beim ausgewachsenen Thier tritt für das nach hinten ziehende Endstück des Drüsengangs die Gifttröhre des Zahns ein; das Endstück selbst dient als Tasche für den Giftzahn. Functionell liegt darum jetzt die Mündung der Drüse in der Zahntasche an der Eingangsöffnung in den Zahn, anatomisch ist sie die Oeffnung der Zahntasche in die Mundhöhle.

## VI. Entstehung der Zahnleiste.

Gelegentlich der Untersuchung des Verhältnisses zwischen Zahnleiste und Giftdrüsengang beim Kreuzotterembryo achtete ich auch auf die Art der Entstehung der Zahnleiste. Nach RÖSE (14) ist ursprünglich eine einfache Zahnleiste vorhanden, die in der Zwischenkiefergegend den Eizahn bildet; in den seitlichen Theilen des Oberkiefers soll sie sich spalten und aus ihrer hintern Abtheilung die Gaumenflügelbeinzähne hervorgehen lassen, während der vordere, kolbenförmig ange-

geschwollene Theil die erste Anlage der Giftzähne bilde. „Beim Embryo von 6 mm Kopflänge ist das Ende jederseits 0,14—0,66 mm weit ohne unmittelbare Verbindung mit dem Kieferepithel zapfenförmig in das Bindegewebe hineingewachsen und stellt auf dem Querschnitt einen kreisrunden Epithelstrang dar.“ Ich muss dem in so fern widersprechen, als ich bei dem jüngsten mir zur Verfügung stehenden Embryo von 3 cm Körperlänge wohl die erste Anlage der Oberkieferzahnleiste, die später die Giftzähne liefert, als eine ins Mesoderm eingesunkene Epithelverdickung vorfand, an deren äussre Seite sich hinten eine zweite Epitheleinsenkung anlegt, die erste Anlage des Endstücks des Giftdrüsengangs; von einer Zahnleiste in der Gegend des Zwischenkiefers sowie der Gaumenflügelbeinreihe ist noch keine Spur vorhanden.

Bei dem nächstältern Stadium von 4,8 cm Körperlänge findet sich in der Zwischenkiefergegend die Eizahnanlage in der Mittellinie, eingebettet in eine Epithelverdickung, von der aus zwei seitliche Flügel mit rudimentären Zahnanlagen ins Mesoderm sich erstrecken, so wie es auch RÖSE in seiner fig. 5 abbildet. Viel weiter nach hinten und aussen trifft man die Zahnleiste der Giftzähne, nach innen von ihr diejenige der Gaumenflügelbeinzähne. Von einem Zusammenhang der drei Zahnleisten ist keine Rede; auch liegen sie viel zu weit aus einander, als dass ihre Entstehung aus einer einheitlichen Anlage wahrscheinlich wäre. Jedenfalls kann die Giftzahnleiste nicht von der Zwischenkieferzahnleiste durch Spaltung sich abgezweigt haben, da sie ja viel früher als diese vorhanden ist. Die Abbildung fig. 4 von RÖSE, welche die Spaltung der einheitlichen Zahnleiste veranschaulichen soll, ist mir gänzlich unverständlich geblieben. Denn da sowohl Giftzahn- als Gaumenflügelbein-Zahnleiste in sagittaler Richtung von vorn nach hinten streichen, so ist es mir unerklärlich, wie bei einem sagittal geführten Schnitt obiges Bild zu Stande kommen kann. Weiterhin verlaufen beide Zahnleisten nahezu parallel neben einander, wie man namentlich auf parallel zur Gaumenfläche gelegten Schnitten sehen kann, nicht aber die eine vor oder hinter der andern (Fig. 8, 9)<sup>1)</sup>.

1) Der in Fig. 8 abgebildete Schnitt ist oberflächlich parallel zum Dach der Mundhöhle geführt; der die Oberkieferzahnleiste (*zl*) enthaltende Theil der Mundschleimhaut ist von demjenigen, in welchem die Zahnleiste der Gaumenflügelbeinzähne verläuft, durch einen Spalt getrennt, entsprechend der Einsenkung zwischen beiden Schleimhautwülsten (vgl. Fig. 1). Schnitt 9 liegt bereits im Niveau des Daches der Mundhöhle.

An anderm Ort (16) sagt übrigens RÖSE: „Die heutigen Schlangen besitzen eine gesonderte Kieferzahnleiste für die Anlage der Giftzähne und eine Gaumenzahnleiste für die Anlage der Gaumenzähne. Erst bei den höhern Reptilien und bei allen Säugethieren hat sich der Zahnersatz auf das Maxillare im Oberkiefer und auf das Dentale im Unterkiefer beschränkt. Bei diesen Thieren giebt es dann nur noch je eine einzige Zahnleiste im Oberkiefer und Unterkiefer.“ Man sollte hier doch einen Hinweis darauf erwarten, dass nach des Autors Ansicht auch bei den Schlangen die verschiedenen Zahnleisten ursprünglich aus einer einheitlichen Anlage entstanden seien.

### VII. Zahl und Anordnung der Ersatzzahnanlagen.

Die Anzahl der Giftzahnanlagen bei der Kreuzotter wird von LEYDIG (5) auf 9, von TOMES (9) und RÖSE (14) auf 10 angegeben. Die letztere Zahl ist die gewöhnliche, doch constatirte ich in einem Fall bei einer alten Kreuzotter 11 Zahnanlagen.

Wie schon früher erwähnt sind die Ersatzzahnanlagen zu Paaren über einander, in einer äussern und innern, von innen nach aussen gekrümmten Reihe angeordnet. Den Grund dafür glaubt TOMES (9) im umgebenden Bindegewebe suchen zu müssen, das sich zwischen beide Reihen lege und als freie Falte in das Lumen der Gifttasche herabhängend, auch die ausgebildeten Zähne in ihrer richtigen Lage erhalte. Diese Ansicht ist irrig. Dem Bindegewebe kommt nur ein passiver Antheil zu. Dass ein fertig ausgebildeter Zahn in sein richtiges Fach komme, wird durch eine Wucherung seitens des das betreffende Fach auskleidenden Epithels nach dem zugehörigen Zahn hin bewirkt (Fig. 7, 13 *ew*). Durch Auseinanderweichen der beiden Zellenlagen dieser Epithelwucherung wird der Ersatzzahn auf seiner convexen Seite soweit freigelegt, dass er nur noch durch das Epithelsäckchen seines „Schmelzepithels“ vom Lumen seines Faches in der Schleimhauttasche getrennt ist (Fig. 3, 7 Zahn 2). Sobald er dann, mit dem Kieferknochen verwachsen, sich zum ersten Mal aufrichtet, durchschneidet er dies Säckchen von hinten nach vorn und ist damit frei und functionsfähig geworden.

Manchesmal sieht man bereits eine Epithelwucherung vom Epithelsäckchen eines selbst noch ganz im Gewebe eingebetteten Zahnes nach der über ihm liegenden Zahnanlage hingehen.

Die vorbereitende Anordnung der Zähne in zwei parallelen Reihen dagegen hat ihren Grund in der Art und Weise, wie die Zahnkeime an der Zahnleiste entstehen. Die Zahnleiste bildet, wie schon RÖSE (14) angiebt, einen „zusammenhängenden, halb offenen Cylindermantel, in

dessen Hohlraum sämtliche Giftzahnanlagen eingebettet liegen“. An zahlreichen Querschnittserien habe ich nun constatirt, dass das Gewölbe der Zahnleiste durch eine in sagittaler Richtung verlaufende Einsenkung gewissermaassen in zwei kleinere Gewölbe abgetheilt erscheint. Die Zahnanlagen der äussern und innern Reihe entstehen am Dach des äussern bzw. innern Gewölbes der Zahnleiste und werden dadurch schon bei ihrer Entstehung für die laterale bzw. mediale Grube der Oberkieferbasis bestimmt (Fig. 7). Jede neue Zahnanlage drängt die vor ihr entstandene nach unten, da die Bildungsstätte der Zähne oben von einem unnachgiebigen Gewebe, nämlich dem Os transversum<sup>1)</sup> begrenzt ist, während unten durch das Ausfallen eines alten Zahnes immer wieder Platz geschaffen wird. Verfolgt man das Lager der Ersatzzähne auf Querschnitten, so nimmt die Zahl der quer getroffenen Anlagen von einem gewissen Punkt an nach hinten stetig ab. Am weitesten nach hinten findet man dann nur noch die Spitzen der ältesten Ersatzzahnanlagen (Fig. 13). Es ist besonders zu betonen, dass die Zahnanlagen alle ziemlich nahe der Kieferbasis an denselben Stellen der Zahnleiste entstehen. Darum finden wir die proximalen Enden aller Zahnanlagen nahe der Basalfläche des Oberkieferknochens in einer mit dieser parallelen Ebene. Von diesem Verhalten überzeugt man sich am besten auf Sagittalschnitten (Fig. 6) bzw. durch Aufsuchen der Zahnkeime mit Messer und Pincette unter Lupenvergrösserung. Die Anordnung der Zahnanlagen in der beschriebenen Weise erinnert an die der Patronen beim jetzigen Infanteriegewehr. Wie hier die abgeschossene Patrone ausgeworfen und durch eine aus dem Rahmen nachrückende ersetzt wird, so ergänzt sich jeder ausgestossene Giftzahn sofort wieder durch einen der Ersatzzähne, die in Reihen hinter einander angeordnet im Schleimhautgewebe liegen, wie die Patronen in ihrem Rahmen.

Die von TOMES (9) gegebene und nach Längsschnitten reconstruirte Abbildung vom Lager der Ersatzzähne ist gänzlich verfehlt, da hier die Spitzen der Zahnanlagen alle in eine zur Kiefergrundfläche parallele Ebene gebracht sind, während dies gerade für ihre proximalen Enden der Fall ist.

### VIII. Eigenthümliche Form der Ersatzzähne.

Ich muss noch einer eigenthümlichen Bildung der Ersatzzahnanlagen der Solenoglyphen gedenken, die bisher nur TOMES (8) in

1) In fig. 6 von RÖSE (14) als Maxillare bezeichnet.

einer kurzen Notiz erwähnt hat. Betrachtet man nämlich den proximalen Abschnitt eines Ersatzzahns, sobald derselbe eine gewisse Länge erreicht hat von seiner concaven Fläche, so sieht man daselbst

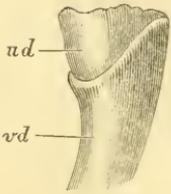


Fig. E.

eine schräg von der einen Seite über die Mittellinie nach der andern Seite verlaufende Einfaltung der hintern Zahnwand (Fig. E). Dieselbe fällt genau mit der Grenze zwischen verkalktem und unverkalktem Dentin zusammen, und es sieht so aus, als ob die Rückwand des Zahns, soweit sie noch unverkalkt ist, etwas in die bereits verkalkte Partie hineingeschoben wäre. Darauf beruhen dann auch die eigenthümlichen Bilder,

welche Längs- und Querschnitte durch den proximalen Theil solcher Zahnanlagen gewähren (Fig. 6, die beiden über dem thätigen Zahn liegenden Ersatzzähne, und Fig. 7, Zahn 4). Zugleich erkennt man an derartigen Präparaten, dass die Dentinwand bereits in dieser Weise angelegt wird, weil die Odontoblastenschicht, aus der sie hervorgeht, der Einfaltung folgt.

Was die Deutung dieser Bildung angeht, so liegt es nahe, an einen Zusammenhang derselben mit den Bewegungen des Oberkiefers und den dabei stattfindenden Verschiebungen in dem dahinter gelegenen, die Zahnanlagen bergenden Schleimhautpolster zu denken. Durch dieselben könnte die Ausbildung der besonders langen Rückwand des Zahns (Fig. 6) beeinträchtigt werden, was dadurch vermieden wird, dass zu ihrer Bildung der geschützte Raum innerhalb des bereits verkalkten Zahnbeinmantels mitbenutzt wird. Diese Annahme wird noch dadurch gestützt, dass sich bei den von mir untersuchten Proteroglyphen, wo ja keine Bewegung des Oberkiefers stattfindet, wie bei den Solenoglyphen, keine Spur einer derartigen Einfaltung an den Anlagen der Ersatzzähne vorfand (Fig. 21).

TOMES (8) sagt davon: „Wenn der Zahn sich seiner Ausbildung nähert, so sieht man an ihm eine sonst nicht beobachtete Eigenthümlichkeit, nämlich an der äussersten Basis biegt das Dentin plötzlich einwärts, als ob die Basis des Zahns ringsum durch eine Art Deckel von Dentin verschlossen würde.“ Diese Angabe und die von TOMES gegebene Abbildung machen es wahrscheinlich, dass der Autor statt eines medialen Längsschnitts einen schrägen Tangentialschnitt vor sich hatte. In Wirklichkeit ist das Dentin nur an den Seiten und auf der Dorsalfläche eingefaltet, und zwar betrifft die Einfaltung lediglich das

unverkalkte Dentin. Dies sieht man besonders deutlich an Längsschnitten, die ich von den Giftzahnanlagen einer *Bothrops* angefertigt und auf die früher angegebene Weise mit Pikrokarmine und Hämatoxylin gefärbt habe; dabei wird das unverkalkte Dentin roth, das verkalkte intensiv violett gefärbt.

### IX. Verbindung des alten Giftzahns mit dem Kieferknochen.

Ehe ich zur Schilderung der histologischen Vorgänge übergehe, welche das Anwachsen und die Ablösung des Giftzahns beim Zahnwechsel begleiten, will ich zunächst darlegen, auf welche Weise der fertige, functionirende Giftzahn mit dem Kieferknochen verbunden ist, da alles in der Literatur bisher darüber Gesagte nicht der Wirklichkeit entspricht oder mindestens ungenau ist.

Und zwar will ich mich bei der Beschreibung an Präparate halten, die ich von *Bothrops atrox* anfertigte, weil hier die betreffenden Verhältnisse am besten zu erkennen sind.

Bei den Giftzähnen dieser Schlange ist die Wurzelpartie des Zahns, d. h. der Theil, der vom Kieferknochen bis zur Eingangsöffnung in die Giftröhre reicht, zwiebelartig verdickt (Fig. 14, 15, Zahn 1). Ihre Oberfläche zeigt eine Reihe regelmässiger, in der Längsaxe des Zahns gestellter Felder von spitz-ovaler Form, die durch Pfeiler von hellerer Farbe von einander getrennt sind. Auf Schnitten (Fig. 16), welche durch diese Zahnpartie quer zur Längsaxe gelegt sind, kann man drei Schichten unterscheiden: Die Pulpahöhle wird zunächst umfasst von einer Lage Dentin (*d*), welches, ganz vom Bau des Dentins des übrigen Zahns, zahlreiche Zahnbeincanälchen enthält. Nach aussen davon folgt eine zweite, etwas dickere Schicht. Dieselbe zeigt auf dem Querschnitt ein unregelmässig fleckiges Aussehen, indem die dunkle Grundsubstanz durch feine, hellere Linien zertheilt erscheint, die sich netzförmig unter einander verbinden (Fig. 16 *d*). Dieses Bild ist, worüber Längsschnitte Aufschluss geben, darauf zurückzuführen, dass zahlreiche, geschlängelt verlaufende Fibrillen zu Längsbündeln vereinigt sind, die durch eine Kittsubstanz zu einem Ganzen verbunden werden. Die Fibrillenbündel, welche verkalkt sind, erscheinen dann auf dem Querschnitt dunkel, die Kittsubstanz heller. Einzelne Zahnbeinröhrchen dringen noch bis zwischen die Fibrillenbündel hinein<sup>1</sup>). Die beiden eben beschriebenen inneren Lagen der Zahnwandung sind

1) Auf der Figur ebenso wie die Zahnbeinröhrchen des gewöhnlichen Dentins nicht gezeichnet, da sie bei dieser Vergrösserung nicht zu sehen sind.

in regelmässige tiefe Längsfalten gelegt, daher ihr geschlängelter Verlauf im Querschnittsbild. Als äusserste Lage folgt ein Knochengewebe (*c*), bestehend aus einem Netzwerk von Knochenbälkchen, in dessen unregelmässig grossen Maschen Zellen liegen. Diese Schicht überwuchert die beiden erstgenannten, und indem sie auch in die Längsfalten eindringt und sie ausfüllt, ebnet sie die Oberfläche. Die von diesem Knochengewebe ausgefüllten Falten erscheinen bei der Totalansicht als die hellern Pfeiler, während die dazwischen liegenden spitz-ovalen Felder nur in dünner Schicht von ihr überzogen werden. Die Knochenbälkchen der äussersten Schicht setzen sich an der seitlichen und hintern Wand der Grube des Kieferknochens an und stellen so die Verbindung zwischen Zahn und Knochen her (vgl. Fig. 18, 19 von der Kreuzotter). Das eben beschriebene Querschnittsbild erinnert lebhaft an die von OWEN in seiner *Odontography*, tab. 64, B, fig. 3 mitgetheilte Abbildung vom Zahn eines *Ichthyosaurus*.

### X. Verbindung des jungen Giftzahns mit dem Kiefer.

An dem jüngern Giftzahn, der sich auf dem Kiefer von *Bothrops* neben dem alten, fest angewachsenen Zahn vorfand (Fig. 14, 15, Zahn 2), zeigt die entsprechende Wurzelpartie Folgendes. Sie besteht aus einer weisslich glänzenden, regelmässig längsgefalteten, derben Haut, welche den verkalkten Theil des Zahns noch beweglich mit dem Kiefer verbindet. Auf der hintern Seite ist diese weisse Zahnsockelpartie, entsprechend der von hinten nach vorn abfallenden Kieferbasis, am längsten (Fig. 14) und zeigt im Bereich der Längsfalten eine feine Querstrichlung (Fig. 15); letztere erweist sich bei näherm Zusehen als durch feine Fältchen hervorgerufen.

Auf Quer- und Längsschnitten erweist sich diese Haut (Fig. 17 *fd*) als aus unzähligen feinen, geschlängelten Fibrillen zusammengesetzt. Innen liegt ihr die Odontoblastenschicht der Pulpā an (Fig. 17 *od*), bestehend aus hohen, cylindrischen Zellen; aussen dagegen liegen zahlreiche Bindegewebszellen, zwischen denen sich ein Netzwerk einer homogenen Substanz entwickelt (Fig. 17 *c*). Wir haben also dieselben drei Schichten, wie beim alten Zahn, nur sind die beiden äussern noch nicht verkalkt, an Stelle der innern liegt erst die sie producirende Odontoblastenschicht.

Bei den *Crotalus*-Arten finden wir dieselben Verhältnisse wie bei *Bothrops*, nur sind die Längsfalten weniger tief und regelmässig. Noch weniger ist dies der Fall bei den *Vipera*-Arten. Ueberall aber sind an der Wurzelpartie des Giftzahns die drei Schichten vorhanden

und deutlich von einander und vom Kieferknochen zu unterscheiden (Fig. 18, 19)<sup>1)</sup>.

### XI. Die Gewebe des Giftzahns.

Es fragt sich nun, als was die beschriebenen Schichten im Einzelnen zu deuten sind. Meiner Ansicht nach muss man dabei weniger auf das Aussehen als auf die Herkunft derselben Werth legen.

1) Das Cement. Was zunächst das grobmaschige Knochengewebe (Fig. 16, 17, 18, 19 c) angeht, welches die ganze Wurzelpartie des Zahns (als solche bezeichne ich, wie schon gesagt, das Stück vom Kieferknochen bis zum obern Rand des Eingangs in den Giftcanal) überzieht und den Zahn mit dem Kiefer verbindet, so fasse ich es als Cement auf, weil es sich aus dem Bindegewebe ableitet, welches zwischen innerer Wand der Kiefergrube und äusserer Wand des Zahns liegt. Schon dem Aussehen nach unterscheidet es sich deutlich vom Knochengewebe des Kiefers (Fig. 18, 19 m). Dieses hat lamellösen Bau, besitzt viele, regelmässige Knochenkörperchen und ist von zahlreichen SHARPEY'schen Fasern durchsetzt. Jenes besteht, wie eben beschrieben, aus einem Bälkchenwerk von Knochen mit grossen, unregelmässigen Lücken. Weiterhin wird es für jeden neu anwachsenden Zahn von neuem gebildet und, wenn derselbe später wieder ausgestossen wird, als zu ihm gehörend, mit ihm entfernt.

TOMES bezeichnet dieses Gewebe mit neutralen Ausdrücken wie „coarse bone“, „bone of attachment“ und stellt echtes Cement an den Zähnen der Schlangen in Abrede; er meint überhaupt: „So far as my own observations go, the occurrence of cementum in the class of reptiles is comparatively rare, and it is in association with exceptional conditions of attachment when it is occurs at all.“ Doch glaubt TOMES von demselben Gewebe am Zahn des *Ichthyosaurus*, auf dessen Aehnlichkeit mit dem Schlangenzahn in gewisser Beziehung auch er schon hinwies, dass es Cement sei; da er ausserdem die Entstehung des „coarse bone“ als ausserhalb der Zahnanlage in dem umgebenden Bindegewebe erkannt hat, so ist es unverständlich, warum er den Namen „Cement“ nicht gelten lassen will.

Was dagegen OWEN in seiner Odontography als Cement an den Zähnen der Giftschlangen beschreibt, als eine Schicht, welche den Zahn in seiner ganzen Ausdehnung überzieht, ist kein Cement, auch nicht,

1) Dagegen giebt RÖSE (14) an, dass Zahnbein und Knochen ganz allmählich in einander übergangen.

wie TOMES meint, Schmelz; auf diese Frage wird später noch eingegangen werden.

Betreffs des Vorkommens von Cement am Reptilienzahn sagt HOFFMANN (in: BRONN'S Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, 3, p. 1534) nur kurz: „Ebenso gut wie bei den Amphibien und Sauriern besteht auch bei den Schlangen der Zahnsockel aus Cement.“ Was nun aber in der mir bekannten Literatur über die Zähne der Amphibien und Saurier als Gewebe des Zahnsockels, als Cement, bezeichnet wird, ist meiner Auffassung nach nur theilweise solches, zum andern Theil dagegen ein eigenthümlich gebautes Dentinegewebe, das an der Basis des Schlangenzahns sich als mittlere Schicht zwischen Cement und Dentin einschiebt und vorher als aus verkalkten Faserbündeln zusammengesetzt beschrieben wurde. Ich nenne es deshalb Fibrodentin.

2) Das Dentin und Fibrodentin. Wie soeben erwähnt, unterscheide ich am Giftzahn zwei Arten von Dentinegewebe, das gewöhnliche Dentin und das Fibrodentin. Beide weichen zwar im fertigen Zustand bedeutend von einander ab, gleichen sich aber in der Art ihrer Entstehung aus derselben Zellenschicht, nämlich der Odontoblastenschicht, welche die oberste Lage der bindegewebigen Zahnpapille darstellt.

Die erste Anlage des echten Dentins besteht in einem sehr dünnen, homogenen Häutchen (*Membrana praeformativa*), welches von den peripheren Enden der Odontoblasten abgeschieden wird. Dasselbe färbt sich mit Reagentien nur sehr schwach, so dass man es leicht übersehen kann. Um so schärfer heben sich in ihm unzählige, feinste, in der Längsrichtung des Zahns gestellte Fibrillen ab, von stark geschlängeltem Verlauf (Fig. 10 *a* und Fig. 20 *f**d*). Dieselben differenzieren sich sehr frühzeitig in der homogenen Substanz der *Membrana praeformativa*. Sie nehmen rasch an Dicke zu, und während sie vorher durch verhältnissmässig grosse Zwischenräume von einander getrennt waren, berühren sie sich jetzt an einzelnen Stellen, namentlich da, wo die Biegungen zweier benachbarter Fibrillen in gegenseitiger Convexität an einander stossen (Fig. 10 *b*). Durch immer weiteres Wachstum in die Breite berühren sie sich allmählich auf immer längere Strecken ihres Verlaufs und verschmelzen zugleich mit einander. Zuletzt bleiben nur noch kleine Lücken in einem einheitlich gewordenen Stratum ausgespart, und das Aussehen erinnert an das einer gefensterten Membran (Fig. 10 *c*). Tangentialschnitte durch das verkalkte Dentin des fertigen Zahns gewähren ganz dasselbe Bild; nur sind die Lücken hier noch etwas kleiner; da sie nichts anderes darstellen als die Querschnitte von Zahnbeinröhrchen, so erscheint es zweifellos, dass

jene Lücken, welche im wachsenden Dentin zwischen den unter einander verschmelzenden Fibrillen ausgespart bleiben, die Anlage der Dentinröhren sind. Im weitem Verlauf wird von den Odontoblasten auf der innern Oberfläche des so entstandenen Mantels eine homogene, stark lichtbrechende Substanz abgelagert, in der keine Fibrillenbildung mehr stattfindet. Mit dem zunehmenden Dickenwachsthum dieser noch unverkalkten Grundsubstanz nehmen die Anfangs hohen cylindrischen Odontoblasten entsprechend an Höhe ab und sind schliesslich auf kleine Reste reducirt, welche mehr oder weniger den übrigen Zellen des Pulpagewebes gleichen. Bevor jedoch auf diese Weise die Grundsubstanz in der ganzen Dicke, wie sie der des fertigen Dentinmantels entspricht, abgeschieden ist, tritt in den peripheren Theilen bereits eine Verkalkung auf, welche mehr und mehr nach innen fortschreitet und gegen das noch unverkalkte Dentin mit einer unregelmässigen buchtigen Grenze sich absetzt. Schliesslich ist die ganze Schicht verkalkt und zu einer einheitlichen festen Masse erstarrt, in der sich nur die gegen die Oberfläche verzweigten Dentinröhren als feine, helle Streifchen erkennen lassen.

Während der bei weitem grösste Theil des Zahns von „homogenem“ Dentin gebildet wird, finden wir an seinem Wurzeltheil noch das Fibrodentin. Dasselbe entsteht ganz in der gleichen Weise wie die äusserste, dünne Schicht des gewöhnlichen Dentins; der Unterschied liegt nur darin, dass dieselbe hier eine ganz besondere Mächtigkeit erlangt, ehe von innen her sich homogene Grundsubstanz anlagert. Es bildet sich also auch hier eine Membrana praeformativa, in der sich längs gerichtete, im Allgemeinen parallele Fibrillen differenziren. Doch treten dieselben nicht in einer einfachen Lage auf, sondern es entstehen nach innen hin fortwährend neue, die sich mit den über ihnen liegenden zu dickern Strängen zusammenlegen; diese bilden mit ihren Nachbarn wieder ganze Bündel von Fasern; immer neue Fasern werden von innen abgelagert, bis die Fibrillenschicht eine gewisse Dicke erreicht hat; diese Dicke ist am Wurzelende des Zahns am grössten und nimmt gegen die Spitze ganz allmählich ab. Da, wo die definitive Dicke erreicht ist, wird von den Odontoblasten homogene Substanz angelagert; von aussen her greift eine zunächst die Fibrillenbündel befallende Verkalkung Platz, und der weitere Verlauf ist ganz wie oben beschrieben. Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass sich im Fibrodentin nur wenige, unregelmässig vertheilte Dentinröhren finden.

Eine sehr auffallende Erscheinung machte sich bei der Entstehung der Dentinanlage an den Zähnen namentlich von *Bothrops* und *Crotalus*-

Arten bemerkbar, die bei den *Vipera*-Arten nur angedeutet war, ohne indes ganz zu fehlen. Zugleich findet sich dieselbe am meisten entwickelt an dem proximalen Theil der Zahnanlage, tritt ausserdem nur in einem bestimmten Stadium auf, in so fern sie bei ganz jungen und bei fast fertigen Zahnanlagen vermisst wird. Sie besteht in Folgendem. Sobald in der Membrana praeformativa die ersten Fibrillen auftreten, erscheint auch im Pulpagewebe selbst eine Unmasse von Fasern ganz von demselben Aussehen und demselben Verhalten gegenüber Reagentien (Fig. 20). Diese Fasern bilden ein dichtes Netzwerk zwischen den Zellen der Pulpa, das dadurch entsteht, dass sie sich vielfach berühren und an den Berührungspunkten mit einander verbinden, so dass daselbst Verdickungen auftreten. In manchen Fällen erinnert das Bild lebhaft an das Skelet gewisser Hornschwämme. Aus diesem Fasergewirr heraus nun steigen zahlreiche Einzelfasern in radiärer Richtung zur Peripherie, gehen zwischen den Odontoblasten durch und setzen sich an die Fibrillen der Membrana praeformativa an, in deren Substanz sie ohne Grenze übergehen.

Ob und welche physiologische Bedeutung das Auftreten dieses Faserwerks innerhalb der Pulpa hat, vermag ich nicht anzugeben. Jedenfalls aber geht daraus hervor, dass auch die nicht zu Odontoblasten differenzirten, neutralen Pulpazellen eine gewisse Fähigkeit besitzen, Dentinegrundsubstanz abzuscheiden, sowie dass letzteres nicht nur an den peripheren Enden der Odontoblasten, sondern an ihrer ganzen Oberfläche geschehen kann, da jedenfalls die zwischen ihnen aufsteigenden Fasern auf einen solchen Ursprung zurückzuführen sind.

Auffallen muss noch, dass bei den Zähnen der von mir untersuchten Proteroglyphen von dem eben Beschriebenen sich keine Spur vorfand. Da bei denselben auch die eigenthümliche Einfaltung der Rückwand des Zahns gänzlich fehlt, so liegt die Vermuthung nahe, dass beide Bildungen mit der Beweglichkeit des Oberkiefers, bezw. den durch diese bedingten zeitweiligen Druck- oder Zugwirkungen auf die wachsenden Zahnanlagen zusammenhängen.

Um auf das von mir beschriebene und so genannte Fibrodentin zurückzukommen, so glaube ich, dass sich das Vorkommen desselben nicht auf die Schlangenzähne beschränkt, sondern dass es sich auch bei andern Reptilien, sowie bei Amphibien vorfindet, nur daselbst anders aufgefasst wurde.

So sagt HERTWIG (7) vom Gewebe des Zahnsockels der Amphibien, dass es sich vom übrigen Zahnbein durch den Mangel der Zahnbeinröhrchen unterscheide. Seine Grundsubstanz sei nicht so gleichmässig

homogen, sondern auf Längsschnitten undeutlich streifig und fasrig, auf Horizontalschnitten dagegen fein punktirt und körnig. Bei den Batrachiern allerdings soll diese Schicht reichliche Knochenzellen enthalten, doch sollen dieselben am spärlichsten in der Grenzschicht nach dem Dentin hin sein. Bei den Salamandrinen liegen nur einige wenige dicht über der Verwachsungslinie des Zahns mit dem Knochen, während der obere Theil des Sockels durchaus zellenfrei ist; bei *Siredon pisciformis* enthalten nur die untersten Partien der Zahnkegel einzelne Zellen, während der übrige Theil bis zum Zahnbein vollkommen structurlos ist; weiter heisst es, das Cement von *Siredon* und Salamandrinen gleiche histologisch mehr dem Cement der Selachier, das aus verkalkten Bindegewebslamellen ohne Einschluss von Zellen besteht.

Von der Entwicklung des Cements am Sockel des Amphibienzahns heisst es dann, dass es an der Innenseite der Epithelscheide als eine dünne Lage einer homogenen Grundsubstanz entstehe, hervorgebracht von spindelförmigen Zellen an der Oberfläche der Papille, die sich nach oben hin direct in die Odontoblastenschicht fortsetzt, nach unten bis zur Basis der Anlage herabreicht. „Der homogene Streifen ist die Anlage des Cements, wenigstens des obern, von der Zahnscheide noch eingeschlossenen Theils derselben.“ Und weiter: „Das Cement entsteht theils direct als Abscheidung einer zelligen Anlage (Cementmembran), theils durch Verknöcherung des den Zahn umgebenden Bindegewebes.“

Ich glaube nun, dass es sich hier nicht um ein einheitliches Gewebe handelt, sondern dass der untere Theil des Zahnsockels, der durch Verknöcherung des umgebenden Bindegewebes entsteht und Zellen enthält, wirkliches Cement, der obere zellenfreie Theil dagegen Dentinegewebe ist und dem Fibrodentin entspricht. Geht er doch aus einer die Zahnpapille bedeckenden Zellschicht hervor, welche sich continuirlich in die Schicht der Odontoblasten fortsetzt. Der Zahnsockel der Amphibien besteht daher vielleicht ebenso wie der der Schlangen aus Cement und Fibrodentin.

Das Gleiche gilt vom Zahnsockel der Saurier. Nach HOFFMANN (in BRONN'S Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 3) besteht derselbe wie bei den Amphibien aus Cement; dasselbe besitze keine Dentinröhrchen, dagegen besonders in den untern Theilen des Sockels Knochenkörperchen in grösserer Quantität; seine Grundsubstanz sei nicht gleichmässig homogen, sondern auf Längsschnitten undeutlich streifig und fasrig. Weiter wird davon gesagt, dass es sich an der innern Seite der Epithelscheide entwickle. Ich glaube, dass hier-

von dasselbe gilt, was vorher gesagt wurde, dass nämlich auch hier der Zahnsockel aus zwei verschiedenen Geweben besteht, aus Cement und Fibrodentin.

3) Der Schmelz. Bezüglich des Vorkommens von Schmelz an den Zähnen der Schlangen gehen die Ansichten der Autoren ebenfalls aus einander.

Nach OWEN besteht der Schlangenzahn aus Dentin und einer dasselbe überziehenden dünnen Cementlage, Schmelz fehlt gänzlich.

Dem gegenüber behauptet TOMES (8), dass das Cement fehle, dagegen eine dünne Schmelzkappe den Zahn bedecke, eine Ansicht, der RÖSE (14) beitrifft.

Nach LEYDIG (5) wiederum ist der sogenannte Schmelz nur eine dichtere äussere Dentinlage; eigentlicher Schmelz fehlt, wogegen eine Schmelzcuticula vorhanden ist.

Nach HOFFMANN l. c. sind alle drei Gewebe, Cement, Dentin und Schmelz, anzutreffen.

Was das chemische Verhalten des Schmelzes anbetrifft, so soll er sich nach TOMES bei Säureanwendung gänzlich lösen, während HOFFMANN behauptet, dass der Schmelz des Saurier- und Schlangenzahns <sup>1)</sup> sich Säure gegenüber sehr lange resistent verhält.

Auf das Vorhandensein von Schmelz wurden Zähne der schon öfter genannten Giftschlangen theils in toto, theils an Längs- und Querschliffen untersucht, nirgends aber eine sich vom Dentin abhebende besondere Schicht, die als Schmelz gelten könnte, vorgefunden; an allen Präparaten sah ich vielmehr die Ausläufer der sich nach der Peripherie hin verästelnden Zahnbeinröhrchen die Oberfläche erreichen. Letztere erscheint dadurch dicht mit feinsten Pünktchen besät, wie man schon leicht am Giftzahn der Kreuzotter erkennen kann, wenn man ihn mit Glycerin aufhellt. Setzt man aber Säure zu, so differenzirt sich sehr rasch eine hellere homogene Aussenschicht an der Spitze des Zahns, die nach der Wurzel hin dünner werdend ausläuft. Doch beruht diese Erscheinung einfach darauf, dass an der Spitze, als dem dünnsten Theil des Zahns, die Säure am raschesten eindringt und die Kalksalze löst, wodurch ein optischer Unterschied gegenüber den tiefern, noch unentkalkten Schichten eintritt. Nur bei oberflächlicher Beobachtung indessen könnte man sich dadurch zur Annahme einer

---

1) Nach der Angabe des Autors stimmt die histologische Structur des Zahns der Schlangen im Wesentlichen mit der des Saurierzahns überein.

Schmelzkappe verleiten lassen, denn bei längerem Zusehen sieht man die Grenze der hellen Aussenschicht langsam immer weiter vordringen, entsprechend der fortschreitenden Entkalkung des Dentins.

An Zahnschliffen von *Python*, die der Controle halber angefertigt wurden, konnte ebenfalls kein Schmelz nachgewiesen werden. Indes zeigte sich hier eine andere Erscheinung, welche eine besondere, dem Dentin von aussen aufgelagerte Schicht vortäuschen kann. Die ganze Zahnoberfläche wird nämlich von feinsten Rinnen durchfurcht, welche parallel zu einander in der Längsrichtung verlaufen. Betrachtet man nun den Zahn im Ganzen, so kann ein nahe dem Rand gelegener derartiger Streifen leicht als Grenzlinie einer besondern Schicht erscheinen, da er sich in der von unten her durchleuchteten Rindenschicht des Dentins als dunkle Linie abhebt. Dieselbe Sculptur der Oberfläche fand ich ausserdem sehr deutlich noch an den Giftzähnen von *Crotalus* und glaube, dass sie leicht eine Täuschung veranlassen kann.

Während also von einer Schmelzlage nichts an den von mir untersuchten Zähnen zu finden war, ist dennoch, wie bereits LEYDIG angezeigt hat (5), eine deutliche Schmelzcuticula vorhanden, die, bei Säurezusatz von dem quellenden Zahnbein zersprengt, in gelblichen Fetzen die Oberfläche bedeckt. TOMES und HOFFMANN nehmen als Hauptbeweis für das Vorhandensein einer Schmelzlage das wohlentwickelte „Schmelzorgan“ in Anspruch. Dasselbe findet aber ebenso wohl wie bei andern Thieren mit schmelzlosen Zähnen seine Erklärung ganz gut darin, dass es als das formbestimmende Element für die Zahnanlagen functionirt.

## XII. Ablösung eines alten Giftzahns beim Zahnwechsel.

Die Ablösung eines auszustossenden Giftzahns wird dadurch vorbereitet, dass im Innern der Pulpahöhle Odontoklasten, Riesenzellen mit vielen, bis zu 30, Kernen auftreten und die Zahnwandung von innen her annagen (Fig. 19). Durch ebensolche Zellen werden die den Zahn mit dem Kieferknochen verbindenden Bälkchen des Cements von den zwischen ihnen gelegenen Lücken aus resorbirt. Allmählich ist dadurch der alte Zahn in seiner Wurzelpartic derart geschwächt, dass er beim nächsten Biss abbricht, in der Wunde stecken bleibt und so aus dem Maul der Schlange entfernt wird. Inzwischen hat sich der Ersatzzahn fest mit dem Kieferknochen verbunden und übernimmt nun die Function seines Vorgängers. Bei gefangen gehaltenen Kreuzottern, denen es an Gelegenheit zum Beissen fehlte, bei denen

indes der physiologische Zahnwechsel nichts desto weniger eintrat, fand ich oft einen abgeworfenen alten Zahn lose in der Zahntasche liegen, nachdem sein Nachfolger offenbar lange in Function getreten war. Nach dem Ausfallen eines Giftzahns findet man zwar noch einige kleine Reste des den Zahn mit dem Kiefer verbindenden Cementgewebes am Kieferknochen sitzen, doch wird dadurch an der Angabe von TOMES nichts geändert, dass das Netzwerk des „bone of attachment“ für jeden Zahn besonders gebildet und beim Wechsel mit ihm wieder entfernt wird.

### XIII. Schnelligkeit des Zahnersatzes.

Die Häufigkeit des Wechsels der Giftzähne bei der Kreuzotter ist nach meiner Beobachtung, im Sommer wenigstens, eine sehr grosse: es wird nach ungefähr sechswöchiger Dauer seiner Function der Giftzahn abgestossen. Ich schliesse das daraus, dass nach dem Ausbrechen eines Zahns höchstens sechs Wochen vergingen, bis ein neuer, aufrechtbarer Zahn vorhanden war. Durch den gewaltsamen Eingriff des Ausbrechens beim Versuch, dem ein Abbrechen des Zahns beim Beissen auf einen harten Gegenstand im Freileben entspricht, wurde die Schnelligkeit des Ersatzes durchaus nicht beeinflusst, vielmehr kam es einzig darauf an, wie lange der Zahn bereits thätig gewesen war und auf welcher Stufe der Entwicklung demgemäss sein Ersatzzahn im kritischen Zeitpunkt gestanden hatte. Wäre der alte Zahn ohnedies bald ausgestossen worden, so trat Ersatz in kürzester Frist ein; stand er dagegen erst am Anfange derselben, so dauerte es bis sechs Wochen, ehe die Schlange wieder zum vergiftenden Biss befähigt war, ein Umstand, der selbst für den Fall, dass gleichzeitig rechter und linker Giftzahn verloren gingen, für die Kreuzotter nicht verhängnissvoll werden kann, da sie leicht bis zu einem halben Jahr ohne jede Nahrung auszudauern vermag.

### XIV. Anhang.

Leider war es mir nicht möglich, von Proteroglyphen, namentlich von Embryonen derselben, hinreichendes Material zu erhalten, um die im Vorhergehenden beschriebenen Verhältnisse bei den Solenoglyphen auch bei der Gruppe von Giftschlangen, deren Oberkiefer unbeweglich ist, eingehender zu untersuchen. In Fig. 21 gebe ich die Abbildung eines Präparats von einer *Enhydris hardwickei* GRAY; das betreffende Thier verdanke ich der Güte des Herrn Prof. O. BOETTGER. Der Schnitt ist parallel zum Dach der Mundhöhle geführt. Da hier der

Oberkiefer mit seiner Basis immer horizontal gestellt ist, stehen die Zähne aufrecht und erscheinen daher auf einem Horizontalschnitt (statt wie bei den Solenoglyphen auf einem Transversalschnitt) quer getroffen. Im Grossen und Ganzen fällt die Aehnlichkeit mit den entsprechenden Präparaten von Solenoglyphen auf. Auch hier finden wir die Zahnanlagen in Paaren angeordnet, zwischen thätigem Giftzahn (1) und Ersatzzahn (2) die Schleimhautfalte (*f*). Von den Epithelsäckchen (*iep*) der beiden ältesten Zähne geht gleichfalls eine Epithelwucherung (*ew*) nach den nächsten Zahnanlagen. Abweichend ist dagegen das Verhalten der Mündung des Giftdrüsengangs. Dieselbe liegt nicht, wie wir bei der Kreuzotter sahen, der Eingangsöffnung in die Gifttröhre des Zahns in Form einer nach dieser offenen Rinne unmittelbar an, sondern stellt einen ziemlich langen Spalt dar (*edg*), von dem sich noch zwei seitliche, mit Epithel ausgekleidete Taschen abzweigen. Was gerade die Entstehung und Bedeutung dieser letztern, auffallenden Bildungen anbetrifft, so kann ich leider darüber gar nichts äussern, da mir, wie gesagt, Embryonen von Proteroglyphen gar nicht zur Verfügung standen. Ausserdem fällt noch der ungeheure Reichthum an Blutgefässen auf, welchen die die Zahnanlagen enthaltende Schleimhautpartie aufweist; Aehnliches fand ich übrigens auch bei einem jungen *Bothrops*.

Zum Schluss bleibt mir noch die angenehme Pflicht, Herrn Prof. BOVERI, welcher mich zu vorstehender Untersuchung veranlasste und mich während derselben jeder Zeit bereitwilligst und in weitgehendem Maasse unterstützte, hierfür meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Weiterhin bin ich besonders verpflichtet den Herren Ingenieur W. SONNEMANN in Hannover und Landwirth JOACHIM KLÖPPER in Gr.-Escherde bei Hildesheim, die mir in uneigennützigster Weise das sonst schwer erhältliche lebende Material zukommen liessen; mit conservirten Thieren, so weit solche nicht aus Mitteln des Zoologischen Instituts anderweitig beschafft wurden, unterstützten mich ausserdem in liebenswürdiger Weise Herr Prof. O. BOETTGER in Frankfurt (Main), Herr Apotheker H. STICHEL in Kaltennordheim a. d. Rhön und die Kaiserliche Kreisdirection in Metz. Ihnen allen sei hiermit herzlich gedankt.

### Nachtrag.

Nach Einsendung des Manuscripts vorliegender Arbeit war Herr. Prof. SPENGLER so freundlich, mich auf eine mir unbekannt gebliebene und daher unberücksichtigte Dissertation von GEORG VOERCKEL, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Giftzähne von *Pelias berus*, Leipzig 1895, aufmerksam zu machen. Trotz des ähnlichen Titels hat dieselbe mit meiner Arbeit doch nur wenig Berührung. Obschon ich noch in mancher andern Beziehung mit dem Verf. nicht übereinstimme, z. B. darin, dass die Giftröhre des Zahns eigentlich nur eine Rinne sei, dass eine Schmelzpulpa, wie sie bei den höhern Wirbelthieren vorkommt, fehle, sowie in dem, was über die Entstehung der Einfaltung des Giftzahns gesagt wird, so will ich doch nur Einiges betreffs solcher Punkte anfügen, welche auch in meiner Arbeit besprochen sind.

So behauptet Verfasser, dass eine Schmelzlage am Giftzahn vorhanden sei, die nicht nur die äussere Oberfläche des Zahns, sondern auch die Wand seiner Giftröhre bekleide. Indes hat er, was beweisend gewesen wäre, eine Schmelzstructur, der Dicke seiner Schlicke wegen, nicht erkennen können; auch die Abbildungen fig. 1, 2, 3, 4 lassen nichts von einer Schmelzlage erkennen; vielmehr sind die Dentinröhrchen, wie dies der Wirklichkeit entspricht, bis an die Oberfläche zu verfolgen. Die homogene Rindenschicht LEYDIG's, welche vom Verf. als Schmelzlage in Anspruch genommen wird, besteht meiner Ansicht nach in jener oberflächlichen Dentinschicht, in der die feinsten Verästelungen der Zahnbeinröhrchen verlaufen, wodurch dieselbe homogener erscheint als die tiefern Schichten.

Betreffs der Entstehung des Schmelzes sagt Verf. selbst: „Dass ich meinerseits mich im Vorliegenden betreffs der Schmelzbildung mehr an die Angaben der Litteratur gehalten habe als an eigne Untersuchungen, ist erklärlich“ (p. 22).

Beweise für seine Behauptung hat Verf. also überhaupt nicht erbracht.

Weiter heisst es (p. 12) betreffs der die Zähne bedeckenden Schleimhautfalte: „Auf Querschnitten treten dem Beobachter oftmals an dem nach dem Unterkiefer zu gelegenen Theil der Falte grössere Lumina entgegen, welche, wie man bei Betrachtung der Schleimhaut-

falte in toto leicht sich überzeugen kann, dadurch entstehen, dass die Falte sich zusammenlegt (fig. 14 *L*).“

Ein Blick auf diese fig. 14, von einem 18 cm langen Kreuzotterembryo, lässt keinen Zweifel, dass es sich hierbei um den durch Auseinanderweichen seiner Epithellagen hohl gewordenen Endabschnitt des Giftdrüsenausführungsgangs handelt, der dadurch zum Lumen der Giftzahntasche wird (cf. meine Fig. C, e, f, g *edg*).

Endlich nimmt Verf. für die Bildung der Giftzähne zwei Zahnleisten an, eine äussere Leiste, welche den äussern Giftzahn (nach ihm den ältesten) liefert, und eine damit zusammenhängende Ersatzzahnleiste, an der alle übrigen Zähne entstehen. Die äussere Zahnleiste soll bald nach Anlage des Schmelzorgans für den äussern Zahn verschwinden. Offenbar hat Verf. dafür die Anlage des Endabschnitts des Giftdrüsengangs, der ja Anfangs als solider Epithelpross sich seitlich an die Zahnleiste anlegt und einen Ast nach der äussern Zahnanlage entsendet, angesehen. Das Entstehen des äussern Zahns an der wirklichen Zahnleiste (Ersatzzahnleiste des Verf.) ist von ihm übersehen worden. Ein Hinweis auf das von mir im Text Gesagte, sowie auf meine Fig. B, g, h wird zur Aufklärung über diesen Punkt genügen.

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) MECKEL, System der vergleichenden Anatomie, 4. Theil. Halle 1829.
  - 2) BRANDT, J. F. u. RATZEBURG, J. T. C., Getreue Darstellung und Beschreibung der Thiere, die in der Arzneimittellehre in Betracht kommen. Berlin 1829.
  - 3) MEYER, A. B., Ueber den Giftapparat der Schlangen, insbesondere über den der Gattung *Callophis* GRAY, in: Monatsberichte Akad. Wiss. Berlin, 1870.
  - 4) SIENA, SANTI, Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien, in: Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, (N. F.) V. 2, 1872.
  - 5) LEYDIG, F., Die einheimischen Schlangen nach Bau und Entwicklung, in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 9, 1873.
  - 6) — — Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier, *ibid.*
  - 7) HERTWIG, O., Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle, *ibid.*, V. 11.
  - 8) TOMES, CHARLES S., On the structure and development of the teeth of Ophidia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 165, 1875.
  - 9) — — On the development and succession of the poison-fangs of Snakes, *ibid.* V. 166, 1877.
  - 10) REICHEL, PAUL, Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere, in: Morph. Jahrb., V. 8, 1883.
  - 11) HOFFMANN, C. K., in: BRONN'S Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Reptilien, 1890.
  - 12) VON EBNER, V., Histologie der Zähne, in: SCHEFF, Handb. d. Zahnheilkunde, Wien 1890.
  - 13) BANZER, ANTON, Die Kreuzotter, in: Arb. Pathol. Inst. München, 1891.
  - 14) RÖSE, C., Ueber die Zahnentwicklung der Kreuzotter (*Vipera berus* L.), in: Anat. Anz., V. 9, 1894.
  - 15) BREUNING, M., Die Vergiftungen durch Schlangen, Stuttgart 1895.
  - 16) RÖSE, C., Das Zahnsystem der Wirbelthiere, in: Ergeb. Anat. u. Entw., V. 4, 1894.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen mikroskopischer Präparate sind mit dem Zeichenapparat entworfen. Die beigefügten Angaben der Nummer von Ocular und Objectiv beziehen sich auf ein SEIBERT'sches Mikroskop.

Die Figuren 2, 3, 4, 5, 7, 11, 12, 13 stellen Schnitte dar, welche senkrecht zur Längsaxe des Schädels, also in transversaler Richtung, geführt wurden. Daher sind der zurückgelegte Oberkieferknochen nebst Giftzahn, ebenso der Schleimhautwulst sammt den Ersatzzahnanlagen, welche horizontal in ihm liegen, quer getroffen.

#### Allgemein gültige Bezeichnungen.

1	thätiger Giftzahn.	<i>fg</i>	derbes Fasergewebe, das den Oberkieferknochen überzieht, dem centralen Ende des Giftzahnes dicht anliegt und die Mündung des Giftdrüsenanges enthält.
2	ältester Reservezahn.	<i>i ep</i>	inneres Schmelzepithel.
<i>c</i>	Cement.	<i>m</i>	Os maxillare.
<i>d</i>	Dentin.	<i>od</i>	Odontoblastenschicht.
<i>dg</i>	Giftdrüsenang.	<i>p</i>	Pulpa des Giftzahnes.
<i>edg</i>	Endstück desselben.	<i>t</i>	Os transversum.
<i>ew</i>	Epithelwucherung zur Freilegung der Ersatzzähne.	<i>zl</i>	Zahnleiste.
<i>f</i>	Schleimhautfalte zwischen activem Giftzahn und Ersatzzahn.		
<i>g</i>	Giftcanal des Zahnes.		
<i>fd</i>	faseriges Dentinegewebe (Fibrodentin).		

#### Tafel 6.

Fig. 1. Kopf der Viper bei zurückgeklapptem Unterkiefer von unten; derselbe ist etwas auf die linke Seite gedreht. Der rechte Giftzahn liegt horizontal nach hinten, der linke ist nahezu aufgerichtet. Beide werden von einer taschenförmigen Duplicatur der Mundschleimhaut bis auf die Spitze umhüllt. Rechts und links von der Mittellinie eine Reihe von Gaumen-Flügelbeinzähnen.

Fig. 2. Von der alten Kreuzotter. Der Schnitt liegt dicht hinter der Basis des Oberkiefers. Der thätige Zahn (1) liegt auf der medialen Seite und ist eben so wie der nach aussen gelegene älteste Ersatzzahn (2) nahe seinem proximalen Ende getroffen. An der ventralen Seite bemerkt man eine Einbuchtung der Zahnwand, die sich peripherwärts zur Eingangsöffnung in die Giftröhre des Zahns vertieft. Beide Zähne sind um ihre Längsaxe etwas nach dem peripheren Abschnitt des Giftdrüsenausführungsganges (*edg*) hin gedreht, dessen centraler Theil

auf der Aussenseite des Schleimhautpolsters sichtbar ist (*dg*). Oc. 0, Obj. II. Vergr. 45.

Fig. 3. Dasselbe Object, in der Höhe der Eingangsöffnung in den Giftcanal des Zahns getroffen. Der Drüsengang endigt als eine nach dem thätigen Zahn (*1*) hin offene Rinne (*edg*). Die Schleimhautfalte (*f*) verlegt die äussere Hälfte der Drüsenmündung, welche nach der Stelle des ausgefallenen äussern Zahns hin liegt, dessen Tasche nur noch als ein Spalt vorhanden ist, von dem der Ersatzzahn (*2*) nur noch durch ein dünnes Häutchen (den Rest des innern Epithelsäckchens der Zahnanlage) getrennt ist. Oc. 0, Obj. II. Vergr. 45.

Fig. 4. Von einer im Zahnwechsel begriffenen Kreuzotter. Der alte Zahn (*1*) ist noch nicht ausgefallen, der Ersatzzahn (*2*) bereits mit dem Kiefer verwachsen. In diesem Uebergangsstadium nimmt die Schleimhautfalte (*f*) eine Mittelstellung ein, so dass das Gift in beide Zähne eintreten kann. Oc. 0, Obj. II. Vergr. 45.

Fig. 5. Dasselbe Object, nach der Zahnspitze hin getroffen; die Schleimhautfalte (*f*) füllt den Raum zwischen den Zähnen und der Innenwand der Zahntasche aus. Oc. 0, Obj. II. Vergr. 45.

Fig. 6. Sagittal geführter Schnitt durch den Oberkiefer, den activen Giftzahn und das Lager der Reservezähne. Das Endstück des Giftdrüsengangs (*edg*) erscheint angeschnitten, der um den Oberkiefer herumziehende Theil ist plastisch ergänzt.

#### Tafel 7.

Fig. 7. Schnitt durch das die Zähne umhüllende Schleimhautpolster. Die Ersatzzähne, in den verschiedensten Entwicklungsstadien, sind in zwei Reihen paarweise angeordnet. Von dem Epithel des Schleimhautfachs des thätigen Zahns (*1*) und des Schmelzepithel des ältesten Ersatzzahns (*2*) entwickelt sich eine Epithelwucherung (*ew*) nach den beiden nächsten Ersatzzähnen, um deren Freilegung vorzubereiten. Der Ersatzzahn (*2*) ist nur noch durch eine dünne Epithellamelle vom Hohlraum der Giftzahntasche getrennt. Auf der Innenseite des Schleimhautwulsts sieht man die Zahnleiste (*zl*) sich im Bindegewebe einsenken. Ihr unterer Theil ist durch Bindegewebe in einzelne Theile zersprengt; der obere Theil dagegen erscheint als zusammenhängendes Band, das in der Mitte eine Einbiegung zeigt, entsprechend der sagittalen Einsenkung des Gewölbes der Zahnleiste; die Zahnleiste wird dadurch in eine äussere und innere Partie gegliedert; an ersterer entsteht die äussere, an letzterer die innere Reihe der Ersatzzähne. Die Gifttröhre ist beim thätigen Zahn (*1*) völlig leer, beim Ersatzzahn (*2*) enthält sie noch degenerirendes Epithel, das bei der Bildung der Gifttröhre durch Einfaltung des Dentins vom Schmelzepithel abgeschnürt und mit eingeschlossen ist. Oc. I, Obj. 0, Vergr. 26.

Fig. 8 u. 9. Von einem Kreuzotterembryo von 6 cm Körperlänge. Parallel zur Gaumenebene gelegte Schnitte durch den Schleimhautwulst und die benachbarte Mundhöhlenschleimhaut. Schnitt 8 ist oberflächlich, Schnitt 9 tiefer, näher dem Gaumen geführt, etwas schematisch. *pp* Zahn-

leiste der Gaumenflügelbeinzähne. *gd* Anlage der Giftdrüse. *vol* vordere Oberlippendrüse. Oc. 0, Obj. I. Vergr. 30.

Fig. 10. Bildung der äussern Schicht des Dentins. *a* Fibrillenbildung in der Membrana praeformativa. *b* Die Fibrillen sind dicker geworden und berühren sich stellenweise. *c* Die Fibrillen sind bis auf kleine Lücken zu einem Ganzen verschmolzen. Oc. 0, Obj. V. Vergr. 200.

Fig. 11. Von einem 5 cm langen Kreuzotterembryo. Oc. 0, Obj. III. Vergr. 66.

Fig. 12. Von einem gleich entwickelten Ringelnatterembryo. Oc. 0, Obj. III. Vergr. 66.

In beiden Figuren erkennt man die Zahnleiste mit je einer Zahnanlage. An ihre laterale Seite legt sich die solide Anlage des Ausführganges der Giftdrüse, bezw. der hintern Oberlippendrüse an, um mit ihr gemeinsam in das Mundhöhlenepithel zu münden.

Fig. 13. Von der alten Kreuzotter, nahe der Spitze der Giftzähne. Der thätige Giftzahn (*1*) ist unmittelbar vor der Stelle getroffen, wo die Giftröhre in die rinnenförmige Mündung an der Spitze übergeht. Der daneben stehende Ersatzzahn (*2*) ist auf der Höhe der Mündung selbst getroffen und liegt bereits frei in der Zahntasche. Von dem dieselbe auskleidenden Epithel dringen zwei Wucherungen (*ew*) tief in das Bindegewebe ein, um die Freilegung der in demselben eingebetteten nächsten Ersatzzähne vorzubereiten. Oc. 0, Obj. II. Vergr. 45.

#### Tafel 8.

Fig. 14. Oberkiefer von *Bothrops lanceolatus* WAGL. mit thätigem, fest mit dem Knochen verwachsenem alten Giftzahn (*1*); daneben ein junger Zahn (*2*), mit dem Kieferknochen durch derbes, weisses, längsgefaltetes Fasergewebe verbunden.

Fig. 15. Dasselbe Object von hinten; an beiden Zähnen ist die Eintrittsöffnung für die Gefässe und Nerven der Pulpa zu sehen (*fn*). Vergr. etwa 4fach.

Fig. 16. Querschnitt durch die Wurzelpartie des Zahns (*1*) desselben Objects. Die beiden innern Schichten, Dentin (*d*) und Fibrodentin (*fd*), nehmen, entsprechend ihrer Längsfaltung, auf dem Querschnitt einen stark geschlängelten Verlauf. Aussen werden sie umwachsen vom grobmaschigen Knochengewebe des Cements (*c*), das auch die Falten ausfüllt. Oc. 0, Obj. II. Vergr. 45.

Fig. 17. Querschnitt durch die weisse Faserpartie des jungen Zahns, nahe am Kiefer. Das Fibrodentin erscheint in Form quer getroffener Fibrillenbündel (*fd*). Die Odontoblasten (*od*) haben noch kein „homogenes“ Dentin gebildet. Aussen beginnt sich das Cement (*c*) als Netzwerk homogener Grundsubstanz abzuscheiden. Oc. 0, Obj. II. Vergr. 45.

Fig. 18. Querschnitt durch die Verwachsungsstelle von Kiefer und Giftzahn bei der Kreuzotter. Bis auf die regelmässige Faltung sind dieselben Verhältnisse wie bei *Bothrops* (Fig. 16) zu erkennen. Oc. II, Obj. I. Vergr. 68.

Fig. 19. Längsschnitt durch die Verwachsungsstelle der Rückseite des Giftzahns der Kreuzotter mit dem Kiefer. An der Innen-

fläche des Dentins liegen Odontoklasten und haben in dieselbe Howship'sche Lacunen eingenaht, der Zahn ist also nahe vor dem Ausfallen. Der Aussenfläche liegt der Rest des innern Epithelsäckchens als zusammenhängende Schicht (*i ep*) an. Im Kieferknochen (*m*) sind SHARPEY'sche Fasern (*Sf*) zu sehen. Oc. II, Obj. I. Vergr. 68.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Wand des proximalen Endes einer Zahnanlage von *Crotalus sp.* Aussen von den Odontoblasten (*od*) liegt als erste Anlage der Zahnwandung eine Lage feiner, geschlängelter Fibrillen (*fd*). Ein Gewirr ebensolcher Fasern liegt im Innern der Pulpa (*p*), und aus ihm steigen zwischen den Pulpazellen und Odontoblasten (*od*) hindurch Fasern zur Aussenschicht; dieser liegen die hohen Epithelzellen (*i ep*) des innern „Schmelzepithels“ an. Oc. 0, Obj. V. Vergr. 200.

Fig. 21. Von *Enhydris hardwickei* GRAY; der Schnitt ist parallel zum Dach der Mundhöhle in der Höhe der Einmündung des Giftdrüsenganges in den Zahn geführt. Oc. I, Obj. 00. Vergr. 16. *bl* Blutgefässe.

---

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge.

Von

Dr. A. Milani in Hann. Münden.

II. Theil.

Hierzu Tafel 9—12 und 19 Abbildungen im Text.

---

Im Anschluss an die Abhandlung, die ich im 7. Band (Abth f. Anat. u. Ontog.) dieser Zeitschrift veröffentlicht habe, lasse ich hiermit die Besprechung der Chelonier- und Crocodilier-Lungen folgen.

Ich werde von den Literaturangaben alle diejenigen, die ihrem Inhalt nach besondere Berücksichtigung verdienen, zu Beginn der beiden Abschnitte, in die meine Abhandlung zerfällt, wörtlich citiren. Der Leser wird daraus den Eindruck gewinnen, dass unsere bisherigen Kenntnisse vom Bau der Chelonier- und Crocodilier-Lunge nicht gerade genau waren. Die ältern Autoren sind eben auf Einzelheiten nur wenig eingegangen, dabei enthalten ihre Mittheilungen neben mancherlei Richtigem, was ich durch meine eigenen Untersuchungen vollkommen bestätigt gefunden habe, auch eine ganze Zahl von irrthümlichen Angaben. Ich halte es daher für zweckmässig, meine Darstellung vollständig ab ovo zu beginnen und nicht damit an die vorhandene Literatur anzuknüpfen, wie ich es im 1. Theil dieser Arbeit gethan habe.

Hier möchte ich übrigens noch hervorheben, dass unsere bis jetzt so unvollständigen Kenntnisse von der Beschaffenheit der Chelonier- und Crocodilier-Lunge ohne Zweifel auf das ungünstige Untersuchungsmaterial und auf den bisherigen Mangel an einer geeigneten Präparationsmethode zurückzuführen sind. Einerseits sind nämlich die Lungen der genannten Thiere trotz ihres complicirten Baues nicht

compact genug, um eine erfolgreiche Untersuchung in frischem Zustand oder in Form von Spirituspräparaten zu ermöglichen, andererseits führt das früher wohl angewandte Verfahren, die zu untersuchenden Lungen zuvor aufzublasen und lufttrocken zu machen, ebenfalls nur unvollständig zum Ziel. In meinen vorhin ausgesprochenen Worten soll daher ebenso wenig ein Tadel liegen, wie ich es mir als ein Verdienst anrechne, heute eine genauere Darstellung geben zu können. Ohne SEMPER's Trockenverfahren wäre ich hierzu eben auch nicht im Stande gewesen.

Abgesehen von *Trionyx sinensis*, wovon mir ein in Alkohol gut conservirtes Stück zur Verfügung gestanden hat, habe ich zur Herstellung sämtlicher Präparate frisches Material benutzen können.

In der Systematik und Nomenclatur wird mir BOULENGER's Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Nat. Hist.), new edit. London 1889, zur Richtschnur dienen.

## II. Chelonia.

Bei den Landschildkröten verläuft die Luftröhre „durch die ganze Länge der Lunge, nicht weit von ihrem innern, hintern Rand entfernt, ohne bedeutend an Weite abzunehmen. Dicht unterhalb ihres Eintritts rücken die Knorpelringe bei der griechischen Schildkröte weiter aus einander, bleiben aber bis etwas unterhalb der Mitte regelmässig, von hier an werden sie unregelmässig und mehr netzförmig. Von dem innern Theile ihres Umfangs gehen von oben nach unten in ungefähr gleichen Entfernungen 5 bis 6 länglichrunde, sehr weite Oeffnungen in ebenso viele völlig von einander abgesonderte, kleine, nach innen und hinten vorspringende Säckchen, vom äussern, genau zwischen jenen, ebenso viele von ungefähr gleicher Grösse, die sich in ähnliche kleine Säcke, und von diesen durch mehr oder weniger weite Oeffnungen in weit grössere, quere, fast die ganze Breite der Lunge einnehmende, öffnen. Auch diese sind unter einander und von den erst erwähnten durch Zwischenwände vollkommen getrennt. Alle sind, wie gewöhnlich, durch Hervorragungen, welche ungleichseitig vieleckige Räume einschliessen, ungleich. Die Anordnung ist in allen Gegenden der Lunge genau dieselbe.“

„Weit zusammengesetzter ist der Bau der Meerschildkrötenlunge. Der Luftröhrenast, welcher dieselbe Länge hat, ist verhältnissmässig zur Lunge viel enger, besteht aus einer weit grössern Anzahl von Knorpelringen, und statt ungefähr 12 verhältnissmässig sehr weiten Oeffnungen, durch welche er bei den Landschildkröten in der That zerissen wird, finden sich hier 60 verhältnissmässig weit kleinere, von denen 20 grössere unregelmässig paarweise, die übrigen, viel kleinern,

zwischen diesen ohne bestimmte Ordnung stehen. Alle führen zu Gängen, welche von innen und hinten nach vorn und aussen verlaufen und, vorzüglich die grössern, sich in mehrere Nebenzweige spalten, endlich gegen ihr Ende sackförmig, blind endigen, immer durchaus von einander getrennt sind, so dass . . .“ „Das Knorpelgewebe des Luftröhrenastes setzt sich als ein weniger regelmässiges Netz in einer ziemlichen Strecke in die untergeordneten Aeste fort und geht dann in ein weicherer, mehr sehnenartiges, über. Die dadurch gebildeten Zellen sind verhältnissmässig weit enger, tiefer und zahlreicher als bei den Landschildkröten.“

„Alle Nebenäste des Bronchus, vorzüglich die grössern, zerfallen vorzüglich in zwei Reihen, eine innere und eine äussere, welche neben einander, aber durch eine Längsscheidewand, die zugleich ihre Wände bildet, ganz von einander geschieden, bis zum untern Rand der Lunge verlaufen. Gegen das hintere Viertheil der Lunge theilt sich der Luftröhrenast in zwei, abermals dichotomisch verzweigte Aeste, welche zuletzt in der Spitze endigen. (MECKEL, 1818, p. 79—80.)

„Les bronches conservent leurs anneaux jusqu'à leur insertion dans les poumons. Au point de cette insertion elles éprouvent un renflement assez notable, signalé par TREVIRANUS (p. 246 note), pénètrent dans le tissu pulmonaire, vers le tiers interne du sac et se continuent dans toute la longueur de celui-ci. Les anneaux deviennent alors incomplètes et très-irréguliers; ils entourent les orifices des sacs pulmonaires afin de les maintenir ouverts.“

„Les poumons des Chéloniens sont deux grands sacs occupant la partie supérieure de la cavité commune des viscères et s'étendant fort en arrière dans cette cavité surtout chez les tortues terrestres. Leur intérieur est divisé par des cloisons transversales, en poches secondaires disposées sur deux séries de chaque côté de la bronche; la série externe est la plus considérable et constitue à elle seule la plus grande partie du poumon. Elle se compose de huit sacs dans la tortue couï, de sept dans l'emys europaea (d'après BOJANUS) et de quatorze dans la caouane.“

„Toutes les ouvertures de ces sacs aboutissent à la bronche commune, qui suit le bord interne du poumon dans toute sa longueur. Je rappellerai encore que les trous dont la bronche est percée sont maintenus béants par des plaques cartilagineuses ou par un ligament élastique très-résistant. Ces sacs ont à peu près les mêmes dimensions; cependant le dernier est plus grand que les autres. Ils sont beaucoup moins spacieux dans les tortues marines que dans les tortues de terre ou d'eau douce. L'intérieure de ces poches secondaires est divisée en une multitude de cellules de figure et de dimension irrégulières, dont les parois sont formées par une membrane très-mince et dont les bords sont soutenus par un cordon ligamenteux très-résistant; ce cordon, qui prend naissance au tube fibreux dont se compose la terminaison de la bronche sert à soutenir les parois des cellules et les empêche de s'affaisser. Ces premières grandes mailles en soutiennent d'autres plus petites, sous-jacentes; en sorte que le tissu du poumon se compose de

plusieurs séries de mailles superposées et de plus en plus petites, à mesure qu'elles sont plus voisines de la surface du poumon. Les mailles sont plus nombreuses et plus serrées dans le voisinage de la bronche; elles sont au contraire plus rares et plus larges à mesure qu'on approche du bord externe, c'est-à-dire vers le fond des sacs, remarque déjà fait par CARUS (Anat., p. 211). Elles sont aussi plus rares et plus larges dans le dernier sac que dans les autres."

"Dans la caouane, comme dans les autres tortues, les sacs sont disposés de chaque côté de la bronche; mais les poches extérieures ne sont que le double environ des poches internes, ce qui tient au trajet de la bronche, qui parcourt le poumon vers son tiers interne. Ces sacs sont moins vastes que ceux des tortues de terre, mais le réseau intérieur est plus compliqué, les mailles plus serrées et plus nombreuses. L'intervalle des grands orifices dont est percée la bronche est lui-même percé de trous plus petits." (LEREBoullet, 1838, p. 71—77.)

Dans les Chéloniens „chaque bronche se continue dans l'intérieur des poumons, avant de s'y terminer. Elles se portent, dans la tortue grecque, jusque vers la partie la plus reculée des poumons, sans changer de diamètre d'une manière bien sensible, et communiquent avec les grandes cellules qui composent ces viscères, par dix à douze larges orifices, dont les bords sont relevés pour former un commencement de canal, et sont comme déchirés."

"Dans les tortues de mer les bronches pénètrent de même dans l'intérieur des poumons jusqu'à leur extrémité postérieure, mais en diminuant à mesure, de diamètre: leurs parois y sont criblées de trous, par lesquels elles communiquent dans les cellules pulmonaires."

"Ajoutons à cette description, que la bronche s'introduit dans le poumon un peu en arrière de son sommet; qu'elle est superficielle et rapprochée de sa face inférieure; qu'elle la parcourt d'avant en arrière, plus près de son bord interne que de l'externe et qu'elle conserve des cerceaux grêles, irréguliers dans plus de la moitié de sa longueur (environ trente)."

"Outre les petits orifices dont ses parois sont percées, dans leur seconde moitié seulement, et lorsqu'elles sont dénuées des cerceaux, on en voit du côté interne, une série régulière de douze à quatorze plus grands, qui diminuent de diamètre à mesure qu'on les observe plus en arrière. Il y en a même en avant, dans la portion de la bronche armée de cerceaux, une seconde série du côté externe, de six ou sept grands orifices. Tous ces orifices répondent à des sacs, ou à des cellules principales, dont se compose chaque poumon. Ces bronches forment donc un canal plus complet, ayant les parois plus soutenues, plus résistantes dans les chélonés que dans les tortues de terre."

"Les ouvertures de la bronche, que nous avons dit être au nombre de dix à douze dans la tortue grecque, communiquent dans autant de poches séparées, dont les parois sont composées de même de cellules polygones, dans lesquelles il y en a de plus petites. Chacune de ces cellules est bordée par des cordons blanchâtres, et comme tendineux,

qui semblent destinés à soutenir leurs parois, et attachent les sacs aux orifices de la bronche, en se fixant à leur bord. Les poches, ou les cellules principales, sont beaucoup moins grandes et plus nombreuses dans les tortues de mer, et répondent au grand nombre d'orifices dont la bronche est criblée; mais on y remarque de même les nombreux cordons, qui forment et soutiennent les cellules, et donnent aux poumons de ces animaux l'apparence d'un tissu caverneux."

"On voit par cette description, que le tissu pulmonaire des chéloniens est, en général, celluleux. Leurs poumons sont d'abord partagés en grandes poches ou cellules transversales, situées de chaque côté de la bronche, dont les internes sont moins profondes que les externes, par suite de la position de ce canal, qui marche, comme nous l'avons dit, d'avant en arrière, plus rapproché du bord interne de chaque poumon. Le nombre de ces grandes cellules latérales varie dans les différents genres de cet ordre."

"J'en ai compté sept à huit, de chaque côté, dans la tortue coui. BOJANUS n'en indique que sept en tout, dans l'émyde d'Europe. Il y en a autant que de grands orifices dans la bronche des chélonés; mais ici ces grandes cellules sont moins distinctes, parce que la structure du poumon est beaucoup plus celluleuse, ou se compose des cellules plus compactes. À cet égard, je trouve une grande différence entre les tortues de terre et les chélonés."

"Dans les premières, les parois des grandes cellules sont divisées en cellules polygones, dont l'entrée est soutenue par un cordon élastique assez gros. Elles en renferment plusieurs séries qui vont en décroissant dans leur profondeur, et qui sont bordées et soutenues par des cordons plus fins jusqu'à ce que leur fond réponde à la paroi extérieure du poumon. Dans les chélonés, le tissu pulmonaire, plus compacte, est formé d'un réseau à mailles plus serrées, dont le cordon est très-dur et résistant. Les principales cellules latérales, dans les quelles conduisent les grands orifices de la bronche, sont plus petites; et le nombre des petites dans le même espace m'a paru plus grand." (CUVIER, 1840, p. 129—131.)

"Jeder Bronchus ist in den Hohlraum seiner Lunge fortgesetzt und erstreckt sich gewöhnlich bis zur Endtasche derselben. Diese innerhalb der Lunge fortgesetzte Strecke des Bronchus ist durch Knorpel gestützt, deren Formen unregelmässiger sind, als die der freien Strecke. Sie ist von zahlreichen, unregelmässig gestellten Ostia durchbrochen, die von knorpeligen Säumen begrenzt sind. Diese Ostia sind Eingänge in einzelne durch Septa von einander geschiedene, weite Taschen der Lunge. An ihren Innenwänden springen weitere Maschen vor, welche engere, zellenähnliche Maschen umgrenzen." (STANNIUS, 1856, p. 212.)

In *Chelydra serpentina*, e. g. "the general cavity of each lung is divided into eight compartments, the walls of which are honey-combed and vascular, especially at their fore part. The bronchial tube extends to the hindmost compartment of the lung, communicating by special

orifices with the anterior ones, and sending continuations of its fibrous structure along the free border of the septa”.

“In the Sea-Turtles (*Chelone*) the lungs extend over the back part of the abdomen to the pelvis. The bronchial tubes are continued, gradually decreasing, to near the end of the lungs, and retaining cartilaginous rings or half-rings along three-fourth of their course. They communicate with numerous primary divisions of the pulmonary cavity, each of which is divided into cells, which are subdivided to the third or fourth degree, with proportionate extension of the vascular respiratory surface. The ultimate cells along the outer margin of the lung are the largest and their parietes the least vascular.” (OWEN, 1866, p. 525—526.)

„Bei den Schildkröten treten solche Septa in grösserer Zahl auf, durchsetzen das ganze Binnenlumen und verschmelzen vollständig mit der röhrenartigen Verlängerung des in den Lungenhohlraum hineinragenden Bronchus, so dass also jede Lunge in eine Anzahl neben einander liegender, nicht mehr unter sich communicirender, sondern nur noch von der Bronchusfortsetzung aus zugänglicher, gewöhnlich in zwei Reihen angeordneter Blindsäcke getheilt ist.“

„Das die Innenwand dieser einzelnen Abtheilungen bedeckende Alveolenparenchym zeigt einen ähnlichen, jedoch noch etwas complicirtern Bau als bei den Schlangen. Auch hier sind die vorspringenden Hauptleisten nicht einfach glattwandig, sondern sie tragen auf ihren Seitenflächen netzartig verbundene Leisten, diese wieder andere und so fort.“ (SCHULZE, 1871, p. 481—482.)

„Bei Cheloniern (und Crocodiliern), wo stets beide Lungen gleichmässig und zwar zu stattlichen (bei den erstgenannten bis zur Beckengegend ausgedehnten) ovalen Säcken mit kleinen haustraartigen Ausbuchtungen entwickelt sind, senkt sich der Bronchus in das Lungeninnere hinein und lässt sich, unter beharrlicher Abgabe von Seitenbronchen und unter Beibehaltung seines Knorpelgerüsts durch das ganze Organ hindurch bis zu seinem Hinterende verfolgen“.

„So ist also aus der sehr einfachen Amphibien- oder Lacertilier-Lunge ein sehr complicirtes, aus einem Röhrensystem bestehendes Organ geworden“.

„Die einzelnen Röhren führen in ebenso viele, durch Septa von einander abgekammerte Säcke oder Räume der Lunge.“ Wir haben es also „in jeder Lunge mit einer Anzahl neben einander liegender, nicht mehr unter einander, sondern nur mit dem Bronchus communicirender, blindsackartiger Räume zu schaffen. Daraus ergibt sich ein maschiges, wabiges Gefüge, und indem von der Innenwand eines jeden Hohlraumes wieder secundäre und tertiäre Maschen vorspringen, erhält das Ganze ein geradezu spongiöses Aussehen.“ (WIEDERSHEIM, 1883, p. 666—668.)

Die Chelonier-Lungen stellen sich als zwei annähernd gleich grosse Säcke dar, die im Körper des Thieres nach dem Plane der bilateralen Symmetrie angeordnet sind. Sie liegen mit ihrer dorsalen Wand der Innenseite des Panzers unmittelbar an, so dass sie ihren Platz dorsal von sämtlichen Organen haben, die sich innerhalb der Leibeshöhle befinden. Im Verhältniss zur Grösse des Thieres müssen sie sehr gross genannt werden. Sie erstrecken sich nämlich vom Schultergürtel bis zum Becken. Bei gewissen Arten gehen sie nach vorn und hinten sogar noch über diese Grenzen hinaus, wie wir später sehen werden. Ihr Querdurchmesser ist grösser als ihr dorso-ventraler Durchmesser, sie erscheinen daher in dorso-ventraler Richtung niedergedrückt. Ihre Gestalt ist zurückzuführen auf den Einfluss von Panzer und Eingeweiden: die dorsale Wand ist in der Regel ziemlich stark gewölbt, die ventrale dagegen meist viel flacher, auch die mediale Wand erscheint abgeplattet. Von einer lateralen Wand kann kaum die Rede sein, indem die dorsale und ventrale Wand lateralwärts unter einem ziemlich spitzen Winkel zusammenstossen, wie dies aus den Querschnitten Fig. C und Taf. 12, Fig. 18 u. 19 hervorgeht. Ich will die so gebildete Kante *a* (Fig. C) als laterale Kante bezeichnen. Sie beschreibt einen mehr oder weniger stark gekrümmten Bogen, dessen Concavität der Medialseite zugewandt ist.

Ventrale Kante werde ich die Kante *b* (Fig. C) nennen, die gebildet wird durch das Zusammentreffen von ventraler und medialer Wand.

Die Kante *c* (Fig. C), in der sich die mediale und dorsale Wand vereinigen, soll dorsale Kante heissen.

Unter der vordern Wand der Lunge soll die Partie der Lungenwand verstanden werden, die in Fig. A (frontaler Längsschnitt) und Fig. B (sagittaler Längsschnitt) mit *e* bezeichnet ist.

Bei allen Formen, die ich untersucht habe, gabelt sich die Trachea in zwei mässig lange Bronchien. Diese treten in die ventrale Lungenwand ein und zwar ziemlich weit vorn, stets dicht an der ventralen Kante. Sie setzen sich als Rohre von rundlichem Umfang weit in das Innere der Lunge hinein fort. Ueber die Art und Weise, wie dies geschieht, werde ich mich bei der Besprechung der einzelnen Species verbreiten. Hier sei nur allgemein vorausgeschickt, dass die Knorpelstücke nur im vordersten Theil des intrapulmonalen Bronchus so dicht und regelmässig neben einander liegen, wie es im extrapulmonalen Bronchus der Fall ist. Nach hinten zu rücken sie weiter aus einander, auch zeigen sie hier nicht mehr eine parallele, sondern eine mehr netzförmige Anordnung. Hier drängen sich häufig Alveolen zwischen sie

ein. Alveolen und Crypten, wie ich sie bei den Lacertilier-Lungen beschrieben habe, überziehen nämlich auch bei den Cheloniern die Innenseite der Lungenwand, sowie die Scheidewände und Septen, die — wie wir sehen werden — den Hohlraum des Organs durchsetzen.

Fig. A.

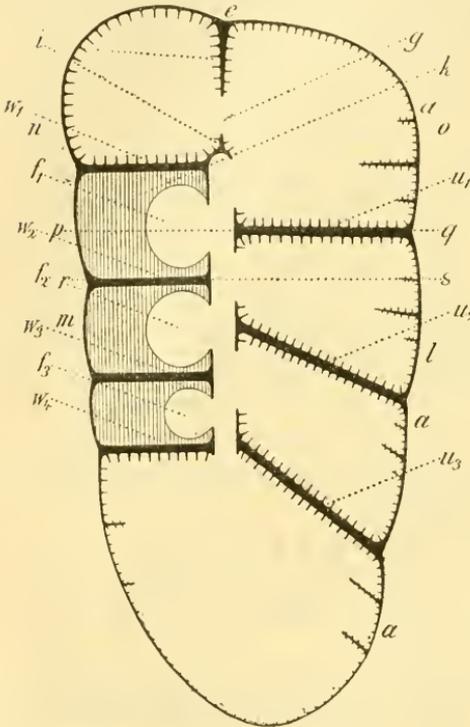


Fig. B.

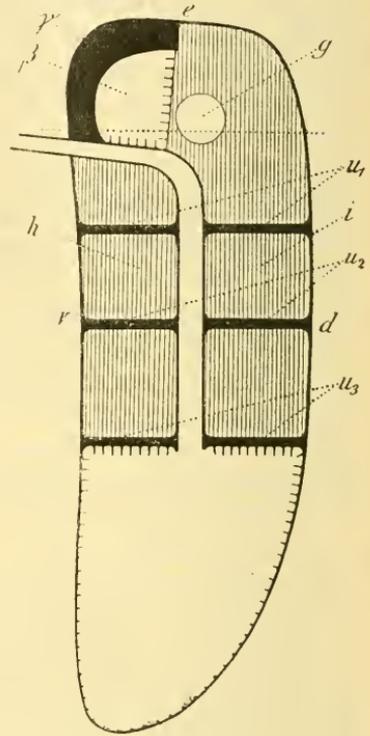
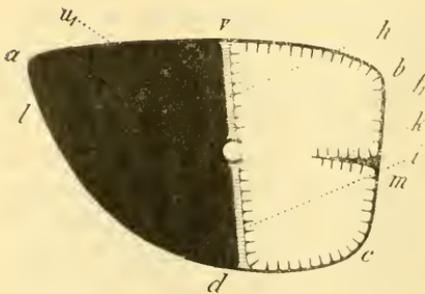


Fig. C.



Aeusserlich zeigen die Chelonier-Lungen buckelartige Auftreibungen verschiedener Grösse. Die grössern entsprechen dem Umfang der im Innern befindlichen grossen Kammern, von denen später die Rede sein wird, die kleinern dem der Alveolen und Crypten. Da ich über die muth-

maassliche Entstehungsweise solcher Auftreibungen bereits bei den Lacertilier-Lungen gesprochen habe (vgl. l. c. p. 557), gehe ich hier nicht nochmals darauf ein.

Bei *Emys orbicularis* (L.)<sup>1)</sup> (Familie der *Testudinidae*) verhält sich die grösste Längenausdehnung der Lunge zu deren grösstem Querdurchmesser, der etwas vor der halben Länge des Organs liegt<sup>2)</sup>, wie 9 : 4. Der grösste Querdurchmesser verhält sich zum grössten dorso-ventralen Durchmesser, auf demselben Querschnitt gemessen, ungefähr wie 3 : 2.

Die laterale Kante beschreibt nur einen schwachen Bogen.

Der Bronchus tritt im Beginn des zweiten Längenfünftels in die Lunge ein. Auf der ersten Strecke seines intrapulmonalen Verlaufs wendet er sich gegen die Dorsalseite der Lunge. Dabei stellt er sich als ein ganz kurzes Rohr dar, das denselben Durchmesser hat wie der extrapulmonale Abschnitt. Jedoch noch bevor er die Hälfte des Abstandes der ventralen von der dorsalen Lungenwand erreicht hat, biegt er sich mit einer ungefähr rechtwinkligen Biegung nach der hintern Partie des Organs. Dabei läuft er nahezu parallel mit der ventralen und medialen Wand der Lunge. Er endigt in der Lunge etwa mit dem Beginn des vierten Fünftels (Fig. A und B). Der zuletzt besprochene Theil erscheint als ein weiter Canal, dessen Wand von 6 grossen, ovalen Oeffnungen durchbrochen ist. Diese liegen zu je dreien auf der lateralen und auf der medialen Seite in gleichen Abständen hinter einander. Sie sind regelmässig angeordnet, derart, dass einer Oeffnung auf der einen Seite ein Stück geschlossenen Rohres auf der andern entspricht, dabei beginnen die Oeffnungen auf der lateralen Seite weiter vorn als die auf der medialen (Fig. A). Durch diese Oeffnungen gelangt man in verschiedene von den Kammern, in die, wie ich jetzt zeigen werde, der Lungenhohlraum zerfällt.

Das Lumen der Lunge wird von einer Anzahl von Scheidewänden durchzogen; davon laufen drei mit der Längsaxe des Organs parallel,

1) = *Emys europaea*, die gemeine Sumpfschildkröte.

2) Bei einem zweiten Präparat liegt der grösste Querdurchmesser viel weiter vorn, etwas vor der Eintrittsstelle des Bronchus. Ich glaube indessen, dass dieses Verhalten nicht ganz normal ist, dass es vielmehr darauf zurückgeführt werden muss, dass der hintere Abschnitt der Lunge beim Fixiren nicht genügend ausgedehnt war.

Das Verhältniss von Quer- und Längsdurchmesser ist übrigens dasselbe wie beim andern Präparat.

Man sieht hier, dass und warum derartige Verhältnisszahlen keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit haben können. Darauf soll es indessen auch nicht ankommen. Die Zahlen sollen dem Leser nur dazu dienen, sich schon aus dem Text allein ein Bild von der Form der Lunge zu machen.

während die übrigen dazu mehr oder weniger senkrecht stehen. Diese werde ich Querwände, jene Längswände nennen.

Von den Längswänden verstreicht die eine, *h* (Fig. B, C und D) zwischen der Ventralwand des Bronchus und der ventralen Lungenwand, die andere, *i* (Fig. A, B, C, D und E) zwischen der Dorsalwand des Bronchus und der dorsalen Lungenwand. Beide laufen ungefähr parallel der medialen Lungenwand. Die dritte, *k* (Fig. A, C und D) spannt sich aus zwischen der Medialwand des Bronchus und der medialen Wand des Organs, wobei sie annähernd parallel läuft mit dessen ventraler Wand.

Während sich alle drei nach hinten gleich weit erstrecken, nämlich bis zum Ende des Bronchus, geht *i* weiter nach vorn als *h* und *k*.

Fig. D.

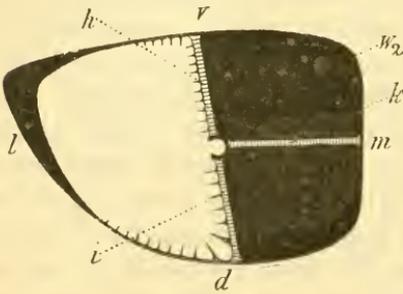
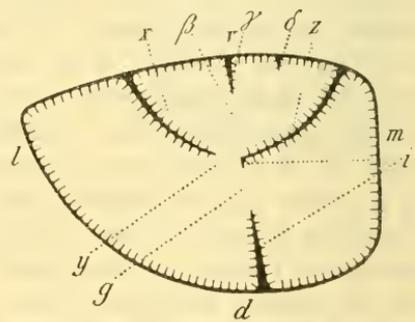


Fig. E.



Diese beiden reichen nämlich nur bis zum Ende des vordersten Längsfünftels der Lunge, *i* dagegen erstreckt sich bis zur vordern Wand des Organs (Fig. A und B).

*k* ist von 3 hinter einander liegenden, grossen, rundlichen Oeffnungen,  $f_1$ ,  $f_2$  und  $f_3$  (Fig. A und C) durchbrochen. Diese sind so angeordnet, dass je eine davon mit einer der medialen Oeffnungen des Bronchus in unmittelbare Verbindung tritt, sich mit ihr vereinigt (Fig. A und C). In *i* ist nur eine einzige Oeffnung, *g*, vorhanden. Sie befindet sich etwas vor der Stelle, wo sich der Bronchus im rechten Winkel nach hinten wendet. Sie ist rund und ebenfalls ziemlich gross (Fig. A, B und E). Die Längswand, *h*, ist vollständig solid, ohne jegliche Durchbrechung.

Durch die 3 Längswände *h*, *i* und *k* werden die vordersten drei Fünftel des Hohlraums der Lunge in mehrere Abtheilungen zerlegt, durch *h* und *i*, wenn man diese zusammen mit dem Bronchus als eine einzige Wand auffasst, zunächst in einen grössern lateralen

und einen kleinern medialen Raum. In letzterem bewirkt  $k$  noch eine Scheidung in einen ventralen und einen dorsalen Raum.

Die beiden hintersten Fünftel stellen sich als ein einheitlicher Raum dar, der die ganze Breite des Organs einnimmt.

Der laterale Raum wird von 3 Querwänden,  $u_1$ ,  $u_2$  und  $u_3$  (Fig. A, B und C) durchzogen. Diese — ich werde sie laterale Querwände nennen — erstrecken sich von der lateralen Kante bis zum Bronchus und den Längswänden  $h$  und  $i$ , dabei verlaufen sie zwischen der dorsalen und ventralen Lungenwand. Während die vorderste fast senkrecht zur Längsaxe der Lunge steht, bilden die beiden hintern damit je einen stumpfen Winkel in der Art und Weise, wie es aus Fig. A hervorgeht. Die Querwände treffen die laterale Seite des Bronchus in den Wandstücken, die sich hinter den lateralen Oeffnungen befinden. Sie bewirken im lateralen Raum der Lunge die Bildung von drei Kammern, die von vorn nach hinten auf einander folgen. Diese lateralen Kammern, wie ich sie nennen werde, stehen mit dem Bronchus in unmittelbarer Verbindung durch dessen laterale Oeffnungen. Unter einander communiciren sie nur mittelbar durch den Bronchus, wie dies hervorgeht aus der Anordnung der Querwände und dem Umstand, dass diese durchaus solid sind.

Die hinterste Querwand,  $u_3$ , trennt die 3. laterale Kammer<sup>1)</sup> von dem vorhin bereits erwähnten grossen Raum, der die hintersten zwei Fünftel der Lunge umfasst. Ich will ihn als Endkammer bezeichnen. Diese Endkammer steht mit dem Bronchus in unmittelbarer Verbindung, indem dieser, wie wir schon gesehen haben, in ihr ausläuft, darin endigt. Mit den lateralen Kammern communicirt die Endkammer mittelbar durch den Bronchus.

Während  $L_2$  und  $L_3$  und die Endkammer auch mit den übrigen Hohlräumen der Lunge nur durch den Bronchus communiciren, tritt  $L_1$  mit dem vordersten Abschnitt des dorsalen Raumes — ich werde dies später noch näher ausführen — durch die Oeffnung  $g$  in unmittelbare Verbindung (Fig. A). In einer jeden der lateralen Kammern springen von der lateralen Kante aus in den Hohlraum hinein drei Septen vor, die sich zwischen der ventralen und dorsalen Lungenwand ausspannen und parallel mit den lateralen Querwänden laufen (Fig. A

1) Der Einfachheit halber werde ich in Zukunft, wenn von einer bestimmten lateralen Kammer, z. B. der ersten oder der zweiten, die Rede ist, nur schreiben  $L$  mit der entsprechenden Ordnungsnummer als Index, also  $L_1$ ,  $L_2$  u. s. f.

und D). Je zwei davon sind sehr klein, zwischen diesen befindet sich ein drittes, das etwas grösser ist.

Auch in der Endkammer sind solche Septen vorhanden und zwar zwei. Ausser ihnen finden sich hier noch zwei weitere Septen; diese erheben sich von der medialen Wand der Lunge und verstreichen zwischen ventraler und dorsaler Wand, senkrecht zur Längsaxe des Organs (Fig. A).

In einem Präparat tritt in  $L_1$  der rechten Lunge noch ein viertes, kleineres Septum auf. Es erhebt sich von der vordern Wand der Lunge und läuft ungefähr parallel mit der lateralen Kante.

Von allen diesen Septen erstreckt sich das grösste der drei, die sich in  $L_1$  befinden, am weitesten in die Lunge hinein, und zwar so weit, dass sich seine weiteste Entfernung von der lateralen Kante zur Entfernung des Bronchus von der lateralen Kante (an der entsprechenden Stelle) wie 1 : 3 verhält.

Die zweite Grösse erreicht in der linken Lunge das grössere der drei Septen in  $L_2$ . In der rechten Lunge kommt dieses erst an dritter Stelle, es wird hier vom vordersten (lateralen) Septum in der Endkammer noch an Umfang übertroffen.

Bevor ich beschreibe, in welcher Weise der ventrale und der dorsale Raum der Lunge abgekammert werden, will ich von einer Abtheilung der Lunge reden, die ich als vorderste ventrale Kammer bezeichnen werde, obgleich sie auf andere Weise zu Stande kommt als die übrigen, ebenfalls mit dem Namen ventrale Kammern zu belegenden Abschnitte des Organs.

Diese Kammer befindet sich in der ventralen Lungenpartie, vor der Eintrittsstelle des Bronchus. Sie wird gebildet durch 2 Scheidewände,  $x$  und  $z$  (Fig. E). Diese begeben sich von der lateralen und medialen Seite des vordersten — dorsalwärts gewandten — Stückes vom Bronchus im Bogen nach der vordern Wand der Lunge, um mit ihr zu verschmelzen.  $z$  tritt ausserdem noch mit der Längswand  $i$  in Verbindung, und  $x$  vereinigt sich mit  $z$ .

Die vorderste ventrale Kammer —  $V_1$ , wie ich sie nach Analogie der für die lateralen Kammern gewählten Abkürzungen nennen will — steht in unmittelbarer Verbindung nur mit  $L_1$  und zwar durch die Oeffnung  $y$  (Fig. E). Diese liegt in der Verbindungsnaht von  $x$  und  $z$  in unmittelbarer Nähe vom Bronchus und von der Oeffnung  $g$ , etwas vor jenem und ventral von dieser. In den Hohlraum von  $V_1$  springen zwei Septen vor, die sich zwischen der vordern und der ventralen Wand der Kammer ausspannen. Sie laufen beide parallel der Längs-

axe der Lunge. Das grössere von ihnen,  $\gamma$  (Fig. B und E) verstreicht in der Verlängerung von  $h$ , dabei verschmilzt es einerseits mit  $x$  und  $z$  in deren gemeinsamen Vereinigungsnaht, während es andererseits bis zum vordersten, dorsalwärts gewandten Stück des Bronchus reicht und mit dessen Vorderseite in Verbindung tritt. Das kleinere,  $\delta$  (Fig. E), hat seinen Platz medial vom ersten, zwischen diesem und der Scheidewand  $z$ .

Im dorsalen Raum und dem noch übrig bleibenden Theil des ventralen Raumes bewirken je vier von vorn nach hinten auf einander folgende Querwände — ich will sie dorsale und ventrale Querwände nennen — in ganz ähnlicher Weise die Bildung von Kammern, wie ich es für den lateralen Raum geschildert habe. Diese Querwände laufen sämmtlich parallel der Querschnittebene. Die ventralen,  $w_1$ ,  $w_2$ ,  $w_3$  und  $w_4$  (Fig. A und D), spannen sich aus zwischen den Scheidewänden  $h$  und  $k$  und der Lungenwand, die dorsalen zwischen den Scheidewänden  $k$  und  $i$  und der Lungenwand. Sowohl die ventralen als auch die dorsalen Querwände treffen die mediale Seite des Bronchus in den Wandstücken vor und hinter je einer der medialen Oeffnungen. Dies geschieht in der Weise, dass je eine ventrale Querwand mit der dorsalen, die sich an dasselbe Bronchusstück setzt, in eine Ebene fällt (Fig. D).

Nachdem ich schon gesagt habe, was unter  $V_1$  verstanden werden soll, will ich  $V_2$  die nächste ventrale Kammer nennen, die sich an  $V_1$  nach hinten anschliesst. Sie wird gebildet durch die beiden vordersten ventralen Querwände  $w_1$  und  $w_2$ . Auf  $V_2$  folgen nach hinten noch zwei ventrale Kammern,  $V_3$  und  $V_4$ . Sie werden gebildet durch  $w_2$  und  $w_3$  bzw.  $w_3$  und  $w_4$ .

Der dorsale Raum wird durch die dorsalen Querwände ebenfalls in 4 Kammern geschieden. Die vorderste davon,  $D_1$ , befindet sich dorsal vom medialen Abschnitt von  $V_1$ .  $D_2$ ,  $D_3$  und  $D_4$  liegen dorsal von den ventralen Kammern der entsprechenden Nummer.

Ueber die Art und Weise, wie  $V_1$  mit den übrigen Hohlräumen der Lunge in Verbindung tritt, habe ich schon gesprochen.

$V_2$ ,  $V_3$  und  $V_4$  communiciren durch die Oeffnungen  $f_1$ ,  $f_2$  und  $f_3$  unmittelbar mit den Kammern  $D_2$ ,  $D_3$  und  $D_1$  (und umgekehrt). Ausserdem stehen sowohl  $V_2$ ,  $V_3$  und  $V_4$  als auch  $D_2$ ,  $D_3$  und  $D_4$  in unmittelbarer Verbindung mit dem Bronchus, indem, wie wir schon gesehen haben, die medialen Oeffnungen des Bronchus zusammenfliessen mit den Oeffnungen  $f_1$ ,  $f_2$  und  $f_3$ , die sich in der Längswand  $k$  befinden.  $D_1$  tritt in unmittelbare Verbindung nur mit  $L_1$

durch die in der Längswand  $i$  vorhandene Oeffnung  $g$  (vergl. auch S. 103).

Fasst man das, was gesagt worden ist über die Art und Weise, wie die verschiedenen Kammern mit dem Bronchus und unter einander communiciren, noch einmal zusammen, so ergibt sich:

Mit dem Bronchus stehen in unmittelbarer Verbindung alle Kammern mit Ausnahme von  $V_1$  und  $D_1$ .

In unmittelbarer Verbindung stehen:

$$\begin{array}{rcc} V_1 & \text{mit} & L_1 \\ D_1 & \text{,,} & L_1 \\ & & D_4 \text{ mit } V_4. \end{array} \qquad \begin{array}{rcc} D_2 & \text{mit} & V_2 \\ D_3 & \text{,,} & V_3 \end{array}$$

Betrachten wir nun das Alveolensystem, dass sich über die Wände der Kammern hinzieht.

Im allgemeinen sind die Alveolen tiefer und weiter als bei den Lacertiliern.

In den lateralen Kammern sind sie am tiefsten in der Nachbarschaft des Bronchus und der Längswände  $h$  und  $i$ . Je mehr man sich von dort nach der lateralen Kante hin entfernt, desto flacher werden sie. In jeder lateralen Kammer zeichnet sich eine Anzahl von Alveolen durch Grösse und Tiefe vor den übrigen aus. Sie haben ihren Platz zu beiden Seiten der Querwände längs der Linien, in denen diese mit der ventralen und doralen Lungenwand verschmelzen. Nach der lateralen Kante hin nehmen sie an Umfang und an Tiefe ab. An manchen Stellen wird man diese grossen Alveolen nach Früherem als Nischen zu bezeichnen haben, indem sich dort die Wände, die zwei benachbarte Alveolen trennen, mehr zu kleinen Septen entwickelt haben, die sich zwischen den lateralen Querwänden und der ventralen und dorsalen Lungenwand ausspannen.

In jeder lateralen Kammer befindet sich in dem Winkel, der gebildet wird durch die Längswand  $i$  und die dorsale Lungenwand, je eine ganz besonders grosse und tiefe Alveole, die selbst die grösste der soeben besprochenen an Umfang noch übertrifft. Man könnte sie ihrer Gestalt nach sehr wohl einen kleinen, sackartigen Gang nennen.

In der Endkammer zeigen die Alveolen eine geringe Entfaltung: grössere Alveolen finden sich nur in der vordersten Partie dieser Kammer, speciell da, wo die hinterste laterale Querwand die dorsale und ventrale Lungenwand trifft. Von da aus nehmen sie nach hinten hin sehr schnell an Tiefe ab, so dass der hinterste Abschnitt der

Lunge, ähnlich wie wir es bei den meisten Lacertiliern gefunden haben, als dünner, häutiger Sack erscheint.

In den ventralen und dorsalen Kammern sind die Alveolen durchweg sehr wohl ausgebildet und im allgemeinen ziemlich gleichmässig entwickelt. Nur in  $V_1$  sind zwei ganz besonders gross. Sie befinden sich zu beiden Seiten des Septums  $\gamma$ , da, wo dieses sich mit  $x$  und  $z$  und  $i$  vereinigt.

Von der Gattung *Testudo* (Familie der *Testudinidae*) habe ich zwei Vertreter untersucht: *Testudo graeca* L. und *Testudo tabulata* WALB.

Bei beiden (möglicher Weise bei sämtlichen Gattungsgenossen) werden die aus dem Panzer hervortretenden, proximalen Abschnitte der Rippen so innig von dem medialen Theil des dorsalen Lungenabschnitts umwachsen, dass es unmöglich ist, eine Lunge unverletzt aus dem Panzer herauszupräpariren.

Eine weitere Eigenthümlichkeit, wodurch sich die Lungen der beiden Thiere vor denen anderer Chelonier auszeichnen, besteht darin, dass sie sich noch ein Stück weit über das Becken hinaus nach hinten fortsetzen in Gestalt eines Zipfels, der sich zwischen den Beckenrippen und dem Panzer durchschiebt.

Bei *Testudo graeca* verhält sich die grösste Längenausdehnung <sup>1)</sup> der Lunge zu deren grösstem Querdurchmesser, der etwa in der halben Länge des Organs liegt, wie 3 : 2. Der grösste Querdurchmesser verhält sich zum grössten dorsoventralen Durchmesser auf demselben Querschnitt ungefähr wie 2 : 1.

Der laterale Theil der vordern Lungenpartie ist etwas nach vorn vorgezogen. Der Bogen, den die laterale Kante beschreibt, ist stärker gekrümmt als bei der vorigen Art.

Der Bronchus tritt ungefähr im Beginn des zweiten Längenaachtels in die Lunge ein. Während seines intrapulmonalen Verlaufs (Fig. F und G) verstreicht er annähernd parallel der lateralen Kante, d. h. er beschreibt wie diese einen Bogen, dessen Concavität medialwärts gekehrt ist. Dabei wendet er sich von der ventralen Wand allmählich gegen die dorsale hin, ohne diese jedoch zu erreichen. Er endet etwa mit dem Beginn des hintersten Viertels des Organs.

Eine kurze Strecke weit behält er die Weite bei, mit der er in

1) Der zipfelförmige Fortsatz ist bei der Messung ausser Acht gelassen worden.

die Lunge eingetreten ist, sehr bald jedoch vergrössert sich sein Durchmesser, so dass er zu einem weitem Rohr wird.

In diesem erweiterten Theil ist der Bronchus sowohl auf seiner Ventral- als auch auf seiner Dorsalseite von 5 grossen, ovalen Oeffnungen durchbrochen, die in ungefähr gleichen Abständen von vorn nach hinten auf einander folgen (Fig. G). Die dorsalen Oeffnungen beginnen weiter vorn als die ventralen, in Folge dessen alterniren Oeffnungen auf einer Seite des Bronchus mit Wandstücken der gegenüber liegenden in ähnlicher Weise wie bei *Emys orbicularis*.

Fig. F.

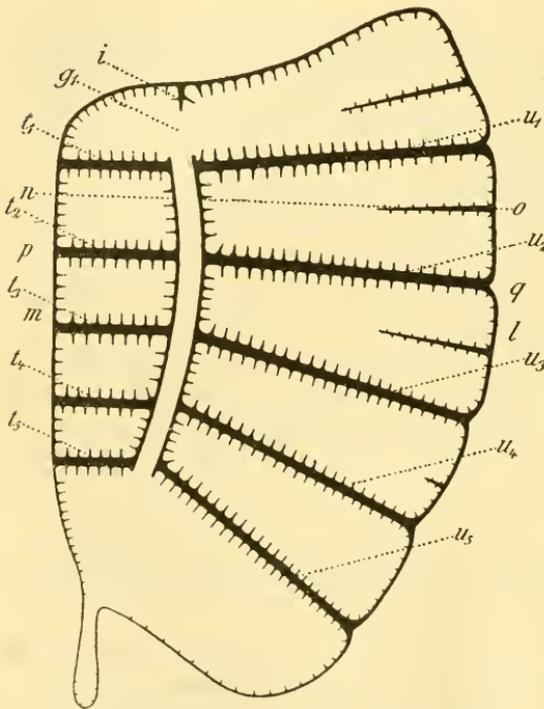
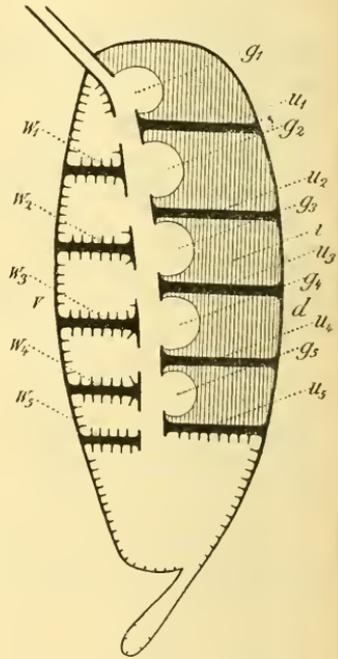


Fig. G.



Wenn auch die Lunge von *Testudo graeca* auf den ersten Blick in ihrem innern Bau eine gewisse Uebereinstimmung mit der der vorigen Art nicht verkennen lässt, in so fern auch bei ihr das Lumen durch drei Längswände und eine Anzahl von Querwänden abgetheilt wird, so verhalten sich die so gebildeten Kammern in ihrer Anordnung und Zahl doch anders als bei *Emys orbicularis*. Von den drei Längswänden spannt sich die eine, *i* (Fig. F, G, H und J) zwischen der Dorsalwand des Bronchus und der dorsalen und vordern Lungen-

wand aus. Die zweite, *k* (Fig. H und J), verstreicht zwischen der Medialwand des Bronchus und der medialen Lungenwand, die dritte, *h* (Fig. H und J) zwischen der lateralen Wand des Bronchus und der ventralen Lungenwand. Denkt man sich jede dieser drei Längswände nach dem Innern des Bronchus zu verlängert, bis sie einander schneiden, so bildeten je zwei von ihnen in der Schnittlinie einen stumpfen Winkel.

Keine der drei Längswände setzt sich nach hinten über das Ende des Bronchus hinaus fort.

Während *k* und *h* keinerlei Durchbohrung aufweisen, ist *i* von 5 grossen, rundlichen Oeffnungen, *g*<sub>1</sub>, *g*<sub>2</sub>, *g*<sub>3</sub>, *g*<sub>4</sub>, *g*<sub>5</sub> (Fig. G), durchbrochen. Diese sind so angeordnet, dass sich je eine von ihnen mit einer der dorsalen Oeffnungen des Bronchus vereinigt. Durch die drei Längswände werden die vordersten drei Viertel des Hohlraumes

Fig. H.

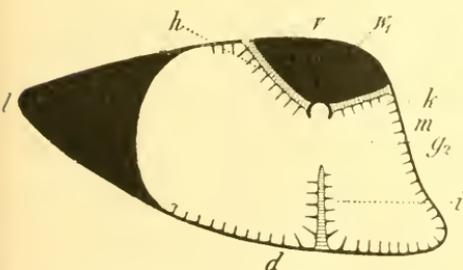
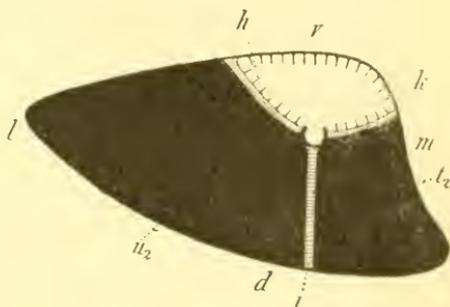


Fig. J.



der Lunge in einen lateralen, einen dorsalen und einen ventralen Raum abgetheilt. Den dahinter liegenden Abschnitt will ich wie bei *Emys orbicularis* als Endkammer bezeichnen.

Der laterale sowie der ventrale und dorsale Raum werden durch je 5 Querwände abgekammert. Im lateralen Raum verlaufen die beiden vordersten, *u*<sub>1</sub> und *u*<sub>2</sub>, ungefähr parallel der Querschnittsebene, während die 3 andern, *u*<sub>3</sub>, *u*<sub>4</sub> und *u*<sub>5</sub>, mit der Längsaxe der Lunge je einen stumpfen Winkel bilden, wie dies Fig. F zeigt.

Die lateralen Querwände treffen die laterale Seite des Bronchus in den Wandstücken, die hinter dessen dorsalen Oeffnungen liegen (Fig. G).

Der laterale Raum der Lunge wird durch die lateralen Querwände in 5 laterale Kammern geschieden. Diese communiciren, wie aus dem Gesagten und aus den Figuren hervorgeht, alle unmittelbar mit dem Bronchus. Unter einander und mit dem ventralen Raum

stehen sie nur in mittelbarer Verbindung. Mit dem dorsalen Raum dagegen communiciren sie unmittelbar durch die Oeffnungen  $g_1—g_5$ .

Die Endkammer verhält sich ebenso wie die lateralen Kammern, mit dem Unterschied, dass sie auch mit dem dorsalen Raum nur mittelbar durch den Bronchus communicirt.

In das Lumen der lateralen Kammern springen von der lateralen Kante her Septen vor (Fig. F u. H), wie wir sie ähnlich bei *Emys orbicularis* getroffen haben, und zwar findet sich in der linken Lunge in jeder der drei vordern Kammern ein grösseres, in der vierten ein kleineres Septum. Das grösste davon ist das in  $L_1$  auftretende. Es erstreckt sich in die Kammer hinein bis über die Hälfte des Abstandes der lateralen Kante vom Bronchus. Die rechte Lunge weicht in so fern von der linken etwas ab, als bei ihr auch in  $L_5$  ein Septum auftritt. Dieses ist ebenso wie das in  $L_4$  befindliche grösser als das in  $L_4$  der linken. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass in den drei vordersten lateralen Kammern der rechten Lunge vor und hinter jedem grössern Septum noch ein kleineres vorhanden ist.

Der hintere mediale Abschnitt der Endkammer stülpt sich in den schon erwähnten, zipfelförmigen Fortsatz aus (Fig. F und G), der sich zwischen dem proximalen Theil der Beckenrippen und dem Panzer hindurch schiebt. Er hat bei der 80 mm langen Lunge, die dieser Beschreibung zu Grunde gelegen hat, eine Länge von 16 mm<sup>1)</sup>. Da, wo er aus der Lunge austritt, ist er am engsten (2 mm weit), seine grösste Breite (3 mm) hat er in der Hälfte seiner Länge.

Die dorsalen und ventralen Querwände verlaufen alle nahezu parallel der Querschnittebene. Die dorsalen,  $t_1—t_5$  (Fig. F und J), verschmelzen mit der Längswand  $i$  und dem Bronchus auf deren medialer Seite an denselben Stellen, an denen sich auf der lateralen Seite die lateralen Querwände ansetzen (Fig. F und J). Sie scheiden den dorsalen Raum in 5 dorsale Kammern. Diese stehen durch die Oeffnungen  $g_1—g_5$  (Fig. G und H) in unmittelbarer Verbindung mit den 5 lateralen. Auch mit dem Bronchus communiciren sie unmittelbar, indem, wie wir gesehen haben, die dorsalen Oeffnungen des Bronchus zusammenfliessen mit den Oeffnungen  $g_1—g_5$ . Unter einander und mit den übrigen Kammern communiciren sie nur mittelbar durch den Bronchus.

Die ventralen Querwände  $w_1—w_5$  (Fig. G und H) treffen die

1) Bei der Präparation ist er stark verletzt worden.

ventrale Seite des Bronchus in den Wandstücken, die hinter dessen ventralen Oeffnungen liegen.

Die 5 ventralen Kammern, die durch diese Querwände gebildet werden, stehen unter einander und mit allen übrigen Kammern der Lunge nur mittelbar durch den Bronchus in Verbindung. Mit diesem selbst communiciren sie unmittelbar durch dessen ventrale Oeffnungen.

Somit stehen in der Lunge von *Testudo graeca* in unmittelbarer Verbindung mit dem Bronchus:

alle Kammern,

in unmittelbarer Verbindung unter einander:

$$\begin{array}{ll} L_1 \text{ mit } D_1 & L_3 \text{ mit } D_3 \\ L_2 \text{ „ } D_2 & L_4 \text{ „ } D_4 \\ & L_5 \text{ mit } D_5. \end{array}$$

Die Alveolen zeigen eine ähnliche Ausbildung wie bei *Emys orbicularis*. Sie sind besonders stark entwickelt in den lateralen Kammern und hier speciell in der Nachbarschaft des Bronchus sowie längs der Nähte, in denen sich die lateralen Querwände mit der dorsalen und ventralen Lungenwand vereinigen. Nach der lateralen Kante zu werden alle Alveolen flacher. Auch die Septen, die in die lateralen Kammern vorspringen, tragen nur ziemlich flache Alveolen.

In den ventralen Kammern befinden sich grössere und tiefere Alveolen auf der ventralen, in den dorsalen Kammern auf der dorsalen Wand.

Der erwähnte zipfelförmige Lungenfortsatz ist in seinem vordern Abschnitt glattwandig, in seinem hintern befinden sich einige kleinere Alveolen. —

Ich habe von *Testudo graeca* noch ein zweites Exemplar untersuchen können, dessen Lunge nur wenig kleiner ist als die des ersten, von dieser aber dadurch abweicht, dass der Bronchus nur von 4 ventralen und 4 dorsalen Oeffnungen durchbrochen, und dass die Zahl der Querwände um je 1 verringert ist. Dem entsprechend finden sich nur 4 laterale, 4 dorsale und 4 ventrale Kammern.

Ob diese Abweichung nur zufällig ist oder ob sie in einem Altersunterschied der beiden Thiere ihren Grund hat, kann ich vorerst nicht entscheiden.

Bei *Testudo tabulata* verhält sich die grösste Länge der

Lunge <sup>1)</sup> zum grössten Querdurchmesser, der etwa in der halben Länge des Organs liegt, ungefähr wie 5 : 2. Ich sehe von einer Angabe über das Verhältniss des grössten Querdurchmessers zum entsprechenden dorso-ventralen Durchmesser ab, da dies wegen der noch zu besprechenden Mängel, die sich bei der Herstellung des Präparats ergeben haben, zwecklos wäre.

Der Bogen, den die laterale Kante beschreibt, ist flacher als bei *T. graeca*. Er zeigt in seinem vordersten Viertel eine Einschnürung nach der Medialseite zu.

Der laterale Theil der vordern Lungenpartie ist ziemlich stark nach vorn vorgezogen.

Die Lungen verlängern sich nicht nur nach hinten über das Becken hinaus, sondern setzen sich auch nach vorn über den Schultergürtel hinaus bis zum hintern untern Rand der beiden vordersten Randplatten fort.

Der Bronchus tritt etwa im Beginn des zweiten Längenfünftels in die Lunge ein und verläuft darin in ganz ähnlicher Weise wie bei der vorigen Art. Er endigt etwa mit dem Beginn des hintersten Fünftels. Auf seinem intrapulmonalen Verlauf ist er von 7 ventralen und 7 dorsalen, ovalen, grossen Oeffnungen durchbrochen.

Wir haben bis jetzt im Bauplan der Lunge von *T. tabulata* eine gewisse Uebereinstimmung mit *T. graeca* gefunden, wie dies bei der nahen verwandtschaftlichen Stellung der beiden Thiere ja auch zu erwarten war. Eine weitere Uebereinstimmung besteht darin, dass bei *T. tabulata* 2 Längswände vorhanden sind, die in ihrer Lage und ihrem sonstigen Verhalten durchaus denen entsprechen, die ich bei *T. graeca* mit *i* und *k* bezeichnet habe. Ferner wird auch bei *T. tabulata* die laterale und mediodorsale Partie der Lunge von Querwänden und zwar von je 7 durchstellt, die den lateralen und dorsalen Querwänden bei *T. graeca* vollkommen entsprechen.

Abweichend scheint sich bei Betrachtung meines Präparates die Lunge von *T. tabulata* dadurch zu verhalten, dass vermisst werden ventrale Querwände und eine Längswand, die der bei *T. graeca* mit *h* bezeichneten entspräche, ausserdem dadurch, dass von den lateralen Querwänden eine Anzahl mit ihren lateralen Abschnitten verwachsen sind. So kommt es in der rechten Lunge zu einer Vereinigung der 3 vordersten lateralen Querwände. Man gewinnt dadurch den Ein-

1) Die zipfelförmigen Fortsätze (vgl. weiter hinten) sind bei der Messung ausser Acht gelassen worden.

druck, als habe man es statt mit 3 Querwänden nur mit einer einzigen, sehr derben Querwand zu thun, die sich mit ihrer Annäherung an den Bronchus hin in 3 Aeste spalte. In der linken Lunge verschmelzen in ganz ähnlicher Weise die 3. und 4. sowie die 5. und 6. Querwand. Hier zeigen ausserdem die beiden vordersten lateralen Querwände eine Eigenthümlichkeit, indem sie vom Bronchus nach der lateralen Kante hin aussergewöhnlich stark divergiren.

Dieses merkwürdige Verhalten der lateralen Querwände scheint mir abnorm und individueller Natur zu sein. Dafür spricht 1. der Umstand, dass ich ähnliche Vorkommnisse bei keiner andern Chelonier-Lunge gefunden habe; 2. die Erscheinung, dass in der einen Lunge von *T. tabulata* laterale Querwände den typischen Verlauf zeigen, die in der andern davon abweichen; 3. die Thatsache, dass bei keiner der lateralen Querwände, die sich partiell vereinigt haben, die Stellen, in denen sie mit dem Bronchus verschmelzen, abweichen von der Lage, die ich für *T. graeca* als typisch gefunden habe.

Nehmen wir also an, dass in einer normal ausgebildeten Lunge von *T. tabulata* 7 normal ausgebildete laterale Querwände vorhanden seien, so ergiebt sich, dass von den Anfangs festgestellten Punkten, worin die Lunge von der der vorigen Art abzuweichen schien, nur noch 2 übrig geblieben sind. Allein ich habe Grund anzunehmen, dass ein anderes (besseres) Präparat auch hierin uns eines andern belehren werde, dass sich nämlich die Lunge von *T. tabulata* auch in der Ausbildung der Längswand *h* sowie der ventralen Querwände, mit andern Worten, in dem Vorhandensein der ventralen Kammern übereinstimmend verhalten werde mit der Lunge von *T. graeca*. Ohne Zweifel ist nämlich mein Präparat und namentlich dessen ventraler Theil bei der Fixirung nicht prall genug mit Chromsäure gefüllt gewesen<sup>1)</sup>, wodurch es hat geschehen können, dass die fraglichen Wandungen derart zusammengefallen sind, dass sie auf den ersten Blick zu fehlen scheinen. Bei eingehendem Studium des Präparats lassen sie sich in der That noch an einigen Stellen erkennen.

Darnach hätten wir also die Lunge von *T. tabulata* dem Wesen ihres Bauplans nach als übereinstimmend mit der von *T. graeca* anzusehen, und die Abweichungen wären gradueller Art, in so fern als bei *T. tabulata* die Zahl der Querwände und demgemäss auch die der Kammern eine Steigerung erfahren hat.

Septen, wie wir sie bei *T. graeca* in den lateralen Kammern ge-

1) Dazu kam, dass in Folge einer Ueberhitzung beim Trocknen noch starke Schrumpfungen eingetreten sind.

funden haben, sind auch bei *T. tabulata* vorhanden, allerdings nicht durchgängig so stark ausgebildet wie dort. So tritt in der rechten Lunge nur in  $L_1$  ein grösseres Septum auf, in  $L_5$  ein kleineres, in  $L_6$  2 kleinere. In der linken Lunge finden sich in  $L_2$  ein grösseres und ein kleineres Septum, in  $L_3$  ein grösseres, in  $L_5$  ein kleineres.

Die Alveolen zeigen eine ähnliche Ausbildung wie bei *T. graeca*, nur sind sie durchweg grösser und tiefer als dort. In den lateralen und dorsalen Kammern haben in der Nachbarschaft des Bronchus verschiedene von ihnen eine derartige Tiefe, dass man sie besser als sackartige Gänge bezeichnete. Auch in der Endkammer, wo sie sowohl bei *T. graeca* als auch bei *Emys orbicularis* nur schwach entwickelt sind, hat *T. tabulata* — wenn man von dem lateralen Theil der Kammer absieht, der sich wie bei den andern Arten verhält — einen gut entwickelten Alveolenbezug.

Der Zipfel, mit dem sich jede Lunge nach hinten über das Becken hinaus fortsetzt, geht vom hintersten medialen Abschnitt der Endkammer aus. Er hat eine Länge von 50 mm<sup>1)</sup>. In seiner vordern Partie ist er 11 mm breit. Sein hinteres Ende ist keulenförmig erweitert, es hat einen Durchmesser von 20 mm. Von der innern Oberfläche springen einige wenige Leisten vor, zu einer eigentlichen Alveolenbildung kommt es indessen nicht.

In der linken Lunge bildet die Endkammer etwas vor der Stelle, wo der erwähnte Zipfel seinen Ausgang nimmt, auf der ventralen Seite eine zweite Ausstülpung, die allerdings weit kleiner ist als der Zipfel. Sie ist ventralwärts gerichtet und hat eine unregelmässig halbkugelige Gestalt. Die Oeffnung, durch die sie mit der Endkammer in Verbindung steht, ist beträchtlich kleiner als ihr Durchmesser. Ihre Innenwand ist glatt.

Nach vorn setzt sich jede Lunge in 2 Aussackungen fort. Die eine entspringt dicht vor der Eintrittsstelle des Bronchus von der ventralen Wand von  $L_1$ . Sie erstreckt sich nach vorn etwa bis in die Mitte der Entfernung der Eintrittsstelle des Bronchus vom hintern untern Rand der vordersten Randplatten. Indem sie sich von der Lunge entfernt, nimmt sie an Durchmesser zu, so dass sie eine birnförmige Gestalt aufweist. Ihre dorsale Wand liegt auf der ventralen der zweiten Aussackung und ist damit verwachsen. Diese zweite Aussackung erweist sich als Fortsatz von  $D_1$ . Sie ist da, wo sie von der Lunge entspringt, ebenfalls weit enger als in ihrem distalen

---

1) Die Länge der untersuchten Lunge beträgt ohne die Fortsätze 180 mm.

Theil, so dass sie bei ihrer ziemlich beträchtlichen Länge eine keulenförmige Gestalt zeigt.

Sie reicht bis zum hintern untern Rand der vordersten Randplatten. An der breitesten Stelle ist sie ungefähr halb so breit wie die Lunge selbst. Die der rechten Lunge greift mit dem vordersten Theil ihrer medialen Partie etwas über die Medianebene hinüber nach der linken Lunge. Die innere Wandung dieser beiden vom vordern Lungenabschnitt ausgehenden Zipfel ist mit grossen, flachen Alveolen bedeckt.

Diese Ausstülpungen der *Testudo*-Lunge sind morphologisch ohne Zweifel gleichwerthig den Aussackungen, die wir bei verschiedenen Lacertilier-Lungen getroffen haben, physiologisch bilden sie wie diese für uns vorerst noch ein Räthsel.

Bei *Trionyx sinensis* WIEGM. (Familie der *Trionychidae*) verhält sich die grösste Längenausdehnung der Lunge zu deren grösstem Querdurchmesser, der etwa in halber Länge des Organs liegt, wie 2 : 1. Der grösste Querdurchmesser verhält sich zum grössten dorsoventralen Durchmesser, auf demselben Querschnitt gemessen, wie 2 : 1. Der Bogen, den die laterale Kante beschreibt, ist mässig stark.

Im innern Bau zeigt mein Präparat bei Weitem nicht die Regelmässigkeit, wie wir sie bei den andern Chelonier-Lungen gefunden haben. Gerade aber der Umstand, dass bei diesen eine so grosse Gesetzmässigkeit herrscht, macht es sehr wahrscheinlich, dass die Unregelmässigkeiten in der *Trionyx*-Lunge individueller Natur sind. Von dieser Voraussetzung ausgehend, werde ich sie vorläufig als nicht vorhanden ansehen und sie auch auf den schematischen Figuren nicht darstellen. Das Verständniss wird dadurch sehr erleichtert.

Der Bronchus tritt etwa im Beginn des zweiten Längenachtels in die Lunge ein. Er verläuft darin ungefähr parallel der medialen Lungenwand, wobei er sich etwas von der ventralen gegen die dorsale Lungenwand hinwendet (Fig. L.) Er endigt etwa in der halben Länge des Organs. Er hat durchweg dieselbe Weite. Die dorsale Partie seiner Wand ist von 5 grossen, ovalen Oeffnungen durchbrochen, die in ungefähr gleichen Abständen von vorn nach hinten auf einander folgen. In seiner ventralen Wand sind 4 solcher Oeffnungen vorhanden.

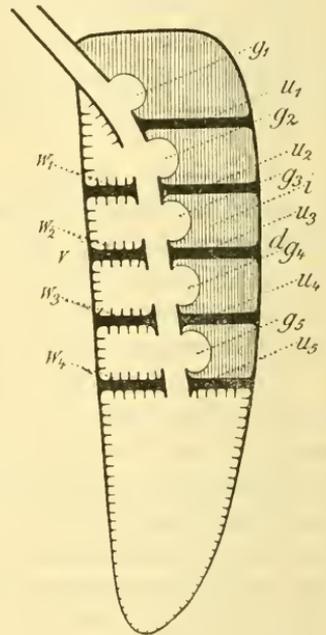
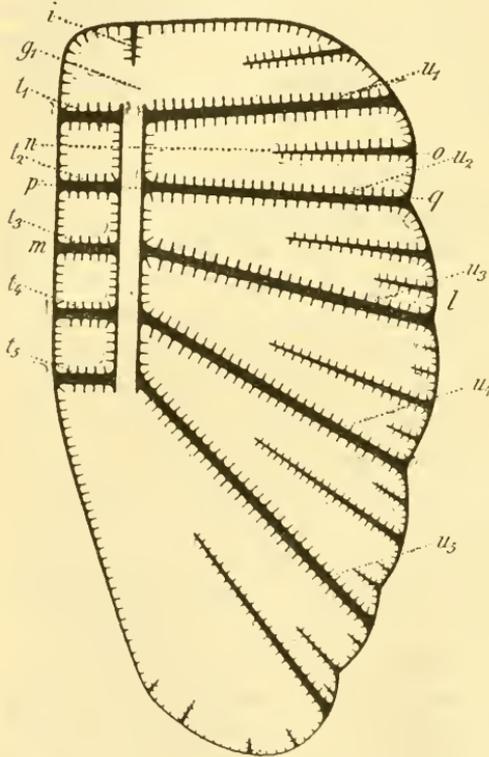
Diese Oeffnungen des Bronchus sind — wenn wir von der ersten dorsalen absehen — nicht, wie wir es bisher getroffen haben, in der Weise angeordnet, dass sie mit Stücken der gegenüberliegenden Wand

correspondiren, es correspondiren vielmehr die Oeffnungen der einen mit den Oeffnungen der gegenüberliegenden Seite und zwar der Art, dass die vorderste (erste) ventrale Oeffnung der zweiten dorsalen entspricht u. s. f. (Fig. L). Gegenüber der ersten dorsalen Oeffnung befindet sich ein Stück Bronchuswand.

Zwischen dem Bronchus und der Lungenwand verlaufen 3 Längswände, die in ihrem Verhalten vollständig mit denen übereinstimmen, die ich bei *Testudo graeca* mit *h*, *i* und *k* bezeichnet habe (Fig. K, L,

Fig. K.

Fig. L.



M und N). Die einzige Abweichung besteht darin, dass bei *Trionyx sinensis* *h* und *k* sich etwas über das Ende des Bronchus hinaus nach hinten fortsetzen, dabei findet eine Vereinigung ihrer, der Dorsalwand der Lunge zugekehrten, Ränder statt. Diese Vereinigung tritt indessen nicht bereits unmittelbar hinter der Bronchusendigung ein, sie beschränkt sich vielmehr auf die allerhinterste Partie von *h* und *k*.

Wie bei den Cheloniern, deren Lungen ich schon beschrieben habe, so wird auch bei *Trionyx sinensis* die Lunge durch die 3 erwähnten Längswände in einen lateralen, einen dorsalen und einen ventralen

Raum abgetheilt. In diesen Räumen bewirken ganz ähnliche Querwände, wie wir sie schon haben kennen lernen, die Bildung von lateralen, dorsalen und ventralen Kammern (Fig. K, L und N).

So finden sich im lateralen Raum 5 laterale Querwände,  $u_1—u_5$ , davon laufen die beiden vordersten annähernd parallel der Querschnittebene, während die 3 hintern mit der Längsaxe der Lunge je einen stumpfen Winkel bilden, wie dies Fig. K zeigt.

Die lateralen Querwände vereinigen sich mit den lateralen Wandstücken des Bronchus, die hinter dessen dorsalen Oeffnungen liegen (Fig. L).

Der dorsale Raum wird durch 5 dorsale Querwände abgekammert,  $t_1—t_5$  (Fig. K und N). Diese laufen alle parallel der Querschnittebene und vereinigen sich mit dem Bronchus auf dessen mediodorsaler Seite an den entsprechenden Stellen, an denen ihn die lateralen Querwände auf der lateralen Seite treffen. In der vordersten dorsalen Kammer spannt sich zwischen  $t_1$  und  $i$  eine Wand aus, die ungefähr

Fig. M.

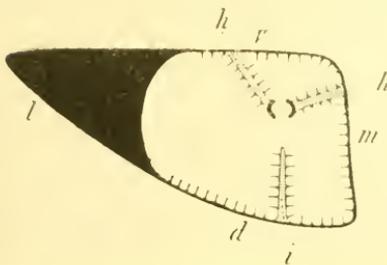
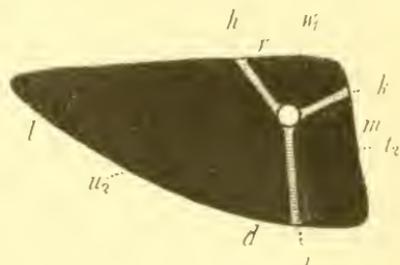


Fig. N.



parallel läuft der dorsalen Lungenwand. Sie setzt sich an die Vorderseite von  $t_1$  an, etwa in halber Höhe (gemessen in dorsoventraler Richtung) dieser Querwand.

Sie bewirkt in  $D_1$  die Bildung zweier Unterabtheilungen, einer dorsalen und einer ventralen. Die Scheidung ist jedoch nicht vollständig, indem sich in der erwähnten Wand und zwar in dem Winkel, den  $i$  und  $t_1$  mit einander bilden, eine ziemlich grosse Oeffnung befindet.

Der ventrale Raum wird durch 4 Querwände zerlegt, die ebenfalls parallel der Querschnittebene verlaufen,  $w_1—w_4$  (Fig. L und N). Von ihren Ansatzpunkten auf der ventralen bzw. medioventralen Seite des Bronchus gilt dasselbe, was ich soeben von den dorsalen Querwänden gesagt habe, mit der Bemerkung, dass die vorderste ventrale Querwand die ventrale Wand des Bronchus in dem Wandstück trifft, das sich zwischen der 1. und 2. ventralen Bronchusöffnung befindet.

Wenn auch bei *Trionyx sinensis* in Folge der andern Anordnung der ventralen und dorsalen Bronchusöffnungen und der dem ent-

sprechend veränderten Stellung der Querwände die Lage der Kammern zu einander anders ist als bei *Testudo graeca*, so communiciren diese doch in derselben Weise wie dort, also:

alle unmittelbar mit dem Bronchus,  
unmittelbar mit einander

$$\begin{array}{ccc} L_1 \text{ und } D_1 & & L_3 \text{ und } D_3 \\ L_2 \text{ ,, } D_2 & & L_4 \text{ ,, } D_4 \\ & & L_5 \text{ und } D_5 \end{array}$$

Alles, was bis jetzt gesagt worden ist, bezieht sich auf die linke Lunge. Die rechte verhält sich im Wesentlichen ebenso, sie weicht von der linken nur dadurch ab, dass bei ihr die Zahl der ventralen und dorsalen Bronchusöffnungen sowie die der lateralen, dorsalen und ventralen Querwände, dem entsprechend auch die Zahl der lateralen, dorsalen und ventralen Kammern um je 1 vermehrt ist.

Ich habe es absichtlich bis zu dieser Stelle aufgeschoben, von den Septen zu sprechen, die auch bei *Trionyx sinensis* den lateralen Theil der lateralen Kammern und der Endkammer durchziehen, indem auch hierin beide Lungen von einander abweichen.

Zunächst sei ganz allgemein bemerkt, dass diese Septen nach Zahl und Grösse weit stärker entwickelt sind, als wir es bisher gefunden haben. So ist in jeder lateralen Kammer, mit Ausnahme von  $L_1$  der rechten Lunge, ein grosses Septum vorhanden, das sich in die Lunge hinein erstreckt, ungefähr bis zur Hälfte der Entfernung der lateralen Kante vom Bronchus. Einzelne springen sogar noch weiter vor, andere nicht ganz so weit.

In der Endkammer der rechten Lunge ist noch ein zweites grosses Septum vorhanden, das sich durch ganz besondere Grösse auszeichnet.

Von kleineren Septen befinden sich in der linken Lunge: in  $L_3$  1, in  $L_4$  3, in  $L_5$  3, in der Endkammer 7; in der rechten Lunge: in  $L_2$  2, in  $L_3$  2, in  $L_4$  4, in  $L_5$  3, in  $L_6$  3, in der Endkammer 7.

Die Alveolen sind bei *Trionyx sinensis* ganz ähnlich ausgebildet wie bei den Cheloniern, deren Lungen ich bereits beschrieben habe. Auf der dorsalen und ventralen Wand der lateralen Kammern nehmen sie vom Bronchus nach der lateralen Kante hin an Tiefe ab, allerdings nicht so stark wie bei den andern Arten.

Da die lateralen Querwände sowie die Septen, die in den lateralen Kammern auftreten (selbst die kleinern von ihnen) durchweg, also auch in den Partien nächst der lateralen Kante, einen wohlentwickelten Alveolenbezug haben, so erscheint, bei dem geringen gegenseitigen Abstand von lateralen Querwänden und Septen und der Septen unter einander, der Raum zwischen je 2 Septen oder zwischen 1 Septum

und 1 lateralen Querwand zu einem mehr oder minder langen Gang eingeeengt, der einen nur sehr geringen Durchmesser hat.

Nachdem ich geschildert habe, wie sich die Lunge von *Trionyx sinensis* meiner Vermuthung nach bei typischer Ausbildung verhalten wird, will ich noch die Punkte angeben, in denen mein Präparat von dem Normalplan, wenn ich mich dieses Ausdrucks bedienen darf, abweicht. In der linken Lunge tritt in der 2. ventralen Kammer eine Scheidewand auf, die vollständig das Verhalten der ventralen Querwände zeigt. Sie läuft etwa in der Mitte zwischen der ersten und zweiten ventralen Querwand hin und theilt die zweite ventrale Oeffnung des Bronchus gleichsam in 2 Oeffnungen, die zweite ventrale Kammer gleichsam in 2 Kammern.

Eine ganz ähnliche Erscheinung treffen wir in der zweiten dorsalen Kammer der linken Lunge. Hier verläuft die Scheidewand nicht in der Mitte zwischen den beiden die Kammer begrenzenden Querwänden, sie ist vielmehr ziemlich nahe an die erste dorsale Querwand hinangerückt. In der rechten Lunge weichen die zweite ventrale und die dritte dorsale Oeffnung des Bronchus etwas von der typischen Lage ab, indem diese etwas nach hinten, jene etwas nach vorn verschoben erscheint. In der hintersten dorsalen Kammer der rechten Lunge tritt eine ganz ähnliche Scheidewand auf, wie wir sie soeben in  $V_2$  und  $D_2$  der linken Lunge haben kennen lernen. Endlich hat die vorderste ventrale Kammer der rechten Lunge nur einen sehr geringen Umfang, was indessen auf mangelhafte Conservirung zurückzuführen sein dürfte.

Bei *Thalassochelys caretta* (L.) (Familie der *Chelonidae*) verhält sich die grösste Längenausdehnung der Lunge zu deren grösstem Querdurchmesser, der etwa im Beginn des zweiten Längendrittels liegt, ungefähr wie 2 : 1. Der grösste Querdurchmesser verhält sich zum grössten dorsoventralen Durchmesser, auf demselben Querschnitt gemessen, ebenfalls ungefähr wie 2 : 1. Der Bogen, den die laterale Kante beschreibt, ist ziemlich stark gekrümmt.

Der Bronchus tritt etwa am Ende des vordersten Längensiebtels in die Lunge ein. Er setzt sich darin fort bis ungefähr zum Beginn des hintersten Längensiebtels. Dabei streicht er annähernd parallel der medialen Wand der Lunge, indem er sich gleichzeitig von der ventralen etwas gegen die dorsale Lungenwand hinwendet. Er wird von vorn nach hinten zu ein wenig enger<sup>1)</sup>. Seine Wand wird von

1) Die Knorpelstücke, die ihn bilden, sind in weit grösserer Zahl vorhanden als bei den andern Arten, auch liegen sie dichter zusammen als dort.

ungefähr 60 mehr oder weniger ovalen Oeffnungen durchbrochen. Diese beginnen schon sehr weit vorn. 22 von ihnen zeichnen sich durch besondere Grösse aus. Von diesen befinden sich 11 auf der lateralen und 11 auf der medialen Seite (Fig. O). Die auf der lateralen beginnen weiter vorn als die auf der medialen.

Die Abstände zwischen je zweien dieser grössern Oeffnungen sind nicht so gleichmässig, wie wir es bei den wandständigen Bronchusöffnungen der andern Arten gefunden haben, in Folge dessen findet ein regelmässiges Alterniren von Oeffnungen und Wandstücken wie dort nicht statt.

Die kleinern Oeffnungen liegen regellos zwischen den grössern theils in der lateralen, theils in der medialen, vorwiegend aber in der ventralen und dorsalen Wand des Bronchus. In seinem vordern Abschnitt sind sie auf die dorsale, laterale und mediale Wand beschränkt; auf der ventralen fehlen sie hier vollständig. Während sie im vordern Abschnitt nur spärlich vorhanden sind, nimmt ihre Zahl nach hinten beträchtlich zu. Im hintersten Abschnitt des Bronchus liegen sie so dicht zusammen, dass dessen Wand siebartig durchbrochen erscheint. Die allervorderste Oeffnung befindet sich in der dorsalen Wand des Bronchus, nicht weit hinter dessen Eintrittsstelle in die Lunge. Sie ist zwar nicht so gross wie die grossen lateralen und medialen Oeffnungen, übertrifft aber die durchschnittliche Grösse der übrigen immerhin bedeutend.

Durch alle diese Oeffnungen gelangt man in Gänge, die die Lunge durchziehen. Den grössern Oeffnungen entsprechen grössere Gänge, den kleinern kleinere. Jene führen bis zur Lungenwand, diese endigen meist schon früher. Alle endigen geschlossen.

Von vielen der Gänge, insbesondere den grössern, gehen Gänge 2. Ordnung ab, von diesen wieder Gänge 3. Ordnung u. s. f.

Der Durchmesser der Gänge ist sehr klein, da wo sie vom Bronchus abgehen, nicht grösser als der Durchmesser ihrer Mündungsöffnung. Mit der Entfernung von ihrem Ursprung nehmen sie etwas, allerdings nicht viel, an Weite zu.

Ich will die Gänge, die mit den grossen lateralen und medialen Oeffnungen beginnen, als laterale und mediale Gänge bezeichnen.

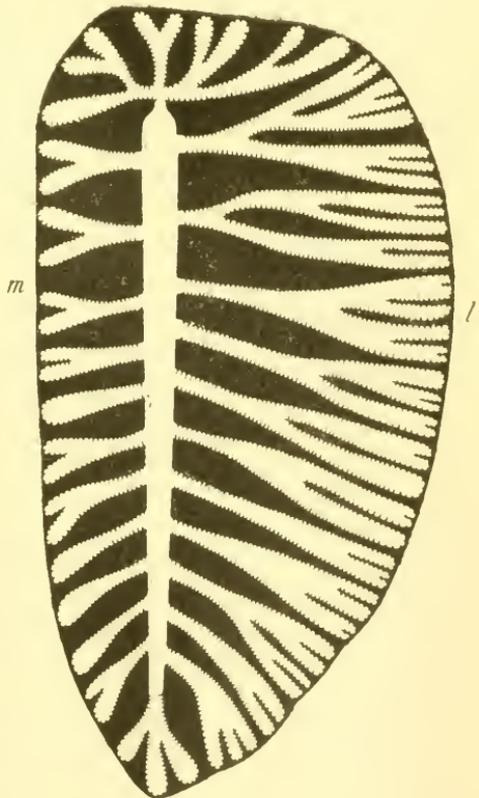
Die lateralen Gänge begeben sich vom Bronchus aus auf directem Wege nach der lateralen Kante der Lunge hin (Fig. O u. P). Die vordersten von ihnen verlaufen ungefähr parallel der Querschnittebene, die hintern bilden mit der Längsaxe des Organs einen stumpfen Winkel in der Weise, wie es aus Fig. O ersichtlich ist. Die meisten lateralen Gänge

spalten sich in einen vordern und einen hintern Ast. Die vordersten thun dies schon bald nachdem sie vom Bronchus abgegangen sind, die hintern nachdem sie etwa die Hälfte des Abstands der lateralen Kante vom Bronchus erreicht haben (Fig. O). Die beiden Aeste gehen in einem spitzen Winkel aus einander. Manche von ihnen gabeln sich mit ihrer Näherung an die laterale Kante der Lunge auf analoge Weise in je 2 weitere Zweige.

Je mehr sich die lateralen Gänge und deren Aeste der lateralen Kante der Lunge nähern, desto geringer wird ihr gegenseitiger Abstand. Unmittelbar an der lateralen Kante sind sie nur durch eine dünne Wand von einander getrennt. In dieser Partie bietet

Fig. O.

die Lunge ein Bild dar, ganz ähnlich wie wir es bei *Trionyx sinensis* getroffen haben, und wir erkennen, dass die äussersten Zweige, in die sich die Aeste der lateralen Gänge gespalten haben, dadurch zu Stande gekommen sind, dass von der lateralen Kante her in den Hohlraum der Aeste Septen hineingewachsen sind, die sich zwischen der ventralen und dorsalen Lungenwand ausspannen und vollkommen den kleinern Septen entsprechen, die sich bei *Trionyx sinensis* in den lateralen Kammern zwischen den grossen Septen befinden. Bei eingehendem Studium erkennen wir weiter, dass auch die Entstehung der grössern Aeste, in die sich die lateralen Gänge gespalten haben, auf das Auftreten von



Septen — hier natürlich von grössern — zurückzuführen ist. Die Alveolen, die ihnen aufsitzen, sind ausserordentlich stark entwickelt, um so stärker, je mehr sich die Septen von der lateralen Kante der Lunge entfernen. Dadurch erscheinen die Septen selbst sehr verdickt,

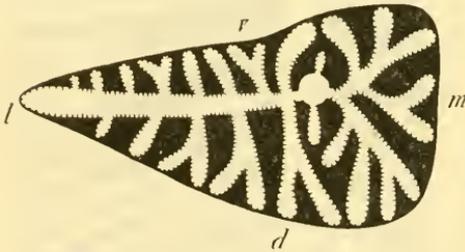
die Hohlräume zwischen ihnen und den Wandungen der lateralen Gänge aber auf die engen Canäle reducirt, die ich vorhin als Aeste bezeichnet habe.

Ausser diesen grossen Septen und den schon erwähnten kleinern findet sich noch eine ganze Anzahl vor, die, noch weit kleiner als diese, von der lateralen Kante her in die äussersten Zweige der lateralen Gänge hinein vorspringen.

Wenn wir von der soeben erwähnten Gabelung der lateralen Gänge absehen, so ist deren Verzweigung in craniocaudaler und umgekehrter Richtung nur sehr gering, indem die Aeste, die von der vordern und hintern Wand der lateralen Gänge (und ihrer Aeste) ausserdem noch abgehen, sich mehr als tiefe Alveolen denn als Gänge darstellen.

Weit stärker verzweigen sich die lateralen Gänge in dorsoventraler und umgekehrter Richtung. Die Aeste, die von ihrer dorsalen Wand abgehen, wenden sich gegen die dorsale Lungenwand hin, die, die von ihrer ventralen Wand entspringen, begeben sich nach der ventralen

Fig. P.



Lungenwand, dabei spalten sich sowohl diese als auch jene wiederum in Zweige, die sich cranialwärts und caudalwärts wenden. Die dorsalen und ventralen Aeste, die zunächst dem Bronchus von den lateralen Gängen abgehen, senden einen Theil ihrer Zweige im Bogen gegen

die mediale Partie der Lunge hin, so dass sie den Bronchus von der dorsalen und ventralen Seite her umfassen (Fig. P).

Jeder der lateralen Gänge bildet mit seinen sämtlichen Ästen und deren Zweigen ein Röhrensystem, das vollständig unabhängig ist von den benachbarten und das nur mit dem Bronchus in unmittelbarer Verbindung steht.

Die medialen Gänge spalten sich, unmittelbar nachdem sie vom Bronchus abgegangen sind, in je 2 starke Aeste. Davon wendet sich der eine gegen die ventrale, der andere gegen die dorsale Kante der Lunge hin (Fig. P). In der vordern Lungenpartie verstreichen beide ungefähr parallel der Querschnittsebene, weiter hinten bilden sie, wie die lateralen Gänge, mit der Längsaxe des Organs einen stumpfen Winkel (Fig. O). Jeder von ihnen sendet wieder eine Anzahl von

kleinern Zweigen ab, der dorsale Ast vorwiegend gegen die dorsale, der ventrale besonders gegen die mediale und ventrale Lungenwand hin. Diese kleinern Zweige verlaufen in den verschiedensten Ebenen und gabeln sich ihrerseits wieder in der mannichfachsten Weise. Ein Theil von ihnen umgreift die dorsale und ventrale Partie des Bronchus von der medialen Seite her in ganz ähnlicher Weise, wie es Ausläufer der lateralen Aeste von der lateralen Seite her thun (Fig. P).

Das gesammte Röhrensystem eines jeden medialen Ganges ist ebenfalls vollständig unabhängig von den benachbarten.

Von der vorhin erwähnten vordersten Bronchusöffnung gehen strahlenförmig Gänge aus, die annähernd parallel laufen der ventralen Lungenwand. Die meisten von ihnen senden sowohl von ihrer Ventral- und Dorsal- als auch von ihrer Lateral- und Medialwand Aeste ab (Fig. O u. Q). Diese spalten sich zum Theil wieder in kleinere Zweige.

Das Gangsystem, das auf diese Weise im vordern Abschnitt der Lunge gebildet wird, communicirt mit den übrigen Gängen nur mittelbar durch den Bronchus.

Als ganz besondere Eigenthümlichkeit möge hier hervorgehoben werden, dass sich von der allervordersten und den vordern lateralen und medialen Bronchusöffnungen aus Knorpelstücke in unregelmässig netzförmiger Anordnung auf eine kurze Strecke weit in die Wandungen der entsprechenden Gänge fortsetzen. Am stärksten ist diese Knorpel einlagerung ausgebildet bei dem Gangsystem der allervordersten Oeffnung. Bei den lateralen und medialen Gängen ist sie weniger stark entwickelt und zwar um so geringer, je weiter hinten die Gänge vom Bronchus abgehen.

Die zahlreichen kleinern Oeffnungen der Bronchuswand bilden, wie ich schon erwähnt habe, die Mündungen von kleinern Gängen. Von diesen führen die einen bis hin zur Lungenwand, während die meisten schon vorher endigen, eingekeilt zwischen Aesten und Zweigen anderer Gänge. Viele sind so kurz, dass sie besser als tiefe Alveolen bezeichnet werden.

An den Bronchus schliesst sich nach hinten ein Rohr an, das in der Verlängerung des Bronchus verläuft, allmählich weiter wird, um im hintersten Abschnitt der Lunge als sackartiger Gang zu endigen (Fig. O). Seine Wand hat ganz das Aussehen wie die Wand des hintersten Theils vom Bronchus, sie ist nämlich ebenfalls von grössern

Fig. Q.



und kleinern Oeffnungen siebartig durchbrochen. Durch den Mangel an Knorpelstücken wird indessen dieses Rohr als etwas vom Bronchus Verschiedenes charakterisirt. Seine kleinern Oeffnungen führen in Alveolen, durch die grössern gelangt man in sackartige Gänge, die, den hintersten Abschnitt der Lunge durchziehend, sich gegen deren Wand hin begeben und hier geschlossen endigen. Mit ihrer Annäherung an die Lungenwand wird ihr Durchmesser etwas weiter. Einige von ihnen spalten sich wieder in 2 oder mehr Aeste.

Die Gänge, die von den verschiedenen Oeffnungen des Rohres abgehen (sammt ihren Verzweigungen), communiciren unter einander ebenso wenig unmittelbar wie die vom Bronchus abgehenden Gänge.

Die Wandungen des gesammten intrapulmonalen Gangsystems sind von Alveolen überzogen. Diese sind im Centrum der Lunge sehr eng und tief, gegen die Lungenwand hin werden sie flacher und weiter.

Alle Gänge zeigen auf dem Querschnitt eine mehr oder weniger rundliche Gestalt.

Nachdem ich hiermit meine thatsächlichen Befunde erschöpft habe, will ich versuchen, sie für die Phylogenie der Chelonier-Lunge zu verwerthen. Dabei soll im Besondern die Beantwortung der beiden folgenden Fragen unternommen werden:

1) Auf welchem Wege haben sich die einfachsten Chelonier-Lungen aus noch einfachern Lungenformen entwickelt?

2) Auf welchem Wege haben sich die complicirtern Chelonier-Lungen aus den einfachern entwickelt?

Wie aus dem I. Theil dieser Arbeit hervorgeht, kommt bei den Lacertiliern die Complication der Lunge zunächst durch die Entstehung und die darauf folgende Vergrösserung von Septen zu Stande, die sich von der ventralen und dorsalen Lungenwand erheben und sich, bei mehr oder weniger parallelem Verlauf zur Querschnittebene, zwischen der lateralen und medialen Lungenwand ausspannen.

Bei dem engen verwandtschaftlichen Zusammenhang, der zwischen Cheloniern und Lacertiliern anzunehmen ist, wird man sich naturgemäss fragen, ob die Complication, wie sie die einfachsten Chelonier-Lungen aufweisen, vielleicht ebenfalls auf die Entstehung und Vergrösserung derartiger Septen zurückgeführt werden könnte.

Nun finden wir zwar in den einfachsten Chelonier-Lungen, z. B. in der Lunge von *Emys orbicularis*, Wände, die, wie die erwähnten Septen, mehr oder weniger parallel zur Querschnittebene laufen, nämlich die lateralen, dorsalen und ventralen Querwände. Ihrer Lage

nach liessen sich diese jedoch nur von Septen ableiten, die von der lateralen und medialen Lungenwand ihren Ausgang genommen haben, wie dies in der Lunge von *Emys orbicularis* mit den kleinern Septen in den lateralen Kammern und der Endkammer der Fall ist. Darnach schienen also die einfachsten Chelonier-Lungen auf eine wesentlich andere Weise entstanden zu sein als die complicirtern Lacertilier-Lungen, und es schien unmöglich zu sein, beide auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen.

Ich glaube es indessen wahrscheinlich machen zu können, dass die Septen, aus denen die lateralen Querwände der *Emys*-Lunge einerseits und die dorsalen und ventralen andererseits entstanden gedacht werden können, dennoch den erwähnten Septen in den Lacertilier-Lungen homolog sind. Augenscheinlich hat sich nämlich mit der Verbreiterung und Abflachung des Schildkrötenkörpers die Lunge derart um ihre Längsaxe gedreht, dass die ventralen Theile derselben in eine laterale, die dorsalen in eine mediale Lage gerückt sind. Dies geht deutlich aus der Lage der Eintrittsstelle des Bronchus in die Lungen hervor: während diese bei den Lacertiliern sich an der medialen Lungenwand, unmittelbar ventral vom vordern dorsalen Lungenzipfel befindet <sup>1)</sup>, gehört sie bei den Schildkröten der ventralen Lungenwand an.

Schr wahrscheinlich wird sich auch aus dem Verlauf und der Lage der Lungenarterien ein Beweis für eine eingetretene Verlagerung der Lungen herleiten lassen.

Uebrigens haben auch andere Organe des Schildkrötenkörpers, z. B. der gesammte Darmtractus, besonders der Magen, in Anpassung an die Körpergestalt eine Verlagerung erfahren.

Auch sei darauf hingewiesen, dass wir bereits bei verschiedenen Lacertilier-Lungen ähnliche Verhältnisse gefunden haben: so zeigt bei *Phrynosoma*, *Agama stellio* und den Varaniden (vgl. l. c. p. 566, 570 und 580) der hintere Abschnitt der Lungen eine Verlagerung in der für die Chelonier-Lungen angegebenen Richtung, wobei die verlagerten Septen, die ohne Zweifel als homolog angesehen werden müssen den

---

1) Wenn ich im I. Theil dieser Arbeit p. 548 angegeben habe, bei den Lacertiliern liege die Eintrittsstelle der Luftwege auf „der Ventralseite der Lungen“, vgl. auch l. c. p. 580, so bezieht sich das nur auf die Lage der Luftwege zum vordern dorsalen Lungenzipfel; die Eintrittsstelle derselben in die Lungen befindet sich aber in deren medialer Wand.

nicht verlagerten, stets denselben Verlauf zeigen wie die Querwände und die erwähnten kleinern Septen in den einfachern Chelonier-Lungen.

Darnach hätten wir also die *Emys*-Lunge von einer Lunge abzuleiten, von deren ventraler (später lateraler) und dorsaler (später medialer) Wand Septen vorsprangen, also etwa wie bei *Calotes jubatus* (vgl. l. c. p. 564).

Dabei weist der Umstand, dass in der Lunge von *Emys orbicularis* 3 laterale und je 4 (medio-)ventrale und (medio-)dorsale Querwände vorhanden sind, darauf hin, dass die *Emys*-Lunge sich aus einer Lunge entwickelt hat, von deren lateraler (ursprünglich ventraler) Wand 3 und von deren medialer (ursprünglich dorsaler) Wand 4 Septen vorsprangen.

Bevor ich zeige, wie aus einer derartigen Lunge wirklich eine *Emys*-Lunge hat werden können, muss ich einer Eigenthümlichkeit gewisser Lacertilier-Lungen gedenken, die zu würdigen ich früher unterlassen habe: es kommt bei diesen, da wo Septen vorhanden sind, zuweilen vor, dass zwischen zwei in craniocaudaler Richtung benachbarten Septen eine Wand auftritt, die parallel zur Mittelebene der Lunge läuft, so dass die Nische, die durch die beiden Septen gebildet wird, in zwei Abtheilungen getrennt wird. Treten solche Wände zwischen allen Septen einer und derselben Seite auf, so entstehen dadurch aus einer Reihe von Nischen deren zwei, die neben einander liegen.

Nehmen wir an, auch in der Lunge, aus der sich die *Emys*-Lunge entwickelt haben soll, seien derartige Wände aufgetreten und zwar zwischen je zwei Septen der medialen (ursprünglich dorsalen) Seite, dagegen auf der lateralen Seite nicht, so wäre auf der lateralen Seite eine Nischenreihe gebildet worden und auf der medialen deren zwei, die in dorsoventraler Richtung über einander gelegen hätten.

Nun haben wir bei den Lacertilier-Lungen constatirt, dass mit fortschreitender Complication der Lunge, d. h. mit der Vergrößerung der Septen, in der Regel eine Entfaltung des Alveolenbezugs eintritt. Wenden wir diese Erfahrung auf den vorliegenden Fall an, so können wir uns ohne Schwierigkeiten erklären, wie zwischen den (zu „Querwänden“ gewordenen) Septen Wandstücke entstehen konnten, die parallel der Längsaxe der Lunge verlaufen — meine Längswände — und wie damit aus den zu Säcken gewordenen Nischen die lateralen, ventralen und dorsalen Kammern gebildet werden konnten, d. h. wie im Anschluss an die Bronchusöffnung ein in der Lunge von vorn nach hinten verlaufender, enger, centraler Canal zu Stande kommen konnte,

in dessen Wand sich Oeffnungen befanden, die in die zu Kammern gewordenen Säcke hineinführten.

In ganz ähnlicher Weise waren ja auch in der *Varanus*-Lunge durch Vergrößerung der Septen und Fortbildung des Alveolenbezugs die Nischen zu Säcken und Gängen und der Binnenraum der Lunge zu einem in der Verlängerung des Bronchus gelegenen Rohre reducirt worden.

Nun habe ich für die Lacertilier festgestellt, dass mit der Complication ihrer Lunge, d. h. mit der Entstehung und Vergrößerung (und Vermehrung) der Septen und der Entfaltung des Alveolenbezugs, eine fortschreitende Entwicklung des Bronchus parallel gelaufen ist, derart, dass bei den einfachsten Formen die Trachea bloss mit zwei Bronchialöffnungen in die Lunge übergeht, dass dann mit der ersten Complication der Lunge extrapulmonale Bronchien auftreten, zunächst kurze, die in dem Maass länger werden, wie die Lunge complicirter wird, und dass sie sich endlich bei den complicirtesten Formen in die Lunge hinein fortsetzen.

Sollte dieses Gesetz, im Besondern so weit es die Fortsetzung des Bronchus in die Lunge betrifft, auch bei der Entwicklung der Chelonier-Lungen zur Geltung gekommen sein, wie wir es wohl erwarten dürfen, so muss sich auch der eben geschilderte Entwicklungsgang der *Emys*-Lunge damit in Uebereinstimmung bringen lassen. Und dies ist nicht nur möglich, der geschilderte Entwicklungsgang wird vielmehr durch jenes Gesetz geradezu bedingt: wir können uns nämlich das Gebilde in der *Emys*-Lunge, das ich als intrapulmonalen Bronchus bezeichnet habe, kaum zu Stande gekommen denken, wenn wir nicht annehmen, dass zunächst der erwähnte centrale Canal gebildet worden sei, in dessen Wand vom extrapulmonalen Bronchus her Knorpelstücke einrücken konnten. Für die Entstehungsweise des Canals wieder dürfte kaum eine andere Erklärung zu finden sein, als die, die ich vorhin gegeben habe.

Die kleinern Septen, die in den lateralen Kammern und der Endkammer der *Emys*-Lunge auftreten, sind naturgemäss ebenso aus Alveolenwänden entstanden, wie ursprünglich auch die Septen, aus denen die Querwände hervorgegangen sind.

Bevor ich mich an die Beantwortung der Frage begeben, auf welchem Wege sich die complicirtern Chelonier-Lungen aus den einfachern entwickelt haben, will ich einmal die Punkte zusammenstellen, worin sich die einzelnen Formen, und zwar zunächst die Formen, die einfacher sind als die *Thalassochelys*-Lunge, von einander unterscheiden.

Es sind dies:

- a) die Art und Weise, wie die dorsalen und ventralen Kammern zu einander gelagert sind;
- b) die Art und Weise, wie die lateralen Kammern zu den dorsalen und ventralen Kammern gelagert sind;
- c) die Art und Weise, wie die einzelnen Kammern mit dem Bronchus und mit einander communiciren;
- d) die Zahl der Kammern;
- e) die Entwicklung der in den verschiedenen Kammern vorhandenen Septen und die Entfaltung des Alveolenbezugs.

Darnach lässt sich für die Lungen, die einfacher sind als die *Thalassochelys*-Lunge, die Eingangs gestellte Frage folgendermaassen formuliren: auf welche Weise sind die unter a—e charakterisirten Verschiedenheiten zu Stande gekommen?

ad a. Bei *Emys orbicularis* und *Trionyx sinensis* haben wir gefunden, dass jede dorsale Kammer nach hinten und vorn ebenso weit reicht wie die ventrale der entsprechenden Nummer. Bei *Testudo graeca* und *T. tabulata* dagegen sind die ventralen Kammern gegen die dorsalen um den halben sagittalen Kammerdurchmesser nach hinten versetzt. Nachdem ich schon gezeigt habe, was für Momente für die Entstehung und Lagerung der dorsalen und ventralen Kammern in der *Emys*-Lunge maassgebend gewesen sind, brauche ich hier auf die *Trionyx*-Lunge nicht näher einzugehen und kann mich gleich zu den beiden andern Formen wenden.

Da ist es nöthig, nachträglich einer Eigenthümlichkeit gewisser Lacertilier-Lungen Erwähnung zu thun, die ich seiner Zeit versäumt habe hervorzuheben: in den Lungen des *Lacerta*- und *Iguana*-Typus kommt es vor, dass von Septen, die sich von der ventralen bezw. der dorsalen Lungenwand erheben und die gewöhnlich einander parallel laufen, zuweilen benachbarte Septen verschoben und mit ihren lateralen oder medialen Theilen einander genähert sind (vgl. I. Theil, tab. 30, fig. 6 und 11, tab. 31, fig. 13). Schreitet diese Annäherung fort, so kann es dazu kommen, dass benachbarte Septen in ihren lateralen oder medialen Theilen mit einander verschmelzen.

Denken wir uns, in einer Lunge von der Complicationsstufe der *Calotes*-Lunge hätten sämmtliche Septen der dorsalen Seite derartige Verschiebungen erlitten und zwar je zwei benachbarte Septen in entgegengesetzter Richtung, so dass Verschmelzungen abwechselnd auf der lateralen und medialen Seite eintreten konnten (siehe die Fig. auf der folgenden Seite), so mussten mit der Complication der Lunge,

d. h. mit der Vergrößerung der Septen und der Entfaltung des Alveolenbezugs auf der dorsalen Seite zwei neben einander verlaufende Reihen von Nischen entstehen, wobei die Nischen der einen Reihe gegen die der andern um den halben sagittalen Durchmesser einer Nische nach hinten versetzt sind (siehe nebenstehende Fig.).

Aus derartigen Nischen und den Nischen der lateralen Seite konnten bei noch weiter fortschreitender Complication der (entsprechend verlagerten) Lunge sehr wohl Kammern entstehen, die in ihrem Verhalten vollständig den

dorsalen, ventralen und lateralen Kammern in den Lungen von *Testudo* entsprechen, und damit konnte fernerhin zwischen den drei Reihen von Kammern wieder ein enger centraler Canal zu Stande kommen, in dessen Wand vom extrapulmonalen Bronchus her Knorpelstücke einrücken konnten.

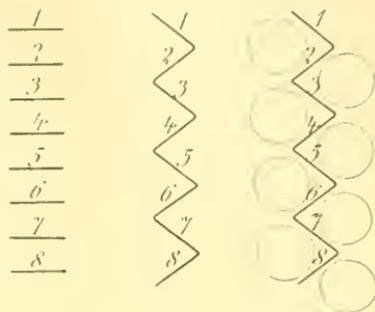
ad b. Die verschiedenartige Lage der lateralen Kammern zu den dorsalen und ventralen wird bedingt worden sein durch die verschiedene Lage, die den lateralen und medialen (ursprünglich ventralen und dorsalen) Septen zukam, aus denen sie entstanden sind.

ad c. Die Art und Weise, wie die einzelnen Kammern mit dem Bronchus und mit einander communiciren, scheint vorwiegend durch die unter a und b genannten Verschiedenheiten bedingt worden zu sein.

ad d. Die Lungen mit einer grössern Zahl von Kammern müssen wir uns natürlich entstanden denken aus Formen mit einer geringern Zahl von Kammern. Dabei haben wir keinen Grund anzunehmen, dass der Entwicklungsgang von neuen Kammern anders gewesen sei, als der der bereits vorhandenen. Der Umstand, dass die Kammern überall ziemlich gleichwerthig ausgebildet sind, scheint darauf hinzuweisen, dass neue Kammern nicht innerhalb der bereits vorhandenen, sondern hinter diesen durch weitere Abtheilung der Endkammer entstanden sind.

Die Septen, die wir bei den einfachern Chelonier-Lungen in der Endkammer gefunden haben, können uns derartige neue Kammern gleichsam in statu nascendi darstellen.

ad e. Die Lungen, in denen die Septen nach Zahl und Grösse stärker entwickelt sind und die einen stärker entwickelten Alveolen-



bezug haben, müssen wir uns dadurch aus einfachern Formen entstanden denken, dass sich bereits vorhandene Septen vergrösserten, während gleichzeitig neue entstanden und der Alveolenbezug sich weiter entfaltete<sup>1)</sup>. Dabei werden wir durch die Thatsache, dass die Alveolen einerseits von der Endkammer nach vorn zu, andererseits von der Lungenwand her nach dem Lungeninnern zu enger und tiefer werden, darauf hingewiesen, dass sich die Entfaltung des Alveolenbezugs in der Lunge in der Richtung von vorn nach hinten und von innen nach aussen vollzogen hat.

Nach dem, was ich bis jetzt über die Entwicklung der complicirtern Chelonier-Lungen aus den einfachern gesagt habe, wird es keine Schwierigkeiten mehr bereiten, sich vorzustellen, wie eine Chelonier-Lunge entstehen konnte, in der 11 laterale, 12 dorsale und ebenso viel ventrale Kammern vorhanden waren, bei der die Kammern zu einander gelagert waren wie bei *Emys orbicularis* und die im Uebrigen auf einer Complicationsstufe gestanden hat wie die Lunge von *Trionyx sinensis*.

Zwischen einer derartigen Lunge und der Lunge von *Thalassochelys caretta* bestehen, wie man zugeben wird, ausschliesslich graduelle Unterschiede, und wir können uns die *Thalassochelys*-Lunge aus einer derartigen Lungenform dadurch entstanden denken, dass sich hier innerhalb einer jeden Kammer der Vorgang wiederholt hat, auf Grund dessen die Lunge selbst die geschilderte Complicationsstufe erreicht hat, nämlich die Entstehung neuer und Vergrösserung vorhandener Septen bei gleichzeitiger Entfaltung des Alveolenbezugs.

So konnte aus dem vordersten Abschnitt der ersten lateralen Kammer zusammen mit der ersten ventralen und der ersten dorsalen Kammer ein System von Gängen entstehen, vollkommen dem entsprechend, das in der *Thalassochelys*-Lunge mit der vordersten Bronchusöffnung beginnt. Aus dem hintern Abschnitt der ersten lateralen

1) Mit andern Worten, dass wir annehmen, dass dasselbe Gesetz noch weiter wirksam gewesen sei, das wir als maassgebend erkannt haben einerseits für die Complication der Lacertilier-Lunge, andererseits für die Entstehung der einfachern Chelonier-Lungen.

Trotzdem im Grunde genommen auch die Entstehung der Kammern in den einfachern Chelonier-Lungen auf diesem Gesetz beruht, wie wir gesehen haben, so hat mit der Entstehung der Kammern die Entwicklung der Septen und des Alveolenbezugs doch nicht überall gleichen Schritt gehalten, wie dies daraus folgt, dass die Lunge von *Testudo tabulata* die meisten Kammern hat, dabei aber nach der Entwicklung der Septen und der Alveolen die unterste Stufe einnimmt.

Kammer und aus jeder der übrigen lateralen Kammern konnte je ein System von Gängen gebildet werden, wie es in der *Thalassochelys*-Lunge jeder der lateralen Gänge mit seinen Verzweigungen darstellt, aus den übrigen dorsalen und ventralen Kammern je ein solches, wie es in der *Thalassochelys*-Lunge jeder der medialen Gänge mit seinen Verzweigungen darstellt. Dabei konnte der Hohlraum der Endkammer auf einen engen, perforirten Gang reducirt werden, wie wir ihn im hintern Abschnitt der *Thalassochelys*-Lunge gefunden haben, auf einen Gang, der sich an den Bronchus nach hinten anschliesst, sich aber von diesem dadurch durchaus unterscheidet, dass seine Wand der Knorpelstücke entbehrt.

Die kleinern Gänge, die vom Bronchus abgehen, müssen wir uns zum Theil entstanden denken aus Alveolen, die ursprünglich die innere Wand des zwischen den lateralen, dorsalen und ventralen Kammern befindlichen centralen Canals ausgekleidet haben werden, zum Theil dadurch, dass sich von den lateralen, dorsalen und ventralen Kammern her Septen gegen die lateralen und medialen Bronchusöffnungen vorgedrängt haben, wobei es mit dem fortschreitenden Wachsthum dieser Septen und der sie bedeckenden Alveolen dazu kommen konnte, dass von den lateralen und medialen Bronchusöffnungen Theile abgeschnürt wurden, um damit den Eingang zu neuen, selbständigen Gängen zu bilden.

Wir haben gesehen, dass bei *Thalassochelys caretta* die Wandstücke des intrapulmonalen Bronchus im Vergleich zu dessen Oeffnungen weit stärker entwickelt sind als bei den andern Cheloniern. Dadurch kommt es, dass bei *Thalassochelys caretta* der intrapulmonale Bronchus in höherem Maass als dort die Gestalt eines Rohres angenommen und sich damit dem „Stammbronchus“ (AEBY, p. 3) der Säugethiere sehr genähert hat.

Diese Vervollkommnung müssen wir wohl so entstanden denken, dass durch die fortschreitende Entfaltung des Alveolenbezugs die Oeffnungen des Bronchus noch weiter eingeengt wurden, wodurch bei gleichzeitiger weiterer Knorpelbildung dessen Wand an Ausdehnung gewinnen musste.

Wenn wir ganz allgemein gefunden haben, dass mit dem Complicirterwerden der Reptilienlunge die Entstehung und Fortbildung eines intrapulmonalen Bronchus Hand in Hand gegangen ist, und wir sehen in der *Thalassochelys*-Lunge, die ohne Zweifel die complicirteste von allen bis jetzt beschriebenen Formen darstellt, dass sich vom intrapulmonalen Bronchus aus Knorpel eingelagert in die vordersten

Gänge hinein fortsetzen, die vom intrapulmonalen Bronchus abgehen, so müssen wir uns diese Knorpel­einlagerungen sicherlich ebenfalls entstanden denken in Folge und mit der fortgeschrittenen Complication der Lunge.

Der Umstand, dass diese Knorpel­einlagerungen bei dem vordersten Gang am stärksten entwickelt sind und von da aus nach hinten zu allmählich abnehmen, lässt darauf schliessen, dass sie zuerst im vordersten Gang aufgetreten sind und sich, entsprechend der fortschreitenden Complication der Lunge, allmählich auf die hintern Gänge ausgedehnt haben, während gleichzeitig von den bereits vorhandenen Knorpeln aus weitere Einlagerungen in die Gänge hinein stattfanden.

Für die Phylogenie der Lunge sind diese Knorpel­einlagerungen von ausserordentlicher Wichtigkeit, indem sie den Weg andeuten, den die weitere Entwicklung des intrapulmonalen Bronchus genommen hat.

Nach den vorstehenden Ausführungen hätten wir die *Testudinidae*<sup>1)</sup> als die ältesten Formen anzusehen, die *Trionychidae* als die nächstjüngern und die *Chelonidae* als die jüngsten. Nun war man bisher gewohnt, gerade umgekehrt, die Weich- und Seeschildkröten als die ältesten, die Landschildkröten dagegen als die jüngsten Repräsentanten der Ordnung zu betrachten. Man stützte sich dabei wohl ausschliesslich auf die Ausbildung des Panzers, der bei der letztern Familie vollkommener entwickelt ist als bei den beiden andern.

Ob es indessen berechtigt war, dem Panzer der Chelonier eine derartige phylogenetische Bedeutung beizumessen, scheint mir nach meinen Untersuchungen über die Lunge zweifelhaft zu sein.

Meiner Ansicht nach ist es richtiger, den geringer entwickelten Panzer der Weich- und Seeschildkröten als rückgebildet aufzufassen in Anpassung an das Wasserleben der Thiere.

Die *Trionychidae* und *Chelonidae* erweisen sich übrigens auch durch die Beschaffenheit des knöchernen Gaumens als höher organisirt, die *Chelonidae* ausserdem noch durch die Entwicklung des Schädeldaches.

Es kann hier meine Aufgabe nicht sein, festzustellen, auf welcher Seite sich die Mehrzahl von alterthümlichen und jüngern Merkmalen findet, ich konnte aber nicht umhin, die Frage hier kurz zu berühren.

---

1) In dem vorn citirten Catalog BOULENGER's bilden die *Testudinidae* eine Familie, zu der *Emys* und *Testudo* als Gattungen gehören.

### III. Crocodilia.

„Beim Kaiman bemerkt man keine Theilung des (intrapulmonalen) Bronchus in zwei Aeste (wie bei *Varanus bengalensis*). Er setzt sich nur nach hinten deutlich fort, und schickt eine weit geringere Anzahl von verhältnissmässig grössern Zweigen ab. Unter diesen ist einer, der sich nach vorn wendet und sogleich zu einem ansehnlichen Sack mit einigen queren Abtheilungen ausbreitet, der grösste; dann folgen etwa 9—10, von denen sich einer nach oben und vorn, die übrigen nach den Seiten und hinten begeben, und hier in durch tiefe Zwischenwände abgetheilte Säcke anschwellen. Der hintere Theil der Lunge ist hier auf eine merkwürdige Weise der bei Weitem zusammengesetzteste, während der vordere weite, mit kaum merklichen Zellen besetzte Säcke bildet, so dass also die Lunge des Crocodils gerade nach einem dem der übrigen Saurier entgegengesetzten Typus gebildet ist.“ MECKEL, 1818, p. 77.

Chez les crocodiles les bronches „s'insèrent aux poumons, très en arrière, vers les deux cinquièmes postérieurs de leur longueur.“

„La bronche conserve ses cartilages dans le tissu du poumon; on lui compte environ vingt anneaux dans l'espèce dont je parle“ (un jeune crocodile du Nil).

„Les poumons sont allongés, pointus en avant, occupant la partie supérieure du thorax, sans s'étendre au delà du foie.“ Ils „sont divisés en poches comme ceux des tortues, mais ces poches sont moins nombreuses. On n'en compte que cinq dans le crocodile du Nil. La première occupe toute la partie antérieure du poumon: un tube bronchique large et court, détaché du tube principal, s'ouvre dans cette poche. Immédiatement après avoir fourni ce tronc, la bronche présente trois ouvertures rapprochées l'une de l'autre; elles sont l'entrée d'autant de poches plus petites que la première. Aussitôt que la bronche a perdu ses anneaux cartilagineux, elle se termine brusquement en formant un réseau ligamenteux dont les mailles s'ouvrent dans le sac postérieur.“

„La structure des sacs est la même que chez les tortues; les mailles sont nombreuses, serrées et soutenues par un cordon très-fort.“ LEREBoullet, 1838, p. 72—78.

„La bronche pénètre par la face inférieure et postérieure de chaque poumon. Elle conserve dans l'intérieur de ce sac compliqué environ vingt cerceaux. Une première et large ouverture de ce canal dirige l'air dans la partie antérieure du poumon que forme sa poche principale. Trois autres orifices conduisent dans trois poches successives, transversales; il y en a une cinquième pour la poche la plus reculée.“

Les parois de chaque poche sont soutenues par un filet très-fort, un peu aplati à mailles rondes, qui conduisent dans les cellules pulmonaires; celles-ci ont des parois minces, dont les bords sont soutenues par la continuation du cordon principal, qui devient de plus en plus délié, à mesure qu'il appartient à des cellules plus petites. Les cellules pulmonaires sont encore plus nombreuses et plus petites que dans les chélonés; mais leur structure essentielle paraît absolument la même.“ CUVIER, 1840, p. 131—132.

Die Fortsetzungen der Bronchien „in der Lunge sind anfangs cylindrische, mit Knorpelringen versehene Canäle, die später erweitert und der Knorpelringe ermangelnd fortgesetzt sind. Bei seinem Eintritt in den Lungensack ist der Bronchus von Seitenöffnungen durchbrochen. Es besteht nämlich die Lunge in an einander gefügten und mit einander in Höhlenverbindung stehenden einzelnen Säcken oder Taschen, deren jeder durch eine der bezeichneten Seitenöffnungen mit der Höhle des Bronchus communicirt.“ STANNIUS, 1856, p. 214.

„In the Crocodile (*Crocodilus acutus*) the bronchial tube enters the middle of the lung and is continued for a short distance into its substance before losing the cartilaginous annular structure, sending off lateral branches: it then abruptly terminates in a dilated elongated passage, similar to those in which the sidebranches open. These passages correspond with the primary divisions of the pulmonary cavity in the Turtle, and the air passes from them by numerous round apertures into the smaller subdivisions forming the cellular structure of the lung.“ OWEN, 1866, p. 526—527.

„Durch reichlichere Entwicklung und noch weiter gehende Complicirung des Alveolenparenchyms in dem nämlichen Sinn (wie bei den Schildkröten) werden endlich bei den Crocodilen die bisher beschriebenen, sackartigen Hauptlufträume zu rundlichen Gängen eingeengt, ohne dass es jedoch zur Bildung wirklicher solidwandiger Bronchien käme wie sie den Säugethieren eigen sind.“ SCHULZE, 1871, p. 482.

Vgl. auch WIEDERSHEIM, 1883, p. 666—668 (siehe Citat S. 98).

„In the Crocodile (fig. 7) and Alligator the bronchus enters the lung near its center, and passes somewhat obliquely into the lung until it reaches the junction of the lower and middle third; here it breaks up into eight or fifteen tubular passages. These tubular passages are studded with a great many air-sacs, as shown in cut 5.

In these animals the lung for the first time gives a structure as it is found in Mammals. There are many air-sacs, which in turn communicate with a common cavity, or atrium, all of which communicate with a single terminal bronchus. A single lobule of the mammalian lung is simply enlarged to form the lung of the Crocodile; the lung of the former is only a conglomerate of that of the latter.“ MILLER, 1893, p. 171.

Die Crocodilier-Lungen stellen sich als zwei annähernd gleich grosse, eiförmige Säcke dar, die im Körper des Thieres nach dem Plan der bilateralen Symmetrie angeordnet sind. Sie lassen äusserlich grössere und kleinere buckelartige Auftreibungen erkennen, ähnlich wie die Lungen der Lacertilier und Chelonier. Zwei mässig lange Bronchien verbinden sie mit einer langen Trachea.

Die Eintrittsstelle der Bronchien liegt in der ventralen Wand der Lungen ziemlich nahe deren ventraler Kante, wenn ich mich dieses bei den Cheloniern angewandten Ausdrucks hier in demselben Sinne bedienen darf wie dort; sie liegt viel weiter hinten als es im Allgemeinen bei den Lacertiliern und Cheloniern der Fall ist.

Jeder Bronchus setzt sich eine Strecke weit in das Innere seiner Lunge hinein fort. Dabei stellt er sich als ein Rohr von rundlichem Umfang dar.

Die zahllosen Gänge, die, wie wir noch sehen werden, das Innere der Crocodilier-Lungen durchziehen, sind auf ihrer Innenseite mit Alveolen und Crypten überzogen, wie wir sie in den Lungen der Lacertilier und Chelonier gefunden haben.

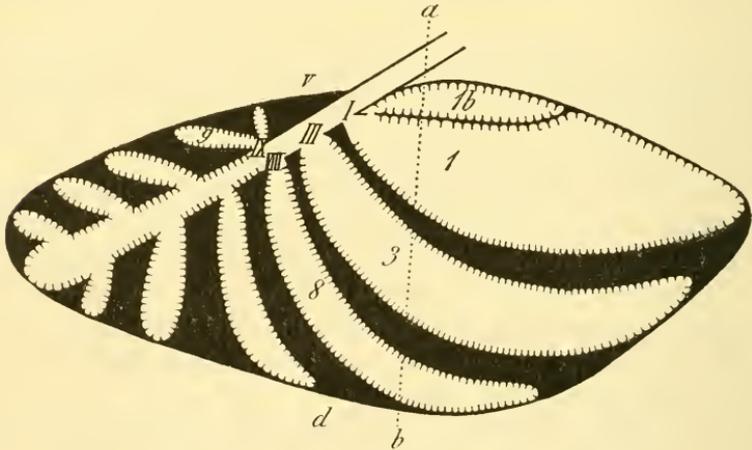
Bei *Alligator mississippiensis* (DAUD.) erscheinen die Lungen von der medialen zur lateralen Seite zusammengedrückt. Ihr grösster dorsoventraler Durchmesser liegt etwas vor ihrer halben Länge. Bei den 2 Exemplaren, die ich untersucht habe, zeigt die ventrale Wand der rechten Lunge hinter der Eintrittsstelle des Bronchus eine zipfelförmige Aussackung. Diese zieht sich am rechten Bronchus entlang bis zur Gabelungsstelle der Trachea.

Die Bronchien treten in die Lunge etwas hinter deren halber Länge ein. Ihr intrapulmonaler Theil ist mässig lang. Bei der 130 mm langen Lunge, die dieser Beschreibung zu Grunde liegt, hat er eine Länge von 22 mm. Er streicht in der Verlängerung des extrapulmonalen Abschnitts von vorn nach hinten, dabei wendet er sich von der ventralen etwas gegen die dorsale Wand der Lunge hin, gleichzeitig von der medialen etwas gegen die laterale. Seine Wand ist von 9 ovalen Oeffnungen durchbrochen. Diese liegen in den beiden vordersten Dritteln des Bronchus ausschliesslich in dessen dorsaler Wand, im hintersten Drittel finden sie sich auch in der medialen, lateralen und ventralen Bronchuswand. Sie sind im Verhältniss zum Durchmesser des Bronchus ziemlich gross und liegen dicht neben einander. In ihrer Anordnung sind sie nicht ganz constant, und zwar sind bei den 2 Thieren, die ich untersucht habe, nicht nur die rechten von den

linken Lungen verschieden, sondern es stimmen auch diese und jene unter einander nicht ganz überein. Ich werde meinen Darstellungen das Präparat zu Grunde legen, das diese Dinge am besten erkennen lässt, es ist dies eine rechte Lunge.

Die 3 vordersten Oeffnungen, *I*, *II* und *III* (Fig. R) befinden sich in der dorsalen Wand des Bronchus, *I* kurz hinter dessen Eintrittsstelle in die Lunge, *II* hinter *I* und etwas medial davon, *III* hinter *II* und wieder lateral von dieser. *IV* liegt medial vom hintern Theil von *III*, *V* medial von *IV* und etwas dahinter. *IV* liegt etwa zur Hälfte, *V* vollständig in der medialen Bronchuswand. *VI* und *VII* liegen lateral von *III* in ähnlicher Weise angeordnet wie *IV* und *V*. *VIII* befindet sich wieder in der dorsalen Bronchuswand

Fig. R.



und zwar hinter *III*, zum Theil noch zwischen *IV* und *V* und zwischen *VI* und *VII*. *IX* liegt in der ventralen Bronchuswand gegenüber von *VIII*.

Durch diese Oeffnungen gelangt man in mehr oder weniger lange Gänge, die, die Lunge durchziehend, sich gegen deren Wandung hin begeben.

An den Bronchus schliesst sich nach hinten ein Rohr an, das in der Verlängerung des Bronchus verläuft, nach hinten zu etwas weiter wird und im hintersten Abschnitt der Lunge als sackartiger Gang endigt. Da es in der Verlängerung des Bronchus verläuft, wie ich bemerkt habe, nähert es sich der lateralen und dorsalen Wand der Lunge in dem Maass, als es sich von deren medialer und ventraler

Wand entfernt. Im hintersten Abschnitt des Organs macht es zwei Biegungen, zunächst eine gegen die mediale Wand der Lunge hin, wobei es sich gleichzeitig etwas gegen deren ventrale Wand hin wendet, kurz darauf eine zweite gegen die dorsale Wand der Lunge hin.

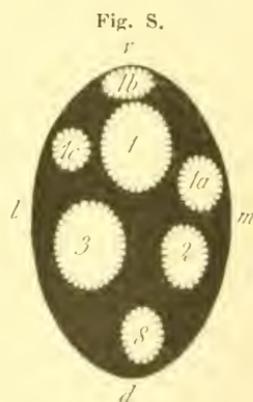
Die Wand des Rohres enthält keine Knorpelstücke. Sie ist von zahlreichen grössern und kleinern Oeffnungen siebartig durchbrochen. Diese Oeffnungen führen, wie die in der Bronchuswand, in mehr oder weniger lange Gänge, die, die Lunge durchziehend, sich gegen deren Wandung hin begeben. Von den Wänden aller dieser Gänge nehmen wieder Gänge 2. Ordnung ihren Ursprung. Von diesen können wieder Gänge 3. Ordnung abgehen u. s. f. Die sämtlichen Gänge sowie auch das eben erwähnte, in der Verlängerung des Bronchus verlaufende Rohr erscheinen auf dem Querschnitt von mehr oder weniger rundlicher Gestalt. Sie endigen alle geschlossen.

Ich will jetzt den Verlauf der grössern von diesen intrapulmonalen Gängen schildern und zwar zunächst derjenigen, die vom Bronchus selbst abgehen. Diese sollen mit den Nummern der entsprechenden Bronchusöffnungen in deutschen Ziffern bezeichnet werden.

Der Gang 1 (Fig. R und S) begiebt sich gerades Weges nach dem vordern Abschnitt des Organs hin. Er erweitert sich vom Bronchus an bis zu seiner halben Länge, um sich von hier aus allmählich wieder zu verengern. In seiner vordern Hälfte wird seine Ventralwand durch die ventrale Lungenwand gebildet. Sein vorderster Abschnitt wendet sich unter einer rückläufigen Biegung gegen die mediale und gleichzeitig etwas gegen die dorsale Wand der Lunge hin.

Von den Gängen 2. Ordnung, die sich von ihm abzweigen, haben einige eine beträchtliche Länge und einen weiten Durchmesser, während andere kurz und eng sind, wieder andere dagegen bei geringer Länge einen ziemlich weiten Durchmesser haben. Diese kürzern Gänge werden nach Früherem häufig besser als Säcke oder als tiefe Alveolen bezeichnet.

Die grössten Gänge zweigen sich von der medialen und lateralen Wand des Ganges 1 ab. Von seiner dorsalen und ventralen Wand entspringt nur je ein längerer Gang. Die kürzern Gänge gehen fast alle unter einem rechten Winkel vom Gang 1 ab und verlaufen in



der Richtung des Radius der Querschnittebene. Die Längern gehen meist unter einem spitzen Winkel ab und begeben sich gegen die vordere Partie der Lunge hin, die einen auf geradem Wege, die andern im Bogen.

Durch besondere Länge zeichnet sich ein Gang (*1a*) aus, der von der medialen Wand des Ganges *1* mit einer kleinen Oeffnung entspringt, die dicht vor der Oeffnung liegt, mit der der Gang *1* seinen Ausgang vom Bronchus nimmt. Sein Durchmesser ist, abgesehen von seinem Anfang und Ende, wo er sich etwas verengt, überall ziemlich gleich weit. Der Gang *1a* streicht medial von *1* (Fig. S). Indem er sich nach der vordern Lungenpartie begiebt, wendet er sich gegen die dorsale Wand des Organs hin. Sein vorderster Abschnitt wendet sich unter einem gelinden, ventralwärts concaven Bogen wieder ventralwärts. Ich habe diesen Gang übrigens nur in der rechten Lunge des einen Präparats gefunden, in den übrigen Lungen scheint er zu fehlen <sup>1)</sup>.

Von der medialen Wand des Ganges *1* nehmen noch 2 weitere Gänge ihren Ursprung, die sich durch ihre Grösse auszeichnen. Der eine entspringt ungefähr im vordersten, der andere im zweiten Längendrittel des Ganges *1*. Beide entspringen mit weiter Oeffnung. Ihr Durchmesser ist, abgesehen von ihrem vordern Ende, wo er sich etwas verengt, überall ziemlich gleich weit. In ihrem Verlauf stimmen beide Gänge nahezu überein. Sie streichen zunächst ein ganz kurzes Stück medialwärts, um sich dann nach vorn und gleichzeitig gegen die dorsale Lungenwand hin zu begeben.

Der vorhin schon erwähnte längere Gang, der sich von der ventralen Wand des Ganges *1* abzweigt, *1b* (Fig. R und S), beginnt mit einer engen Oeffnung, die dicht vor der Ursprungsöffnung des Ganges *1* liegt und zwar ventral und etwas lateral von dieser. Er erweitert sich mit seiner Entfernung vom Gang *1*, dabei erscheint er in dorsoventraler Richtung etwas deprimirt. Er verläuft ventral von *1* und begiebt sich auf geradem Wege nach vorn. Er reicht etwa bis in die halbe Länge von *1*.

Von der lateralen Wand des Ganges *1* und zwar von dessen hinterer Hälfte entspringen 3 längere Gänge. Ihre Ursprungsöffnungen

---

1) Um ein möglichst vollständiges Bild von dem Verlauf der grössern Gänge zu geben, habe ich ihn in Fig. S eingezeichnet, obgleich er hier nicht hinein gehört, da diese einen Querschnitt durch die linke Lunge darstellt.

sind sehr weit. Die am weitesten hinten liegende befindet sich dicht vor und lateral von der Ursprungsöffnung von *l*, die vorderste etwa in der halben Länge des Ganges *l*, die dritte zwischen diesen beiden, aber etwas näher bei der vordern als bei der hintern. Die Gänge selbst *lc*, (Fig. S) *ld*, *le* erweitern sich etwas, indem sie sich von *l* entfernen. Indem sie sich nach vorn begeben, wenden sie sich gegen die laterale und gleichzeitig gegen die dorsale Lungenwand hin.

Der grössere Gang, der sich von der dorsalen Wand des Ganges *l* abzweigt, entspringt ziemlich weit hinten, mit einer grossen Oeffnung. Seine Gestalt ähnelt der des Ganges *la*. In seinem Verlauf stimmt er mit den drei zuletzt genannten Gängen überein.

Als ganz besondere Eigenthümlichkeit verdient hier hervorgehoben zu werden, dass sich vom Bronchus aus Knorpelstücke in die Wand des Ganges *l* hinein fortsetzen.

In ihrer Gesammtheit bilden sie einen Ring, der die Oeffnung *l* umgiebt. Dieser Ring ist in seinem ventralen Theil ca. 1 mm breit. Von hier aus erweitert er sich lateral- und medialwärts, so dass er in seiner dorsalen Partie eine Breite von 5 mm hat.

Der nächste vom Bronchus ausgehende Gang (*2*) ähnelt in seiner Gestalt dem Gang *la*. Er streicht dorsal von *l* (Fig. S) und begiebt sich nach dem vordern Theil des Organs hin. Dabei wendet er sich unter einem ventralwärts concaven Bogen nach der medialen und dorsalen Lungenwand hin. In der rechten Lunge beider Präparate entspringt, kurz nachdem er vom Bronchus abgegangen ist, von seiner medialen Wand ein mässig langer Gang, der sich nach vorn und gleichzeitig nach der ventralen Lungenwand begiebt. Hier bildet er die Eingangs erwähnte zipfelförmige Aussackung.

In der rechten Lunge des einen Präparats entspringt gegenüber der Stelle, wo sich der soeben beschriebene Gang abzweigt, von der lateralen Wand des Ganges *2* noch ein zweiter, längerer Gang. Dieser ähnelt in Form und Verlauf dem Gang *2*, er ist aber enger und kürzer als dieser. Im Uebrigen gehen von der Wand des Ganges *2* nur kürzere, sackartige Gänge aus, die ihrem Verlauf nach im Allgemeinen mit den entsprechenden Gängen in *l* übereinstimmen.

Der Gang *3* (Fig. R und S) stimmt seiner Gestalt nach ziemlich mit *2* überein, nur ist er weiter und länger als dieser. Auch er begiebt sich nach dem vordern Abschnitt des Organs, wobei er, dorsal von *l* streichend, sich unter einem ventralwärts concaven Bogen gegen die dorsale Lungenwand hin wendet. Dieser Bogen zeigt noch einen

eigenthümlichen, schraubengangartigen Verlauf: zunächst gegen die laterale Lungenwand hin, dann über die Mittelebene hinaus medialwärts, um sich in seiner vordersten Partie wieder lateralwärts zu wenden.

Die Gänge, die sich von 3 abzweigen, sind fast alle sackartig und ziemlich kurz. Von ihrem Verlauf gilt dasselbe, was ich von den entsprechenden Gängen in 1 und 2 gesagt habe.

Der Gang 4 begiebt sich unter lateralwärts concavem Bogen gegen die ventrale Kante der Lunge hin, er ist mässig lang.

Der Gang 5 begiebt sich auf geradem Wege nach hinten und gleichzeitig gegen die ventrale Kante des Organs hin. Er ist etwas länger als 4. Beide werden mit ihrer Entfernung vom Bronchus etwas weiter.

Die Gänge 6 und 7 stimmen in ihrer Gestalt ziemlich mit 4 und 5 überein. Sie streichen in der Querschnittebene. 6 begiebt sich gegen die ventrale, 7 gegen die laterale Wand der Lunge hin.

Diese 4 zuletzt genannten Gänge verzweigen sich fast nicht.

Der Gang 8 (Fig. R und S) hat in seiner Gestalt Aehnlichkeit mit 3, nur ist er kürzer und enger als dieser. Seinem Verlauf nach stimmt er mit diesem in so fern überein, als auch er sich gegen den vordern Lungenabschnitt hin begiebt und sich dabei unter einem ventralwärts concaven Bogen nach der dorsalen Lungenwand wendet. Er streicht dorsal von 3 und beschreibt wie dieser eine Schraubengewindung. Diese nimmt jedoch einen andern Verlauf als dort: sie wendet sich zunächst lateralwärts, dann über die Mittelebene hinweg medialwärts, zuletzt wieder lateralwärts.

Die Gänge, die sich von 8 abzweigen, sind ziemlich kurz und sackartig. Sie haben denselben Verlauf wie die entsprechenden Gänge in 1, 2 und 3.

Der Gang 9 (Fig. R) hat eine ähnliche Gestalt wie die Gänge 4, 5, 6 und 7; er begiebt sich nach hinten und gleichzeitig gegen die ventrale Lungenwand hin. Kurz nachdem er vom Bronchus abgegangen ist, entspringen von seiner ventralen Wand unter spitzem Winkel 2 kürzere Gänge, die sich ebenfalls nach der ventralen Lungenwand hin begeben. Dabei beschreibt der vorderste noch einen medialwärts concaven Bogen nach der medialen Lungenwand hin.

Jeder dieser 9 vom Bronchus abgehenden Gänge stellt mit seinen Aesten und deren Zweigen ein in sich geschlossenes Röhrensystem

dar, das mit dem benachbarten nur mittelbar durch den Bronchus in Verbindung steht <sup>1)</sup>).

Werfen wir nunmehr einen Blick auf die Gänge, die sich von der röhrenförmigen Bronchusfortsetzung abzweigen: Die, die von der ventralen Wand des Rohres abgehen, wenden sich sämmtlich nach der hintern Lungenpartie und gleichzeitig nach der ventralen Lungenwand (Fig. R).

Von der dorsalen Wand des Rohres gehen 3 Gänge ab; sie zeichnen sich sämmtlich durch einen grossen Durchmesser aus (Fig. R). Der vorderste von ihnen — er ist viel länger als die beiden andern — begiebt sich unter einem ventralwärts concaven Bogen nach vorn und gleichzeitig gegen die dorsale Lungenwand hin. Der 2. und 3. begeben sich gerades Weges nach der dorsalen Lungenwand hin, wobei sie gleichzeitig etwas nach hinten gerichtet sind.

Die von der lateralen und medialen Wand des Rohres entspringenden Gänge gehen ebenfalls nach hinten, dabei begeben sich diese nach der medialen, jene nach der lateralen Lungenwand hin.

Die meisten dieser Gänge, die sich von der röhrenförmigen Bronchusfortsetzung abzweigen, werden mit ihrer Annäherung an die Lungenwand weiter. Einige von ihnen senden wieder Gänge ab.

Die einzelnen Gänge sammt ihren Aesten communiciren unter einander ebenso wenig unmittelbar wie die vom Bronchus abgehenden Gänge (vgl. übrigens unten die Anmerkung).

Die Alveolen, die die Wände sämmtlicher Gänge überziehen, sind im Allgemeinen im Centrum der Lunge eng und tief, in der Nähe der Lungenwand weit und flach.

Die Lungen von *Crocodilus americanus* SCHNEID. haben in ihrer äussern Gestalt Aehnlichkeit mit den von mir beschriebenen *Lacertidae*-Lungen: wie bei diesen läuft ihr vorderer Abschnitt in einen mässig langen, stumpf-spitzigen Zipfel aus, während ihr hinterer Theil breit und abgerundet erscheint. Auch geben sie auf einem Querschnitt fast dasselbe Bild, wie ich es l. c. p. 563, fig. G für die *Lacertidae* dargestellt habe, nur erscheint bei *Crocodilus americanus* die Ventralwand des Organs etwas flacher als dort.

Die Eintrittsstelle des Bronchus in die Lungen liegt ungefähr in

1) An dem einen Präparat sind allerdings die Wände zwischen benachbarten Gängen stellenweise durchbrochen. Ich glaube jedoch, dass dieser Zustand erst in Folge der Präparation eingetreten ist.

deren halber Länge. Der intrapulmonale Bronchus nimmt ziemlich denselben Verlauf wie bei *Alligator mississippiensis*. Bei der 80 mm langen Lunge, die dieser Beschreibung zu Grunde liegt, hat er eine Länge von 22 mm. Seine Wand ist von einer grössern Zahl von ovalen Oeffnungen durchbrochen. In der rechten Lunge finde ich deren 16, in der linken scheint ihre Zahl etwas geringer zu sein. Eine genaue Zählung war hier nicht möglich, da das Präparat an der kritischen Stelle beim Aufschneiden etwas gelitten hatte. Das vorderste und dritte Viertel des Bronchus entbehren der Oeffnungen. Im zweiten finden sich deren 4 (*I, II, III, IV*). Sie liegen in der dorsalen Bronchuswand in einer Reihe hinter einander. *I* und *III* sind grösser als *II* und *IV*. Die übrigen 12 Oeffnungen kommen auf das hinterste Bronchusviertel. Sie vertheilen sich hier über die ganze Bronchuswand. Diese erscheint in Folge dessen siebartig durchbrochen. Eine von diesen Oeffnungen übertrifft die andern bedeutend an Grösse. Sie liegt in der dorsalen Bronchuswand ziemlich zu Anfang des hintersten Bronchusviertels. Ich will sie mit *V* bezeichnen. Durch alle diese Oeffnungen der Bronchuswand gelangt man in Gänge, die, die Lunge durchziehend, sich gegen deren Wand hin begeben.

An den intrapulmonalen Bronchus schliesst sich nach hinten ein Rohr an, ganz ähnlich dem, das wir bei *Alligator mississippiensis* gefunden haben. Es verläuft zunächst in der Verlängerung des Bronchus und wendet sich dann unter einem medialwärts concaven Bogen nach der medialen Lungenwand hin, um sich in seinem hintersten Abschnitt unter einem ventralwärts concaven Bogen gegen die ventrale Wand des Organs hin zu begeben. Die zahlreichen grossen und kleinen Oeffnungen, die sich in seiner Wand befinden, führen in ähnliche Gänge wie die Oeffnungen des Bronchus.

Alle diese Gänge zeigen in ihrem ganzen Verhalten viel Aehnlichkeit mit den Gängen in der Lunge von *Alligator mississippiensis*, nur sind sie durchweg enger als dort. Dasselbe gilt von den Gängen 2. und weiterer Ordnung sowie von dem eben erwähnten, in der Verlängerung des Bronchus verlaufenden Rohr selbst. Auch die Alveolen und Crypten, die die Wandungen sämtlicher Gänge auskleiden, sind viel enger als bei der andern Art.

Ich will nunmehr die grössern Gänge ihrem Verlauf nach etwas näher betrachten und dabei mit denen beginnen, die vom Bronchus selbst abgehen. Wie bei der vorigen Art sollen sie die Nummern der entsprechenden Bronchusöffnungen in deutschen Ziffern erhalten.

Der Gang 1 stimmt seiner Form und seinem Verlauf nach ziemlich mit dem Gang 1 der vorigen Art überein. Wie dieser begiebt er sich gerades Weges nach vorn und zwar in den Eingangs erwähnten stumpf-spitzigen Zipfel hinein. Die Oeffnungen, die seine Wand durchbrechen, liegen nicht überall so dicht neben einander wie es bei *Alligator mississippiensis* und auch bei den übrigen Gängen in der Lunge von *Crocodylus americanus* der Fall ist, in Folge dessen tritt an diesen Stellen die Wand des Ganges deutlicher als solche hervor. Die Gänge, die von ihm abgehen, sind bis auf einen kurz und sackartig.

Dieser längere Gang (1a) entspringt von der medialen Wand von 1, kurz nachdem dieser vom Bronchus abgegangen ist. Er begiebt sich nach der vordern Partie der Lunge und gleichzeitig etwas nach deren dorsaler Wand hin, dabei streicht er medial von 1. Er ist weit enger und nur halb so lang wie dieser.

Der Gang 2 wendet sich ebenfalls nach der vordern Partie der Lunge und gleichzeitig gegen deren dorsale Wand hin. Dabei streicht er dorsal von 1a und beschreibt einen mässig gekrümmten, ventralwärts concaven Bogen. Er ist wie 1a ziemlich eng und nicht viel länger als dieser.

Der Gang 3 begiebt sich nach dem vordern Lungenabschnitt hin, indem er unter einem ventralwärts concaven Bogen dorsal von 1 streicht. Dabei wendet er sich gleichzeitig unter einem medialwärts concaven Bogen gegen die mediale Lungenwand hin. Kurz nachdem er vom Bronchus abgegangen ist, entspringt von seiner medialen Wand ein längerer Gang (3a). Dieser begiebt sich unter einem lateralwärts concaven Bogen nach vorn und gleichzeitig gegen die mediale Wand der Lunge hin. Ausser ihm gehen von 3 und zwar von dessen lateraler Wand noch 2 längere Gänge ab. Der eine von ihnen gegenüber von 3a, der andere etwas vor dem erstern. Beide begeben sich unter medialwärts concavem Bogen nach der ventralen Lungenwand hin, wobei sie sich gleichzeitig etwas nach voru wenden.

In die Wandungen der 3 vordersten vom Bronchus abgehenden Gänge setzen sich von diesem aus Knorpelstücke fort. Am stärksten ist diese Knorpel einlagerung beim vordersten Gang (1). Sie bildet hier einen Ring, der die Oeffnung 1 umgiebt. Dieser hat in seinem ventralen Theil eine Breite von 2 mm. Von hier verbreitert er sich lateral- und medialwärts, so dass er in seinem dorsalen Theil eine Breite von 5 mm hat. Im Gang 2 ist die Knorpel einlagerung geringer als bei 1, bei 3 wieder geringer als bei 2.

Der Gang 4 stimmt in seinem Verlauf ziemlich mit 2 überein und 5 mit 3.

Von der lateralen Wand von 5 entspringen 2 längere Gänge, der eine kurz nachdem 5 vom Bronchus abgegangen ist, der andere dicht vor dem ersten. In ihrem Verlauf stimmen beide ziemlich überein: sie begeben sich unter ventralwärts concavem Bogen gegen die laterale Lungenwand hin, gleichzeitig nach vorn.

Die Richtung der übrigen Gänge, die sich vom Bronchus abzweigen, entspricht im Wesentlichen der Lage, die ihre Ursprungsöffnungen in der Bronchuswand einnehmen, derart dass die Gänge, die mit lateral gelegenen Oeffnungen beginnen, sich lateralwärts, die, die mit medial gelegenen Oeffnungen beginnen, sich medialwärts wenden u. s. f. Dabei begeben sich die vordersten etwas nach vorn, die hintersten etwas nach hinten, während die mittlern in der Querschnittebene verlaufen.

Die Gänge, die von der röhrenförmigen Bronchusfortsetzung ausgehen, haben im Wesentlichen denselben Verlauf wie die entsprechenden Gänge bei *Alligator mississippiensis*.

Nachdem wir gesehen haben, dass sich nicht nur alle complicirten Lacertilier-Lungen, sondern auch alle Chelonier-Lungen auf einen und denselben Typus zurückführen lassen, und dass sich die weitere Complication der Chelonier-Lungen nach denselben Gesetzen vollzogen hat, die wir als maassgebend für die Complication der Lacertilier-Lungen erkannt haben, muss es als sehr wahrscheinlich gelten, dass sich auch die Crocodilier-Lungen von jener gemeinsamen Stammform ableiten lassen und dass jene Gesetze auch für die Entwicklung der Crocodilier-Lungen maassgebend gewesen sind.

Wenn wir uns die Fig. R ansehen, die einen sagittalen Längsschnitt durch die Lunge von *Alligator mississippiensis* darstellt, so werden wir denn auch keine Schwierigkeit haben, uns vorzustellen, dass die in der Lunge auftretenden Wände, die dort abgebildet sind, aus Septen entstanden sind, die von der ventralen und dorsalen Lungenwand vorsprangen, ähnlich wie bei *Calotes jubatus*, und die dann nach dem Lungeninnern zu fortgewachsen sind.

Nehmen wir an, dass mit dem Wachsthum dieser Septen die Entfaltung des Alveolenbezugs gleichen Schritt gehalten habe, so mussten naturgemäss die von den Septen gebildeten Nischen zu Gängen eingengt werden.

Wie konnte es dabei aber kommen, dass Gänge in einer Anord-

nung entstanden, wie wir sie in der Lunge von *Alligator mississippiensis* gefunden haben und wie sie uns die Fig. S erkennen lässt? Die Frage lässt sich leichter beantworten, als es scheint: Wenn wir annehmen, dass jene von der ventralen und dorsalen Lungenwand sich erhebende Septen nicht so verlaufen wären, wie wir es der Regel nach bei den Lungen des *Lacerta*- und *Iguana*-Typus gefunden haben, also annähernd parallel zu einander, sondern so wie ich es S. 128 u. 129 für die dorsalen (später medialen) Septen der Lunge dargestellt habe, aus der wir die *Testudo*-Lunge abgeleitet haben, dass vielleicht auch zwischen zwei in sagittaler Richtung benachbarten Septen gelegentlich Wände aufgetreten wären, die parallel zur Mittelebene der Lunge liefen (vgl. S. 126), so konnte es bei weiterm Wachstum dieser Septen und einer damit Hand in Hand gehenden Entfaltung des Alveolenbezugs allerdings zur Ausbildung von Gängen kommen, die so angeordnet waren, wie es in der Lunge von *Alligator mississippiensis* bei den grössern Gängen der Fall ist.

Damit konnten gleichzeitig die (dem Lungeninnern zugewandten) Öffnungen der Gänge sehr stark eingeengt werden, so dass zwischen den Gängen ein enger centraler Canal entstehen musste, der, vorn an der Eintrittsstelle des Bronchus beginnend, die Lunge von vorn nach hinten durchzog und in dem sich Öffnungen befanden, die in die verschiedenen Gänge hineinführten. In den vordern Abschnitt dieses Ganges wieder konnten sich, entsprechend der weitem Complication der Lunge, vom extrapulmonalen Bronchus her Knorpelstücke einlagern, und damit konnte ein intrapulmonaler Bronchus zu Stande kommen, wie wir ihn in der *Alligator*-Lunge gefunden haben.

Die Entstehung der kleinern Gänge, die in der *Alligator*-Lunge von den grössern ihren Ausgang nehmen, erklärt sich dadurch, dass sich innerhalb der grössern Gänge der Process der Septenbildung wiederholt, während sich gleichzeitig der Alveolenbezug weiter entwickelt hat.

Die Unterschiede zwischen der Lunge von *Alligator mississippiensis* und der von *Crocodilus americanus* bestehen, wie wir gesehen haben, darin, dass bei *Crocodilus americanus* die Gänge enger und die Alveolen enger und tiefer sind als bei der andern Art. Wir haben es also mit graduellen Unterschieden zu thun und müssen uns die Lunge von *Crocodilus americanus* dadurch aus einer Lunge hervorgegangen denken, die auf der Complicationsstufe der Lunge von *Alligator mississippiensis* gestanden hat, dass sich das System der

Alveolen und Crypten noch weiter entfaltet hat, wodurch eben die Gänge eingeengt und die Alveolen enger und tiefer werden mussten.

Wenn das richtig ist, was ich weiter vorn über die Entstehungsweise der Knorpel­einlagerungen gesagt habe, die wir in der *Thalassochelys*-Lunge zu Anfang der vordersten vom Bronchus abgehenden Gänge gesehen haben, so durfte erwartet werden, dass in Reptilienlungen, die auf einer ähnlichen Complicationsstufe stehen wie die *Thalassochelys*-Lunge, ähnliche Bildungen gefunden würden. Dies ist denn auch in der That bei den Crocodilier-Lungen der Fall gewesen. Diese zeigen uns überdies jene Bildungen auf verschiedenen Entwicklungsstufen, wie sie den verschiedenen Complicationsstufen der Lungen entsprechen. So finden sich in der Lunge von *Alligator mississippiensis*, die unter den untersuchten Formen die einfachere ist, die Knorpel­einlagerungen auch in geringerem Maass entwickelt als bei der complicirtern Lunge von *Crocodylus americanus*.

Der Umstand, dass auch bei *Crocodylus americanus* (wie bei *Thalassochelys caretta*) die Knorpel­einlagerungen am stärksten zu Anfang des vordersten Ganges ausgebildet sind und von da aus nach hinten zu allmählich schwächer werden, sowie die Thatsache, dass sie bei *Alligator mississippiensis* ausschliesslich auf den vordersten Gang beschränkt sind, bestätigen die Richtigkeit des früher gezogenen Schlusses, wonach derartige Knorpel­einlagerungen zuerst im vordersten Gange aufgetreten sind, um sich von da aus, entsprechend der weitem Complication der Lunge, auf die hintern Gänge auszudehnen, während gleichzeitig die bereits vorhandenen Knorpel­einlagerungen in die Gänge hinein fortschritten.

Am Schlusse des I. Theiles dieser Arbeit habe ich darauf hingewiesen, dass die Lunge der Varaniden als ein Uebergangsglied zur Lunge der warmblütigen Amnioten, speciell zur Vogellunge hin angesehen werden könne, indem sich bei ihr eine Fortsetzung des Bronchus in die Lunge hinein findet und indem die Gänge, die von diesem intrapulmonalen Bronchus und von dem, in dessen Verlängerung die Lunge durchziehenden Rohre abgehen, jenen Gängen in der Vogellunge entsprechen, die dort vom „Hauptluftgang“ (F. E. SCHULZE, p. 477) abgehen.

In dieser Allgemeinheit hatte jene Behauptung jedenfalls auch ihre Berechtigung.

Nun hatten wir aber gesehen, dass sich in der *Varanus*-Lunge von der dorsalen Wand des intrapulmonalen Bronchus ein nach vorn gehender kleiner Ast abzweigt, wodurch wir darauf hingewiesen wurden,

die *Varanus*-Lunge von einer ursprünglich zweikammerigen Lunge abzuleiten, wie wir sie im *Iguana*-Typus hatten kennen lernen. Da bei der Vogellunge weder eine derartige Abspaltung eines Bronchusastes, noch sonst etwas gefunden werden konnte, was dafür gesprochen hätte, dass sie ebenfalls aus einer zweikammerigen Lunge entstanden sei, musste ich es damals bei den erwähnten allgemeinen Bemerkungen bewenden lassen, in der Hoffnung, dass meine weiteren Studien über die Reptilienlunge weitere Klarheit in die Angelegenheit bringen würden.

In der That bietet es nach meinen Untersuchungen über die Chelonier- und Crocodilier-Lungen keine Schwierigkeiten mehr, darüber Aufschluss zu geben, wie sich der Entwicklungsgang der Vogellunge — und wie wir weiter sehen werden, auch der der Säugethierlunge — vollzogen haben dürfte:

Wenn wir eine Vogellunge mit der Lunge von *Thalassochelys caretta* vergleichen, dabei jedoch von der hier eingetretenen Verlagerung absehen, so finden wir, dass der Hauptluftgang in der Vogellunge, soweit er von Knorpel gestützt ist, dem intrapulmonalen Bronchus in der *Thalassochelys*-Lunge im Wesentlichen entspricht <sup>1)</sup>. Wir finden weiter, dass die „Bronchialröhren“ (F. E. SCHULZE, p. 477), die in der Vogellunge vom Hauptluftgange abgehen, den (lateralen und medialen) Gängen, die in der *Thalassochelys*-Lunge vom Bronchus abgehen, im Wesentlichen entsprechen <sup>2)</sup>, wobei allerdings zu bemerken ist, dass die Knorpel einlagerungen, die wir bei der *Thalassochelys*-Lunge zu Anfang der vordersten der erwähnten Gänge getroffen haben, den Bronchialröhren der Vogellunge zu fehlen scheinen. Ferner stimmen beide Lungen darin überein, dass von den Bronchialröhren der Vogellunge ebenso wie von den entsprechenden Gängen der *Thalassochelys*-Lunge Gänge 2. Ordnung (bei den Vögeln Lungenpfeifen genannt) abgehen, von denen in beiden Fällen Gänge 3. Ordnung ihren Ausgang nehmen, die wieder noch Aeste absenden können.

Eine weitere Uebereinstimmung besteht darin, dass hier wie dort die Wände sämtlicher intrapulmonalen Gänge mit Alveolen und Crypten überzogen sind.

1) Allerdings scheint bei manchen Vögeln dieser durch Knorpel gestützte Theil nicht so lang zu sein wie bei *Thalassochelys caretta* der Bronchus.

2) Wenn sie der Zahl nach nicht übereinstimmen, so kommt darauf hier gar nichts an. Vgl. weiter hinten.

Während aber in der *Thalassochelys*-Lunge jeder der vom Bronchus abgehenden Gänge mit seinen Verzweigungen ein geschlossenes Röhrensystem darstellt, das mit dem benachbarten nur mittelbar durch den Bronchus communicirt, stehen die Bronchialröhren der Vogellunge dadurch mit einander in directer Verbindung, dass die Lungenpfeifen von benachbarten Bronchialröhren unmittelbar mit einander communiciren. Auch zeigen die Lungenpfeifen zu einander eine etwas andere Lage als die entsprechenden Gänge in der *Thalassochelys*-Lunge. Ein weiterer Unterschied zwischen der *Thalassochelys*-Lunge und der Vogellunge <sup>1)</sup> besteht darin, dass bei dieser sämtliche Gänge, die mit dem Hauptluftgange in Verbindung stehen, enger und die Alveolen kleiner sind als dort.

Wenn wir den Fall setzen, in der Vogellunge fände eine Communication der Lungenpfeifen unter einander nicht statt, und in der *Thalassochelys*-Lunge seien die Knorpeleinlagerungen zu Anfang der vordersten vom Bronchus abgehenden Gänge nicht vorhanden — die *Thalassochelys*-Lunge hat naturgemäss wirklich einmal auf einer derartigen Complicationsstufe gestanden <sup>2)</sup> — so wären zwischen den beiden Lungen ausschliesslich graduelle Unterschiede vorhanden, und wir könnten uns die Vogellunge ohne Schwierigkeit aus einer Lunge von der Complicationsstufe einer derartigen noch auf einer niedern Stufe stehenden *Thalassochelys*-Lunge <sup>3)</sup> hervorgegangen denken dadurch, dass sich das System der Alveolen und Crypten noch weiter ent-

---

1) Auf die der Vogellunge zukommenden Luftsäcke gehe ich hier nicht ein, da sie, wie dies aus Früherem hervorgeht, kaum eine phylogenetische Bedeutung haben dürften.

2) Wenn in der Vogellunge derartige Knorpeleinlagerungen fehlten, — vielleicht sind sie bis jetzt bloss übersehen worden (vgl. auch LEREBoullet, p. 56) — so wäre das merkwürdig. Die *Thalassochelys*-Lunge stünde dann in diesem Punkte auf einer Complicationsstufe, die die mit einer weit grössern respiratorischen Oberfläche ausgestattete, also höher differenzirte Vogellunge noch nicht erreicht hat. Etwas Aehnliches haben wir schon früher einmal gefunden: die Lunge von *Testudo tabulata* besitzt eine grössere Zahl von Kammern als die von *Trionyx sinensis*, während diese nach der Ausbildung der in den Kammern vorhandenen Septen und der Entwicklung des Alveolenbezugs ohne Zweifel auf einer höhern Stufe steht als jene.

3) Selbstredend müssten dann die vom Bronchus abgehenden Gänge in einer Zahl vorhanden gewesen sein, die der geringsten Zahl entspricht, in der die Bronchialröhren bei den Vögeln auftreten, ausserdem müssten die Gänge 2. Ordnung in einer Anordnung aufgetreten sein, wir wie sie bei den Lungenpfeifen der Vögel finden.

faltet hat, wodurch die Gänge eingeengt und die Alveolen kleiner wurden.

Unwillkürlich wird man sich da fragen, ob die Vogellunge nicht vielleicht wirklich diesen Entwicklungsgang genommen haben könnte, d. h. ob es nicht möglich wäre, auch das Auftreten der Communicationen zwischen benachbarten Lungenpfeifen damit in Einklang zu bringen. Das ist in der That möglich:

Wie man sich erinnern wird, haben wir bei den Lungen der Varaniden und des *Alligator mississippiensis* gesehen, dass in den intrapulmonalen Wänden — diesen Ausdruck im weitesten Sinne des Wortes verstanden — Durchbohrungen auftreten, wodurch es zur directen Communication zwischen benachbarten Hohlräumen der Lunge — wieder im weitesten Sinne des Wortes — kommt, die sonst nur mittelbar mit einander communiciren.

Da eine gewisse Gesetzmässigkeit im Auftreten dieser Durchbohrungen nicht zu erkennen war, neigte ich bisher dazu, sie als eine Folge der Präparation anzusehen.

Nun wäre es aber ebenso wohl auch möglich, dass diese Durchbohrungen der Wände auf dem Entwicklungsgang der Lunge beruhten und normaler Weise in Folge einer partiellen Resorbirung der Wände eingetreten wären. Dann könnten wir uns selbstverständlich die Communication zwischen den Pfeifen der Vogellunge auf dieselbe Weise zu Stande gekommen denken.

Das, was wir über die Ontogenie der Vogellunge wissen (vergl. v. BAER, FOSTER-BALFOUR, RATHKE, SELENKA) spricht entschieden dafür, dass die Communicationen zwischen den Lungenpfeifen als eine secundäre Erscheinung aufzufassen sind.

Berücksichtigt man ferner, dass auch in der Leber der Wirbelthiere Verbindungen zwischen ursprünglich unabhängig von einander verlaufenden Gängen entstehen, so dass aus dem baumförmig verzweigten Canalsystem ein netzförmiges wird, so wird man kaum mehr Zweifel darüber haben können, dass sich die Vogellunge wirklich auf die geschilderte Weise entwickelt hat.

In der Lunge von *Thalassochelys caretta* sind die Wandstücke der lateralen und medialen Gänge im Vergleiche zu deren Oeffnungen am stärksten entwickelt im Centrum der Lunge<sup>1)</sup>, um von da aus nach der Lungenwand hin an Ausdehnung abzunehmen.

1) Im beschreibenden Theile dieser Arbeit habe ich nicht besonders darauf hingewiesen, dies möge hier nachgeholt werden.

Ohne Zweifel ist dies darauf zurückzuführen, dass sich bei der fortschreitenden Complication der Lunge die Entfaltung des Alveolenbezugs in den genannten Gängen in der Richtung vom Centrum der Lunge nach deren Wand hin vollzogen hat. Dadurch konnten die Oeffnungen zu den Gängen 2. Ordnung im Centrum der Lunge stärker eingeengt werden, was gleichbedeutend ist mit der Vergrößerung der Wand der Gänge 1. Ordnung.

Eine zweite Ursache für die genannte Erscheinung haben wir darin zu suchen, dass mit dem Engerwerden der Gänge 1. Ordnung häufig 2 oder mehr Oeffnungen der Gangwand zu einer einzigen einbezogen wurden, die sich dann mit der weitem Entfaltung des Alveolenbezugs ihrerseits wieder verengte.

Wir können diesen Vorgang am Präparat in den verschiedensten Stadien der Entwicklung beobachten.

Nach dem Gesagten müssen wir annehmen, dass mit einer noch weiter steigenden Complication der Lunge die Zahl der in den Gängen 1. Ordnung befindlichen Oeffnungen noch kleiner würde, und dass damit die Wand der erwähnten Gänge noch weiter an Ausdehnung gewinnen werde und dass sich dieser Process in der Richtung vom Centrum der Lunge nach deren Wand hin vollziehen werde.

Da nun die Gänge 2. Ordnung auf dieselbe Art und Weise entstanden sind wie die Gänge 1. Ordnung (die vom Bronchus ausgehenden), die Gänge 3. Ordnung wieder auf dieselbe wie die Gänge 2. Ordnung, so scheint der Schluss berechtigt zu sein, dass sich die Gänge 2. Ordnung auch in Bezug auf die weitere Ausbildung ihrer Wand verhalten werden wie die Gänge 1. Ordnung, die Gänge 3. Ordnung wieder wie die Gänge 2. Ordnung u. s. f.

Nun müssen wir, nach dem, was uns die vorstehenden Untersuchungen über die Entwicklung des intrapulmonalen Bronchus gelehrt haben, annehmen, dass sich bei weiterer Complication einer Lunge, die auf der Complicationsstufe der *Thalassochelys*-Lunge gestanden hat, die Knorpel einlagerungen auch auf die Wand des Rohres ausgedehnt hätten, das sich nach hinten an den Bronchus anschliesst. Weiter werden wir durch das Auftreten der Knorpel einlagerungen, die wir in der *Thalassochelys*-Lunge zu Anfang der vordersten vom Bronchus abgehenden Gänge gefunden haben, und besonders durch die Art und Weise, wie diese Knorpel einlagerungen entwickelt sind, auf die Annahme hingewiesen, dass diese Knorpel einlagerungen mit weiter fortschreitender Complication der erwähnten Lunge ebenfalls

weiter fortgeschritten wären, um sich allmählich auf die Wandungen von sämmtlichen vom Bronchus abgehenden Gängen auszudehnen<sup>1)</sup> in ähnlicher Weise, wie sich vom extrapulmonalen Bronchus aus Knorpelstücke auf die Wand des zwischen den lateralen, ventralen und dorsalen Kammern befindlichen Canals angedehnt haben.

In einer Lunge, die auf einer derartigen Complicationsstufe angelangt wäre, würde also auch (vgl. S. 150) in Bezug auf das Zustandekommen der Knorpel einlagerungen jeder der grössern, vom Bronchus abgehenden Gänge demselben Entwicklungsgange gefolgt sein, den die Lunge, als Ganzes genommen, durchlaufen hat.

Da nun die Gänge 2. Ordnung auf dieselbe Art und Weise entstanden sind wie die Gänge 1. Ordnung (die vom Bronchus abgehenden), die Gänge 3. Ordnung wieder auf dieselbe wie die Gänge 2. Ordnung u. s. f., scheint der weitere Schluss berechtigt zu sein, dass sich auch in Bezug auf die Knorpel einlagerung die Gänge 2. Ordnung verhalten werden wie die Gänge 1. Ordnung (d. h. wie diese zum Bronchus), die Gänge 3. Ordnung wieder wie die Gänge 2. Ordnung u. s. f.

Da sowohl diese Knorpel einlagerungen in den Gangwänden als auch die Fortentwicklung der Gangwände selbst aus der fortschreitenden Complication der Lunge resultiren, müssen wir annehmen, dass sie (wenigstens annähernd) gleichen Schritt mit einander gehalten hätten.

Wie man zugeben wird, musste auf diese Weise, unter der Voraussetzung, dass es sich um eine nicht verlagerte Lunge handelte, diese eine Ausbildung erlangen, die der der Säugethierlunge im Wesentlichen entspricht.

Nun könnte man einwenden, dass die Säugethierlunge in eine grössere oder geringere Zahl von Lappen zu zerfallen pflegt, während die Lunge, deren Entwicklung wir soeben im Geiste verfolgt haben, ein ungetheiltes Ganzes darstellt, so dass es zunächst zweifelhaft erscheinen müsse, dass eine derartig gelappte Lunge aus einer solchen ungelappten Form hervorgegangen sein könne. Die Untersuchungen AEBY'S haben jedoch gezeigt, dass jene Lappenbildungen stets nur die äussere Gestalt der Säugethierlunge beeinflussen, deren innern Bau in seinem Wesen aber unberührt lassen. Danach hätten

1) Und zwar in der Richtung von vorn nach hinten, bezogen auf die Lunge als Ganzes, innerhalb der Gänge von innen nach aussen.

wir die Lappen der Säugethierlunge als eine erst secundär aufgetretene Erscheinung anzusehen, der eine phylogenetische Bedeutung nicht zukommt und es wird keinem Zweifel mehr unterliegen können, dass die Säugethierlunge wirklich den geschilderten Entwicklungsgang genommen hat.

Bevor ich diese Arbeit schliesse, drängt es mich, eine angenehme Pflicht zu erfüllen, indem ich Herrn Professor Dr. J. W. SPENGLER auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank sage für das Interesse, das er dem Fortgange der Arbeit zugewandt hat, und für die mannigfachen Anregungen, die er mir dabei hat zu Theil werden lassen.

---

## Literaturverzeichnis.

- AEBY, CHR., 1880, Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen, v. BAER, K. E., 1828, Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Theil: Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei, p. 96, 112, 128.
- BOAS, J. E. V., 1894, Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl., p. 452—454.
- BOJANUS, 1819—21, Anatomie testudinis europaeae, tab. 27, fig. 156 u. 157, tab. 28, fig. 158, tab. 29, fig. 174, 175 u. 176.
- CALDESI, G., 1687, Osservazioni anatomiche intorno alle Tartarughe, maritime, d'acqua dolce, e terrestri, p. 71—73.
- CAMPANA, 1875, Recherches d'anatomie de physiologie et d'organogénie pour la détermination des lois de la genèse et de l'évolution des espèces animales.
- CARUS, C. G., 1834, Lehrbuch der vergleichenden Zootomie, II. Theil, p. 593—594.
- CUVIER, G., 1836—49, Le règne animale. Edition accompagnée de planches gravées, V. 3, tab. 2, fig. 1 u. 2.
- —, 1805, Leçons d'anatomie comparée, V. 4, p. 323—347.
- —, 1840, Leçons d'anatomie comparée, rédigées et publiées par DUVERNOY, 2. éd., V. 7, p. 27 und p. 128—132.
- EDWARDS, H. MILNE, 1857, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, V. 2, p. 278—283 und p. 313—315.
- FOSTER und BALFOUR, 1876, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere, p. 127—129.
- GEGENBAUR, C., 1874, Grundriss der vergleichenden Anatomie, p. 609 bis 610.
- GEOFFROY, E., 1803, Observations anatomiques sur le Crocodile du Nil, in: Ann. Mus. Hist. Nat. V. 2, p. 45—47.
- GOTTWALD, C. G., 1781, Physicalisch-anatomische Bemerkungen über die Schildkröten. Mit 10 Kupfertafeln, p. 11 u. 17, tab. 4, 5, 8 u. 9.
- HOFFMANN, C. K., 1890, in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 3, p. 342.
- HOME, E., 1828, Lectures on comparative anatomy, V. 6, tab. 14.
- HUXLEY, THOMAS H., 1882, On the respiratory organs of Apteryx, in: P. Zool. Soc. London, p. 560—569.
- LEREBoulLET, A., 1838, Anatomie comparée de l'appareil respiratoire dans les animaux vertébrés, p. 64—84.
- MECKEL, J. FR., 1818, Ueber das Respirationssystem der Reptilien, in: Deutsch. Arch. f. Physiol., V. 4, p. 60 ff.

- Mémoires de l'académie Royale des sciences, V. 3, 2. part., p. 191, Description anatomique d'une grande tortue des Indes.
- ibid. p. 266, Description anatomique de trois crocodiles, envoyés de Siam par les Pères Jesuites.
- ibid. 3. part., p. 173, Description anatomique d'un crocodile.
- MILLER, W. S., 1893, The structure of the lung, in: Journ. Morph., V. 8, p. 171.
- , 1893, Anatomy of the lungs, in: Reference handbook of the medical sciences (supplement), p. 575.
- NUHN, A., 1875, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, V. 1, p. 91 und 96.
- OWEN, R., 1866, On the anatomy of Vertebrates, V. 1, p. 521—527.
- , 1832—40, Catalogue of the physiological series in the Museum of the Royal College of Surgeons<sup>1)</sup>, V. 2, p. 96.
- RATHKE, H., 1828, Ueber die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugethieren, in: Nov. Act. Acad. Leop.-Car., V. 14, p. 181, 187—188, tab. 17, fig. 11, tab. 18, fig. 15, 16, 21.
- SAPPEY, PH. C., 1847, Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux, p. 3—11.
- SCHNEIDER, J. G., 1783, Naturgeschichte der Schildkröten, p. 207—215.
- SCHULZE, F. E., 1871, Die Lungen, in: STRICKER's Handbuch der Lehre von den Geweben, V. 1, p. 464 ff.
- SELENKA, E., 1866, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Huhns, in: Z. wiss. Zool., V. 16, p. 178 ff.
- STANNIUS, H., 1856, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 2. Aufl., 2. Buch, p. 212—214.
- TREVIRANUS, G. R., 1831, Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens, V. 1, p. 244—246.
- VALENTINI, 1720, Amphitheatrum zootomicum, p. 219, 226, 228—231.
- WIEDERSHEIM, R., 1883, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, p. 666—668.
- , 1893, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 4. Aufl., p. 449.
- WILLIAMS, TH., Respiration, in: TODD, Cyclopaedia Anat. Physiol., V. 5 (Supplementary Vol.), p. 285 ff.

---

1) Ist mir nicht zugänglich gewesen.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 9.

Fig. 1. Rechte Lunge von *Emys orbicularis*, von der medialen Seite gesehen: ein Theil der medialen Lungenwand ist abgetragen.

Fig. 2. Dorsale Hälfte der rechten Lunge von *Emys orbicularis*, von der ventralen Seite gesehen.

Fig. 3. Ventrale Hälfte der rechten Lunge von *Emys orbicularis*, von der dorsalen Seite gesehen.

Fig. 4. Linke Lunge von *Emys orbicularis*, von der ventralen Seite gesehen; ein Theil der ventralen und medialen Lungenwand ist abgetragen.

Fig. 5. Mediale Hälfte der rechten Lunge von *Alligator mississippiensis*, von der lateralen Seite gesehen.

Fig. 6. Laterale Hälfte der rechten Lunge von *Alligator mississippiensis*, von der medialen Seite gesehen.

Fig. 7. Laterale Hälfte der linken Lunge von *Crocodylus americanus*, von der medialen Seite gesehen.

Fig. 8. Mediale Hälfte der linken Lunge von *Crocodylus americanus*, von der lateralen Seite gesehen.

Fig. 9. Laterale Hälfte der rechten Lunge von *Crocodylus americanus*, von der medialen Seite gesehen.

Fig. 10. Mediale Hälfte der rechten Lunge von *Crocodylus americanus*, von der lateralen Seite gesehen. In den Fig. 9 und 10 ist der Schnitt, dem Bronchus folgend, schräg durch die Lunge geführt, in Folge dessen fehlt in Fig. 9 die hintere Partie der lateralen Lungenhälfte und in Fig. 10 die vordere Partie der medialen Lungenhälfte.

## Tafel 10.

Fig. 11. Linke Lunge von *Testudo graeca*, von der ventralen und etwas von der medialen Seite gesehen; die ventrale und mediale Lungenwand ist abgetragen.

Fig. 12. Dasselbe Präparat von der medialen und etwas von der ventralen Seite gesehen. (Die Lage und Gestalt des bei der Präparation stark beschädigten Lungenzipfels ist durch eine, auf der Innenseite des Panzers angebrachte Bleistiftlinie bezeichnet.)

Fig. 13. Rechte Lunge von *Testudo tabulata*, von der ventralen und etwas von der medialen Seite gesehen; die ventrale und mediale Lungenwand ist abgetragen, die zipfelförmigen Fortsätze sind geöffnet.

Fig. 14. Linke Lunge von *Testudo tabulata*, von derselben Seite gesehen und ebenso behandelt wie die rechte Lunge (Fig. 13).

## Tafel 11.

Fig. 15. Rechte Lunge von *Trionyx sinensis*, von der dorsalen Seite gesehen; die dorsale und mediale Lungenwand ist abgetragen.

Fig. 16. Linke Lunge von *Trionyx sinensis*, von der ventralen Seite gesehen; die ventrale und mediale Lungenwand ist zum grössten Theil abgetragen.

Fig. 17. Sagittaler Längsschnitt durch den vordern Abschnitt der linken Lunge von *Thalassochelys caretta*, von der lateralen Seite gesehen. Der Schnitt ist durch den Bronchus geführt.

## Tafel 12.

Fig. 18. Querschnitt durch die rechte Lunge von *Thalassochelys caretta*, von vorn gesehen. Der Schnitt ist ungefähr im vordern Drittel der Lunge geführt.

Fig. 19. Querschnitt durch die rechte Lunge von *Thalassochelys caretta*, von hinten gesehen. Der Schnitt ist wie bei Fig. 18 geführt.

Fig. 20. Frontaler Längsschnitt durch die hintere Hälfte der linken Lunge von *Thalassochelys caretta*, von der dorsalen Seite gesehen. In der hintern Partie des Präparats ist der Schnitt neben dem Bronchus hergegangen.

Fig. 21. Frontaler Längsschnitt durch die hintere Hälfte der linken Lunge von *Thalassochelys caretta*, von der ventralen Seite gesehen.

# Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx.

Von

**Dr. Richard Jander.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Hierzu Tafel 13—15.

Ungeachtet der zahlreichen Untersuchungen, welche unsere Kenntniss des histologischen Aufbaues der Plathelminthen in hohem Maasse gefördert haben, war doch in einer Richtung noch immer keine Klarheit geschaffen worden: nämlich hinsichtlich des Wesens der äussern Körperbedeckung der Cestoden und Trematoden und der Bedeckung des Pharynx der Turbellarien. Diese Gebilde unterscheiden sich von den oberflächlichen Epithelschichten, die wir in andern Kreisen des Thierreichs antreffen, so sehr, dass man nicht wagen konnte, sie ohne Weiteres für abgewandelte Epithelien zu erklären. Die Körperbedeckung der Cestoden und der Trematoden weicht am weitesten von der Beschaffenheit oberflächlicher Epithelien ab, und über ihre Deutung gehen die Meinungen noch immer weit aus einander. Die Bedeckung des Turbellarienpharynx zeigt zwar noch eine gewisse Uebereinstimmung mit oberflächlichen Epithelschichten anderer Thierkreise, ist jedoch ebenfalls noch nicht als eine solche erwiesen.

Um endlich Licht in dieses dunkle Gebiet der Histologie zu bringen, beschloss mein verehrter Lehrer, Herr Prof. BLOCHMANN, eine Reihe neuer Untersuchungen theils selbst anzustellen, theils durch seine Schüler vornehmen zu lassen. Seiner Aufforderung, die Untersuchung der Bedeckung des Turbellarienpharynx zu übernehmen, leistete ich mit Freuden Folge. Auf den folgenden Blättern werde ich über meine Befunde Bericht geben; zuvor jedoch sei es mir gestattet, Herrn Prof. BLOCHMANN für die stete Förderung und die

mannigfache Anregung, die ich bei meiner Arbeit im hiesigen Institut von ihm empfangen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Der Stand unserer Kenntnisse über die Bedeckung des Turbellarienpharynx lässt sich mit wenigen Worten zusammenfassen. Offenbar hat die Beschaffenheit dieser Bedeckung, weil sie von dem Aussehen epithelialer Endflächen sich weit weniger entfernt als die äussere Bedeckung der Trematoden und Cestoden, die Aufmerksamkeit der Forscher nicht in demselben Maasse auf sich gelenkt wie die letztere und darum auch weniger zahlreiche Versuche gezeitigt, sie zu erklären.

In Betracht kommen hier selbstverständlich erst solche Untersuchungen, die aus einer Zeit stammen, wo die Anwendung der Färbemittel die Sichtbarmachung von Kernen auch an solchen Stellen gestattete, an denen das lebende oder einfach abgetödtete Gewebe sie nicht zeigte. Von diesen neuern Untersuchungen sind wiederum nur diejenigen heranzuziehen, welche sich mit der Erforschung der fraglichen Schicht wirklich eingehender beschäftigt haben und sie nicht ohne Weiteres als ein Epithel ansprechen.

Diese Arbeiten nun haben festgestellt, dass der Pharynx auf seiner äussern Oberfläche und auf dem distalen Theile seiner innern Oberfläche von einer Wimpern tragenden Schicht bedeckt ist, in der sich Kerne entweder nicht oder doch nur ganz vereinzelt nachweisen lassen. Namentlich am Grunde des Pharynx gelingt es, hier und da einen Kern in dieser Schicht zu finden. An den definitiven Pharyngen der Embryonen von Süsswassertricliden fand zuerst IJIMA (11, p. 389) ein Kerne enthaltendes, der Wimpern noch entbehrendes Epithel vom normalen Typus. Auch HALLEZ (10, p. 74 u. tab. 5, fig. 15) sah den definitiven Pharynx des Embryos mit einem kernhaltigen Epithel bedeckt.

WENDT (22, p. 261) nennt die äussere Bedeckung des Pharynx von *Gunda ulvae* eine structurlose Cuticula, die vermuthlich aus verschmolzenen Epithelzellen entstanden sei.

WOODWORTH (23, p. 25) fand bei *Phagocata gracilis* LEIDY, jener eigenthümlichen Triclade mit zahlreichen Pharyngen, dass die an jüngern Thieren neu entstehenden Pharyngen von einem flachen, Kerne enthaltenden Epithel bekleidet werden, dem die Wimpern so lange fehlen, als die Kerne noch deutlich sind. WOODWORTH ging bei seinen Untersuchungen noch einen Schritt weiter: er behandelte den Pharynx der *Phagocata* mit Silbernitratlösung und erhielt ein Bild, wie es jedes ebenso behandelte normale Epithel giebt, ein Oberflächenbild wohl

gegen einander abgesonderter Zellen, die er allerdings für kernlos erklären musste.

Dieser Versuch wurde von CHICHKOFF (6, p. 493 ff.) an den von ihm untersuchten Arten, *Planaria montana* CHICHK., *Planaria polychroa* O. SCHM. und *Dendrocoelum lacteum* ÖRST., mit demselben Erfolge wiederholt. Auch VEJDOVSKY (21, p. 180) spricht in seiner neuesten Arbeit von der äussern Bedeckung des Pharynx von *Bothrioplana bohemica* als von einem höchst modificirten Epithel, wie es in gleicher Weise am Pharynx einiger Planarien vorkomme. Er fand keine Kerne in demselben. Ueberdies giebt er an, dass der Pharynx im Leben nicht wimpere.

LANG, der die Bedeckung des Pharynx von *Gunda segmentata* ein „cuticulaähnliches, kernhaltiges Flimmerepithel“ nannte (13, p. 194), ist hinsichtlich der Grenzschicht des Polycladenpharynx zu demselben Ergebniss gekommen. Die äusserste Schicht des Polycladenpharynx trägt nach seiner Beschreibung (14) Wimpern, enthält aber nur in grossen Abständen äusserst flache und schwer nachweisbare Kerne. Auch sie wird als ein cuticulaähnliches Epithel bezeichnet.

Auch am Pharynx der Rhabdocoeliden stellt die Bedeckung kein Epithel vom normalen Typus dar. v. GRAFF spricht zwar in seiner Turbellarien-Monographie (9) von dem äusseren Epithel des Pharynx, geht jedoch im Texte nicht auf den Bau desselben ein und bildet auf seinen Tafeln nie Kerne in der entsprechenden Schicht ab. BÖHMIG (1, p. 239) hingegen giebt für die Bedeckung der äussern wie der gesammten innern Oberfläche des Plagiostomidenpharynx an, dass Zellgrenzen und Kerne in dieser wahrscheinlich eine — sehr modificirte — Fortsetzung des Körperepithels darstellenden Schicht durchaus fehlen.

Auch VEJDOVSKÝ ist bei seinen jüngst veröffentlichten Beobachtungen über die Oberflächenbedeckung des Pharynx von *Opisthimum schultzeanum* zu dem Ergebniss gekommen, dass sie kein Epithel sei. Nach seiner Meinung (21, p. 101) setzt sich die epitheliale Schicht der Pharyngealtasche auf die äussere Oberfläche des Pharynx fort, wobei „der plasmatische Theil auf Kosten der cuticularen Umhüllung und der Cilien reducirt wird“.

Was endlich die Bedeckung des Pharynx der Landtricladen anlangt, über die nur wenige histologische Angaben vorliegen, so besteht sie nach LEHNERT'S Untersuchungen an Bipalien aus flachen Zellen, welche grosse Kerne enthalten, Grenzen gegen einander jedoch

nicht erkennen lassen (15, p. 337). Die ältern Beobachter, MOSELEY (19, p. 131) und KENNEL (12, p. 134) konnten in der Bedeckung des Pharynx von *Bipalium*, *Rhynchodesmus* und *Geodesmus* weder Zellgrenzen noch Kerne finden.

Die vorstehende Uebersicht dessen, was wir heute über das Wesen der Bedeckung des Turbellarienpharynx wissen, wird meinen Versuch, hier Klarheit zu schaffen, ohne Weiteres gerechtfertigt erscheinen lassen.

Meine Untersuchungen stellte ich an den in der Umgegend von Rostock leicht zu beschaffenden Süßwassertricladen *Dendrocoelum lacteum* ÖRST., *Dendrocoelum punctatum* PALLAS, *Planaria polychroa* O. SCHM. und *Polycelis nigra* O. FR. MÜLL., sowie an der im brackigen Wasser der Warnowmündung in ungeheurer Zahl vorkommenden *Gunda ulvae* ÖRST. an. Zur Vergleichung diente von Tricladen die Mittelmeerform *Gunda segmentata* LANG, von der Herr Prof. BLOCHMANN mir einige mit Sublimat conservirte, allerdings Jahre lang in Alkohol aufbewahrte Stücke zur Verfügung stellte, und als Vertreter der Polycladen das *Thysanozoon brocchii* ÖRST.

Ehe ich auf die Darstellung meiner Befunde eingehe, will ich kurz über die Methoden der Untersuchung berichten. Die Untersuchung des lebenden Gewebes kann höchstens zu einer vorläufigen Uebersicht des Aufbaues des Pharynx verhelfen, über die Beschaffenheit der Bedeckung desselben erhält man dabei ebenso wenig Aufschluss, wie man über die Beschaffenheit der Körperbedeckung der übrigen Plattwürmer auf demselben Wege erhalten hat. Gute Conservirung mittels kalter 5proc. Sublimatlösung oder mittels der von FLEMMING angegebenen Ueberosmium-Chrom-Essigsäure und die Färbung der höchstens 5  $\mu$  dicken Schnitte erst in gesättigter, mit Essigsäure angesauerter, wässriger Lösung von Orange-G (von GRÜBLER in Leipzig bezogen) und darauf mit auf  $1/_{10}$  ihrer Stärke verdünnter DELAFIELD'scher Hämatoxylinlösung ergab die besten Präparate. Daneben wurden, in der Absicht, über die Nervenendigungen in der Pharynxbedeckung Aufschluss zu gewinnen und, wenn möglich, auch auf diese Weise einen Anhalt für die Homologisirung der fraglichen Schicht zu erhalten, die GOLGI'sche Chromsilberimprägnirung, sowie die vitale Methylenblaufärbung versucht. Leider gelang die Darstellung von Nervenendigungen weder mit der einen, noch mit der andern Methode. Die Methylenblaufärbung leistete jedoch gute Dienste in der Darstellung sowohl der Muskelfasern und ihrer Bildungszellen wie auch der histologischen Elemente der Pharynxbedeckung. Die überaus schnelle Vergänglichkeit der Blaufärbung in solchen Prä-

paraten, die zum Zwecke des Untersuchens und Zeichnens bei starken Vergrößerungen mit einem Deckglas bedeckt wurden, machte es nöthig, die Färbung zu fixiren. Das geschah entweder mit Ammonium picronitricum oder, nach BETHE und BLOCHMANN, mit Ammoniummolybdat. Die dabei oft Statt findende körnige Fällung des Methyleneblaus erwies sich nicht als störend.

Die Untersuchung wurde fast durchweg mit der ZEISS'schen Oelimmersion  $\frac{1}{18}$ “ vorgenommen, und die Abbildungen wurden mittels der Camera lucida entworfen.

Ich werde zunächst den Bau der Pharynxbedeckung schildern, wie sie sich bei erwachsenen Tricladen darstellt, und die Art und Weise ihres Zusammenhangs mit den übrigen Geweben des Pharynx. Dann soll die im Verlaufe der Entwicklung Statt findende Umbildung des aus einfachen Zellen zusammengesetzten Epithels des embryonalen definitiven Pharynx in die eigenthümlich gestaltete Grenzschicht des erwachsenen Pharynx und schliesslich die Neubildung der Pharynxbedeckung nach Verletzungen besprochen werden.

### Die Elemente der Bedeckung des Tricladenpharynx.

Es wurde bereits in der Uebersicht des bisher über den Bau der Bedeckung des Tricladenpharynx Ermittelten angegeben, dass nach der Behandlung mit Silbernitrat Zellgrenzen in dem Oberflächenbilde hervortreten. Diesen Befund WOODWORTH's an *Phagocata* erweiterte CHICHKOFF durch die Auffindung porenartiger Bildungen von verschiedener Grösse in den wellig umsäumten Zellgebieten. Er beschreibt sie als helle, von einem dunklen Rand eingefasste, runde Stellen, welche den Ausmündungen der Schleimdrüsen des Pharynx entsprechen und die bei längerer Einwirkung des Silbernitrates ihr Aussehen veränderten, indem der dunkle Rand auf Kosten des hellen Raumes sich verbreiterte in Folge der Einwirkung des Reagens auf das Secret des Ganges. Ich habe diese Versuche an den Pharyngen von *Dendrocoelum lacteum* und *punctatum*, von *Planaria polychroa* und von *Gunda ulvae* wiederholt und die Beschreibung CHICHKOFF's durchaus bestätigt gefunden (Fig. 1—4).

Die ganze, Wimpern tragende Oberfläche, d. h. die gesammte äussere und der distale Theil der innern Oberfläche des Pharynx, ist also bedeckt von einer zusammenhängenden Schicht wellig umrissener Zellgebiete, die ein ganz ähnliches Bild gewähren wie so viele nach dem normalen Typus gebaute Epithelien, deren Zellen mit Fortsätzen

in einander greifen. Solche Zellen sind bekanntlich auch im ektodermalen Körperepithel vieler Turbellarien gefunden worden. Ich habe zum Vergleiche in der Fig. 5 eine kleine Strecke des Epithels der Rückenfläche eines *Dendrocoelum lacteum* nach einem Silberpräparat wiedergegeben. In den Zellgebieten der Pharynxoberfläche nun sieht man stets die hellen, von einem schmälern oder breiteren, dunklern Rand umgebenen Räume in verschiedener Anzahl liegen. Eine bestimmte Anordnung dieser Ringe, die gelegentlich zu gleichmässig dunkeln Flecken geworden sind, in den Zellgebieten lässt sich nicht erkennen. Sie liegen entweder im mittlern Theil derselben und lassen die peripherischen Theile frei, oder sie finden sich auch in diesen, bisweilen der eine oder der andere in einer Bucht der Grenzlinie. Hier und da sind mehrere Ringe einander bis fast zur Berührung genähert, meist jedoch liegen sie in geringen Abständen von einander. Die bekannte Launenhaftigkeit der Silbernitratwirkung auf die Gewebe muss uns warnen, aus der grössern oder geringern Anzahl der in den Zellgebieten hervortretenden Ringe ohne Weiteres einen Schluss auf deren thatsächliche Menge zu ziehen. Neben deutlichen Ringen findet man nicht nur zahlreiche in Folge kräftigerer Einwirkung des Silbernitrats zu gleichmässig dunkeln Flecken gewordene, sondern auch äusserst schmalrandige Kreise, die gelegentlich so blass sind, dass sie erst bei sorgfältigem Absuchen des Zellgebietes wahrgenommen werden und deren Umriss bisweilen sogar auf eine kürzere oder längere Strecke unterbrochen ist. Das jedoch glaube ich aus meinen Präparaten entnehmen zu können, dass, wie auch CHICHKOFF angiebt, in den Zellgebieten des proximalen Viertels des Pharynx die Anzahl der Ringe kleiner ist als in denen der distalen drei Viertel.

Bisweilen ist ein auffallend kleines Zellgebiet zwischen solche von durchschnittlicher Grösse eingeschaltet. CHICHKOFF fand das Gleiche bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria polychroa*, jedoch nicht bei *Planaria montana*. Da ich solche kleine Gebiete auch bei *Gunda ulvae* nicht selten beobachtete, so glaube ich, dass sie ziemlich allgemein verbreitet sein werden. Sie weichen übrigens, von ihrer Kleinheit abgesehen, nicht von ihren Nachbarn ab; sie sind ebenso scharf begrenzt und zeigen auch Ringe auf ihrer Fläche, allerdings in geringerer Anzahl (Fig. 1).

Weitere Aufschlüsse über das Wesen der Pharynxbedeckung gewährt die Untersuchung der mit Silbernitrat hergestellten Präparate nicht. Sie weist nur hin auf einen Aufbau dieser Schicht aus wohl gesonderten Elementen; eine Einsicht in deren Gestalt liefert erst die

Untersuchung von Pharyngen, die lebend in schwachen Methylenblaulösungen sich gefärbt haben. Am besten gelang diese Färbung an den abgeschnittenen Pharyngen von *Gunda ulvae*, da sich diese genügend lange Zeit in solchen Lösungen am Leben erhalten. Die Pharyngen von *Dendrocoelum lacteum*, die ebenfalls in dieser Weise behandelt wurden, starben gewöhnlich ab, ehe die Färbung zu dem gewünschten Ende vorgeschritten war. Ueberdies sonderten sie in der Methylenblaulösung eine grosse Menge Schleims ab, der sich stark färbte und so die Untersuchung des darunter liegenden Gewebes erschwerte. Meine Angaben beziehen sich daher vorwiegend auf den Pharynx von *Gunda ulvae*; einige wohl gelungene Färbungen des Pharynx von *Dendrocoelum lacteum* bewiesen jedoch eine vollkommene Uebereinstimmung mit dem für *Gunda ulvae* Ermittelten.

Unterbricht man die Färbung des Pharynx nach verhältnissmässig kurzer Einwirkung der Methylenblaulösung, so findet man, dass bei diesem Object, wie bei so manchem andern, das dadurch hervorgerufene Bild dem des Silbernitrats genau entspricht. Man sieht (Fig. 6) die Zellgebiete der Pharynxbedeckung durch wellige, blaue Umrisse gegen einander abgegrenzt und erkennt in der Fläche der einzelnen Felder zahlreiche blaue Ringe, die je eine helle Stelle umgeben. Launenhaft ungleichmässig wie das Silbernitrat ist auch das Methylenblau in seiner Wirkung auf das Gewebe. So findet man häufig eine Anzahl der Zellgebiete eben erst blau umzogen und auf ihrer Fläche noch keine Ringe durch Blaufärbung sichtbar gemacht, während benachbarte Felder bereits gleichförmig blau gefärbt sind, so dass das Optimum der Färbung, das die Umrisse und die Ringe gleich deutlich auf ungefärbtem Grunde zeigt, schon überschritten worden ist. Ein solches Bild ist in der Fig. 7 wiedergegeben worden. Es zeigt 6 Zellgebiete gleichmässig blau gefärbt ohne jede Andeutung der Ringe. Von dem Methylenblau wird man noch weniger als vom Silbernitrat erwarten dürfen, dass es alle Ringe, die vorhanden sind, gefärbt habe. In den in der Fig. 6 dargestellten Zellgebieten sind sie z. B. viel weniger zahlreich als in den in der Fig. 3 abgebildeten eines Silbernitratpräparats des Pharynx von *Gunda*.

Lässt man das Methylenblau etwas länger einwirken, so färben sich die Zellgebiete gleichmässig blau, und an der Stelle der blauen Ringe findet man auf diesem Grunde dunkler blaue Flecke (Fig. 12). Die Färbung kann so weit gehen, dass die Zellgebiete gleichmässig blau gefärbte Platten darstellen, an denen von dunklern Flecken nichts mehr wahrzunehmen ist. Möglicher Weise tritt diese Erscheinung nur

an absterbenden Zellgebieten ein, denn ich habe in den meisten Fällen die Färbung aus den Zellgebieten der Pharynxoberfläche allmählich schwinden und in den darunter gelegenen Muskelschichten auftreten sehen, ohne dass jene gleichmässige Blaufärbung voran gegangen wäre; hingegen habe ich diese an der Basis des Pharynx, wo derselbe in Folge der durch die Loslösung verursachten Verwundung zuerst abstirbt, am häufigsten und frühesten beobachtet.

Zu der Zeit nun, wo auf dem leicht blau gefärbten Grunde der Zellgebiete dunklere Flecke in geringerer oder grösserer Anzahl sich zeigen, liefert die Methylenblaufärbung ein vollständiges Bild der Elemente, welche die Bedeckung des Pharynx aufbauen. Von jedem Zellgebiete aus geht in die Tiefe des in seinen übrigen Geweben ungefärbten Pharynx, die Muskelschichten durchsetzend, eine verschieden grosse Anzahl blau gefärbter Fortsätze, deren einer sich besonders auszeichnet sowohl durch seine grössere Länge als auch durch seine Gestalt (Fig. 8—14). An seinem Ursprung ist er nicht dicker als die kürzern Fortsätze, sehr bald jedoch, bisweilen schon unmittelbar unterhalb des Feldes, von dem er entspringt, nimmt seine Dicke zu, und nach kürzerm oder längerem Verlaufe geht er, allmählich oder plötzlich, in einen rundlichen, kugeligen oder flaschenförmigen Endtheil von bedeutend grösserm Durchmesser über. In diesem liegt ein Kern (Fig. 8 a, 9, 11—14). Die übrigen Fortsätze bleiben gewöhnlich viel kürzer als der den Kern enthaltende, gelegentlich jedoch ist der Längenunterschied nur ein geringer (Fig. 12). Sie zeigen auch nicht die mächtige, endständige Erweiterung des kernhaltigen Fortsatzes, sondern besitzen eine im Verhältniss zu dieser äusserst kleine, knopf- oder birnförmige oder auch gar keine Anschwellung. Die beiden Arten von Fortsätzen können in ihrem Verlauf eine oder mehrere, kleinere oder grössere Auftreibungen zeigen (Fig. 14). Nur ein Mal fand ich einen der kernlosen Fortsätze von ansehnlicherer Dicke (Fig. 12), viel öfter sind sie auffallend dünn (Fig. 8 e). In allen Fällen ist der den Kern enthaltende Fortsatz auf den ersten Blick heraus zu finden. Auch dann, wenn bei der Fixirung des Methylenblaus dieses körnig sich abgeschieden hat und den Kern verdeckt, ist die grosse Anschwellung am freien Ende des Fortsatzes ein untrügliches Merkmal zur Unterscheidung desselben von den kernlosen Fortsätzen.

Wir haben jetzt die Elemente der Pharynxbedeckung kennen gelernt. Es sind Zellen, echte Zellen, aber von einer für Epithelzellen ungewöhnlichen Gestalt. Nur mit einem Theil ihrer

Masse liegen sie an der Oberfläche des Pharynx, nämlich mit einer wellig umrissenen, polygonalen Platte; der übrige, den Kern führende Theil geht von dieser aus in die Tiefe. Ich werde im weitern Verlauf der Darstellung die beiden Theile als Zellplatte und Zellfortsätze unterscheiden.

Verfolgt man die Zellfortsätze, den kernhaltigen wie den kernlosen, bis zu ihrem Ursprung von der Platte, so gelingt es in vielen Fällen festzustellen, dass sie von je einem der dunkelblauen Flecke derselben ausgehen. Da der kernhaltige Fortsatz an seinem Ursprung nicht dicker ist als die kernlosen, so entspricht ihm kein durch besondere Grösse ausgezeichneter Fleck oder Ring. In der Mehrzahl der Fälle scheint die Anzahl der Flecke in der Zellplatte grösser als die der Fortsätze, jedoch lassen sich Zellen auffinden, an denen ein solcher Unterschied nicht besteht. An den in Fig. 8—14 abgebildeten Zellen scheint die Anzahl der Fortsätze eine geringere zu sein; das rührt daher, dass die Fixirung der Färbung immer nur bei einem Theile der während des Lebens gefärbten Fortsätze gelingt. Ich habe wiederholt an lebenden Pharyngen, bei denen die Färbung der Epithelzellen mit Methylenblau gut gelungen war, die von den Zellplatten ausgehenden Fortsätze gezählt und gar nicht so selten deren 20 bis 24 nachweisen können. Diese Zahlen lassen sich recht wohl mit denen vereinen, die sich bei der Zählung der Ringe oder Flecke in den Zellplatten ergeben. In Platten von verschiedenen Stellen des Pharynx fand ich 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 15, 17, 18, 19, 20, 25, 28, 31 Ringe, die beiden höchsten Zahlen nur je ein Mal.

Während nun über die Deutung des kernhaltigen Fortsatzes Zweifel nicht aufkommen können — er ist die bislang vermisste, nothwendige Ergänzung der oberflächlichen, Wimpern tragenden, kernlosen Platte zu einer vollständigen Zelle — sucht man vergebens nach einem Anhalt für die Beurtheilung der Bedeutung der kernlosen Fortsätze. Wofür man sie auch halte, die Ansichten werden sich zweierlei Anschauungsweisen zutheilen lassen. Die eine wird sie betrachten als Bestandtheile der Epithelzellen, die andere als Gewebelemente anderer Art, die mit den Epithelzellen in Verbindung getreten sind.

Es liegt, in Anbetracht ihrer im Zusammenhang mit den übrigen Theilen der Epithelzellen erfolgenden Färbung durch Methylenblau sowie des gleichzeitigen Erblässens, wohl am nächsten, sie als Bestandtheile dieser Zellen anzusprechen. Nach dieser Auffassung würde das Protoplasma jeder Epithelzelle von der an der Oberfläche des

Pharynx verbleibenden Zellplatte aus nicht als ein einheitlicher Auswuchs in die Tiefe gedrunken sein, sondern in Gestalt zahlreicher Fortsätze, deren einer, besonders massig entwickelt, den Kern beherbergt. In diesem Sinne wurde oben die Beschreibung der Epithelzellen gehalten, die eben möglichst genau den Eindruck wiedergeben sollte, den ein Methylenblaupräparat auf den Beobachter macht. Hinsichtlich der Bedeutung der kernlosen Fortsätze für die Zellen sind wir durchaus auf Vermuthungen beschränkt. Man könnte vielleicht annehmen, dass, während die Wimpern tragende Zellplatte vorwiegend der Bedeckung des Pharynx dient, die Fortsätze eine absondernde Thätigkeit üben, Leistungen, welche ja im Allgemeinen den Epithelien vereint zugetheilt sind. Abgesehen jedoch von der Thatsache, dass die Verschiedenartigkeit dieser beiden Aufgaben meist eine Verschiedenheit im Bau der Epithelzellen mit sich bringt, dürfen wir uns nicht verhehlen, dass, Angesichts der zahlreichen Untersuchungen, welche eine engere Beziehung des Kerns zu der secretorischen Thätigkeit der Zellen wahrscheinlich gemacht haben, der lockere Zusammenhang, in dem im vorliegenden Falle der Kern der Epithelzelle zu den kernlosen Fortsätzen steht, geeignet ist, schwere Bedenken gegen deren Auffassung als Drüsenfortsätze zu erwecken.

Solche Bedenken stehen einer andern Art, die kernlosen Fortsätze als Theile der Epithelzellen zu deuten, nicht entgegen. Es ist bekanntlich von verschiedenen Seiten festgestellt worden, dass Epithelzellen nicht immer mit breiter Endfläche ihrer Unterlage aufsitzen, sondern in manchen Fällen eine innigere Verbindung mit derselben eingehen durch feine Ausläufer ihres proximalen Theils, welche in die tieferen Gewebsschichten eindringen und sogar, nach SCHUBERG's Beobachtungen (20, p. 14), sich mit Zellausläufern derselben verbinden können. Vielleicht sind die kernlosen Fortsätze der Epithelzellen des Tricladenpharynx ähnliche Bildungen: Füsschen, mittels deren die Zellplatten im Parenchym des Organs wurzeln.

Wir haben nun die zweite Möglichkeit, die kernlosen Fortsätze aufzufassen, zu besprechen. Diese besteht darin, dass man jene Fortsätze nicht als Bestandtheile der Epithelzellen betrachtet. Die Gestalt der letztern würde danach in den zwei nothwendig zu einander gehörenden Abschnitten: der oberflächlichen Platte und dem kernführenden Fortsatz, vollständig gegeben sein, und die kernlosen Fortsätze würden Gewebelemente sein, die aus der Tiefe heraus an die Zellplatten getreten wären.

Nach der Ansicht von CHICHKOFF entsprächen die Ringe in der

Zellplatte Poren, durch welche die Schleimdrüsen des Pharynx an der Oberfläche desselben ausmündeten. Zieht man die Lage und die Zahl der Schleimdrüsengänge in Betracht, so kann man recht wohl dieser Ansicht beitreten. Wir sehen bei *Gunda ulvae* (Fig. 14) von der Zellplatte durch jeden Zwischenraum zweier Längsmuskelfasern einen kernlosen Fortsatz in die Tiefe dringen und auf dem in Fig. 15 dargestellten Schnitte durch den Pharynx eines *Dendrocoelum punctatum* durch fast jede von den über einander gelagerten Ring- und Längsmuskeln gebildete Masche einen Schleimdrüsenangang zur Oberfläche empor steigen. Die Abstände dieser Gänge stimmen, wie ein Blick auf Fig. 2 lehrt, ganz gut mit denen der Poren in den Zellplatten des Pharynx eines andern *Dendrocoelum punctatum* überein. Allerdings gelang es mir nicht, am Pharynx von *Dendrocoelum lacteum* Schleimdrüsenmündungen in den zwei basalen Drittheilen der äusseren Oberfläche durch die Färbung mit Hämatoxylin nachzuweisen. Da ich jedoch auch vom Pharynx des *Dendrocoelum punctatum*, dessen gesammte äussere Oberfläche Schleimdrüsenmündungen aufweist, einige Präparate besitze, die, trotz der im Uebrigen durchaus gelungenen Hämatoxylinfärbung, jene Drüsengänge nur im distalen Theile der äusseren Oberfläche zeigen, so will ich auf den erwähnten Befund bei *Dendrocoelum lacteum* keinen Einwand gegen die Auffassung CHICHKOFF's begründen, möchte aber auf eine andere Schwierigkeit aufmerksam machen, die sich derselben in den Weg stellt.

Wären die durch Methylenblau gefärbten, kernlosen Zellfortsätze die Ausführungsgänge der Schleimdrüsen, so hätte sich das in ihnen enthaltene schleimige Secret gefärbt. Die Färbung eines solchen Secrets wäre jedoch keine vitale Färbung mehr, keine Färbung eines lebenden Gewebes, und es wäre ganz unbegreiflich, dass bei genügend langer Einwirkung des Methylenblaus nicht auch das Secret der tiefer gelegenen Abschnitte der Drüsengänge gefärbt würde, und vor Allem, dass mit dem Verblässen der Farbe der vital gefärbten Zellplatten und Kernfortsätze auch die blaue Farbe des Schleimes verblässen sollte. Wir müssten im Gegentheil erwarten, die Bläunung desselben sich verstärken zu sehen, wie denn auch der der Oberfläche des lebenden Pharynx anhaftende Schleim sich in den Methylenblaulösungen stets mitfärbt, die Farbe jedoch nicht wieder verliert, sondern mehr und mehr in sich aufspeichert.

Eine andere Möglichkeit, die kernlosen Fortsätze zu deuten, wäre die, sie als Nervenendorgane zu betrachten, welche sich von der Oberfläche des Pharynx aus auf eine nur kurze Strecke gefärbt haben.

Ich werde im folgenden Abschnitt, bei der Beschreibung der Myoblasten, noch ein Mal der Methylenblaufärbung sehr kurzer Nervenstrecken zu erwähnen haben, und wenn auch dort, eben in Folge der Beschränkung der Färbung auf eine kurze Strecke, die Vermuthung, dass es sich um Nervenfasern handle, nicht zur Gewissheit erhoben werden kann, so wird sie doch beträchtlich gestärkt durch die Analogie der für die Myoblasten der Trematoden und Cestoden sicher gestellten Thatsachen. Im Zusammenhang mit den Befunden an den Myoblasten des Pharynx dürfte daher die Auffassung der ebenfalls durch Methylenblau so leicht zu färbenden kernlosen Plattenfortsätze als nervöser Elemente als zum mindesten zulässig erscheinen. Es spricht jedoch gegen diese Auffassung und für die Deutung der kernlosen Fortsätze als Bestandtheile der Zelle die Thatsache, dass die Mehrzahl derselben an dem freien Ende durch eine geringe Anschwellung gewissermaassen abgeschlossen wird. Wären sie freie Nervenenden oder distale Ausläufer von Sinneszellen, so würde man sie vielleicht nicht so häufig in einer Varicosität enden sehen, die keinerlei Andeutung zeigt, dass sie sich in eine Faser weiter einwärts fortsetzt.

Ich habe mich darauf beschränken müssen, im Vorhergehenden die beiden nach den Befunden an meinen Präparaten zulässig erscheinenden Auffassungen der kernlosen Fortsätze zu besprechen, ohne zu einer Entscheidung über ihr Wesen zu gelangen. Da auch die einzige von BÖHMIG (1, p. 177 ff., p. 270 u. tab. 12, fig. 13) gemachte Mittheilung über die vitale Methylenblaufärbung eines Turbellarienepithels uns keinen Anhalt für das Verständniss dieser Bildungen giebt, so müssen wir die Frage nach ihrer Bedeutung vorläufig offen lassen.

Nachdem wir jetzt die Gestalt der Epithelzellen des Pharynx kennen gelernt haben, wollen wir untersuchen, wie sich dieselbe dem Bau des Pharynx einfügt. Hierüber unterrichtet uns die Betrachtung von Schnittpräparaten, die uns zugleich über den feinern Bau der Zellen Aufschluss giebt. Um die Darstellung der Einordnung der Epithelzellen in das Gefüge des Pharynx übersichtlicher zu machen, werde ich eine kurze Beschreibung des Aufbaus des Tricladenpharynx voraufschieben.

### **Der Aufbau des Tricladenpharynx.**

Der Pharynx der Tricladen ist im Ruhezustand ein in der Pharyngealtasche gelegenes, der Längsaxe des Thieres gleich gerichtetes

Rohr, dessen Wanddicke grösser ist als der Durchmesser seiner Lichtung. Die Mittelschicht der Wand ist mächtiger als die nach innen und nach aussen daran stossenden Schichten. Sie besteht vornehmlich aus zahlreichen Drüsengängen, die von vorn nach hinten durch die ganze Länge des Pharynx verlaufen und zwischen welchen nur spärliches Bindegewebe eingeschaltet ist. Diese Drüsengänge, die aus den im Umkreis der Ansatzstelle des Pharynx gelegenen Drüsenzellen entspringen, wurden bis vor Kurzem in ihrer Gesamtheit als Speicheldrüsengänge bezeichnet. Nach LANG (13, p. 196) mündeten sie zum kleinern Theil an der äussern Oberfläche des Pharynx, zum grössern Theil jedoch am freien Rand desselben aus. IJIMA (11, p. 389) fand Drüsenmündungen an der äussern Oberfläche des Pharynx nicht, sondern nur am freien Rand. Erst CHICHKOFF (6, p. 497 ff.) unterschied zweierlei Drüsen im Pharynx: Schleimdrüsen und Speicheldrüsen. Jene lägen an der Aussenseite der Drüsen-schicht, färbten sich stark mit Carmin und mündeten durch die Poren der Zellplatten an der äussern Oberfläche des Pharynx. Einwärts von den Schleimdrüsen erst lägen die Speicheldrüsen, die sich mit Carmin schwach oder gar nicht färbten und am freien Rande oder an der innern Oberfläche des Pharynx nach aussen mündeten.

Ich kann diese Angaben CHICHKOFF's in so fern bestätigen, als es mir durch die Doppelfärbung mit Orange-G und Hämatoxylin gelungen ist, zweierlei Drüsen im Pharynx nachzuweisen. Die eine Art der Drüsen färbt sich stark mit Hämatoxylin, die andere ebenso stark mit Orange-G. Jene nenne ich Schleimdrüsen, diese Speicheldrüsen.

Da ich bei keiner der von mir untersuchten Tricladenarten die Drüsen so günstig für die Untersuchung gefunden habe wie bei *Dendrocoelum punctatum*, so werde ich die an diesem Thiere gewonnenen Befunde meiner Beschreibung der Pharynxdrüsen zu Grunde legen.

Das Mündungsgebiet der beiden Drüsenarten umfasst jenen Theil der Oberfläche des Pharynx, welcher von dem in eigenthümlicher Weise umgewandelten, Wimpern tragenden Epithel bekleidet wird. Man findet also Drüsenmündungen auf der gesammten äussern und auf dem distalen Theil der innern Oberfläche. Die Hauptausmündungsstelle der Schleimdrüsen wie der Speicheldrüsen ist der freie Rand des Pharynx. Von hier aus greifen die Mündungen der Speicheldrüsen nur auf den distalen Abschnitt der äussern und der innern Oberfläche über, während die Mündungen der Schleimdrüsen auf der

innern Oberfläche nur um ein Weniges, auf der äussern Oberfläche jedoch bis zum Grunde des Pharynx über sie hinaus reichen. Die Fig. 16 zeigt die gesammte Ausdehnung des Mündungsgebiets der Speicheldrüsen und auch die Grenze des Mündungsgebiets der Schleimdrüsen auf der innern Oberfläche des Pharynx eines jungen *Dendrocoelum punctatum*. Die Drüsengänge ziehen in der Längsrichtung des Pharynx gegen dessen freien Rand hin. Diejenigen von ihnen, welche der äussern oder der innern Oberfläche des Organs zustreben, biegen in den meisten Fällen unter einem rechten oder doch nur wenig kleinern Winkel aus ihrer vorherigen Richtung ab, um zu ihrem Bestimmungsort zu gelangen. Die Schleimdrüsengänge sind im Allgemeinen enger als die Speicheldrüsengänge. Namentlich die auf der äussern Oberfläche mündenden sind feine Röhren; aus ihnen steht häufig ein Schleimfaden hervor, der die Wimpern etwas zur Seite gedrängt hat. Die am freien Rand und diesem zunächst an der inneru Oberfläche des Pharynx ausmündenden Schleimdrüsengänge sind bedeutend weiter und besonders auf ihrem Verlaufe im Innern der Pharynxwand weitere Canäle, die jedoch oft eine Reihe von Einschnürungen aufweisen (Fig. 16). In den engern Schleimdrüsengängen und auch in fast allen eingeschnürten Theilen der weitem Gänge ist ihr Inhalt eine gleichmässige, vom Hämatoxylin tief schwarz-blau gefärbte Masse. Hierdurch werden sie den zahlreichen auf der Oberfläche des Körpers mündenden subcutanen Schleimdrüsen überaus ähnlich. In den weitem Abschnitten besteht der Inhalt aus zahlreichen Körnern, die sich ebenfalls stark mit Hämatoxylin färben.

Die Speicheldrüsen sind, auch in den Endabschnitten ihrer Gänge, meist weiter als die Schleimdrüsen. Am freien Rand des Pharynx öffnen sie sich als mächtige Canäle. Ihr Inhalt besteht fast immer, auch in den engern Gängen, aus Körnern, die sich mit Orange-G stark gelb oder röthlich-gelb färben. Nur ausnahmsweise kann man ihn in einem engern, zur Oberfläche ziehenden Gange nicht in Körner auflösen. Er erscheint dann als eine homogene, stark röthlich-gelb gefärbte Masse, die grosse Aehnlichkeit mit den gelegentlich beobachteten, zu einer gleichmässigen Masse verquollenen Rhabditen zeigt, die sich gerade so färben.

Ich habe bereits weiter oben bemerkt, dass nicht in allen Fällen die Färbung der Schleimdrüsen gleich gut gelingt. Ich besitze eine Reihe von Präparaten des Pharynx von *Dendrocoelum punctatum*, an denen diese Drüsen in so grosser Anzahl gefärbt neben einander liegen, dass zwischen ihnen weitere kaum Platz finden könnten,

während andere, durchaus gut conservirte und alle sonstigen Gewebe, z. B. gerade die erst bei kräftiger Einwirkung des Hämatoxylyns sichtbar werdenden, später zu beschreibenden Bindegewebscheiden der Muskelfasern in vorzüglicher Färbung darbietende Präparate die Schleimdrüsengänge auf dem grössern proximalen Abschnitte der äussern Pharynxoberfläche gar nicht oder doch nur ganz vereinzelt zeigen. Ob diesem Verhalten ein besonderer physiologischer Zustand der Drüsen entspricht, weiss ich nicht; möglich ist es immerhin. Am freien Rande und dem diesem benachbarten Abschnitt der innern wie der äussern Oberfläche des Pharynx vermisst man die beiderlei Drüsen nie.

Die im Vorstehenden von dem Verhalten der Pharyngealdrüsen von *Dendrocoelum punctatum* gegebene Beschreibung ist ohne Weiteres anwendbar auf *Polycelis nigra* und auf *Gunda ulvae*, mit der Einschränkung, dass hier, namentlich bei *Gunda*, alle Maasse, entsprechend dem bedeutenden Grössenunterschiede der Thiere und ihrer Pharyngen, kleiner sind.

Bei *Dendrocoelum lacteum* gelang es mir so wenig wie IJIMA, Drüsenmündungen auf der gesammten äussern Oberfläche des Pharynx nachzuweisen. Erst im distalen Abschnitte dieser Fläche stösst man darauf und zwar zunächst auf Speicheldrüsen und erst ein wenig näher dem freien Rand auch auf Schleimdrüsenmündungen.

Die beiden Arten von Drüsengängen des Tricladenpharynx sind nun nicht in der von CHICHKOFF angegebenen Weise, dass die Schleimdrüsen nach aussen hin die Speicheldrüsen begrenzen, angeordnet. Allerdings fand ich bei jenen Tricladen, welche Schleimdrüsenmündungen auf der gesammten äussern Oberfläche ihres Pharynx besitzen, eine dünne Schicht solcher Drüsengänge an der Aussenseite der pharyngealen Drüsenmasse. An der Innenseite der letztern findet sich ebenfalls eine dünne Lage von Schleimdrüsen. Die so eingefasste Drüsenschicht wird jedoch nicht nur aus Speicheldrüsen gebildet, sondern aus Speichel- und Schleimdrüsen in engster Wechsellagerung (Fig. 16). Bei *Dendrocoelum lacteum* verhält sich die Hauptmasse der Drüsenschicht gerade so wie bei den eben genannten Arten; sie wird aber aussen durch Speicheldrüsengänge begrenzt, während an ihrer Innenseite eine dünne Lage von Schleimdrüsen entlang zieht.

Auswärts und einwärts von der Drüsenschicht liegen die Muskelschichten der Pharyngealwand, durch eine Lage von Bindegewebe von jener getrennt.

Abgesehen von *Dendrocoelum punctatum* stimmen die von mir

untersuchten Tricladen hinsichtlich des Verhaltens ihrer Pharynx-musculatur so weit überein, dass die Beschreibung der letztern von einer Art auch für die andern Arten gültig ist.

Gehen wir von der Drüsenschicht des Pharynx nach aussen, so treffen wir zunächst auf die äussere Ringmuskelschicht. Auf Sagittalschnitten des Pharynx erscheinen die Fasern derselben zu Bündeln vereinigt, auf deren Querschnitt der radiale Durchmesser den sagittalen bedeutend übertrifft. Nach aussen schliesst sich an die Ringmuskeln die Schicht der äussern Längsmuskeln, die weniger mächtig ist als jene. 2 bis 3 Fasern, fest über einander gelagert, machen ihre Dicke aus. Auf Querschnitten des Pharynx findet man auch die Fasern dieser Schicht in Bündeln angeordnet. Die Zerfällung der äussern Pharynxmusculation in Bündel, die wir auch bei der innern Musculatur wiederfinden, kommt dadurch zu Stande, dass die Radialmuskeln, begleitet von Bindegewebe, zwischen die Fasern eindringen, um sich zur Oberfläche des Pharynx zu begeben. Zwischen je zwei benachbarte Enden von Radialmuskeln fügen sich die Bündel der Ring- und Längsfaserschichten ein. Die Zwischenräume der Bündel sind je nach dem Maasse der Zusammenziehung des Pharynx weiter oder enger; je weiter sie sind, desto deutlicher tritt der Zerfall der wandständigen Musculatur in die radial gestellten Bündel hervor.

Von der Drüsenschicht einwärts vorgehend, stossen wir zunächst auf die innere Längsmusculatur und dann auf die mächtigere innere Ringmuskelschicht, beide in der eben beschriebenen Weise durchsetzt von den innern Enden der Radialmuskelfasern. Bei *Gunda ulvae*, *Polycelis nigra* und *Planaria polychroa* sind die beiden inneren Schichten ebenso wohl von einander gesondert wie die entsprechenden Muskellagen der äussern Wand des Pharyngealrohres. Bei *Dendrocoelum lacteum* dagegen durchdringen sie einander, wie schon IJIMA (10, p. 388) angegeben hat, in der Weise, dass die Fasern der einen Schicht durch die bindegewebigen Zwischenräume der andern verlaufen.

Die Musculatur des Pharynx von *Dendrocoelum punctatum* unterscheidet sich von der der Pharyngen der andern Tricladen dadurch, dass einwärts von der äussern Ringmuskelschicht, zwischen dieser und der Drüsenschicht, eine zweite, tiefe Lage äusserer Längsmuskeln sich findet, welche die beiden auswärts von ihr gelegenen Muskelschichten an Mächtigkeit wie auch an Dicke der einzelnen Fasern übertrifft. Die beiden innern Muskelschichten des Pharynx weisen eine gegenseitige Durchdringung auf, wie sie in ähnlicher Weise bei *Dendrocoelum lacteum* vorkommt.

Die Muskelfasern des Tricladenpharynx sind auf dem Querschnitt von rundlicher Gestalt und entweder durchaus aus contractiler Substanz gebildet oder aus einem dickern oder dünnern Rohre aus contractiler Substanz, dessen Lichtung von Sarkoplasma erfüllt ist. Namentlich an den Fasern der beiden Schichten der innern Pharynxmuskulatur beobachten wir das zuletzt beschriebene Verhalten. An ihnen auch erkennt man häufig die Zusammensetzung der contractilen Substanz aus feinen, einander parallelen Fibrillen. Beides lässt sich jedoch auch, nur minder häufig, für die Radialfasern und die Fasern der äussern Muskelschichten feststellen.

Die Bildungszellen der Muskelfasern sind bereits von BLOCHMANN u. BETTENDORF (4, p. 216 und fig. 1) beschrieben und abgebildet worden. Diese Beobachter fanden, dass die Muskelfasern durch einen langen, feinen Protoplasmafaden mit ihrem Myoblasten im Zusammenhange stehen. An den Pharyngen von *Gunda ulvae*, die ich zum Zweck der Färbung der Epithelzellen mit Methylenblau behandelte, erzielte ich stets auch eine Färbung der Muskelfasern und ihrer Myoblasten. Die innern Muskeln des Pharynx färben sich seltener, die der Oberfläche ferner liegenden, innern Längsmuskeln fast nie; die unter der äussern Oberfläche gelegenen Muskeln jedoch sehr leicht.

Wenn die Färbung der Epithelzellen ihr Optimum überschritten hat, dann beginnen zunächst die contractilen Fasern der äussern Längsmuskulatur sich zu färben; es folgen ihre Myoblasten, und dann bläuen sich auch die äussern Ringmuskeln in derselben Reihenfolge ihrer Bestandtheile. Die Vergänglichkeit der Färbung und die lebhaftige Beweglichkeit der Pharyngen bewogen mich, auch hier die Zeichnungen nach fixirten Präparaten anzufertigen. Zum Vergleich habe ich eine Anzahl von Muskelfasern des Körpers, den verschiedenen Schichten desselben entnommen, bei gleicher Vergrößerung abgebildet.

Die contractile Substanz lässt, mit Methylenblau gefärbt, ihre Zusammensetzung aus Fibrillen im Leben nur schwer und durchaus nicht immer, nach der Fixirung nie, erkennen.

Die bereits von BLOCHMANN u. BETTENDORF dargestellten kommaähnlichen Bildungen habe ich an den Muskelfasern des Pharynx ebenfalls häufig beobachtet (Fig. 17 a, b). Sie sind von sehr verschiedener Länge und erscheinen bei starker Vergrößerung als dünne, selten dickere Stiele, die am freien Ende in eine kleinere oder grössere, etwa birnförmige Anschwellung ausgehen. Ueber das Wesen dieser Bildungen bin ich nicht ins Reine gekommen. Sie fehlen häufig (Fig. 18, 19, 20, 21). Sie gehen von der contractilen Faser in die

Tiefe, gerade so, wie es der viel längere Fortsatz thut, den der Myoblast an die Faser sendet.

Die Myoblasten haben eine spindelige Grundgestalt, die jedoch beim Abtöden mittels des Fixierungsmittels durch Zusammenziehung oft in eine andere, ungleichmässige, übergeht (Fig. 21, 22). Im Innern der Spindel liegt ein eiförmiger, seltener kugelig Kern, dessen längerer Durchmesser häufig mit der Längsaxe der Spindel zusammenfällt, bisweilen jedoch einen spitzen Winkel mit derselben bildet. Von jedem Ende der Spindel geht ein Fortsatz aus. Der eine steigt oberflächenwärts zur contractilen Faser auf, der andere geht in die Tiefe, lässt sich jedoch nur auf eine kurze Strecke verfolgen. Er zeigt bisweilen eine oder mehrere Varicositäten. Ich theile die von BLOCHMANN u. BETTENDORF geäusserte Meinung, dass er nervöser Art sei und zu den Pharynxnerven sich beuge; nie jedoch gelang es mir, eine weiter gehende Färbung desselben zu erzielen, wie ich bereits bei der Besprechung der kernlosen Epithelzellfortsätze erwähnt habe. Zwei von einem Myoblasten ausgehende tiefe Fortsätze, die nach BLOCHMANN u. BETTENDORF gelegentlich vorkommen sollen, habe ich mit Sicherheit nur ein Mal gesehen. Der zur Faser gehende Protoplasmafortsatz der Myoblasten ist im Leben lang und dünn; bei der Conservirung verkürzt er sich bisweilen stark (Fig. 20). Ob freilich alle beim Durchmustern conservirter Methylenblaupräparate aufgefundenen kurzen Fortsätze im Leben lang und dünn waren, wie die entschiedene Mehrheit derselben es ohne jeden Zweifel ist, wage ich nicht zu behaupten. Der kurze und breite Plasmafortsatz des in Fig. 23 abgebildeten Myoblasten war möglicher Weise auch während des Lebens nicht länger, so dass die Zelle ungestielt mit dem einen Ende ihrer spindeligen Gestalt an der contractilen Faser festgesessen hätte.

Der an den meisten Muskelfasern beobachtete, vom Myoblasten kommende, längere Fortsatz ist nicht immer auf seinem ganzen Verlaufe von gleicher Dicke. Er schwillt bisweilen ein Mal (Fig. 20) oder auch mehrere Male (Fig. 18) schwächer oder stärker an, tritt jedoch an die Faser meist in der geringern Dicke, die er im grössern Theil seines Verlaufes besitzt. Es kommt aber auch vor, dass er sich an der Stelle seines Eintrittes in die Faser verbreitert (Fig. 20). Wie er in der Faser endet, liess sich nicht ermitteln.

Das von einer Längsmuskelfaser des Körpers von *Gunda ulvae* in Fig. 24 abgebildete Verhalten des Myoblasten habe ich an Pharynxmuskeln nie beobachtet, bei dem betreffenden Thier jedoch an mehreren

Längsmuskelfasern des Vorderkörpers aufgefunden. Der Leib der Bildungszelle erscheint hier in einer senkrecht zu dem Faserfortsatz stehenden Richtung verlängert, und der Längendurchmesser des Kerns hat sich dem entsprechend eingestellt. Der Nervenfortsatz geht hier von der Breitseite der Zelle ab, jedoch, wie immer, von dem Ende desjenigen Durchmessers der Zelle, dessen anderes Ende die Ursprungsstelle des zur contractilen Faser gehenden Fortsatzes bezeichnet. Dieser letztere zeigt eine sehr abweichende Gestalt. Breit schon an seinem Ursprunge, verbreitert er sich auf seinem Wege zur Faser in gleichmässiger Weise noch mehr und stellt so nicht mehr einen Faden, sondern eine Platte dar, deren der Faser anliegende Seite den Längendurchmesser des Myoblasten noch übertrifft.

Betrachtet man die Anordnung der blauen Körner in den Muskelfasern, so wird man wenigstens die Möglichkeit zugeben müssen, dass dieselbe bedingt sei durch den Aufbau der Faser aus Fibrillen, so dass die Körnerreihen den Zwischenräumen der Fibrillen entsprächen (vgl. besonders Fig. 19 und 22). Vielleicht deutet dann auch die Reihenkörnelerung des breiten Fortsatzes des Myoblasten in Fig. 24 auf einen fibrillären Bau desselben.

Obwohl für die uns hier beschäftigende Frage nach dem Verhalten der epithelialen Bedeckung des Pharynx nur die Topographie der Muskeln in Betracht kommt, habe ich doch die vorstehenden kurzen Angaben über deren feineren Bau eingeschaltet und zwar in der Absicht, eine Abweichung meiner Darstellung der Pharynxtopographie von der früherer Autoren zu rechtfertigen. WENDT (22, p. 261) behauptet, dass die Bindegewebskerne des Pharynx von *Gunda ulvae* alle in der Nähe der äussern oder der innern Musculatur lägen. Er bildet auf seiner tab. 18, fig. 7 je eine Schicht solcher „Bindegewebskerne“ unmittelbar einwärts von der äussern Ringmuskelschicht und auswärts von der inneren Längsmuskelschicht ab. An denselben Stellen sah CHICHKOFF (6, p. 496, tab. 16, fig. 27 u. tab. 17, fig. 35) in den Pharyngen der von ihm untersuchten Tricladen je eine Schicht von Zellen mit schwer erkennbaren Grenzen und mit einem Kern. Die Kerne dieser beiden Schichten schienen in eine homogene Substanz eingebettet zu sein; erst Essigsäurezusatz zum lebenden Pharynx liess auch die Zelleiber deutlich hervortreten und zwar meist als bipolare Zellen, gelegentlich jedoch auch als Zellen mit nur einem Fortsatz. Diese Zellen hält CHICHKOFF wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Nervenzellen für die nervösen Elemente des Pharynx, die dessen complexe Bewegungen vermitteln sollen.

Die Bindegewebskerne WENDT's und die Nervenzellen CHICHKOFF's sind nun nichts anderes als die Myoblasten. An dem von mir in der Fig. 14 abgebildeten Pharynx einer *Gunda ulvae* hatten sich auch Muskelfasern mit Methylenblau gefärbt. Die Endanschwellungen der kernhaltigen Zellplattenfortsätze (*khf*) und die Myoblasten, von deren Kernen (*mk*) auf benachbarten Schnitten einige ihre blaue Farbe bewahrt hatten, bildeten an der Innenfläche der äussern Ringmuskelschicht und an der Aussenfläche der innern Längsmuskelschicht je eine deutliche Lage von Zellen.

Wir müssen nun noch des Bindegewebes des Pharynx gedenken, das wir bis jetzt ganz unberücksichtigt gelassen haben. Wenn es auch nirgends zu grossen Massen angehäuft ist, so bildet es doch ein Grundgewebe, das, spärlich zwischen den im Mitteltheil der Pharyngealwand gelegenen Drüsen gelegen, von hier aus auswärts und einwärts zwischen alle übrigen Gewebe bis unter das Epithel vordringt.

Es lag nicht in meiner Absicht, das Parenchym der Tricladen bei Gelegenheit der vorliegenden Untersuchung genauer zu studiren. Seine weiter unten zu besprechenden Beziehungen zu den Epithelzellen machten jedoch ein, wenn auch nur beschränktes, Eingehen auf seinen Bau nötig.

Sieht man von den Parenchymmuskeln ab, hinsichtlich deren Wesens keine Unsicherheit aufkommen konnte, so darf man die über das Bindegewebe der Turbellarien veröffentlichten Angaben kurz dahin zusammenfassen, dass ein Theil der Beobachter dasselbe lediglich aus Zellen, ein anderer lediglich aus Balken und ein dritter endlich aus Zellen und Balken aufgebaut sein lässt. Das Parenchym der Süsswassertricladen beschreiben die meisten neueren Untersucher als lediglich zusammengesetzt aus verästelten und durch ihre Aeste unter einander in Verbindung stehenden Zellen.

Vom Parenchym von *Gunda ulvae* giebt WENDT (22, p. 260) an, dass es bestehe aus einem dichten Netzwerke von Bindegewebsfasern, in dessen Maschen die Kerne von nicht gefärbten Bindegewebszellen liegen.

An den mit Orange-G und Hämatoxylin gefärbten Präparaten erkennt man bei den Süsswassertricladen, wie bei *Gunda ulvae*, im Bindegewebe des Körpers und des Pharynx zweierlei Bestandtheile, die schon durch ihre Färbung sich von einander unterscheiden. Als histologische Grundlage des Gewebes erkennen wir Zellen von rundlicher oder länglicher Gestalt, die eine Anzahl feiner, bald sich verästelnder Fortsätze aussenden. Sie werden durch

Orange-G blass gelb gefärbt und enthalten im Innern einen kugeligen oder länglich-runden, mit Hämatoxylin sich färbenden Kern. Die Fortsätze der Bindegewebszellen lassen sich nie weit über den Zellkörper hinaus verfolgen. Sie werden schnell äusserst fein und entziehen sich dann der Wahrnehmung.

Der zweite Bestandtheil des Bindegewebes färbt sich mit Hämatoxylin. Um die Zellen legt er sich als ein dunkelblauer, an eine Zellhaut erinnernder Saum, der auch auf die Zellfortsätze übergreift. Dort, wo diese als feinste Fäden enden, fliesst ihre röhrlige Scheide zu einem scheinbar einheitlichen Blatte zusammen. Die Gesamtheit dieser Lamellen bildet ein bindegewebiges Maschenwerk, das den ganzen Körper durchsetzt. In den Maschen erblickt man hier und da eine fast farblose oder ganz blass gelb gefärbte, bisweilen körnige Masse (Fig. 25).

Aus diesen Befunden lässt sich Sicheres über den Aufbau des Gewebes allerdings noch nicht ableiten. Sie stimmen überein mit den Angaben, die ZERNECKE (24, p. 9 ff.) von seinen nach demselben Verfahren hergestellten Präparaten von der *Ligula*-Larve gemacht hat. Er stellte dann mit Hilfe der GOLGI'schen Methode fest, dass die Ausläufer der Bindegewebszellen sich nicht auf die kurzen Fortsätze beschränken, die an jenen Präparaten allein zu sehen sind, dass sie im Gegentheil nicht nur sehr zahlreiche, sondern auch sehr lange und äusserst reich sich verästelnde, mit einander in Verbindung tretende Fortsätze aussenden, die, über ein weites Gebiet sich ausbreitend, den ganzen Körper mit einem Plasmanetze durchziehen. Auch an die Muskelfasern legen sie sich an, dieselben auf ihrem Verlauf begleitend. Der genannte Autor hebt ferner hervor, dass diese Zellausläufer nicht identisch seien mit den an Orange-Hämatoxylin-Präparaten beschriebenen Lamellen; dass die letzteren vielmehr eine von den Bindegewebszellen und deren Ausläufern abgeschiedene Zwischensubstanz darstellten. Diese Befunde hat BLOCHMANN für Cestoden und für *Distomum hepaticum* bestätigt und in der Richtung erweitert, dass er auf in geeigneter Weise vorbereiteten Schnitten die Zellen und ihre Ausläufer sowie die Scheiden bildende Intercellularsubstanz, ja an solchen Stellen, wo das Bindegewebe eine Muskelfaser begleitet, die Faser, den Zellausläufer und die Zwischensubstanzscheide neben einander nachzuweisen vermochte (3, p. 6).

Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir für das Bindegewebe der Tricladen ein ähnliches Verhalten annehmen. Für die Topographie der Epithelzellen ist es wichtig, das Vorhandensein einer von den

Zellen ausgeschiedenen, ein Netzwerk bildenden Intercellularsubstanz festgestellt zu haben. Dieses Netzwerk ist aus verschiedenen weiten Maschen zusammengesetzt. Im Pharynx sind die Maschenräume dieser Substanz am weitesten in dem Raume zwischen der Drüsenschicht und der Musculatur. Auf dem Wege zur äussern Oberfläche die Muskelschichten durchdringend, verengern sie sich sehr, während gleichzeitig die Netzbalken an Dicke zunehmen, so, dass man schon zwischen den Muskelfasern meist nur Zwischensubstanzlamellen statt des Gerüstwerkes sieht, namentlich dann, wenn die Zusammenziehung des Pharynx beim Abtöden eine beträchtliche war. Alle Muskelfasern erscheinen dabei umgeben von einer Scheide aus bindegewebiger Gerüstsubstanz, die als ein schmaler, blauer Ring scharf gegen die gelb gefärbte, contractile Substanz absticht.

Nachdem die äussere Längsmuskelschicht durchsetzt ist, verdichtet sich das Gerüstwerk des Bindegewebes durch die Verengung der Maschenräume und die Verdickung der Netzstränge bis zu dem Maasse, dass man auf Längs- wie auf Querschnitten des Pharynx nur noch eine scheinbar lückenlose, dickere und derbere, durch das Hämatoxylin tief blau gefärbte Schicht wahrnimmt, die eine Basalmembran darstellt und die Epithelzellplatten trägt (Fig. 28, 29). Auf der Strecke zwischen der Drüsenschicht und der innern Oberfläche des Pharynx verhält sich das Gerüstwerk des Bindegewebes im Wesentlichen ebenso, nur ist es zwischen den innern Muskeln im Ganzen lockerer, weitermaschig, und es verdichtet sich nicht zu einer dicken Basalmembran, sondern nur zu einer engermaschigen Grenzschicht von geringer Mächtigkeit.

Ein ähnliches Verhalten zeigt die in der Fig. 25 von der äussern Wand des Penis von *Dendrocoelum lacteum* abgebildete Gerüstsubstanz. Auch hier ist sie nicht zu einer endständigen Platte, einer Basalmembran verdichtet, sondern nur engermaschig und stärkerfädig als in ihren tiefern Theilen. Die Mächtigkeit der engermaschigen Schicht ist hier um ein Vielfaches grösser als unter der innern Oberfläche des Pharynx; man erkennt hier auch deutlich die Endigung der Muskelfasern in derselben; deshalb wurde diese Stelle zur Erläuterung der Beschreibung abgebildet.

Die Basalmembran der äussern Pharynxoberfläche ist bisher nur von MINOT (18, p. 426) und von WENDT (22, p. 261) gesehen worden. Alle andern Beobachter geben an, dass das Epithel der äussern Längsmuskelschicht unmittelbar aufliege.

Sie ist thatsächlich keine ununterbrochene Platte, sondern eine

von zahlreichen, feinen Oeffnungen durchbrochene Siebplatte, durch welche die kernhaltigen Fortsätze der Epithelzellen in die Tiefe dringen. An ihr setzen sich ferner die Muskeln fest. Die Radialmuskeln durchsetzen die Ring- und Längsmuskelschichten, um bis zu ihr zu gelangen. Alle von ihr ausgehenden Fasern wie auch die Epithelzellfortsätze erhalten von ihr aus eine bindegewebige Scheide, die sie auf ihrer ganzen Länge begleitet und von der zahlreiche Lamellen abgehen, welche an dem Aufbau des bindegewebigen Gerüsts Theil nehmen (Fig. 26, 28, 29).

Gegen den freien Rand des Pharynx zu wird die Basalmembran allmählich dünner. Im Bereich der daselbst zahlreich mündenden Drüsen ist sie eben noch als ein feiner Saum wahrnehmbar, und sie geht unter den Epithelzellplatten der innern Oberfläche des Pharynx in die oben beschriebene dünne, engmaschige Schicht der Gerüstsubstanz über. Am Grunde des Pharynx biegt die Basalmembran auf die Wand der Pharyngealtasche um, unter deren Epithel sie bis zur Mundöffnung hinzieht.

### Die Einordnung des Epithels in das Gefüge des Pharynx.

Wir haben jetzt den Aufbau des Pharynx so weit kennen gelernt, dass wir zur Betrachtung der Anordnung seines Epithels mit Bezug auf die übrigen Gewebe übergehen können. Die Anwendung der Färbung mit Orange-G und Hämatoxylin leistet auch hier wieder gute Dienste, indem sie durch die scharfe Differenzirung der bindegewebigen Zwischensubstanz die andern Gewebelemente leicht von einander trennen lässt.

Wir erkennen zunächst an Längsschnitten, dass die die äussere Oberfläche des Pharynx bedeckenden Epithelzellplatten am freien Rande desselben auf die innere Oberfläche sich umschlagen, hier jedoch die Schlundpforte bei Weitem nicht erreichen. IJIMA giebt an (11, p. 390), dass sie bis zur Mitte des Rohres hinauf ziehen, CHICHKOFF (6, p. 492), dass sie ein Drittheil der innern Oberfläche bekleiden. Ich habe mehrere Male an der innern Oberfläche die Ausdehnung des umgewandelten Epithels mit der des proximalwärts gelegenen normalen Epithels verglichen und etwas verschiedene Werthe erhalten, was bei der starken Zusammenziehung des Pharynx, die namentlich am Grunde meist stärker ist als weiter distalwärts, nicht Wunder nehmen kann. Annähernd ein Drittel der Länge der innern Oberfläche trägt das umgewandelte Epithel. Am Grunde des Pharynx schlägt

sich dasselbe, wie CHICHKOFF richtig angiebt, auch auf eine kurze Strecke der Oberfläche der Pharyngealtasche über (Fig. 28). Von diesem jedoch wird bei weitem Vorstrecken des Pharynx durch den Mund vermuthlich ein Theil auf den Pharynx hinüber gezogen.

Die Zellplatten sind dicht mit Wimpern bestanden. Die Angabe CHICHKOFF's, dass die letztern sich nie bis zum Grunde des Pharynx erstrecken (6, p. 492), muss ich als irrig bezeichnen. Man findet sie daselbst allerdings häufig nicht; an gut erhaltenen Präparaten jedoch sieht man sie bis zur Umbiegungsstelle der äussern Zellplattenschicht auf die Wand der Pharyngealtasche basalwärts reichen (Fig. 28). Auf den Zellplatten des vordern Theiles der Pharyngealtaschenwand habe ich die Wimpern dagegen immer vermisst. Am freien Rande des Pharynx, im Gebiete der grossen Drüsemündungen, fehlen sie ebenfalls, während sie die Innenfläche des Pharynx so weit bekleiden, wie die Umwandlung des Epithels reicht. Dass sie an den Stellen, wo Schleimdrüsen nach aussen münden, durch hervorstehende Schleimpfröpfe häufig ein wenig aus einander gedrängt werden, wurde bereits erwähnt.

Auf den Schnitten erkennt man die Grenzen der Zellplatten gegen einander nicht; diese erscheinen als eine einheitliche, körnige Schicht. Bisweilen, und dann meist nahe dem Grunde des Pharynx, findet man in ihr einen Kern liegen, wie das schon von frühern Untersuchern angegeben worden ist. Man kann allerdings manche Schnittreihe eines Pharynx vergeblich nach einem in der Zellplatte zurückgebliebenen Kerne durchsuchen; dennoch ist das Vorkommen solcher nicht so sehr selten, wenn man eine grössere Anzahl von Pharyngen darauf hin durchsieht. Jedoch beschränkt es sich auch an denjenigen Pharyngen, bei denen es Statt findet, immer auf einen oder ganz wenige Kerne.

An gut erhaltenen Präparaten sieht man die Schicht der Epithelzellplatten der Basalmembran stets mit breiter Fläche aufliegen, nicht durch Füsschen gestützt, die sich über diese Membran erheben. Nur ganz ausnahmsweise habe ich die Zellplatten von der Basalmembran getrennt gefunden durch einen Zwischenraum, der in geringen Abständen durch feine, am Ursprunge aus den Zellplatten breitere, gegen die Basalmembran hin sich dünn ausziehende Füsschen unterbrochen wurde. Die eben beschriebene Gestalt der letztern liess die Zellplattenschicht wie auf einem Unterbau von Bögen durch die Basalmembran getragen werden. Die Vermuthung liegt nahe, dass diese Füsschen identisch sind mit den durch Methylenblau gefärbten kern-

losen Fortsätzen der Zellplatten. Werden beim Abtöden des Pharynx die Zellplatten von der Basalmembran abgehoben, so werden die Füsschen dadurch gedehnt oder hervorgezogen und auf solche Weise sichtbar.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle habe ich jedoch die untere Fläche der Platten der Oberfläche der Basalmembran unmittelbar aufliegen gesehen und glaube daher die wenigen Abweichungen von diesem Verhalten auf Veränderungen zurückführen zu müssen, welche bei zu langsamer Einwirkung der Conservierungsflüssigkeit auftreten.

Eine senkrechte Streifung der Zellplatten habe ich in der Mehrzahl der Fälle vermisst. Gelegentlich jedoch glaubte ich eine solche zu erkennen, und dann schien es mir, als liessen sich die Streifen zum Theil durch die Basalmembran bis in die äussere Längsmusculatur hinein verfolgen. In der Fig. 27 habe ich eine Strecke einer streifigen Plattenschicht abgebildet. Die Streifung tritt in der Zeichnung etwas schärfer hervor als in dem Präparat. Welche Bedeutung diese Streifen haben, wage ich nicht zu entscheiden. Man wird wieder an die kernlosen Fortsätze denken müssen, die sich auf Schnitten sonst nicht erhalten zeigen. Es ist aber hinsichtlich dieser Streifung ein Beobachtungsfehler nicht ausgeschlossen. In einer dicht gekörneltten Schicht, deren Körner von der Grundsubstanz in der Lichtbrechung und Farbe nur wenig verschieden sind und sich demnach nur schwer sondern lassen, sieht man die Körner leicht zu Reihen oder Streifen zusammen, die thatsächlich nicht vorhanden sind, und bei der bereits beschriebenen Anordnung der bindegewebigen Gerüstsubstanz unmittelbar unter der Basalmembran zwischen den Muskelfasern ist es auch nicht unmöglich, irrthümlicher Weise einen derartigen Zellplattenstreif in einen Bindegewebsstrang zu verlängern. Ich gebe daher die Fig. 27 nur mit allem Vorbehalt.

Die bisherigen Angaben in der Literatur über die Bedeckung des Pharynx lassen das Vorhandensein der Cuticula etwas zweifelhaft. Ich fand stets an der Oberfläche der Zellplatten einen etwas dunkler sich färbenden Saum. Besonders deutlich trat derselbe an einigen neu gebildeten Epithelzellen eines regenerirenden Pharynx von *Dendrocoelum lacteum* hervor, die ich in Fig. 62 dargestellt habe. Im Gegensatze zu der wie gewöhnlich gelb gefärbten Zellplatte war der Saum hier grünlich-gelb und glänzend, körnerlos und durch seine stärkere Lichtbrechung von der protoplasmatischen Substanz der Zellen ebenso leicht zu sondern wie durch den Farbenunterschied.

Da die betreffenden Zellen der Wimpern noch entbehren, so dürfen wir wohl annehmen, dass der distale Saum der Zellpatten nicht lediglich durch die Bulbi der Wimpern, sondern vorwiegend durch eine später von den Wimpern durchsetzte, derbere, homogene, im Aussehen cuticulaähnliche Substanz gebildet wird.

Von der untern Fläche der Zellplattenschicht aus sieht man nun auf Schnitten die kernhaltigen Fortsätze in die Tiefe gehen. Nicht immer ist ein solcher Fortsatz in seiner ganzen Ausdehnung auf einem Schnitte zu sehen, bald fällt nur der Anfangstheil in denselben, bald nur der erweiterte, den Kern einschliessende Theil, aber die vollständigen Fortsätze sind keineswegs selten.

Besprechen wir zunächst die der äussern Oberfläche des Pharynx angehörigen.

Von der untern Fläche der Zellplatten steigen sie in die Tiefe der Pharynxwand hinab, zuerst die Basalmembran und dann die äussere Längsmuskelschicht durchsetzend. Sie enden entweder in verschiedenen Höhen der äussern Ringmuskelschicht oder durchdringen auch diese und lagern ihre kernhaltigen Anschwellungen in der Bindegewebsschicht, die zwischen die äussere Ringmusculatur und die Drüsen-schicht eingeschaltet ist.

Das zuletzt beschriebene Verhalten zeigen die kernhaltigen Fortsätze von *Dendrocoelum lacteum* gelegentlich, die von *Gunda* immer (Fig. 14). Bei *Dendrocoelum punctatum*, wo einwärts von der äussern Ringmusculatur eine zweite, tiefe Lage äusserer Längsmuskeln sich findet, ruhen die kernhaltigen Fortsätze auf der auswärts schauenden Fläche dieser Lage (Fig. 28).

Die Gestalt der Fortsätze ist im Allgemeinen eine flaschen- oder kolbenförmige. Sie weicht bei den Thieren der verschiedenen von mir untersuchten Arten nicht mehr ab als bei den Thieren einer und derselben Art, ja, als bei einem und demselben Thier. Diejenige Strecke des kernhaltigen Fortsatzes, welche innerhalb der Basalmembran und der äussern Längsmuskeln liegt, bildet den Hals der Flasche oder des Kolbens. Dieser erweitert sich erst nach seinem Eintritte in die äussere Ringmuskelschicht bauchig, und zwar kann die Erweiterung plötzlich oder allmählich geschehen. Im ersten Falle, der bei *Gunda* fast ausschliesslich vorkommt, ist der Hals auf seinem ganzen Verlauf vom Austritt aus der Basalmembran bis zum Eintritt in die äussere Ringmuskelschicht oder in das einwärts von dieser gelegene Bindegewebe von gleicher Weite und schwillt dann unvermittelt bauchig an (Fig. 14, 27, 29). Im andern Fall erweitert sich der Hals

bereits auf seinem Wege durch die äussere Längsmusculatur ganz allmählich und bereitet so die bauchige Anschwellung in der Ringmusculatur vor (Fig. 28, 30).

Ein feinkörniges Plasma bildet die Substanz des Fortsatzes. Es enthält in seinem ausgebauchten Theil den rundlichen, scharf umrissenen Kern, der ein deutliches, schwach sich färbendes Gerüstwerk und in den Knoten desselben sehr stark gefärbte Körner aufweist. Er ist rundlich, eiförmig oder kugelig, und je nach der Gestalt des bauchigen Abschnittes des Fortsatzes verschieden in demselben gelagert. Meist ist der radiale Durchmesser des erweiterten Endtheiles des Fortsatzes länger als der sagittale (Fig. 29), dann gilt das Gleiche für den darin liegenden Kern. In den selteneren Fällen, in denen das Verhältniss der beiden Durchmesser des Fortsatzes umgekehrt ist (Fig. 27), ist es auch am Kerne in sein Gegentheil verkehrt. Auch die Grösse des Kernes innerhalb des Fortsatzes ist recht verschieden. Das in Fig. 28 abgebildete Verhältniss ist das gewöhnliche. Fig. 29 giebt einen nicht gerade häufigen Fall wieder, in dem der Kern so gross ist, dass nur ein dünner Plasmamantel ihn umgiebt.

Die gesammte Oberfläche des kernhaltigen Zellfortsatzes ist eng umgeben von einer bindegewebigen Scheide, die er bei seinem Durchtritt durch die Basalmembran von dieser empfängt und die ihrerseits wieder mit dem umgebenden bindegewebigen Stützgewebe, vor allem mit den bindegewebigen Muskelscheiden, im Zusammenhange steht (Fig. 27, 28, 29). Wo die Contraction des Pharynx beträchtlich ist, liegen die Fortsätze auf das Engste von Ringmuskeln umgeben, so dass zwischen ihren Bindegewebsscheiden und denen der Muskelfasern kaum eine Spur des dazwischen ausgespannten bindegewebigen Gerüstwerkes zu erkennen ist. Dem mittlern Zellfortsatze auf Fig. 28 sieht man zwei Ringfasern eng anliegen, als wären ihre Scheiden und die des Fortsatzes an der Berührungsstelle in ein Blatt verschmolzen. Im Uebrigen zeigt dasselbe Präparat zwischen den Scheiden der Fortsätze und der ihnen zunächst gelegenen Fasern noch Gerüstwerk ausgespannt. In Folge der Einwirkung einer der zur Abtödtung oder Entwässerung benutzten Flüssigkeiten beobachtet man bisweilen, dass die bindegewebige Scheide eines kernhaltigen Zellfortsatzes durch den Zug der sie mit der Umgebung verbindenden Gerüstsubstanz von der Oberfläche des Fortsatzes abgehoben worden ist, so dass zwischen beiden ein engerer oder weiterer Spalt klafft. Am Halstheil des Fortsatzes bleibt jedoch auch in diesen Fällen die Scheide fest haften.

Wir wenden uns jetzt zu den kernhaltigen Fortsätzen, welche von

den Zellplatten der innern Oberfläche des Pharynx in die Tiefe gehen.

Sie verhalten sich im Wesentlichen gerade so wie die eben beschriebenen, der äussern Oberfläche angehörigen. Ihre Gestalt ist die gleiche, also etwa die einer Flasche oder eines Kolbens. Sie durchsetzen die zwischen den Zellplatten und der innern Pharynxmuskulatur gelegene dünne Schicht engmaschigen Bindegewebes, die hier die Basalmembran der äussern Pharynxoberfläche vertritt, und dringen in die Muskulatur ein.

Bei jenen Tricladen, bei welchen die beiden Fasersysteme der innern Muskulatur einander durchdringen, also bei *Dendrocoelum lacteum* und *D. punctatum*, liegen die kernhaltigen Fortsätze in einer grösseren Lücke zwischen zwei concentrischen Ringfasern; nie fand ich sie bis zur äussern Grenze der Muskulatur vorgedrungen; häufig dagegen liegt die den Kern bergende Anschwellung ziemlich oberflächlich in derselben (Fig. 31).

Bei den andern Tricladenarten, bei welchen eine innere Ringmuskelschicht von einer nach aussen daran sich anschliessenden Längsmuskelschicht durchaus gesondert ist, also bei *Planaria polychroa*, *Polycelis nigra* und *Gunda ulvae*, dringen die kernhaltigen Fortsätze von den Zellplatten der innern Oberfläche des Pharynx verschieden weit in die Ringmuskelschicht ein. Dass sie deren äussere Grenze erreichten, habe ich nie beobachtet. Meist enden sie etwa in der Mitte der Dicke derselben (Fig. 32, 33)<sup>1)</sup>.

1) Ich füge hier einige Maasse bei, die wenigstens einen ungefähren Anhalt hinsichtlich der Mächtigkeit der Schichten der Pharynxwand und der Grösse der Epithelzellen gewähren werden. Ich bemerke jedoch, dass, in Anbetracht der starken Schwankungen, welche schon durch das Maass der Zusammenziehung des Pharynx allein in diesen Grössenverhältnissen hervorgerufen werden, die folgenden Zahlenangaben nur einen sehr beschränkten Wert haben können.

1) *Dendrocoelum punctatum*.

Dicke der äussern Zellplattenschicht . . . . .	3 $\mu$
Länge ihrer Wimpern . . . . .	2 "
Dicke der Basalmembran . . . . .	1 "
" " oberflächlichen Lage äusserer Längsmuskeln . . . . .	4 "
" " äussern Ringmuskelschicht, in der die kernhaltigen Epithelfortsätze liegen . . . . .	13—16 "
" " tiefen Lage äusserer Längsmuskeln . . . . .	16 "
" " Drüsenschicht . . . . .	154 "

Aus der im Vorstehenden gegebenen Beschreibung der durch die Untersuchung von Schnittpräparaten gewonnenen Befunde ergibt sich, dass die zur Ergänzung der Zellplatten zu vollständigen Zellen

Dicke der innern Musculatur . . . . .	77 $\mu$
" " innern Zellplattenschicht . . . . .	2 "
Länge ihrer Wimpern . . . . .	1,5 "
" eines kernhaltigen Fortsatzes . . . . .	19,8 "
Breite desselben am Austritt aus der Basalmembran . . . . .	1,5 "
Breite desselben beim Eintritt in die äussere Ringmuskelschicht . . . . .	2,2 "
Grösste Breite desselben . . . . .	10 "
Durchmesser seines Kerns . . . . .	6,6 "

2) *Dendrocoelum lacteum*:

Dicke der äussern Zellplattenschicht . . . . .	2,2 $\mu$
Länge ihrer Wimpern . . . . .	1,1 "
Dicke der Basalmembran . . . . .	0,5 "
" " äussern Längsmuskelschicht . . . . .	3,3 "
" " " Ringmuskelschicht . . . . .	8,8 "
" " Drüsenschicht . . . . .	69,5 "
" " innern Musculatur . . . . .	22 "
" " " Zellplattenschicht . . . . .	1,6 "
Länge ihrer Wimpern . . . . .	1,6 "

Der Pharynx dieses Thieres war ein wenig aus der Mundöffnung hervorgestreckt. Ihm sind auch die folgenden Maasse der kernhaltigen Fortsätze der Zellplatten entnommen:

Gesamtlänge des Fortsatzes $\mu$	Weite innerhalb der Basal- membran $\mu$	Weite innerhalb der äussern Ring- muskelschicht $\mu$	Grösste Weite $\mu$	Kern- durchmesser $\mu$
12,1	1,6	3,3	8,8	6,6 : 7,1
13,2	1,1	2,5	6,6	4,4
14,3	1,1	2,2	5,5	4,4 : 5,5
15,4	0,6	3,3	6,6	4,4 : 5,5
16,5	0,8	2,2	6,6	4,4
17,6		1,6	5,5	4,4 : 7,7
19,8	2,2	2,7	7,7	6,5 : 8,5
24,2	1,1	1,5	9,9	6,6 : 8,8
28,6			8,2	6,6 : 7,7

3) *Gunda ulvae*.

Dicke der äussern Zellplattenschicht . . . . .	1,6 $\mu$
Länge ihrer Wimpern . . . . .	1,6 "

nöthigen kernhaltigen Theile der Zellen sich auch an diesen Präparaten genau so darstellen lassen, wie sie nach der vitalen Färbung mit Methylenblau erschienen. Die protoplasmatische Substanz der Zellplatten setzt sich von Strecke zu Strecke durch Löcher in der Basalmembran als ein Zapfen fort, der in einer den Zellkern beherbergenden Anschwellung endet.

Wir haben gefunden, dass Epithelzellen von dieser Gestalt den beiden untersuchten Arten von *Dendrocoelum* sowie der *Planaria polychroa*, der *Polycelis nigra* und der *Gunda ulvae* zukommen. Wir werden daher zu der Vermuthung berechtigt sein, dass zunächst bei andern Tricladen, dann aber auch bei andern Turbellarien, an deren Pharynx eine „cuticulaähnliche“, kernlose Bedeckung beobachtet worden ist, ähnlich gestaltete Epithelzellen diese Bedeckung zusammensetzen.

Ich konnte diese Vermuthung zunächst für *Gunda segmentata* in Gewissheit umwandeln. Leider war durch den langen Aufenthalt der mir zur Verfügung stehenden Thiere in Alkohol die Färbbarkeit der Schnitte etwas herabgesetzt, doch nicht so weit, dass nicht die von den bewimperten Platten durch die Basalmembran hindurch in die Tiefe gehenden, kernhaltigen Fortsätze mit Bestimmtheit hätten nachgewiesen werden können. Sie ähneln, wie Fig. 34 lehrt, sehr denen der *Gunda ulvae*.

Ich untersuchte dann eine Polyclade, *Thysanozoon brocchii*, und fand, trotz der nicht ganz befriedigenden Erhaltung der Gewebe,

Dicke der Basalmembran . . . . .	0,5 $\mu$
„ „ äussern Längsmuskelschicht . . . . .	5,5 „
„ „ „ Ringmuskelschicht . . . . .	29,7 „
„ „ Drüsenschicht . . . . .	99,0 „
„ „ innern Längsmuskelschicht . . . . .	13,2 „
„ „ „ Ringmuskelschicht . . . . .	38,5 „
„ „ „ Zellplattenschicht . . . . .	1,6 „
Länge ihrer Wimpern . . . . .	1,5 „

Die Maasse der kernhaltigen Epithelzellfortsätze sind bei diesem Thier im Mittel folgende:

	äussere Pharynxoberfläche	innere Pharynxoberfläche
Gesamtlänge . . . . .	22 $\mu$	33 $\mu$
Weite des Halsteiles . . . . .	1,1 „	1,1 „
Grösste Weite . . . . .	4,4 „	5,5 „
Kerndurchmesser . . . . .	3,3 : 4,4 $\mu$	4,4 : 5,5 $\mu$

das Epithel in ähnlicher Weise wie bei den Tricladen gebaut. Man sieht in der nach einem Querschnitt durch die Pharyngealgegend des Körpers eines *Thysanozoon* gezeichneten Fig. 35 von einer aus den Zellplatten zusammengesetzten Schicht vier Auswüchse in die Tiefe gehen, die an ihren freien Enden in einer Anschwellung den Kern umschliessen. Ein fünfter kernhaltiger Fortsatz liegt mit seinem mittlern Theil nicht in der Schnittebene. Man sieht jedoch seinen Ursprung aus der Platte und sein kernhaltiges Ende. In der Fig. 36 ist ein solcher Zellfortsatz mit dem Theil der Plattenschicht, von der er entspringt, in stärkerer Vergrösserung dargestellt und zum Vergleich in Fig. 37 ein kernhaltiger Fortsatz der Zellplattenschicht eines *Dendrocoelum lacteum* in der nämlichen Vergrösserung daneben gesetzt worden.

Wir dürfen also dem Pharynxepithel von der geschilderten eigen thümlichen Gestalt eine weite Verbreitung innerhalb der Classe der Turbellarien zuerkennen. Wir wissen aber auch durch die Untersuchungen von IJIMA (11, p. 389) und HALLEZ (10, p. 74), dass es in dieser Gestalt nicht von Anfang an den Pharynx bekleidet, dass vielmehr der embryonale definitive Pharynx der Süsswasser-tricladen ursprünglich von einem nach dem normalen Typus gebauten, wimperlosen Epithel bedeckt wird. Die Umwandlung desselben in die kernlose, Wimpern tragende Schicht ist jedoch von den genannten Forschern nicht verfolgt worden.

Schnitte durch ältere Embryonen bestätigten mir die Richtigkeit jener Angaben, und es gelang mir auch, die Umbildung der ursprünglichen Zellen in ihre bleibende Gestalt zu verfolgen. Ich werde darüber im folgenden Abschnitte berichten.

### Die Entstehung der bleibenden Gestalt der Epithelzellen des Pharynx aus der ursprünglichen.

Ich habe die Untersuchung der Gestaltveränderung der Epithelzellen des Pharynx hauptsächlich an *Dendrocoelum lacteum* und *D. punctatum* vorgenommen, auch *Planaria polychroa* zum Vergleich herangezogen. Die Vorgänge sind bei allen diesen Thieren einander ganz gleich.

Untersucht man auf Schnitten das Epithel des Pharynx älterer, kurz vor dem Ausschlüpfen aus dem Cocon stehender Embryonen, so findet man es zusammengesetzt aus deutlich von einander gesonderten Zellen. Auch an den Pharyngen eben ausgeschlüpfter Thiere ist ein

grosser, oft der grösste Theil der Epithelzellen noch in diesem Zustand; hier und da jedoch ist die Umgestaltung der Zellen bereits eingeleitet. Die ursprünglichen Zellen nun sind annähernd cubisch, doch trifft man daneben sowohl in sagittaler wie in radialer Richtung verlängerte an. Fig. 38 zeigt alle drei Formen neben einander. Sie bestehen aus feinkörnigem Protoplasma, tragen zunächst noch keine Wimpern und besitzen einen Kern, der ein deutliches Gerüstwerk zeigt, in den cubischen Zellen nahezu kuglig, in den übrigen in demselben Sinne wie der Zelleib, also entweder in sagittaler oder in radialer Richtung, verlängert ist.

Betrachtet man die Oberfläche des Pharynx, wie sie in einem dünnen Schnitte enthalten ist, so findet man die Epithelzellen nicht ganzrandig, sondern von zackigen Umrissen, indem sie eine grosse Anzahl von Plasmafortsätzen ausstrahlen lassen, die sich bald verästeln und durch die Aestchen mit denen benachbarter Zellen in Verbindung treten (Fig. 39). Ganz ähnliche Zellen sind von v. GRAFF aus dem Körperepithel vieler *Rhabdocoeliden* beschrieben worden (9). Eine einzelne Zelle dieser Art habe ich in der Fig. 40 in stärkerer Vergrösserung abgebildet. Das Netzwerk des Kernes ist sehr deutlich zu sehen; in seinen Knoten liegen kleinere oder grössere, sich stark färbende Kügelchen, während die Grenze gegen das Protoplasma durch eine mit Hämatoxylin ebenfalls dunkel sich färbende Membran gebildet wird. Nicht an allen Stellen der Oberfläche sind die Zellen in der eben beschriebenen Weise gestaltet. Gelegentlich findet man auch einige mit scharfen, ganzrandigen Umrissen an einander liegende (Fig. 41). Auf Schnitten, welche die Oberfläche des Epithels senkrecht getroffen haben, sieht man fast nie eine Spur der ausstrahlenden Protoplasmafortsätze; nur ganz ausnahmsweise sind sie hier zwischen den einander zugekehrten Flächen benachbarter Zellen wahrzunehmen (Fig. 42).

Das Epithel der äussern Pharynxoberfläche der zum Ausschlüpfen reifen oder eben ausgeschlüpfen Tricladen stellt jedoch nicht immer solche verhältnissmässig hohen Zellen dar. Es ist häufig in radialer Richtung beträchtlich abgeplattet und besitzt dann auch plattere, d. h. in radialer Richtung verkürzte, dafür aber in sagittaler Richtung verlängerte Kerne, die, trotz ihrer Abplattung, die Zelle bisweilen gegen die Basalmembran hin vorwölben (Fig. 43). Meist sind dann die Grenzen der einzelnen Zellen gegen einander nicht zu erkennen. Ich habe an meinen Präparaten den Eindruck gewonnen, dass diese Verschiedenheit der Gestalt der Epithelzellen nicht lediglich auf

Rechnung der schwächern oder stärkern Zusammenziehung zu setzen ist, in der der Pharynx abgetödtet wurde. Zum Theil mag dieselbe allerdings daran beteiligt sein, wofür besonders der Umstand spricht, dass, wo beide Zellformen an einem und demselben Pharynx vorkommen, die hohen Zellen zunächst der stärker zusammengezogenen Basis, die abgeplatteten weiter gegen den freien Rand hin sich finden (Fig. 44). Auch verschiedene Entwicklungsstufen der Zellen werden durch die beiden Zellformen nicht ausgedrückt. An beiden kann man die ersten Andeutungen des Auswachsens in die Tiefe wahrnehmen. Ich bin daher der Meinung, dass, so weit nicht die Zusammenziehung des Pharynx die grössere oder geringere Höhe der Zellen bedingt, diese innerhalb gewisser individualer Grenzen schwanken kann.

Auch das Auftreten der Wimpern fällt nicht genau mit einer Entwicklungsstufe der Zellen zusammen. Man findet Zellen, im Begriffe in die Tiefe auszuwachsen, noch ohne Wimpern (Fig. 46, 48) und andererseits Zellen noch in ihrer ursprünglichen Gestalt bereits mit Wimpern bestanden (Fig. 42, 44, 45). Also auch hier finden sich individuelle Verschiedenheiten. Das Präparat, dem die Fig. 54 entnommen wurde, ist in dieser Hinsicht besonders lehrreich. Man sieht eine Strecke des Epithels vom Grunde des Pharynx. Die erste Zelle zeigt noch keine Spur eines Auswachsens und ist wimpernlos; darauf folgt eine kernlose Strecke, mit Wimpern bestanden. Möglicher Weise sind die zugehörigen Kerne bereits in die Tiefe gewandert. Dann schliesst sich wieder eine Zelle an, von ursprünglicher Gestalt und ohne Wimpern, und dann eine eben solche Zelle, die jedoch schon Wimpern trägt. Den Beschluss bildet eine Wimpern tragende Zellplatte, von der ein vollständig ausgebildeter, kernhaltiger Fortsatz in die Tiefe geht.

Im Allgemeinen jedoch darf man sagen, dass die Wimpern auf den ersten Stufen der Gestaltveränderung der Zellen auftreten. Sobald die erste Andeutung eines Auswachsens der Zelle in die Tiefe sich kundgiebt, erhält die Oberfläche der Zelle ihr Wimperkleid.

Die erste Andeutung einer beginnenden Umbildung der Epithelzellen besteht in einem Auswachsen des Plasmas gegen die Basalmembran hin. Ich will hier in Bezug auf die Abbildungen, welche ich zur Erläuterung dieser Vorgänge gebe, bemerken, dass an den jungen Pharyngen die Basalmembran sich nicht so gut gefärbt hat wie an den Pharyngen etwas älterer Thiere. Sie war daher häufig nicht zu erkennen und fehlt dann in den Abbildungen (Fig. 46, 53), oder sie war, wenn auch nicht als eine scharf gesonderte Schicht,

doch als ein von der Längsmusculatur gesondertes Gewebe kenntlich und ist dann in der betreffenden Zeichnung angedeutet (Fig. 49, 54).

Wie ein Keil drängt die auswachsende Zelle gegen das unter ihr gelegene Gewebe an. Die Fig. 45 zeigt eine Epithelzelle, deren untere Fläche sich leicht in die Tiefe gesenkt hat. Die beiden dem Pharynxgrund zunächst gelegenen Zellen in Fig. 46 drängen mit einer noch ganz schwachen Hervorwölbung gegen die Musculatur an. Der Kern verräth bei dieser allerersten Bewegung des Protoplasmas seine Betheiligung an derselben noch nicht. Sehr bald jedoch wird er in das Vorschreiten mit einbezogen. Wir erkennen auf Fig. 47 an der geringen Neigung seiner Längsaxe, dass er strebt, sich in den Zellfortsatz einzustellen, und sehen ihn in Fig. 48 sich in den Fortsatz hinein krümmen. Beide Zellen sind abgeplattet. Wo hohe Zellen sich anschicken, in die Tiefe auszuwachsen, da bedarf es keiner besondern Einstellung des Kernes. Mit der Zunahme des radialen Durchmessers der Zelle verlängert sich auch der radiale Durchmesser des bisher annähernd kugeligen Kernes (Fig. 46, 49). Eine Vergleichung der Abbildungen lehrt uns ferner, dass in die Tiefe auswachsende abgeplattete Zellen sich häufig nicht symmetrisch auskeilen, sondern seitlich von ihrer radialen Mittellinie den Ausläufer hervor treiben (Fig. 48), während die hohen Zellen symmetrisch in die Keilgestalt auslaufen (Fig. 49).

Der Fortsatz von der Unterseite der Zellen tritt nun durch die Basalmembran hindurch in die äussere Längsmuskelschicht ein, und die Betheiligung des Kernes an seinem Vordringen ist nicht mehr zu verkennen.

Auf seinem Wege ist die Einwirkung des Seitendruckes der Gewebe auf den Eindringling häufig sehr deutlich ausgesprochen in der Einengung, welche derselbe erfährt. Erst wenn er die Stätte seines dauernden Aufenthalts im Gebiet der äusseren Ringmuskelschicht oder unmittelbar einwärts von dieser erreicht hat, dehnt sich der Fortsatz wieder aus. Die Fig. 49, 50, 51, 52 und 56 zeigen deutlich die Einschnürung des Protoplasmafortsatzes, und sie beweisen auch, dass der Kern eine entsprechende Einschnürung erfährt. Die ganze Zelle, wie auch ihr Kern, erscheint in diesem Zustand häufig ausgesprochen keulenförmig (Fig. 50).

Am Ende seines Weges angelangt, schwillt der Fortsatz wieder an, und ebenso dehnt sich der in ihm enthaltene Theil des Kernes wieder aus (Fig. 51, 52). Zelle und Kern erscheinen dann etwa biscuitförmig. Schliesslich rundet sich der Fortsatz in der Tiefe

kugelig ab, und ein verschmälerter Theil bildet den Hals, der ihn mit dem an der Oberfläche verbliebenen Theile der Epithelzelle: der Zellplatte, verbindet. Der Kern ist ganz in ihn hinein getreten und annähernd kugelig geworden, kurz wir haben die den Epithelzellen des Pharynx eigenthümliche Gestalt vor uns (Fig. 53, 54, 56).

Die Umgestaltung der einfachen Epithelzellen des embryonalen definitiven Pharynx nimmt nur eine kurze Zeit in Anspruch. An den Pharyngen junger *Dendrocoelen*, die ich zwei Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Cocon abtödtete, fand ich das Epithel bereits in seiner bleibenden Gestalt.

### Die Regeneration des Pharynxepithels nach Verletzungen.

Das Vermögen der Tricladen, Verletzungen zu überstehen und zur Heilung zu bringen, hat schon früh die Aufmerksamkeit der Beobachter erregt. Ich durfte daher hoffen, nach Verletzungen des Pharynx auch am Epithel desselben Heilungsvorgänge beobachten zu können, die möglicher Weise zu einer restitutio in integrum, d. h. zu einer Neubildung der eigenthümlichen Zellgestalt führen, vielleicht auch nur einen Belag mit einfachen Zellen, wie der definitive Pharynx der Embryonen ihn aufweist, schaffen würden.

In der That haben die Tricladen diesen Erwartungen entsprochen; die Wundflächen des Pharynx bekamen einen neuen epithelialen Ueberzug. Die betreffenden Versuche wurden zumeist an *Dendrocoelum lacteum* ausgeführt, weil bei diesem Thier der Pharynx am leichtesten durch das pigmentlose Körpergewebe hindurch zu sehen ist. Einige Controlversuche an *Planaria polychroa* ergaben eine vollständige Uebereinstimmung der Vorgänge der Epithelneubildung.

Die Verletzungen des Pharynx wurden in der Weise herbei geführt, dass an einem auf feucht gehaltenem Kork kriechenden Thier mit einem scharfen Scalpell ein Schnitt geführt wurde, der den distalen Theil des Pharynx abtrennte, wobei die Körpergewebe auf der einen Seite des Thieres mit durchschnitten wurden. Das distale Ende des Pharynx wurde alsbald aus der Wunde ausgestossen. Das Thier kroch, ins Wasser zurück gebracht, sogleich auf den Pflanzen umher, wobei seine Längsaxe durch das Klaffen der Wundränder an der einseitigen Schnittstelle Anfangs geknickt war. Die Wundränder legten sich meist bald an einander, so dass die Längsaxe hinfort wieder gestreckt war. Selten blieb eine dauernde Knickung zurück. Im Innern der Pharyngealtasche überhäutete sich unterdessen der Pharynx.

Die Heilung desselben setzte schon früh ein. 24 Stunden nach der Operation war allerdings noch nichts von einem Verschlusse der Wunde zu sehen; die Gewebe der mittlern Wandschicht quollen über die Schnittfläche hervor. Schon vom Ende des 2. Tages an änderte sich das Aussehen der Wunde, und nach dreien Tagen bereits konnte man neu gebildetes Epithel nachweisen. Die Regeneration des Epithels verschiedener Pharyngen begann nicht zu gleicher Zeit und war nach Ablauf einer gleichen Frist durchaus nicht auf derselben Stufe des Fortschreitens angelangt. Es glückte nicht immer, durch den Schnitt nur den distalen Theil des Pharynx abzutrennen; eine leichte Zusammenziehung des Thiers genügte, das Messer weit näher dem Grunde durch den Pharynx dringen zu lassen, und die dann erhaltenen kürzeren Stümpfe heilten langsamer. Bisweilen verklebte auch die Wundfläche des Pharynx mit der hintern Wand der Pharyngealtasche, so dass eine Neubildung von Epithel auf derselben überhaupt nicht Platz griff. Dennoch erhielt ich brauchbarer Präparate genug, um die Neubildung des Epithels zu verfolgen.

Ich muss voraus schicken, dass ich mich über die Herkunft dieses neuen Epithels nicht aussprechen werde. Es gehört zu den schwierigsten Aufgaben der Histologie, die Vorgänge der Wundheilung an einem Tricladenpharynx in ihren Einzelheiten zu erkennen, und ich zweifle daran, dass man mit den üblichen Methoden der Conservirung dabei weit kommen wird. Die Ineinanderschachtelung der Gewebe, welche die kernhaltigen Zellbeutel unter die Muskelschichten verlagert hat, die reiche Musculatur, die zum Theil zerfällt, und vor Allem die massenhaft auf der Schnittfläche sich öffnenden Drüsen erzeugen vereint ein wahres Chaos von Zellen, Kernen, Fasern und Secretmassen, das noch verstärkt wird durch die hochgradige Contraction, die an den verstümmelten Pharyngen sich kund giebt. Da über den Antheil der einzelnen Gewebe an der Regeneration Sicheres auszusagen, ist ohne ein besonderes, eingehendstes Studium ganz unmöglich. Wir wollen daher bei der folgenden Betrachtung der Neubildung des Epithels nach Verletzungen aus dem Gewebsbestand des Pharynx ganz absehen von der Herkunft der neuen Bedeckung und uns lediglich mit den an ihr festzustellenden Vorgängen beschäftigen.

Bei der Beschreibung derselben kann ich mich kurz fassen, denn die Neubildung des Epithels über einer Wundfläche vollzieht sich in genau derselben Weise, in der sich das durch die Verletzung entfernte Epithel am Pharynx des sich entwickelnden Thiers ausbildete.

Schon kurze Zeit nach der Verletzung, falls diese nicht einen zu

grossen Theil des Pharynx entfernte, etwa nach zwei bis drei Tagen, finden wir die Wundfläche bedeckt mit einem Epithel deutlich von einander gesonderter, annähernd cubischer, wimperloser Zellen, welche im Innern einen nahezu kugeligen Kern bergen (Fig. 57). Vom proximalen Theil der Wundfläche an geht die Neubedeckung vorwärts und zwar schnellen Schrittes. Die gleichen Schwankungen, denen die Gestalt der Epithelzellen des jugendlichen Pharynx unterworfen ist, äussern sich auch an diesen Zellen. Es kommen also neben den cubischen Zellen solche vor, die in sagittaler Richtung, und andere, die in radialer Richtung verlängert sind, wobei die Kerndurchmesser in demselben Sinn verlängert erscheinen (Fig. 58, 59). Bisweilen, jedoch selten, findet man in dem unmittelbar an die Wundfläche stossenden Theil der Zellplatten einen Kern liegen (Fig. 60). Ob dieser Kern bereits vor der Verletzung dort lag und bei der ursprünglichen Ausbildung des Epithels nicht in die Tiefe gewandert war, was in so weiter Entfernung vom Grunde des Pharynx nicht leicht vorkommt, oder ob die kernhaltige Zelle bereits zu den neu gebildeten gehört, lässt sich nicht entscheiden. Dass sie über einer proximalwärts vom Schnitt gelegenen Stelle des Pharynx steht, sieht man aus dem Vorhandensein der Basalmembran unter ihr, die immer an der Schnittstelle scharf endigt (Fig. 61) und noch nicht wieder gebildet ist, wenn die neuen Epithelzellen ihre bleibende Gestalt bereits erhalten haben. Am wahrscheinlichsten ist wohl die Deutung der fraglichen kernhaltigen Zellen als neugebildete. Die an der Wundfläche gelegenen Zellplatten werden nach der Verletzung über der unversehrten Basalmembran zu Grunde gegangen und durch die neugebildeten Zellen ersetzt worden sein.

Das Auftreten der Wimpern erfolgt auch an den regenerirten Epithelzellen bald früher, bald später. Die mehr proximalwärts gelegenen Zellen des auf Fig. 57 abgebildeten Pharynx tragen bereits Wimpern, während die dem freien Ende näheren deren noch entbehren. Andererseits trifft man bisweilen auch auf den Zellplatten, deren Fortsätze bereits in die Tiefe gedrungen sind (Fig. 62), noch keine Wimpern an.

Meist verharren die Zellen nicht lange in diesem ursprünglichen Zustande. Man kann bereits am 4. und in reichlicherer Menge am 5. Tage nach der Operation Zellen Ausläufer in die Tiefe treiben sehen; bei schwererer Verstümmelung des Pharynx, d. h. nach dem Abtragen eines grossen Theils desselben, findet man dagegen die Epithelzellen noch viel später in ihrer ursprünglichen Gestalt (Fig. 57).

Das Auswachsen geschieht auch hier in der Weise, dass die Zelle sich an der Unterseite keilförmig auszieht und mit dem zugespitzten Ende in die Tiefe vordringt. Häufiger als bei den jungen Pharyngen wird jedoch hier die keilförmige Zuspitzung vermisst, und der Fortsatz strebt mit breiterer Endfläche voran (Fig. 64, 66). Vielleicht erklärt sich dieser Unterschied der Gestalt aus dem geringern Widerstande, den die Fortsätze des regenerirenden Epithels zu überwinden haben, da ja die Basalmembran und meist auch die Muskelschichten unter ihnen noch fehlen.

Die erste Andeutung des Auswachsens zeigen uns einige Zellen in Fig. 57. Sie haben sich keilförmig zugespitzt, und bei der am weitesten proximalwärts gelegenen hat der Kern sich bereits in radialer Richtung ein wenig verlängert und dem Fortsatz genähert.

Das weitere Verhalten dieser Fortsätze sehen wir in Fig. 59 dargestellt. Sie haben sich beträchtlich verlängert, und der lang gestreckte Kern ist bereits ganz in ihnen enthalten. Es fehlt nur noch das Anschwellen ihres freien Endes, das Eintreten des ganzen Kernes in dasselbe und die Abrundung des Kernes zur Kugel, um die charakteristische Zellgestalt fertig zu machen. Diese Vorgänge sehen wir vollzogen an einer andern Stelle derselben Figur, sowie an einer Zelle der Fig. 62. Stumpfe Fortsätze der Epithelzellen sehen wir auf den Fig. 61 und 63—66 in das tiefer gelegene Gewebe eindringen. Auffallend zurück ist der Kern der einen auswachsenden Zelle in Fig. 63. Obgleich der Fortsatz der Zellplatte bereits seine endständige Anschwellung zu bilden begonnen hat, liegt der Kern noch zum Theil in der Platte und hat die Einstellung seiner Längsaxe in die Wachstumsrichtung des Fortsatzes noch nicht vollzogen. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die mit breiter Fläche voran wachsenden Fortsätze der Zellplatten nicht die schlanke, flaschen- oder kolbenförmige Gestalt der keilförmig zugespitzten erhalten. Sie finden sich häufiger an der Innenfläche des Pharynx, wo auch im unverkehrten Epithel von *Dendrocoelum lacteum* die mehr sackförmigen Zellfortsätze nicht selten sind.

Wir sind damit bei den fertigen Epithelzellen des heilenden Pharynx angelangt und haben uns von ihrer Entstehung aus einfach gebauten Zellen vom normalen Typus überzeugt.

### Schlussbemerkungen.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Untersuchungen haben uns gelehrt, dass der bislang nicht nachgewiesene Aufbau der Bedeckung

des Turbellarienpharynx aus Zellen für die Tricladen und die Polycladen jetzt als festgestellt betrachtet werden darf. Die Oberfläche des Pharynx dieser Thiere wird bekleidet von einem echten Epithel aus Flimmerzellen, welche ihr zelliges Wesen in keiner Weise eingebüsst, sondern nur eine Veränderung ihrer ursprünglichen Gestalt erfahren haben. Dieselben Zellen, welche den definitiven Pharynx der Embryonen nach aussen hin begrenzen, begrenzen auch den Pharynx des ausgewachsenen Thieres, mit der Maassgabe, dass ihre spätere Gestalt eine Sonderung in einen vorwiegend der Bedeckung des Pharynx dienenden Theil: die Wimpern tragende Platte, und in einen dem weiteren Zelleben vorstehenden Theil: den in die Tiefe gewachsenen Fortsatz mit dem Kern, zum Ausdruck bringt. Ein damit vergleichbares Verhalten ist von andern Zellen seit Langem bekannt. Die über die basale Fläche eines Epithels hinaus in tiefere Gewebsschichten eindringenden Hautdrüsenzellen stellen den ersten Schritt zu einer solchen Sonderung dar. Der eigentliche, kernhaltige Zelleib derselben ist aus dem Bereiche des Epithels hinaus getreten, während der in demselben zurück gebliebene, oberflächliche Theil als ein Rohr die Sonderaufgabe hat, das in der Tiefe bereitete Secret nach aussen zu leiten.

Weiter vorgeschritten ist die Sonderung der Gestalt bei den Muskelzellen. Bei ihnen ist die Verschiedenheit der den einzelnen Abschnitten zugefallenen Leistungen besonders stark ausgesprochen. Der der Ernährung des Ganzen vorstehende Theil, der Zelleib mit seinem Kerne, ist auch hier von dem Bau einer einfachen Zelle nicht verschieden. Der andere Theil dagegen ist für eine specielle Function besonders umgestaltet, indem er eine lang gestreckte Protoplasmasäule (das Sarkoplasma der Faser) darstellt, welche contractile Fibrillen gebildet hat.

Diese Beispiele mögen daran erinnern, dass eine gestaltliche Sonderung, wie wir sie von den Epithelzellen des Turbellarienpharynx kennen gelernt haben, durchaus nichts Ungewöhnliches ist; sie ist sogar bereits für Epithelzellen beschrieben und, leider sehr unvollkommen, abgebildet worden. CUÉNOT (7, p. 350 und tab. 24, fig. 4) beschreibt das Epithel einer von ihm untersuchten *Cucumaria* dahin, dass die kernhaltigen Zellen unterhalb der Oberfläche, durch Bindegewebe von der diese bekleidenden Cuticula getrennt, in Haufen zusammen liegen und durch je einen feinen Faden mit der Cuticula in Verbindung stehen.

Sicher erwiesen ist jedoch die Sonderung der „hammerförmigen“ Epithelzellen von *Hirudo* in eine an der Oberfläche bleibende Platte

und einen von dieser in die Tiefe gehenden, den Kern enthaltenden Beutel. BLOCHMANN hat vor Kurzem hervor gehoben (3, p. 6), dass die oberflächlichen Platten dieser Zellen der bindegewebigen Gerüstsubstanz nach aussen aufgelagert sind, während die Zellbeutel in diese Substanz sich eingesenkt haben.

Für die angeführten Fälle einer Sonderung der Gestalt der Epithelzellen einen Grund anzugeben, scheint bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse nicht wohl möglich. Begnügen wir uns daher mit der Feststellung der Thatsache, dass Epithelzellen unter Zurücklassung eines Theils ihrer Masse, der eine bedeckende Platte schafft, an der Oberfläche, mit dem für ihre Lebensführung wichtigsten Theil in die Tiefe der Gewebe sich versenken können. Die Epithelzellen des Turbellarienpharynx, die sich in dieser Weise verhalten, haben dadurch die Erkenntniss ihres Wesens erschwert und die Annahme einer kernlos werdenden, „cuticulaähnlichen“ Bedeckung eines Organs aufkommen lassen. Dieselbe Annahme ist auch mit Bezug auf die Körperbedeckung der nächsten Verwandten der Turbellarien, der Trematoden und Cestoden, seit einer langen Reihe von Jahren gemacht worden.

Es ist hier nicht der Ort, des Weiteren auf den Stand der Frage nach dem Wesen der Körperbedeckung der parasitischen Plathelminthen einzugehen. Er ist durch die einen breiten Raum in der zoologischen Literatur einnehmende, bis auf den heutigen Tag fortgesetzte Discussion und die vor Kurzem von BRAUN in seiner Bearbeitung jener Thiere für BRONN'S „Classen und Ordnungen des Thierreichs“ Jedem geläufig. Es handelt sich für uns darum, ob es möglich ist, die fragliche, als metamorphosirtes Epithel, als Basalmembran eines verloren gegangenen Epithels, als kernlose Protoplasmaschicht, als von den Subcuticularzellen oder der Subcuticularschicht abgeschiedene Cuticula, als Secret des gesammten Körpergewebes aufgefasste Schicht auf einen ähnlichen Bau zurück zu führen wie die Grenzschicht des Turbellarienpharynx.

Giebt es nun Untersuchungen, welche einen Zusammenhang der Cuticula der Trematoden und Cestoden mit tiefern, im Parenchym liegenden Zellen nachgewiesen haben? Diese Frage muss für beide Classen bejaht werden. Bei Trematoden hat BRANDES (5, p. 563) unterhalb der Cuticula und noch einwärts von einer mit Carmin sich nicht färbenden Schicht im Gebiet der Hautmuskulatur neben einander liegende „Subcuticulardrüsen“ beschrieben, die durch einen feinen Fortsatz mit der Unterfläche der Cuticula in Verbindung stehen. Er

hält diesen Fortsatz für den Ausführgang der Zellen und lässt das Secret derselben zur Körperbedeckung werden.

Desgleichen wurden von LOOSS (16 und 17) Verbindungen subcuticularer Zellen mit der Cuticula beobachtet.

Für Cestoden ist eine ähnliche Verbindung der Subcuticularzellen mit der Cuticula beschrieben worden durch ZERNECKE (24, p. 61 u. tab. 5, fig. 43—45). Er fand mit Hilfe der GOLGI'schen Chromsilbermethode, dass bei *Triaenophorus nodulosus* die Subcuticularschicht aus cylindrischen, scharf begrenzten Zellen besteht, die neben einander senkrecht zur Cuticula angeordnet sind und einen ovalen Kern besitzen. „Gegen das Parenchym sind sie scharf abgesetzt, schicken aber durch die äusseren Ring- und Längsmuskeln hindurch feine Fortsätze zur Cuticula.“ ZERNECKE schliesst sich auf Grund dieser Beobachtungen der von BLOCHMANN (2) geäusserten Auffassung der Subcuticularzellen als Epithel der Cestoden an.

Aehnlich wie bei *Triaenophorus* scheinen sich die Subcuticularzellen des *Bothriocephalus schistochilus* zu verhalten. GERMANOS (8, p. 12) giebt an, dass dieselben gegen die Cuticula hin in einen feinen Fortsatz sich ausziehen, der die Muskelschichten durchsetzt. Bis an die Cuticula hat dieser Beobachter ihn allerdings nicht verfolgen können; er lässt ihn in der unter derselben gelegenen Schicht der „Fibrillen und Stäbchen“ enden.

Diese hier kurz angedeuteten Befunde empfangen durch das, was wir auf den voran gehenden Blättern über das Epithel der Turbellarien kennen gelernt haben, eine wesentliche Stütze.

Mit diesem zusammen gehalten liefern sie zum mindesten einen Hinweis auf einen Bau der Körperbedeckung der Trematoden und Cestoden, der sich von dem anderer Epithelien nicht mehr so fundamental unterscheiden würde, wie man bisher annahm. In allen Einzelheiten ist der Nachweis eines solchen Baues vor Kurzem durch BLOCHMANN (3) erbracht worden. Seine Untersuchungen haben zu dem Ergebnisse geführt, dass die Cuticula der Trematoden und Cestoden durch protoplasmatische Fortsätze mit den im Parenchym liegenden Epithelzellen in Verbindung steht, Fortsätze, die allerdings viel feiner sind als die des Pharynxepithels der Turbellarien, aber mit geeigneten Methoden sich unverkennbar darstellen lassen. Die Cuticula liegt nicht der Musculatur unmittelbar auf, sondern ist durch eine breite Bindegewebsschicht, eine durch Verdichtung des bindegewebigen Gerüstwerks gebildete Basalmembran von ihr getrennt. Die Fortsätze der Epithelzellen durchsetzen nicht nur die Musculatur, sondern sind

auch auf ihrem Wege durch die Basalmembran deutlich wahrzunehmen: kurz wir haben in allen Einzelheiten dasselbe Bild, wie es das Epithel des Turbellarienpharynx liefert.

Damit wäre denn endlich die Frage nach der epithelialen Beschaffenheit der Oberfläche des Plathelminthenkörpers im Wesentlichen erledigt. Mag auch die „Cuticula“ der Cestoden und Trematoden nicht mehr rein protoplasmatischer Natur sein, wie die Zellplattenschicht des Turbellarienpharynx, mag sie — das Versagen der Silbernitratwirkung spricht dafür — zu einer einheitlichen, besonderen Verhältnissen angepassten Grenzlage sich ausgebildet haben, sie ist doch epithelialer Natur oder Abstammung.

Die nunmehr zu einem befriedigenden Ergebniss geführten Jahrzehnte langen Untersuchungen über die Oberflächenbedeckung des Plathelminthenkörpers enthalten, ausser der unmittelbaren Förderung unserer thatsächlichen Kenntnisse, eine weitere Lehre. Sie erinnern uns wieder daran, dass bei der Erforschung lebender Gestalten wohlbegründete Analogien der sicherste Führer und allein geeignet sind, uns vor Irrwegen zu bewahren.

---

## Literaturverzeichnis.

- 1) BÖHMIG, L., Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiotomina und Cylindrostomina GRAFF, in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 51, 1891.
- 2) BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Centralbl., V. 15, No. 1, 1895.
- 3) — Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg 1896
- 4) BLOCHMANN, F. und H. BETTENDORF, Ueber Musculatur und Sinneszellen der Trematoden, in: Biol. Centralbl., V. 15, No. 6, 1895.
- 5) BRANDES, G., Zum feinern Bau der Trematoden, in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 53, 1892.
- 6) CHICHKOFF, GEO. D., Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades), in: Arch. Biol., V. 12, 1892.
- 7) CUÉNOT, L., Etudes morphologiques sur les Echinodermes, *ibid.* V. 11, 1891.
- 8) GERMANOS, N. K., Bothriocephalus schistochilus n. sp. Ein neuer Cestode aus dem Darm von Phoca barbata, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 30, Heft 1, 1895.
- 9) v. GRAFF, L., Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. 1882.
- 10) HALLEZ, P., Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce, Paris 1887.
- 11) IJIMA, I., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen, in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 40, 1884.
- 12) v. KENNEL, J., Die in Deutschland gefundenen Landplanarien: Rhynchodemus terrestris O. FR. M. und Geodesmus bilineatus METSCHN., in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 5, 1879.
- 13) LANG, A., Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit den Coelenteraten und Hirudineen, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 3, 1882.
- 14) — Die Polycladen des Golfes von Neapel, 1884.
- 15) LEHNERT, G. H., Beobachtungen an Landplanarien, in: Arch. Naturg., Jahrg. 57, V. 1.
- 16) LOOSS, A., Die Distomen unserer Fische und Frösche, in: Bibl. Zool., Heft 16, 1894.
- 17) — Recherches sur la Faune parasitaire de l'Egypte, I, 1896.
- 18) MINOT, CH. S., Studien an Turbellarien, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 3, 1877.

- 19) MOSELEY, H. N., On the anatomy and histology of the Land-Planarians with some account of their habits, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1874.
  - 20) SCHUBERG, A., Ueber den Bau und die Function der Haftapparate des Laubfrosches. Habilitationsschrift, Würzburg 1891.
  - 21) VEJDOVSKÝ, FR., Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien, I u. II, in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 60, 1895.
  - 22) WENDT, A., Ueber den Bau von Gunda ulvae (Planaria ulvae ÖRSTED), in: Arch. Naturg., Jahrg. 54, V. 1.
  - 23) WOODWORTH, W. M., Contributions to the morphology of the Turbellaria. I. On the structure of Phagocata gracilis LEIDY, in: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., V. 21, No. 1, 1891.
  - 24) ZERNECKE, E., Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1895.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Allgemein gültige Bezeichnungen.

<i>alm</i>	äussere Längsmuskeln.	<i>klf</i>	kernloser Zellfortsatz.
<i>ao</i>	äussere Oberfläche des Pharynx.	<i>lm</i>	Längsmuskeln.
<i>arm</i>	äussere Ringmuskeln.	<i>mk</i>	Myoblastkern.
<i>bgs</i>	bindegewebige Gerüstsub- stanz.	<i>pht</i>	Pharyngealtasche.
<i>bm</i>	Basalmembran.	<i>phtw</i>	Wand der Pharyngealtasche.
<i>bz</i>	Bindegewebszelle.	<i>rdf</i>	radiale Muskelfasern.
<i>e</i>	Epithel.	<i>sdg</i>	Ausführgänge der Schleim- drüsen.
<i>ezp</i>	Epithelzellplatte.	<i>sm</i>	Endsaum der Epithelzellen.
<i>ilm</i>	innere Längsmuskeln.	<i>spg</i>	Ausführgänge der Speichel- drüsen.
<i>irm</i>	innere Ringmuskeln.	<i>w</i>	Wimpern.
<i>khf</i>	kernhaltiger Zellfortsatz.		

Ein neben einer Figur stehender Pfeil weist längs der Oberfläche des Pharynx gegen dessen freies Ende hin.

## Tafel 13.

Fig. 1. *Dendrocoelum lacteum*. Epithelzellplatten von der äussern Oberfläche des Pharynx nahe dem freien Ende desselben. Versilbert. Vergr. 1500.

Fig. 2. *Dendrocoelum punctatum*. Epithelzellplatten der äussern Oberfläche des Pharynx. Versilbert. Vergr. 1500.

Fig. 3. *Gunda ulvae*. Drei Epithelzellplatten der äussern Oberfläche des Pharynx. Versilbert. Vergr. 1500.

Fig. 4. *Dendrocoelum lacteum*. Epithelzellplatten der innern Oberfläche des Pharynx. Versilbert. Vergr. 1500.

Fig. 5. *Dendrocoelum lacteum*. Epithelzellen der Rückenfläche des Körpers. Versilbert. Vergr. 1500.

Fig. 6. *Gunda ulvae*. Epithelzellplatten der äussern Oberfläche des Pharynx. Vitale Methylenblaufärbung. Vergr. 1500.

Fig. 7. *Gunda ulvae*. Epithelzellen der äussern Oberfläche des Pharynx in verschieden weit vorgeschrittener Methylenblaufärbung. Vergr. 840.

Fig. 8—11. *Gunda ulvae*. Epithelzellen der äussern Oberfläche des Pharynx. Vitale Methylenblaufärbung. Man sieht die Zellplatten verkürzt. Fig. 8 a—e Vergr. 800. Fig. 9 Vergr. 1050. Fig. 10 a, b. Zwei Epithelzellen, von der Unterseite gesehen. Fig. 11. Eine

Epithelzelle vom freien Ende des Pharynx, von der Unterseite gesehen. Vergr. 900.

Fig. 12. *Gunda ulvae*. Eine Epithelzelle, senkrecht von oben gesehen, daher die Platte unverkürzt. Vitale Methylenblaufärbung. Vergr. 1600.

Fig. 13. *Dendrocoelum lacteum*. Eine Epithelzellplatte der äussern Oberfläche des Pharynx. Vitale Methylenblaufärbung. Vergr. 900.

Fig. 14. *Gunda ulvae*. Ein Theil eines Querschnitts durch einen vital mit Methylenblau gefärbten, mit Ammoniummolybdat conservirten Pharynx, eine Zelle der äussern Oberfläche zeigend. Vergr. 900.

Fig. 15. *Dendrocoelum punctatum*. Ausführgänge der Schleimdrüsen, durch die Maschen der äussern Pharynxmusculatur oberflächenwärts tretend. Vergr. 1500.

Fig. 16. *Dendrocoelum punctatum*. Ein Sagittalschnitt durch den distalen Theil des Pharynx mit den Drüsenmündungen. Vergr. 1050.

Fig. 17—21. *Gunda ulvae*. Muskelfasern des Pharynx. Vitale Methylenblaufärbung. Vergr. 1500. Fig. 17—20. Aeusserere Längsmuskelfasern. Fig. 21. Eine äussere Ringmuskelfaser.

Fig. 22—24. *Gunda ulvae*. Muskelfasern des Körpers. Vitale Methylenblaufärbung. Vergr. 1500. Fig. 22. Eine Schrägmuskelfaser. Fig. 23. Eine Quermuskelfaser. Fig. 24. Eine Längsmuskelfaser.

#### Tafel 14.

Fig. 25. *Dendrocoelum lacteum*. Die äussere Wand des Penis aus einem Sagittalschnitte, um das bindegewebige Gerüstgewebe zu zeigen. Vergr. 840.

Fig. 26. *Dendrocoelum lacteum*. Ein Flächenschnitt des Pharynx, die Basalmembran der äussern Oberfläche zeigend. Vergr. 1500.

Fig. 27. *Dendrocoelum punctatum*. Ein Stück der äussern Oberfläche des Pharynx eines 4 Wochen nach dem Ausschlüpfen aus dem Cocon getödteten Tieres. Sagittalschnitt. Vergr. 1500.

Fig. 28. *Dendrocoelum punctatum*. Ein Stück der äussern Oberfläche des Pharynxgrundes, die kernhaltigen Fortsätze dreier Epithelzellen zeigend. Vergr. 840.

Fig. 29. *Dendrocoelum lacteum*. Ein Stück der äussern Oberfläche des Pharynx, einen kernhaltigen Zellfortsatz sowie den Zusammenhang der bindegewebigen Gerüstsubstanz mit der Basalmembran zeigend. Vergr. 1600.

Fig. 30. *Planaria polychroa*. Eine Epithelzelle der äussern Oberfläche des Pharynx. Vergr. 900.

Fig. 31. *Dendrocoelum lacteum*. Ein Stück der innern Oberfläche des Pharynx mit einem in die Tiefe gehenden, kernhaltigen Zellfortsatze. Vergr. 1500.

Fig. 32. *Polycelis nigra*. Innere Epithelzellplatte des Pharynx mit einem kernhaltigen Zellfortsatz. Sagittalschnitt. Vergr. 840.

Fig. 33. *Gunda ulvae*. Ein Stück der innern Oberfläche des Pharynx mit drei kernhaltigen Zellfortsätzen. Vergr. 840.

Fig. 34. *Gunda segmentata*. Ein Stück der äussern Oberfläche des Pharynx mit einem kernhaltigen Zellfortsatze. Vergr. 1500.

Fig. 35. *Thysanozoon brocchii*. Ein Stück der äussern Oberfläche des Pharynx mit in die Tiefe gehenden Zellfortsätzen. Vergr. 840.

Fig. 36. *Thysanozoon brocchii*. Ein Stück der äussern Oberfläche des Pharynx mit einem kernhaltigen Zellfortsatze. Vergr. 1500.

Fig. 37. *Dendrocoelum lacteum*. Ein Stück der äussern Oberfläche des Pharynx mit einem kernhaltigen Zellfortsatze. Vergr. 1500.

Fig. 38—56 stellen die Ausbildung der eigenthümlichen Gestalt der Epithelzellen des Pharynx dar nach Präparaten von eben aus dem Cocon geschlüpften Thieren.

Fig. 38. *Dendrocoelum lacteum*. Epithel der äussern Oberfläche des Pharynx; bei *a* auf die Wand der Pharyngealtasche, bei *b* auf den freien Rand des Pharynx übergehend. Vergr. 840.

Fig. 39. *Dendrocoelum lacteum*. Epithel der äussern Oberfläche des Pharynx. Flächenansicht. Vergr. 840.

Fig. 40. *Dendrocoelum lacteum*. Eine Epithelzelle der äussern Oberfläche des Pharynx in Flächenansicht. Vergr. 1500.

Fig. 41. *Dendrocoelum lacteum*. Epithelzellen der äussern Oberfläche des Pharynx, zum Theil ganzrandig. Flächenansicht. Vergr. 1500.

Fig. 42. *Dendrocoelum lacteum*. Epithel der äussern Oberfläche des Pharynx mit seitlichen Plasmafortsätzen einer Zelle. Sagittalschnitt. Vergr. 840.

Fig. 43. *Dendrocoelum lacteum*. Eine Epithelzelle der äussern Oberfläche des Pharynx, radial abgeplattet. Vergr. 1500.

Fig. 44. *Dendrocoelum lacteum*. Epithel der äussern Oberfläche des Pharynx. Sagittalschnitt. Vergr. 840.

Fig. 45. *Dendrocoelum lacteum*. Eine Epithelzelle der äussern Oberfläche des Pharynx, sich einwärts vorwölbend. Vergr. 1500.

Fig. 46. *Dendrocoelum lacteum*. Epithelzellen der äussern Oberfläche des Pharynx, im Begriffe in die Tiefe auszuwachsen. Vergr. 1500.

#### Tafel 15.

Fig. 47—53. *Dendrocoelum lacteum*. Epithelzellen der äussern Oberfläche des Pharynx, kernhaltige Fortsätze treibend. Vergr. 1500.

Fig. 54. *Dendrocoelum punctatum*. Epithelzellen der äussern Oberfläche des Pharynxgrundes und des benachbarten Theils der Pharyngealtaschenwand. Vergr. 1500.

Fig. 55. *Dendrocoelum punctatum*. Epithel der innern Oberfläche des Pharynx, noch im ursprünglichen Zustande. Vergr. 840.

Fig. 56. *Dendrocoelum punctatum*. Epithelzellen der innern Oberfläche des Pharynx, im Begriffe in die Tiefe auszuwachsen. Vergr. 1500.

Fig. 57—66. Regeneration des Epithels an operirten Pharyngen von *Dendrocoelum lacteum*.

Fig. 57. Neugebildete Epithelzellen der innern Oberfläche des Pharynx, 12 Tage nach der Operation. Vergr. 900.

Fig. 58. Zwei neugebildete Epithelzellen der äussern Oberfläche des Pharynx. Vergr. 1500.

Fig. 59. Der distale Rand des Pharynx mit neu gebildeten, zum Theil noch ursprünglichen, zum Theil in die Tiefe auswachsenden Epithelzellen. Vergr. 1500.

Fig. 60. Ein Theil der äussern Oberfläche des Pharynx, unmittelbar proximalwärts von der Schnittfläche (*x*) gelegen, mit einer kernhaltigen Epithelzelle. Vergr. 840.

Fig. 61. Ein Theil der äussern Oberfläche des Pharynx, unmittelbar proximalwärts von der Schnittfläche (*x*) gelegen, das Enden der Basalmembran an derselben zeigend. Vergr. 840.

Fig. 62. Neu gebildete Epithelzellen, zum Theil mit schon fertig gebildeten kernhaltigen Fortsätzen und deutlichem endständigem Saume. Vergr. 1500.

Fig. 63. Neu gebildete Epithelzellen vom distalen Rande des Pharynx, kernhaltige Fortsätze treibend. Fünfter Tag nach der Operation. Vergr. 1500.

Fig. 64. Neu gebildete Epithelzellen des distalen Randes (*dr*) und der innern Oberfläche (*io*) des Pharynx. Fünfter Tag nach der Operation. Vergr. 1500.

Fig. 65. Neu gebildetes Epithel der innern Oberfläche des Pharynx. Ein kernhaltiger Fortsatz dringt in die Musculatur ein. Vergr. 1500.

Fig. 66. Neu gebildetes Epithel des distalen Endes der innern Oberfläche des Pharynx. Vergr. 840.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

## Development of the Excretory Organs of a Myxinoid, *Bdellostoma stouti* Lockington.

By

**G. C. Price,**

Assistant Professor of Zoology in Leland Stanford Junior University,  
Stanford University, California, U. S. A.

With plates 16—17.

The following work has been done for the most part in the Histological Laboratory of the University of München, and it gives me pleasure to here express my thanks to the director, Professor VON KUPFFER, for the privileges of the laboratory, which have been so freely extended, and also for the many acts of kindness which he has shown me. My thanks are also due to Dr. A. A. BÖHM for valuable assistance and constant kindness.

The Myxinoids are usually regarded as the lowest or most generalized representatives of the Craniota. They are quite widely distributed, and the adults can be obtained without difficulty. Since the publication of JOHANNES MÜLLER'S great work ('36—'45), the anatomy of the group has been well known. Morphologists have quite naturally supposed that the embryology of so low a representative of the Vertebrates might present facts of more than ordinary interest, and great efforts have been put forth to obtain embryological material, but heretofore all such efforts have proved unsuccessful.

While at the Hopkins Seaside Laboratory at Pacific Grove, California, I was so fortunate as to obtain a few embryos of the California representative of the group, *Bdellostoma stouti*. For a part of this material, I am under obligations to my friends, Mr. C. J. PIERSON and Mr. R. C. WILBUR. In two recent preliminary papers (PRICE '96<sup>1</sup>,

96<sup>2</sup>), some of the more important results obtained from a study of these embryos have already been given.

In my material only three embryological stages are represented, and naturally it has neither been possible to obtain a complete history of the development of the animal as a whole, nor of the development of any one system of organs. This remark applies with much less force, however, to the excretory system than to any other. This is owing partly to its simplicity, and partly to the fact that it does not develop with equal rapidity in all portions of its length, so that in one embryo different stages in its development are represented. In the present paper a somewhat detailed account of the development of this system will be given.

It would perhaps be more logical to give first a description, with figures, of the entire embryos, together with an account of the egg-laying habits so far as known, and the manner of obtaining the material. The reason for not following this course is that there is a possibility, perhaps only a remote possibility, of finding more material awaiting me on my return to California, and in such case a more satisfactory account could be given than would be possible at present. But if disappointed in obtaining additional material, I shall nevertheless publish, as soon as possible, a full account of the facts now in my possession, unsatisfactory and fragmentary as such an account must necessarily be.

Before proceeding to an account of the development of the excretory system, it will perhaps be well to say a few words in regard to its structure in the adult.

The system here consists of two parts, which are described by the authors as pronephros or head kidney, and mesonephros or Wolffian body.

The mesonephros, which is alone functional as an excretory organ, begins on each side just back of the pericardial cavity, and extends caudalwards to a point a short distance back of the posterior end of the body-cavity. It is remarkably simple in its structure, consisting of a relatively large segmental duct, into which empty, along the median side, short, segmentally arranged tubules. Anteriorly the duct begins blindly, posteriorly the ducts from the two sides bend slightly ventralwards, and, converging towards the median line, open beside each other into the urogenital sinus. In five specimens of the California species which were examined, the number of tubules varied from twenty-six to thirty-one, and occurred along the anterior two thirds

or a little more of the duct, there being here one pair of tubules for each body segment. The posterior part of the duct is entirely free of tubules. FÜRBRINGER ('78, p. 39) states that in *Myxine australis* and *Bdellostoma heterotrema* the number of tubules equals the number of myotomes. Embryology shows that this must be looked upon as the more primitive condition. The tubules are straight, and are so short that they look more like protuberance on the side of the duct than like real tubules. In the blind, distal end of each tubule there is a large Malpighian corpuscle.

JOHANNES MÜLLER ('42, p. 8), who gave an accurate description of this part of the excretory system of the Myxinoids, called attention to the fact that the Malpighian corpuscle has in every way the same structure as the Malpighian corpuscle in the kidney of other vertebrates. He recognized the fact that the Myxinoid kidney presents very primitive characteristics, and said that it stood in the same relation to the kidney of all other Vertebrates as do the mammary glands of the Monotremata to the mammary glands of other Mammals, or the liver of Amphioxus to the liver of other Vertebrates. This opinion has since been somewhat modified, for the pronephros is considered to be a more primitive structure than the mesonephros, and the organ above described has been homologized with the mesonephros of other Vertebrates. But in the sense in which MÜLLER meant it, his opinion has met with general acceptance, and some of his figures have been widely copied, as illustrating the most primitive known mesonephros. They are found in such well known books as GEGENBAUR'S and WIEDERSHEIM'S Comparative Anatomies, and BALFOUR'S and HERTWIG'S Embryologies.

The part of the excretory system which has been interpreted as a pronephros lies on each side in the pericardial cavity, and just posterior to the last gills. In an alcoholic specimen the organ on one side was 8 mm long and 3 mm broad, and on the other, 6 mm long and 2 mm broad, and there was an interval of 8 mm on the one side, and 12 mm on the other, between the posterior end of the pronephros, and the anterior end of the segmental duct. WELDON ('84) has described the organ in *Bdellostoma forsteri*. It is here larger than in the California species, being from 20 to 25 mm long, and from 5 to 7 mm broad, but in the main features, at least, the structure is the same in the two species. There is a main central duct, from which a number of tubules are given off. Each of these tubules gives rise by branching to a very great number of secondary tubules, which

open into the pericardial cavity. At the posterior end there is a large glomerulus. In some of his specimens, though not in all, WELDON found traces of the continuation of the segmental duct into the head kidney, although in no case did he find a continuous lumen in the connecting piece. I can not say whether any such rudiment exists in the California species or not, but we shall learn later on, that in the embryos there is a connecting portion of the segmental duct, which later degenerates. In some cases the atrophy might be complete, and in others only partial. It is certain that here as in *Bdellostoma forsteri* the lumen of the central duct of the pronephros is not continuous with the lumen of the segmental duct, and that therefore the pronephros cannot be functional as an excretory organ.

In the Myxinoids there is no connection between the reproductive and the excretory organs.

In the preliminary papers above referred to, the three embryonic stages are designated as A, B and C. Of these A and B are comparatively early stages, and do not differ widely in point of development from each other, while C is much further advanced, and in many points resembles the adult.

In order to give a general idea of the excretory system in the younger embryos, it may be said that it here extends through the body from the sixth to the eightieth spinal ganglion, and consists of a series of short, segmentally-arranged tubules, which occur in all the segments except the last two, and which open from the body-cavity on the one hand, and into a segmental duct on the other. The above statement is not strictly true for the system at any one time, for by the time the anterior part, which develops most slowly, has reached the above described condition, some of the tubules in the posterior part have degenerated, and others have lost their connection with the body-cavity. Then too the segmental duct is in many places not a tube, but a solid rod of cells. The strict segmental symmetry may be slightly disturbed by the interval between two tubules being now a little greater, now a little less. This is especially true for the anterior end, which early degenerates, and here the number of tubules may even slightly exceed the number of segments.

Passing now to a more exact description of the system in the three stages, it will be well at first to glance at a transverse section through the body of an embryo of stage A (Fig. 1), in order to see the relation of the excretory organs to other parts of the body. The

embryo lies flat upon the yolk, like a young chick embryo. The stage of development of the myotomes, the spinal cord, the spinal nerves, and the notochord shows that the embryo has already passed through the earliest stages. On the right the section passes through one of the short segmental tubules (*s. t.*), which projects as a dorso-lateral evagination from the narrow body-cavity. On the left, it passes through the solid anlage of the segmental duct (*s. d.*), which here lies surrounded by mesenchyme, and just above what will be spoken of as the inner angle of the body-cavity, that is, the place where the somatic and splanchnic layers of the coelomic epithelium pass into each other.

In nearly all cases the tubules occur in the same sections with the spinal ganglia, as is the case in Fig. 1. As the ganglia recur of course at regular intervals, they have been found to be the most convenient landmarks for determining relative positions. In longitudinal sections the myotomes might be used for this purpose, but in transverse sections, and I have no other, this would be difficult. In the following description, when a part is spoken of as occurring in a certain segment, it is simply meant that it occurs in the sections passing through the corresponding spinal ganglion, without any reference as to whether it lies opposite a myotome, or between two myotomes. For instance, the ganglion in Fig. 1 is the twenty-seventh from the anterior end, and the tubule would be said to be in the twenty-seventh segment.

There are four embryos of stage A. In one of these, which was hardened in FLEMMING'S mixture, the parts stand out rather more distinctly than in the others, and it will therefore be used as a basis for the description of the excretory system in this stage.

The first indication of the system occurs here in the eleventh segment, and consists of a simple thickening of the somatic layer of the coelomic epithelium (Fig. 2), which extends through seven sections. As will be seen from the figure, the thickening has not been caused by a proliferation of cells, but by certain cells having assumed the form of columnar epithelium, while the adjoining cells have retained the form of flat epithelium. A comparison with the corresponding region in older embryos, and also with other parts of the system in the same embryo, enables us to say that later an evagination will here take place to form a segmental tubule, and a slight concavity of the lower surface of the thickening may indicate the beginning of such a process. The anlage that has just been described is entirely isolated from the rest of the system, for on following the series caudal-

wards, it is found that between this and the anlage in the following segment there are three sections in which there are no traces whatever of the excretory system.

In the segments immediately following, there are epithelial thickenings somewhat similar to the one that has just been described, but in each one the beginning of a segmental tubule is marked by a slight, though unmistakable evagination. This is shown in Fig. 5, a section through the fourth anlage from the anterior end, that is, the one in the fourteenth segment.

The evagination in the twelfth segment is connected with the one in the thirteenth by a streak of columnar epithelium, which in transverse section (Fig. 3) resembles the first tubule anlage (Fig. 2), except that there is no concavity on the lower surface. This is the anlage of the segmental duct. Between the evagination in the thirteenth segment and the one in the fourteenth the anlage of the duct is more than one cell thick (Fig. 4), and has somewhat the form of a low ridge of cells. Between the evagination in the fourteenth segment and the one in the fifteenth there is in two sections almost a complete break in the continuity.

The relations of the parts thus far described will be better understood from the diagrammatic longitudinal section (Fig. 6). The Figs. 1—5 indicate the corresponding tubule anlages, and correspond in position with the segments 11—15. Here the evaginations recur in strict segmental order, but in the five following segments this order is broken, there being seven instead of five evaginations. This is the only case of such irregularity in this embryo.

Following the series caudalwards the tubule evaginations gradually become deeper, and the anlage of the segmental duct first forms a more prominent ridge, and then becomes constricted off from the coelomic epithelium, and forms a rod of cells. All this can be well seen in Figs. 7 a—7 j, which represent a complete series through the eleventh and twelfth tubules, and the connecting portion of the segmental duct. The tubule evaginations are still shallow (Fig. 7 a and 7 h), although they are not much deeper in any part of the system. The process of formation of the segmental duct is here well illustrated. In three of the six sections (Figs. 7 b, 7 c and 7 g) which occur between the two tubules the anlage of the duct forms a ridge, in two others (Figs. 7 d and 7 f) it is partly constricted off from its connection with the coelomic epithelium, while in still another (Fig. 7 e) the constriction is complete. In the section following the second tubule

(Fig. 7i) the lumen from the tubule will be seen to have grown back into the anlage of the duct.

From here back to the sixty-second segment there is no essential change in the tubules, as a glance at the tubule in Fig. 1, which is in the twenty-seventh segment, and Fig. 8d, which is in the thirty-fifth segment, will show. In the sixty-second segment, which is eighteen segments in front of the posterior end of the segmental duct, the tubule has lost its connection with the general body-cavity, and the same is true for the most, though not for all, of the remaining tubules. The process by which this is effected will be described later on.

The constricting off of the segmental duct becomes more and more marked, until in the region of the twenty-fourth segment the process is complete, and the duct retains its connection with the coelomic epithelium only by means of the tubules. This is true for the entire remaining portion of the duct on one side, but on the other there is an interesting exception; in the region corresponding to the posterior mesonephric tubules of the adult, there are places where the duct is connected with the coelomic epithelium for nearly the entire distance between two tubules. In one case, for example, there are six sections occurring between two tubules, and in only one of these is the duct completely constricted off. This is important, as showing that here the duct is formed in the same way as in the anterior region.

The posterior end of the duct has no lumen, and it lies surrounded by dense mesenchyme, so that its limits are not easily determined. It is certain, however, that it extends as far caudalwards as in the oldest embryo, or in the adult, that is to the eightieth segment, but it has not fused with the entoblast. In the last two segments there are no tubules, and it is a question how the duct is formed here. The fact that in some cases it extends seven or eight sections beyond the posterior end of the body-cavity would seem to prove that it had grown back independently.

In Fig. 7i it was seen that the lumen of the tubule had begun to grow back into the anlage of the duct. In the more posterior region this process is carried still further, and in some cases the lumen extends back through as much as half the distance between two tubules, but there is no case where it extends through the entire distance. Figs. 8d—8g is a case illustrating this process. In some cases the lumen grows forwards as well as backwards, and occasionally a section is met with in which the lumen has formed independently, but both of these are the exception and not the rule.

We now come to speak of the relation of the tubules to the coelom, and it will first be asked, are the tubules formed from the lower portion of the primitive segments, that is from nephrotomes? This question can not be satisfactorily answered, for even in the youngest embryo the myotomes are entirely separated from the unsegmented portion of the coelom, and throughout the greater part of the system the tubules are already formed. In the anterior region, where the tubules are just forming, they come undoubtedly as evaginations from the body-cavity. But here the system is rudimentary, and it will not do to argue that the earlier formed tubules must also have come from the same part of the coelom. We can only say, therefore, that the material in hand gives no indications that the tubules are formed as evaginations from nephrotomes but the question can be satisfactorily answered only by the study of younger material.

In the anterior part of the system, as can be seen from Figs. 2, 3, 4 and 5, the anlagen of both duct and tubules lie some distance lateralwards from the inner angle of the body-cavity. In the region of the twenty-first segment, that is, ten segments caudalwards from the anterior end of the system, the beginning of a process is met with which changes the relations of these parts, and at the same time results in the formation of certain coelomic pockets, which stand in intimate relation with the tubules.

The first step in this process is illustrated by Figs. 9a—9f, a series taken from a somewhat younger embryo than the one hitherto spoken of. Here, midway between two tubules, the somatic and splanchnic layers of the coelomic epithelium have met and fused with each other in such a way as to cause the inner angle of the body-cavity to lie more lateralwards, and to come to lie directly under the segmental duct (Fig. 9a). In the next section (Fig. 9b) the fusion has not been carried so far, and in the four following sections, including the two (Figs. 9e and 9f) in which the tubule evagination occurs, no indication of fusion is seen. Midway between this tubule and the following one, a fusion similar to that illustrated in Figs. 9a and 9b has taken place, and as a result, a wide and shallow pocket is formed, from the dorsal side of which the tubule evagination projects. Measurements show that the segmental duct lies parallel with the notochord, so that the appearance here described can not be the result of a bend in the duct. Still caudalwards the process has been carried further, so that here the duct does not lie over the inner angle of the body-cavity, but a little distance medianwards. At the

ame time the pockets have become deeper, and, since the fusion has approached the tubules, they have also become much narrower. This is illustrated by the series (Figs. 8a—8g) from the thirty-fifth segment of the embryo first described. The pocket is here present in only two sections (Figs. 8c and 8d).

It was stated above that on one side, in the posterior region, there were places where the duct was still connected with the coelomic epithelium; here the pockets can hardly be said to exist, but throughout the greater part of the system they are well developed.

In some cases, as in Fig. 10, taken from about the middle of the region corresponding with the mesonephros of the adult, and from a different embryo, the pocket extends inwards a little distance beyond the opening of the tubule, so that there is here a part of the somatic layer of coelomic epithelium between the inner angle of the pocket and the opening of the tubule. The same is seen also in Fig. 8d, although to a much less extent.

As has already been said, some of the tubules have lost their connection with the general body-cavity. This has been effected by the somatic and splanchnic layers of the coelomic epithelium meeting and fusing with each other just beyond the opening of the tubule into the coelomic pocket, and consequently, not only the tubule, but also the pocket with it, has become separated from the general body-cavity. Later stages show that the coelomic pocket forms an essential part of the mesonephric tubule of the adult; the cavity itself forms the cavity of the Malpighian corpuscle, the portion of the somatic epithelium between the inner angle of the pocket and the tubule, together with a part of the wall of the tubule itself, forms the covering of the glomerulus, and the splanchnic epithelium on the floor of the pocket forms the BOWMAN'S capsule.

At this stage there are no glomeruli. There are blood vessels in the splanchnopleure in such a position that it was at first thought they might correspond to the glomeruli which have been described by RÜCKERT ('88) for the Selachians, and by BOVERI ('92) for *Amphioxus*; but they do not seem to have any particular relation to the openings of the tubules, nor have they any direct connection with the aorta. It is possible that younger embryos might show different relations.

A comparison with the adult, and more particularly with the oldest embryo, makes it possible to determine the position where the parts which have been described as pronephros and mesonephros in the adult will come to exist; but a careful study fails to show any

difference in the system in these regions. Throughout both regions, and also for two or three segments still cranialwards, the system is in essentially the same stage of development.

Should a detailed description of the entire excretory system in stage B be given, much of it would be a tedious repetition of what has already been given. But there would be this important difference; the system develops from behind forwards, and not in the opposite direction, as one would expect, so that a description which would apply to a certain region in stage A, would apply, not to the same region, but to one more anterior in stage B. For this reason the work of description will be materially lightened.

For stage B there are two embryos, but in one the excretory system is somewhat further advanced than in the other. In the youngest, which will first be described, there is a rudimentary tubule on the left side in the sections passing through the sixth spinal ganglion, and on the right, there is one in the sections passing between the eighth and ninth spinal ganglia. Thus it will be seen that the system has advanced cranialwards through five segments on the one side, and through two and a half segments on the other, for in stage A it ended on both sides in the eleventh segment. What are spoken of as rudimentary tubules, are simply solid knobs of cells, which are attached to the coelomic epithelium, and in structure differ from the anterior tubule anlage in stage A, but they resemble it in being unconnected with the following part of the system. On the left side there is a second such independent rudiment just back of the first. It is quite likely these would have disappeared without having formed actual tubules, or without having been connected with the rest of the system.

Throughout the eighth, ninth, tenth and eleventh segments on the left side, the segmental duct is still connected with the coelomic epithelium, although in some sections it is almost constricted off. In the twelfth segment, and from here on, it is entirely free from the coelomic epithelium. The process of canalization in this embryo is almost diagrammatically regular. Between the first actual tubule and the second the duct is entirely solid, but the lumen of the second tubule extends a short distance caudalwards into the duct, and from here on the process is repeated, the lumina extending farther and farther into the duct, and always caudalwards, although in a few cases they may also extend a very short distance cranialwards. In the region corresponding to the pronephros and mesonephros of the adult,

the process has been carried so far, that in some cases the lumen from one tubule extends back almost to the lumen from the next, while in other cases the one is in the act of breaking through into the other, or the break has actually occurred, so that the lumen extends uninterruptedly through two segments. This is shown in Fig. 11, a longitudinal section of the tubules and ducts through six segments, which was reconstructed on millimeter paper.

The tubules back to the twenty-seventh segment, that is to a point a little in front of the region of the pronephros of the adult, still communicate with the general body-cavity, while from here caudalwards such communication has been lost.

As in stage A, so here, the excretory system is in essentially the same stage of development throughout the regions of both pronephros and mesonephros of the adult, and from a study of the system itself, it is impossible to tell which part is to develop into pronephros, and which into mesonephros. The tubules here still stand at right angles to the segmental duct, so that transverse sections of the embryos give longitudinal sections of the tubules. Such a section is given in Fig. 12, which, however, is from the older embryo of stage B. It will be seen to lie at quite a distance from the body-cavity. The tubule is distinctly longer than in stage A. The original coelomic pocket is clearly seen, and it has the same relation to the tubule as in stage A. A series shows that as a rule it is wider than in the previous stage. In the angle between the tubule and the dorsal wall of the coelomic pocket a condensation of the mesenchyme indicates the first step in the formation of the glomerulus.

About the sixtieth segment, that is, a little in front of the place where the first tubule was closed off from the general body-cavity in stage A, the tubules show signs of atrophy. The coelomic pockets are still present, but the tubule itself has lost its lumen, so that the pockets no longer communicate with the duct. From here back to the sixty-eighth segment the degeneration becomes more and more marked, and all that is left of the tubules are irregular mass<sup>s</sup> cells attached to the duct. The posterior end of the embryo is injured, and the excretory system through about the last twelve segments is entirely wanting.

The first coelomic pockets lie in the fifteenth segment, that is, six segments farther forward than in stage A. These pockets were first observed in the more posterior part of the system in stage A, where they are in the stage represented in Figs. 8c and 8d, and it

was at first thought they were parts of the original segmented coelome, that is, nephrotomes; but the manner of formation, as illustrated in Figs. 9a—9f, together with the fact above mentioned, that they are present in stage B in segments where they are absent in stage A, seems to render this interpretation untenable.

An important difference, and the only important difference, between the older and younger embryo of stage B, is the fact that in the older embryo a part of the anterior end of the system has entirely disappeared. On account of an injury, which however does not effect the excretory system itself, it is not possible to tell with absolute certainty the position of the anterior end of the system, but it can not be far from the twenty-second segment, that is, sixteen segments posterior to the position of the anterior end in the younger embryo, and nine or ten segments in front of the position of the pronephros of the adult. In the part remaining, there are no indications of degeneration.

It was stated that in the younger embryo the posterior end of the system was wanting, here it is present, and is very distinct. Throughout the posterior nineteen segments there are no tubules; as in stage A there were no tubules in the two posterior segments, seventeen tubules must have degenerated. The extreme posterior end of the duct is a rod of cells without any indication of a lumen. It comes into close contact with the entoblast, but here the embryo lies flat upon the yolk, and there are no indications of a folding off of the alimentary canal.

What has already been said in regard to the excretory system in the adult, applies in a large measure to stage C. There are two parts, pronephros and mesonephros. The posterior part of the segmental duct is free of tubules, as in the adult, and in the older embryo of stage B, although here the tubules are wanting through twenty segments instead of nineteen as in stage B. This is a matter of no consequence, however, as the adults show that a variable number of tubules may degenerate. As in the adult, so here, the ducts open beside each other, on a papilla, into the urino-genital sinus.

The anterior end of the system lies in the thirty-first segment, that is, twenty-five segments back of the anterior end in the younger embryos of stage B. It was in this region that the system developed most slowly, or rather in the more anterior part of this region, and it was here also that the irregularities in segmental symmetry were

met with. Perhaps both are to be accounted for by the degenerate nature of the system in this region.

But the system here, although degenerate, acquires a great importance when viewed in its relation to the gills. In the embryo a large number of gill-slits are formed, just how many is not known, but, as was stated in the preliminary papers, perhaps not fewer than thirty-five. The anterior slits in the younger embryos lie as far forwards as in other vertebrates, and of course quite a distance in front of the anterior end of the excretory system. Of the total number of gill-slits, all disappear except the posterior ten to fourteen, and these persist as the respiratory organs of the adult. In stage C there are eleven gills on each side, and they open to the exterior in segments nineteen to twenty-nine inclusive. From this it will be seen that in the younger embryos the excretory system is present in all the segments where later the gills of the adult come to exist, and also in a number of segments still cranialwards. The conditions in the older embryo of stage B show that the excretory system disappears through the greater part of this region before the gills are formed, and it is probable that in no case are segmental tubules and gill-slits present in the same segments at the same time; but that the excretory system is at one time present throughout the greater part of the extensive gill region of the embryo, is an uncontrovertable fact.

There are twenty-seven pairs of mesonephric tubules. With one exception, they no longer stand at right angles to the duct, but are directed either forwards or backwards, so that in transverse sections of the embryo, we get transverse sections of both duct and tubules. The tubules are also in a more nearly horizontal position than in the previous stages. In Fig. 13 we have a section through the duct and through a Malpighian corpuscle. In the latter are seen all the parts of a typical Malpighian corpuscle; the glomerulus *gl*, with its covering of cubical epithelium, the BOWMAN'S capsule *B.c.*, formed of flat epithelium, and between covering and capsule, a slit-like space, the cavity of the capsule, which, as is shown by the complete series, is continuous through the tubule with the lumen of the duct. In Fig. 14 we have a section through the one tubule above mentioned which stands at right angles to the duct. It is the most anterior tubule on the right side, and would have degenerated, no doubt, as the duct just in front of it and just behind it is in the process of atrophy. It is shorter than the other tubules, and a comparison with Fig. 10 from stage A, and Fig. 12 from stage B, shows that it is quite a little smaller than

in the earlier stages. The comparison will also show that the covering of the glomerulus comes partly from the wall of the tubule, and partly from the somatic epithelium lying between the tubule and the inner angle of the coelomic pocket; that the BOWMAN'S capsule comes from the splanchnic epithelium which forms the floor of the pocket; and that the pocket itself forms the cavity of the Malpighian corpuscle.

The pronephros (Figs. 15 and 16) extends through the space of two body segments, and consists of a mass of dense mesenchyme, in which are a number of tubules, not more than nine on the left side, and not more than eight on the right. The exact number is not easy to determine. The whole mass projects into the body-cavity. The segmental duct extends into the pronephros, but it can not be traced through to the anterior end. The tubules can not be traced to a connection with a central duct. Two or three tubules on each side open into the body-cavity, and some of the others seem to be just on the point of breaking through. In Fig. 16 we have one of the open tubules, *pr. t.*, and it will be seen to project into the body-cavity something like a pronephric tubule of *Petromyzon*. In all the sections of the pronephros the periphery is more or less broken, and no attempt has been made to restore the missing parts.

From what has been said, it is plain that a great change has taken place in this part of the system since stage B, but how the change has been effected we do not know. In stage B the tubules no longer opened into the body-cavity, so that the openings in stage C have been secondarily acquired. Important changes must still take place before the organ reaches the complicated structure of the adult pronephros.

In the development of a pronephros, as we learn from the work of various investigators, there are at first independent segmental anlagen, which form the pronephric tubules. These become connected with one another, the connecting part forming the segmental duct. The lumen of the duct is formed by the lumina of the tubules growing into the at first solid anlage of the duct. To put this in other words, the union between duct and tubules is primary and not secondary, and the lumen of the duct is formed in continuity with the lumina of the tubules.

In support of the above statement, it will be sufficient to refer to the work of RÜCKERT ('88) for the Selachians, and MOLLIER ('90) for the salamander, although other investigators have found the same thing to be true for other animals.

In *Bdellostoma*, in stage A, there is an independent segmental anlage at the anterior end of the excretory system, which later forms a tubule, and which becomes connected with the following part of the system, the connecting part forming the anlage of the segmental duct. Through several segments caudalwards, we have the same conditions, except that the anlage of the duct is already formed, but even here there is one exception. There can be absolutely no doubt that here the union between duct and tubules is primary and not secondary, and later stages show that the lumen of the duct is here formed in continuity with the lumina of the tubules. From this I conclude that the anterior part of the excretory system of *Bdellostoma* develops like the pronephros of other vertebrates, and I cannot see how the conclusion can be avoided, except by doubting the correctness of the observations.

But through the greater part of the system the duct and tubules are already formed, and the question arises, did this part develop as a pronephros also, or were the duct and tubules formed independently of each other, and only secondarily became connected, as is the case in the development of a mesonephros? I have been unable to find anything which indicates a secondary connection between duct and tubules, while there are at least four strong reasons for thinking they have developed in continuity: 1) The transition between the anterior part, where both duct and tubules are in the earliest stage of development, and the posterior part, where they are in a more advanced stage, is a perfectly gradual one. If one portion developed in one way, and the other portion in a different way, we should expect to find at least some slight line of demarcation between them, but such is not the case. 2) In one embryo at least, on one side, in the region corresponding to the position of the posterior mesonephric tubules of the adult, there are places where the duct is just in the process of being constricted off from the coelomic epithelium. Here the duct and tubules must have developed in continuity, or, may it not be said, are developing in continuity. It would naturally follow, that in the part between here and the anterior end the duct and tubules have also developed in continuity. 3) In stage B, in a part of the region anterior to the position of the pronephros of the adult, the stage of development of the duct and tubules is essentially the same as in the posterior region in stage A, but we know from stage A that in this region the duct and tubules developed in continuity, and it seems fair to suppose that a still younger embryo would show

the same to be true for the more posterior region. 4) In both stages A and B, it is seen that the lumen of the duct develops in continuity with the lumina of the tubules. This in itself is almost conclusive proof that the entire system develops as a pronephros, and it also indicates that the duct has been formed in continuity with the tubules, for, if it had been formed independently, we would expect it to acquire its duct independently also.

As a further reason for interpreting the entire system as a pronephros, may be mentioned the fact, that throughout almost its entire length, certain coelomic pockets are formed, which are presumably homologous with the pronephric chambers of Teleosts, Ganoids and *Ichthyophis*.

From all this, it would seem that the reasons for believing that the entire excretory system of *Bdellostoma* develops in the same way as does the pronephros of other Vertebrates, are but little less strong than those for believing that the anterior end develops in this way, and here we have demonstrable evidence.

The series of embryos is sufficiently complete, so that it can be said positively, that the tubules, which in the adult have been described as mesonephric tubules, come directly from tubules which have just been shown to arise as pronephric tubules. It can not be denied that in the adult these tubules have essentially the same structure as mesonephric tubules. This was first pointed out by JOHANNES MÜLLER, one of the most accurate observers that even lived, and since then, so far as I know, it has been denied by no one, but on the contrary, the idea has met with universal acceptance, and a number of the best morphologists have expressly stated their belief in its correctness. In addition to its structure, the position of the organ in the body would naturally point to its being a mesonephros. In structure, the tubules in stage C resemble mesonephric tubules as much as in the adult, and though the tubules themselves develop like pronephric tubules, and the coelomic pockets like pronephric chambers, yet the glomeruli, both in development and in adult structure, resemble the glomeruli of a mesonephros much more than the glomus of a pronephros.

If the organ in question could only be a pronephros alone, or a mesonephros alone, I should unhesitatingly pronounce in favor of its being a pronephros; but it is possible that the difference between pronephros and mesonephros is not a fundamental one, but that the latter has been derived from the former, and that in *Bdellostoma* we

have an example of the phylogenetic development being repeated in the ontogeny. For me, it is easier to believe this, than that the great similarity in structure between the tubules in *Bdellostoma* and the mesonephric tubules in other Vertebrates is simply accidental; and after having studied their development, it is impossible for me to doubt that they are formed in the same way as pronephric tubules.

The idea of an organ being a pronephros in one stages of its development, and a mesonephros in another, seems to involve a positive contradiction, but, as I believe, it is a contradiction in terms and not in facts.

If the view above expressed be correct, the mesonephros of the Myxinoids is primitive in a much more fundamental sense than has hitherto been supposed, and the natural inference would be that it represents the ancestral condition, from which the mesonephros of other vertebrates has been derived. If so, one ought to be able to show how this has been effected; but this I shall not attempt to do, and I fully grant that it would be a difficult task. I should like to say, however, that embryology teaches that the excretory system of the Myxinoids is not only more primitive, but much more primitive, than that of anyother known Vertebrate except *Amphioxus*, and it is not to be wondered at, if in some points there should be a marked difference between the development of the system here and in other forms.

I do not wish it to be thought that I am claiming originality for the idea that the pronephros and mesonephros are intimately related structures. Various investigators, from work on different animals, have been led to the conclusion that the two structures are homologous; but while some see complete serial homology between the two, others see only partial homology, and believe that formerly the pronephros extended throughout the region where the mesonephros now exists; and that in some indirect way the latter has been derived from the former. For a discussion of the first view, together with a review of the literature upon the subject, the reader is referred to the excellent paper by FIELD ('91), while RÜCKERT ('88) and SEMON ('91) may be cited as giving strong arguments in favor of the latter view.

If the interpretation of the excretory organs of *Bdellostoma* above expressed be correct, some addition to the nomenclature will be rendered necessary; for it would lead to confusion to speak of an organ as pronephros at one period of its development, and as mesonephros at another, and further, it would not be known, when the

word pronephros was used, whether the entire embryonic kidney was meant, or only the specialized part which has been described as pronephros in the adult. I would suggest, therefore, that the word "holonephros" be employed to designate the entire embryonic kidney, while the names pronephros and mesonephros are used as formerly to designate the two structures that have been derived from this common anlage.

Is the pronephros of *Bdellostoma*, using the word in its restricted sense, homologous with the pronephros of other vertebrates? It has just been shown that the entire holonephros develops in the same way as a pronephros, and this of course applies to the comparatively small part which gives rise to the pronephros, so that in a general sense, at least, the question must be answered in the affirmative. But the relation of the pronephros here to the specialized organ which serves as the larval excretory organ in the Amphibia, for example, is not so easily determined. This is a subject I shall not discuss.

It is not the purpose of the present paper to make any extended comparisons between the excretory system of *Bdellostoma* and the excretory system of other Vertebrates, but the facts here given seem to have a very obvious phylogenetic signification, and in closing, I wish, as briefly as possible, to point this out.

From a study of the excretory system of the Selachians, RÜCKERT ('88) was led to formulate the following theory in regard to the phylogeny of the excretory system of the vertebrates:

- 1) Originally the excretory system consisted of a series of segmental tubules, which led from the coelom, and opened independently of one another along the side of the body.

- 2) The segmental duct was formed by the tubules losing their independent opening to the exterior, and the distal end of each becoming united with the one just posterior.

- 3) As the segmental duct extends through a much greater portion of the body than the pronephric tubules, the latter must formerly have been much more numerous than at present, or, in other words, they must have been co-extensive with the segmental duct.

- 4) Through the region of the present mesonephros, the primary pronephric tubules entirely disappeared, but a second generation of pronephric tubules persisted as the mesonephric tubules.

At the time of the publication of this theory, no case was known in the Vertebrates where excretory tubules opened to the exterior independently of one another, but since then BOVERI ('92) has shown

that in *Amphioxus* there is a series of excretory tubules leading from the coelom, and opening independently of one another, not to the exterior, it is true, but into the peribranchial chamber, and therefore upon a surface which in the embryo was a part of the external surface of the body. BOVERI gave such arguments in favor of the homology of these tubules with pronephric tubules, that it amounted almost to demonstration. In one important particular, however, the excretory system of *Amphioxus* differs from the excretory system of all other Vertebrates; it occurs only in the region of the gills, while in all other Vertebrates it occurs only back of the gills. But in *Bdellostoma*, as we have just seen, the excretory system in the embryo occurs in both regions. This is a welcome connecting link, and seems to remove all doubts, if any existed, as to the homology of the excretory tubules of *Amphioxus* with the pronephric tubules of other Vertebrates. On the other hand the presence of excretory tubules in the gill region of *Amphioxus* is a strong argument in favor of the primitive nature of the excretory system in *Bdellostoma*.

In *Amphioxus* the excretory tubules extend as far forwards as the anterior gill slits. In *Bdellostoma* this is not the case, but the degenerate nature of the anterior end of the system, and the fact that in one embryo it extends farther forwards on one side than on the other, shows that the system is here undergoing a process of reduction, and it is altogether probable that it once extended farther forwards than at present, perhaps as far as is now the case in *Amphioxus*.

In *Bdellostoma* no case has been observed where the segmental tubules come into contact with the external epiblast, and it is quite probable that this does not take place even in the younger embryos; but at the anterior end there are independent tubule anlagen, and with the strong reasons we have for thinking the conditions in *Amphioxus* represent a phylogenetic stage in the excretory system of the Vertebrates, it is no rash statement to say that formerly these independent anlagen had an independent opening to the exterior.

The segmental duct in *Bdellostoma* is not formed by the distal ends of the tubules bending backwards and uniting with the tubules just posterior, but at the anterior end, at least, the tubule anlagen are first formed, and the duct anlage afterwards, and this is really the important thing.

At the time of the publication of RÜCKERT'S theory there was no case known where the pronephric tubules were present in more than a very few of the anterior segments. SEMON ('91), in his interesting

work on the excretory system of *Ichthyophis*, showed that this animal has a much more extensive pronephros than any other at that time known, and now in *Bdellostoma* we have a case where tubules, which in development are homologous with pronephric tubules, are practically co-extensive with the segmental duct, so that it now seems that the third point in RÜCKERT's theory has been demonstrated.

The theory that primitively the excretory system consisted of segmental tubules, which opened independently of one another along the side of the body, and that the segmental duct has been derived from these tubules, and consequently has arisen in the Vertebrate phylum, seems to have very strong anatomical and embryological evidence in its favor.

*Bdellostoma* gives no evidence in favor of the fourth point in RÜCKERT's theory, namely, that the mesonephric tubules represent a second generation of pronephric tubules; nor, as it seems to me, does it give any evidence in favor of BOVERI's theory, that the segmental duct has been derived from the peribranchial chamber of *Amphioxus*, and the mesonephric tubules from the gonadial pouches.

München, July 25, 1896.

---

### References to Literature.

---

- '92. BOVERI, TH., Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat.
- '91. FIELD, H. H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia, in: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, V. 21, No. 5.
- '78. FÜRBRINGER, M., Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten, in: Morph. Jahrb., V. 4.
- '90. MOLLER, S., Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien, in: Arch. Anat. u. Phys.
- '86-'45. MÜLLER, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.
- '96<sup>1</sup>. PRICE, G. C., Zur Ontogenie eines Myxinoiden, in: SB. Math.-physik. Cl. Bayer. Akad. Wiss., Heft I.
- '96<sup>2</sup>. —, Some points in the development of a Myxinoid, in: SB. Anat. Ges.
- '88. RÜCKERT, J., Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: Arch. Anat. u. Entw.
- '91. SEMON, R., Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Jen. Zeitschr., V. 19.
- '84. WELDON, N. F., On the head-kidney of *Bdellostoma*, with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies, in: Quart. Journ. Micr. Sc., V. 24.
-

### Explanation of Plates.

<i>ao</i> aorta.	<i>pr. t</i> pronephric tubule.
<i>b. c</i> body-cavity.	<i>s. d</i> segmental duct.
<i>B. c</i> BOWMAN'S capsule.	<i>s. t</i> segmental tubule.
<i>ch</i> chorda.	<i>sp. c</i> spinal cord.
<i>coe. p</i> coelomic pocket.	<i>sp. g</i> spinal ganglion.
<i>gl</i> glomerulus.	<i>v. r</i> ventral root.
<i>my</i> myotome.	

Figs. 1—10 are from stage A, and Figs. 1—8 are from the same embryo.

#### Plate 16.

Fig. 1. Transverse section through the body of an embryo, showing the relation of the excretory organs to other parts of the body.

Fig. 2. The most anterior tubule anlage.

Fig. 3. Anlage of the segmental duct between the second and third tubules.

Fig. 4. Anlage of the segmental duct between the third and fourth tubules.

Fig. 5. The fourth segmental tubule.

Fig. 6. Diagrammatic longitudinal section of the anterior end of the excretory system.

Figs. 7a—7j. Complete series through the eleventh and twelfth tubules, and the connecting portion of the segmental duct, showing the manner of formation of the duct.

Figs. 8a—8g. Series through the duct and tubules in the thirty-fifth segment, showing a coelomic pocket, and the way in which the lumen of the tubule grows back into the duct.

Figs. 9a—9f. Series through duct and tubule in the twenty-first segment of a younger embryo, showing the manner of formation of a coelomic pocket.

#### Plate 17.

Fig. 10. Section through a tubule and coelomic pocket from about the middle of the mesonephric region.

Fig. 11. Longitudinal section of duct and tubules through six segments in stage B, showing the process of canalization of the duct. Reconstructed on millimeter paper.

Fig. 12. Section through a tubule and coelomic pocket in stage B, showing the beginning of the formation of a glomerulus.

Fig. 13. Section of duct and Malpighian corpuscle in stage C.

Fig. 14. Longitudinal section through a tubule and Malpighian corpuscle in stage C.

Figs. 15 and 16. Two sections through the pronephros in stage C.

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

# Celluläre Studien an Mollusken-Eiern.

Von

Dr. F. M. Mac Farland, Palo-Alto, Californien.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Würzburg.)

Hierzu Tafel 18—22.

## Inhalt.

- I. Zur Befruchtung des Eies von *Pleurophyllidia californica* (COOPER) BERGH.
- II. Die Centrosomen bei der Richtungskörperbildung im Ei von *Diaulula sandiegensis* (COOPER) BERGH.

## Vorbemerkungen.

Die vorliegenden Studien an Opisthobranchier-Eiern wurden während der Wintermonate von 1894—95 und 1895—96 in dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg ausgeführt. Meinem verehrten Lehrer, Prof. Dr. TH. BOVERI, bin ich herzlichsten Dank schuldig für das rege Interesse, das er stets an meiner Arbeit genommen hat, sowie auch für Rath und Kritik, mit welchen er mich in entgegenkommenster Weise und unermüdlich unterstützte.

Das Material wurde während der Sommermonate 1893 und 1894 von mir, gelegentlich eines Aufenthalts an dem Hopkins Seaside Laboratory, Pacific Grove, Californien, conservirt. Verschiedene Serien von mehreren Opisthobranchiern wurden gesammelt und aufbewahrt; aber spätere Untersuchungen zeigten, dass die Eier von *Pleurophyllidia californica* und *Diaulula sandiegensis* für celluläre Studien am besten geeignet sind. Die Hauptresultate dieser Untersuchungen sollen hiermit veröffentlicht werden. Zu besonderm Dank bin ich meinem Freunde, Prof. GEORGE C. PRICE an der Leland Stanford Jr. Universität verpflichtet, der die grosse Freundlichkeit hatte, weiteres Material von *Diaulula* im vorigen Sommer für mich zu conserviren, ohne welche

Ergänzung es mir unmöglich gewesen sein würde, den zweiten Theil dieser Schrift gegenwärtig zu vollenden.

Als Fixierungsmittel dienten PERENYI'sche Flüssigkeit, das Chromosmiumgemisch von FLEMMING, Pikrinessigsäure, Pikrinschwefelsäure und concentrirte Sublimatlösung in Seewasser, mit und ohne Zusatz von Essigsäure. Von diesen Reagentien erwies sich das Chromosmiumessiggemisch als werthlos. Die Kernstructuren waren zwar gut erhalten, aber wegen des Dotterreichthums wurde das Ei so brüchig, dass das Anfertigen von Schnittserien ganz unmöglich war. Pikrinessigsäure gab im Allgemeinen die befriedigendsten Resultate, nicht so gute Sublimat und Pikrinschwefelsäure. Nach sorgfältigem Auswaschen wurden die Eier mit Alkohol in steigender Concentration wie üblich behandelt. Kleine Stücke des gelatinösen Laichs wurden in Paraffin eingebettet und Schnittserien von  $3 \mu$  bis  $6 \mu$  angefertigt. Die Hüllen der Opisthobranchier-Eier sind sehr verschieden in Bezug auf die Bequemlichkeit der Einbettungsprocesse. Die Kapseln von *Pleurophylidia* und *Diaulula* z. B. bieten keine Schwierigkeit, diejenigen von *Ascanius* dagegen sind absolut undurchdringlich. Die Schnitte wurden fast ausnahmslos mittels destillirten Wassers aufgeklebt. Wenn die Objectträger vorher sorgfältig gereinigt sind, was ich durch successive Behandlung mit Lösungen von Kalilauge, Kalibichromat in Schwefelsäure (Stärke nach Belieben), Abspülen mit Aq. dest. und eventuelle Aufbewahrung in Alkohol am besten erreichte, so haften die mit Wasser aufgeklebten Schnitte mit einer so überraschenden Festigkeit, dass wiederholte Färbungs- bezw. Entfärbungsprocesse möglich sind. Schnitte von Eiern, die mit FLEMMING'scher oder mit anderen chromsäurehaltigen Flüssigkeiten conservirt sind, haften nicht so fest; deswegen wurde bei diesen eine Combination von der Wasser- und Eiweissglycerin-Methode benutzt.

Von verschiedenen Färbungsversuchen, die ich zur Darstellung der Centrosomen anstellte, ergab weitaus die besten Resultate HEIDENHAIN's mit Recht so viel gerühmte Eisenhämatoxylinfärbung, wenn auch, mindestens bei meinen Molluskeneiern, eine spezifische Centrosom-Färbung durchaus nicht erreichbar ist, auch nicht in Combination mit Bordeaux (HEIDENHAIN '94). Was BOVERI ('95) für das Seeigelei hervorhebt, finde ich auch bei den Mollusken. Es ist nämlich eine Unzahl kleiner Körnchen überall in der Zellsubstanz zerstreut, welche die Farbe ebenso lebhaft wie das Centrosoma selbst aufnehmen und festhalten. Die grössern Dotterkügelchen und Körner geben bei der Entfärbung die Farbe mit wechselnder Schnelligkeit ab;

viele derselben bleiben tief schwarz, nachdem das Centrosoma vollkommen farblos geworden ist. Unter solchen Umständen ist die sichere Erkennung der Centrosomen in Stadien, wo sie nicht durch das Vorhandensein der Strahlung kenntlich gemacht sind, unmöglich.

Zuerst war es meine Absicht, auch die Kernveränderungen bei der Befruchtung genau zu verfolgen, aber Kerne, die mit Eisenhämatoxylin, und diejenigen, die mit Anilinfarbstoffen gefärbt waren, zeigten beim Vergleich so wechselnde Bilder und so grosse Unterschiede, dass ich ein Studium dieser Verhältnisse einstweilen verschoben habe. Boraxkarmin und verschiedene Anilinfarben haben mir für die Feststellung gewisser Punkte gleichfalls gute Dienste geleistet; besonders hervorzuheben sind Gentianaviolett und Eosin, durch welche es mir gelang, den Spermakern in Stadien zu finden, wo er tief zwischen den Dotterkörnern versteckt ist und seine Erkennung sonst sehr schwierig gewesen sein würde. Die allerersten Stadien der Spermastrahlung konnten häufig nur durch diese Methode aufgefunden werden, und nachfolgende Entfärbung und dann Wiederfärbung mit Eisenhämatoxylin stellte das Centrosoma mit Sicherheit dar.

Im zweiten Theil dieser Abhandlung wird Gewicht auf das vergleichende Studium von Bildern gelegt, die durch das Aussetzen und spätere Wiederaufnehmen des Entfärbungsverfahrens in verschiedenen Etappen erhalten worden sind. Solche Präparate wurden entwässert, aufgehellt, in Balsam eingeschlossen, genau studirt und gezeichnet und nachher sorgfältig wieder in Xylol gebracht, mit Alkohol behandelt und dann noch weiter entfärbt. In verschiedenen Fällen wurden Präparate auf diese Weise vier bis fünf Mal behandelt, ohne den geringsten sichtbaren Schaden für die Centrosomen und die Astrosphäre. Es verlangt nur Zeit, Aufmerksamkeit und Geduld.

Die Arbeit gliedert sich in die nachfolgenden zwei unabhängigen Theile:

## I. Zur Befruchtung des Eies von *Pleurophyllidia californica* (COOPER) BERGII.

In neuerer Zeit ist eine stattliche Reihe von Arbeiten über die Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel des befruchteten Eies erschienen. Den Anlass zu diesem eifrigen Studium gab wohl vor allem die bekannte Mittheilung von FOL ('91) über die „Quadrille des Centres“ im Seeigeli, woran sich dann die Beschreibung ähnlicher Vorgänge im Pflanzenreich durch GUIGNARD ('91) und

bei *Crepidula* durch CONKLIN ('94) anschloss. Neuere Studien aber berechtigen zu dem Verdacht, dass die Beobachtungen FOL's in diesem Fall nicht zuverlässig waren, und zeigen, dass das vermuthete allgemeine Gesetz höchstens von beschränkter Anwendung sein dürfte. So erweisen in erster Linie WILSON u. MATHEWS ('95) und BOVERI ('95) das Fehlen der Centrenquadrille in derselben Gruppe, in welcher sie zuerst entdeckt worden sein soll, ferner sprechen die Beobachtungen von BOVERI ('87 a, '87 b) bei *Ascaris*, von VEJDOVSKY ('91) bei Anneliden, von BÖHM ('91) bei der Forelle, von HENKING ('92) bei Insecten, von BRAUER ('92) bei *Branchipus*, von FICK ('93) beim Axolotl, von JULIN ('93) bei *Styelopsis*, von MEAD ('95) bei *Chaetopterus*, von MEYER ('95) bei *Strongylus*, von RÜCKERT ('95) bei *Cyclops* und von KORSCHULT ('95) bei *Ophryotrocha* mit grösserer oder geringerer Bestimmtheit für die Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel von Spermatozoon allein. Auf der andern Seite fand WHEELER ('95), dass die Pole bei *Myzostoma* ausschliesslich vom Ei geliefert werden. Neuerdings hat KOSTANECKI ('95) dieselben Vorgänge bei Echinodermen wie BOVERI und WILSON gefunden, lässt aber die Möglichkeit offen, dass ihm die Quadrille entgangen sei.

Für die ausführliche Besprechung der Literatur sowie der damit verknüpften theoretischen Probleme verweise ich auf die Arbeiten von BOVERI ('92, '95) und RÜCKERT. Der Letztere hat kürzlich die Nothwendigkeit weiterer Untersuchungen hervorgehoben, ehe eine definitive Entscheidung der ganzen Frage möglich ist; zu diesem Ende mag das Folgende vielleicht etwas beitragen.

Das Material, über das ich verfüge, ist nicht so reich, wie es wünschenswerth wäre; es war nämlich nicht möglich, mehr als einmal Eier zu erhalten. Im Sommer 1893 habe ich nur ein einziges Exemplar von *Pleurophyllidia californica* gefangen. Die Bewegungen des Thieres im Aquarium waren sehr träge und langsam, meistens kroch es am sandigen Boden umher, selten an den Glaswänden des Aquariums. Zehn Tage nach dem Fang legte es früh Morgens eine lange geschlängelte Kette von Eiern ab, locker befestigt an den Wänden des Aquariums. Der Laich, schwach röthlich-braun, stimmte in seiner Farbe beinahe mit der des Mutterthiers überein; er war unregelmässig spiralig gewunden und hatte im Allgemeinen das gewöhnliche Aussehen des Laiches der *Aeolididae* und anderer Nudibranchiata eladohepatica. Nähere Betrachtung zeigt, dass die Eier in gestreckten, ovalen Kapseln liegen, welche dadurch entstehen, dass ein langes eiweisshaltiges Rohr in kurzen Zwischenräumen zu eng gewundenen

Connectiven abgedreht wird, welche die auf einander folgenden Kapseln verknüpfen. Durch den Einfluss gewisser Reagentien wurde diese Verknüpfung zuweilen aufgedreht, und dadurch zeigte sich die ursprüngliche Röhrenform der Schnur. Diese trat auch sehr deutlich hervor in den letzten Abschnitten des Laiches, wo die Vertheilung in Kapseln sehr unregelmässig wurde und zuletzt gänzlich fehlte. Jede Kapsel enthält 3—22 Eier, im Durchschnitt ungefähr 11. Die Eiablage war vollendet, als der Laich gefunden wurde, und sämtliche Eier hatten den ersten Richtungskörper schon gebildet.

Die folgende Beschreibung bezieht sich hauptsächlich auf die Centrosomen und ihre Schicksale.

Das *Pleurophyllidia*-Ei ist eine Kugel, ungefähr 84  $\mu$  im Durchmesser, röthlich-braun in Farbe, mit einem scharf contourirten hellern animalen Pol, der beinahe ein Fünftel des Eies umfasst; der entgegengesetzte Pol ist dunkler und mit dicht zusammengedrängten Dotterkügelchen und Körnern beladen. Jedes Ei wird von einer festen, homogenen Membran umschlossen.

Nichts Neues wurde am lebenden Ei bei den Reifungs- und Befruchtungsvorgängen beobachtet, da die Undurchsichtigkeit desselben das Verfolgen der innern Processe fast vollkommen ausschliesst. Klare und hinlängliche Beobachtungen können nur an Schnittserien erzielt werden. Gewisse Erscheinungen in dem ganzen Ei, lebend und nach Fixirung und Färbung mit SCHNEIDER'schem Essigkarmin, veranlassten die Vermuthung des Vorkommens der FOL'schen „Centrenquadrille“. Doch ergab sich dies später durch die Beobachtung auf Schnitten als ein Irrthum.

In beinahe jedem Fall zeigte der erste Richtungskörper kurz nach der Abtrennung mehr oder weniger ausgeprägte amöboide Bewegungen, ein Phänomen, das TRINCHESE ('80) genau beschrieben hat und das ich häufig bei andern Opisthobranchiern gesehen habe. Auf diese Periode amöboider Beweglichkeit folgt eine typische karyokinetische Theilung des Richtungskörpers (Fig. 8 u. 13a, Taf. 18 u. 19). Die Theilung des zweiten Richtungskörpers, die ebenfalls von TRINCHESE beschrieben worden ist, habe ich nicht beobachten können.

Fig. 1, Taf. 18, stellt das früheste Stadium dar, das ich auf meinen Schnitten zu Gesicht bekommen habe. Die grosse zweite Richtungsspindel besitzt eine radiale Lage in der obern Hälfte des Eies, in einem beschränkten, dotterfreien Raum des Cytoplasmas, dessen Umfang wenig mehr als derjenige der karyokinetischen Figur beträgt. Das Chromatin ist schon zur äquatorialen Platte gruppirt; die einzelnen

kleinen Chromosomen liegen so dicht an einander, dass es sehr schwierig ist, ihre Zahl zu constatiren. Günstige Schnitte zeigen 10 oder 12, die spätere Furchungsspindel 20—24. Jeder Pol der Spindel ist von einer grossen Astrosphäre<sup>1)</sup> umgeben, deren Strahlungen weit zwischen die Dotterkörner hinein dringen. In der Mitte derselben liegt das Centrosoma, ein kugliges, intensiv schwarz gefärbtes, homogenes Gebilde, auf diesem Stadium 1,5  $\mu$  im Durchmesser. Es ist eingebettet in einen beschränkten Hof von feinkörniger Substanz ohne radiale Structur, der continuirlich in die Strahlung übergeht. In günstigen Fällen zeigen diese Radien mit stärkster Vergrösserung einen mikrosomalen Bau; die tiefer gefärbten Mikrosomen sind in Reihen angeordnet und durch eine schwächer färbbare Substanz verbunden. In andern Fällen ist nichts Weiteres zu sehen als feinste, scheinbar homogene Fibrillen.

Die übrige Region des Eies ist mit Dotterkugeln von verschiedener Grösse beladen, dazwischen befinden sich zahllose, tief färbbare Granula, die häufig den Anschein eines Netzwerks erwecken, in dessen kleinern und grössern Maschen die Dotterkörner liegen. Unten im Schnitt in der Nähe des Randes sieht man einen compacten sphärischen Körper, 3,8  $\mu$  im Durchmesser, den Spermakern. Sein Hauptbestandtheil ist Chromatin, in dessen Mitte eine hellere Region, wohl durch Flüssigkeitsaufnahme entstanden, zu finden ist. In einiger Entfernung, gewöhnlich, aber nicht immer in der Richtung gegen das Centrum des Eies zu, liegt eine kleine, zierliche Astrosphäre. Ihr Durchmesser beträgt kaum die Hälfte von demjenigen der Astrosphäre der Richtungsspindel. Die Zahl der feinen Strahlen, die man auf einem optischen Schnitt wahrnimmt, ist auffallend klein; sie besitzen einen mikrosomalen Bau und breiten sich nach allen Richtungen zwischen die Dotterkörner aus. In dem granulären Centrum dieser kleinen Astrosphäre liegt ein sehr kleines, schwarz färbbares Körperchen, das Centrosoma. Andere Schnitte zeigen auf dem gleichen Stadium der Richtungskörperbildung einen kleinen sphärischen Spermakopf noch näher an der Peripherie des Eies gelegen und die junge Astrosphäre in seiner unmittelbaren Nähe. Es gelang mir weder das Eindringen des Spermakopfes zu beobachten noch einen nähern Zusammenhang des Kerns und der Astrosphäre festzustellen, aber die analogen Vor-

1) Der Begriff *Astrosphäre* wird hier im Sinn BOVERI'S ('95, p. 35—36) gebraucht als „derjenige Complex, der sich im Umkreis des Centrosoma als etwas der Substanz oder Structur nach Specificisches von dem indifferenten Protoplasma unterscheiden lässt“.

gänge bei andern Eiern lassen keinen Zweifel übrig, dass das Centrosoma jedenfalls mit dem Spermakopf ins Ei geführt worden ist. Ob der granuläre Hof im Centrum der Astrosphäre auch vom Spermatozoon her stammt, kann ich nicht entscheiden.

In Fig. 2, Taf. 18, ist die Eireifung nicht weiter vorgeschritten als in Fig. 1, aber die Sperma-Astrosphäre zeigt schon wichtige Veränderungen. Das Centrosoma hat sich geteilt, die zwei Hälften sind aus einander gerückt, der granuläre Hof ist zu einer hantelförmigen Gestalt ausgestreckt, und die Radien centriren sich schon auf die Tochtercentrosomen. Der Spermakern (auf diesem Schnitt nicht getroffen) liegt in der Nähe und gleicht demjenigen in Fig. 1. Nachdem die zwei Centrosomen sich einmal von einander getrennt haben, erscheinen sie als total selbständige Structures. In keinem Fall war die geringste Spur der „primären Centrodese“ HEIDENHAIN's (94, p. 480) nachweisbar. Das granuläre Plasma zwischen den beiden Schwestercentrosomen besitzt dieselben optischen Eigenthümlichkeiten wie das in ihrem Umkreis, und auch durch keine Farbstoffe war es mir möglich, eine solche Brücke aufzufinden. Die Richtigkeit dieses negativen Befundes wird durch den weitem Verlauf bestätigt. Kurz zusammengefasst: die Sperma-Astrosphären rücken weiter und weiter aus einander, indem die Centrosomen fortwährend an Grösse zunehmen, die Dotterkörner zwischen den beiden dicht an einander schliessen und die Strahlen an Zahl und Länge allmählich anwachsen. In Fig. 2, 3 u. 4, Taf. 18, sind typische Fälle dargestellt.

Nachdem die Centren einmal getrennt sind, giebt es keine sichtbaren Fibrillen, welche die beiden Radialsysteme miteinander verknüpfen, bis diese endlich bei der Vorbereitung zur ersten Furchung wieder an einander rücken und nun erst eine solche Verbindung eintritt.

Abgesehen von der Lage des Spermakerns dicht an der Ei-peripherie in den frühesten Stadien, konnte ich kein Merkmal der Eintrittsstelle des Spermakopfes constatiren; aber es ist wohl sicher anzunehmen, dass dieselbe sich nicht weit von der Stelle, wo man den Kern antrifft, befindet. Ein Vergleich einer Anzahl von Präparaten zeigt demnach, dass der Spermakopf wahrscheinlich an jeder beliebigen Stelle in das Ei eindringen kann; meistens fand ich denselben in dem dotterreichen Theil vor. Die Veränderungen und ihre Reihenfolge sind in jedem Fall wesentlich die gleichen (Fig. 23). Bald nach dem Eintritt entfernt sich das Centrosoma vom Spermakern, theilt sich

sodann sammt seiner Astrosphäre, und die beiden so entstandenen Radiensysteme gehen nun jedes seinen eigenen Weg, wie aus den in Fig. 23 zusammengestellten Fällen zu ersehen ist. Ein Versuch, ähnliche axiale Verhältnisse zu constatiren wie diejenigen, die WILSON ('95) beim Seeigelei in so schöner Weise demonstriert hat, ist bis jetzt nicht gelungen (vergl. Fig. 1—4 u. 21—23).

Die Vorgänge am Schluss der Bildung des zweiten Richtungskörpers bieten grosses Interesse, hauptsächlich in Bezug auf die Ei-Astrosphäre. Wie schon erwähnt, sind die zwei Centrosomen im Stadium der Aequatorialplatte als deutlich abgegrenzte sphärische Körper innerhalb eines Hofes von granulärem Plasma zu erkennen.

Am Schluss der Theilung sind dieselben als solche nicht mehr zu finden. Mag auch die Färbung noch so sorgfältig sein, man findet keine Spur von den verhältnissmässig grossen Kugeln, sondern nur einen irregulären Hof von granulärer Beschaffenheit, in welchem zuweilen einige winzig kleine, schwarze Körnchen unregelmässig zerstreut sind. Am äussern Pol, im zweiten Richtungskörper, ist es auch unmöglich, ein Centrosoma nachzuweisen, obwohl solche im ersten Richtungskörper sehr deutlich hervortreten. Neben solchen Bildern sind, auf demselben Präparat, zahlreiche andere Eier zu finden, die deutliche Centrosomen besitzen, aber diese sind alle in Aequatorialstadien der Richtungkörpertheilung. Daraus folgt, dass das Fehlen der Centrosomen in den Endstadien nicht auf einer besonders starken Entfärbung des Präparats, sondern auf einer wirklichen Veränderung gegenüber dem frühern Zustand beruhen muss.

Fig. 5, 6 u. 7, Taf. 18, zeigen solche Stadien der Centrosoma-Degeneration. Ein winzig kleines Körnchen liegt in der Nähe des Centrums der Astrosphäre in Fig. 5, aber es ist nicht zu unterscheiden von den andern ähnlichen Körnern, die überall in dem centralen Hof und zwischen den Strahlen zerstreut sind. Am äussern Pol der Spindel ist auch nichts vom Centrosoma zu sehen, obwohl die schwachen Strahlen noch deutlich sind. Fig. 6 u. 7 stellen Stadien dar, die sehr häufig gefunden wurden. Hier geht der centrale Plasmahof in das umgebende Eiplasma ohne sichtbare Grenze über, einige zerstreute Körnchen sind zuweilen darin zu finden, aber diese sind auch keine constanten Bestandtheile, und es ist keine gesetzmässige Lage derselben festzustellen. In keinem Falle habe ich bei den Schlussstadien der zweiten Richtungstheilung ein Eicentrosoma finden können.

Die Chromosomen in Fig. 5 sind weit aus einander gerückt, an

den zwischen beiden Gruppen sich erstreckenden Fibrillen sind einzelne dickere Stellen in der Mitte nachweisbar, die später den Zwischenkörper FLEMMING's bilden (vergl. Fig. 5, 6, 7 u. 9, Taf. 18 u. 19). Die Reste faseriger Structures an der Stelle der frühern Spindel sind noch spät, nachdem die Theilung schon vollendet ist, zu erkennen (Fig. 6, 7 u. 9, Taf. 18 u. 19).

Zu dieser Zeit entsteht eine sehr eigenthümliche spiralgige Figur, die kaum als ein Artefact zu erklären sein dürfte. Sämmtliche Fasern der im Ei verbliebenen Astrosphäre sind spiralgig gedreht, wie Fig. 6 u. 7, Taf. 18, zeigen, in welchen die Strahlen in grossen Bogen, die zuweilen mehr als  $50^{\circ}$  Drehwinkel betragen, alle im gleichen Sinn abgelenkt sind. MARK in seiner bahnbrechenden Arbeit ('81) über *Limax* beschreibt und bildet in schönster Weise ähnliche Figuren ab. Die grosse Regelmässigkeit der Bilder, sodann der Umstand, dass sie sich immer nur genau auf diesem Stadium finden und an andern jüngern Eiern der nämlichen Eikapsel fehlen, schliessen die Vermuthung aus, sie seien nur durch Reagentien hervorgerufen.

Die spiralgige Figur zeigt das Auseinandergehen der Ei-Astrosphäre an. Die centrale Region der Strahlung wird schwächer und schwächer, der granuläre Hof geht ins Protoplasma ohne scharfe Grenze über, von den Strahlen persistiren am längsten die peripherischen Enden, bis auch sie schliesslich körnig zerfallen und damit gleichzeitig die radiäre Anordnung der dazwischen gelegenen Dotterkörner verschwindet. Bei der ersten Furchungstheilung verläuft, wie ich nebenbei bemerken will, das Verschwinden der Strahlen in gerade umgekehrter Weise. Hier schreitet der körnige Zerfall der Strahlen von der Peripherie gegen das Centrum vor, während die Centrosomen als scharfe Gebilde die ganze Zeit hindurch beobachtet werden können. Nachdem die Tochterplatten sich in ruhende Kerne umgebildet haben, bleiben noch kurze, schwache Strahlen rings um die Centrosomen (Fig. 20, Taf. 20) bestehen, die später vollständig verschwinden. Bei der Ei-Astrosphäre der zweiten Richtungsspindel ist dieser Process also ein centrifugaler, bei der Furchungsspindel ist er centripetal. In dem letzten Fall persistirt das Centrosoma, und der Gedanke liegt nahe, die beiden Thatsachen in einen ursächlichen Zusammenhang zu bringen.

Kehren wir jetzt zur Schilderung der Vorgänge an den Vorkernen zurück. Die Neubildung des Eikerns vollzieht sich, wie dies ja bereits für viele andere Objecte beschrieben worden ist, in der Weise, dass jedes Chromosoma zunächst ein besonderes Bläschen um sich erzeugt;

alle diese kleinen Vacuolen verschmelzen später zu dem einheitlichen Kern. Dadurch entstehen die so auffallenden lappigen Formen, welche in Fig. 6 u. 7 gezeichnet sind. Ob amöboide Bewegung irgend einen Antheil hieran hat, wie kürzlich von REINKE ('95) bei den lebenden Seeigel-Eiern beobachtet wurde, kann an fixirten Material nicht entschieden werden. Die scharf ausgeprägten Chromosomen der Richtungsspindel sind nicht mehr als solche zu erkennen. An ihrer Stelle findet man ein Gerüstwerk von schwach färbbarer Substanz mit einer grossen Anzahl von tief gefärbten sphärischen Körnern darin. Auch treten grosse, tiefgefärbte Nucleolen hervor (Fig. 6—10)<sup>1</sup>).

Was ich für die innere Structur des Eikerns angegeben habe, gilt zu dieser Zeit auch für den männlichen Vorkern. Wie oben beschrieben, stellte er sich anfänglich als ein dichtes, kugliges Chromatinklumpchen mit einem hellern Centrum dar, in der Nähe der Eioberfläche gelegen. In diesem Zustand wird er noch angetroffen, wenn das Sperma-Centrosoma sich getheilt hat und die zwei neuen Astrosphären sich von einander entfernt haben. Jetzt aber hat er, wie in Fig. 6 u. 7 zu sehen ist, ein ähnliches Kerngerüst zur Ausbildung gebracht wie dasjenige im Eikern. Sein Umriss ist nicht mehr sphärisch, sondern hat fast immer unregelmässige Ausbuchtungen, die an amöboide Bewegungen denken lassen. Fälle, in welchen ein Fortsatz nach dem Eikern zu gerichtet ist, sind sehr häufig (Fig. 6 unten). Während dieser Zeit bleibt der Eikern in der Nähe des obern Eipols liegen, der Spermakern bewegt sich dahin, um endlich mit dem Eikern in Berührung zu kommen. In Fig. 7 liegt er links unten vom Eikern, ist noch grösser als in Fig. 6 und zeigt die charakteristische unregelmässige Gestalt. Der Weg des Spermakerns im Ei ist nur indirect zu constatiren, da im Leben nichts davon zu sehen ist und da, wie oben gesagt, kein Merkmal der Eintrittsstelle des Spermakopfes vorhanden ist. Die beiden Vorkerne kommen mit einander in Berührung unmittelbar unterhalb der Stelle, wo die Richtungskörper abgeschnürt wurden, nehmen noch mehr an Grösse zu und runden sich ab. Schliesslich besteht kein Criterium mehr, um zu entscheiden, welches der Eikern, welches der Spermakern ist.

Die Sperma-Astrosphären haben mit der Wanderung des Spermakerns offenbar nichts zu thun. Wie oben erwähnt, rücken die beiden Centrosomen in äusserst variabler Weise von einander und vom Sperma-

1) Ich sehe absichtlich in dieser Arbeit von einer eingehenden Beschreibung der Kernstructuren ab, da die Conservirung derselben in einigen Stadien keine zuverlässige zu sein scheint.

kern weg (Fig. 2, 3, 4). Während der Bildung des zweiten Richtungskörpers verschwinden ihre Astrosphären vollständig. Es ist nicht die leiseste Spur mehr davon zu entdecken, und es war mir deshalb von diesem Zeitpunkt an nicht mehr möglich, die beiden vom Spermatozoon gelieferten Centrosomen noch nachzuweisen. Denn ich habe keine differentielle Färbung gefunden, durch welche Centrosomen ohne Strahlen auffindbar sind. Besonders deutlich scheinen mir für die völlig selbständige Wanderung des Spermakerns die beiden in Fig. 18 u. 19 abgebildeten Fälle zu sprechen. In Fig. 18 sind die zwei Vorkerne schon in Berührung in der oberen Hälfte des Eies, und um dieselben, radiär angeordnet, erkennt man die letzten Spuren der Strahlen der Ei-Astrosphäre. Tief unten im Dotter eingebettet befindet sich eine Strahlenfigur, beinahe identisch mit derjenigen der Fig. 2, nur der Plasmahof ist vielleicht grösser und die Strahlen deutlicher und länger. Der centrale Hof enthält zwei kleine Centrosomen ganz von einander getrennt. Dies sind die einzigen Centrosomen, die in dem betreffenden Ei nachweisbar sind. Meines Erachtens ist dies ein Fall, wo die Theilung des Spermacentrosomas verspätet ist; der Spermakern aber hat sich allein nach dem Eikern zu hinbewegt. Fig. 19 erkläre ich als ein etwas späteres Stadium derselben Erscheinung. Die zwei Vorkerne sind etwas tiefer in die Eisubstanz gesunken, die beträchtlich grösseren Centrosomen sind weiter aus einander gerückt, ihr Hof ist grösser geworden, und die Strahlen haben sich vermehrt. Der ganze Complex liegt hier näher an den Vorkernen, und diese Centrosomen sind wieder die einzigen in dem Ei. Wenn diese Hypothese einer verspäteten Theilung des Spermacentrosomas richtig ist, dann giebt es hier keinen Zweifel, dass die Wanderung des männlichen Vorkerns unabhängig von der der Centrosomen stattgefunden hat.

Während der Wachstumsperiode der beiden Vorkerne, in welcher diese allmählich wieder tiefer ins Ei zurücktreten (Fig. 10–15), wobei übrigens eine grosse Variabilität besteht, zeigen sich, stets gleichzeitig auftretend, zwei neue Strahlensysteme, deren Centren, wie die Folge lehrt, dazu bestimmt sind, die Pole der ersten Furchungsspindel darzustellen.

Ehe ich diese neuen Radiensysteme beschreibe, muss ich bemerken, dass es ungemein schwierig ist, über die Reihenfolge der einzelnen Bilder, die man an den fixirten Objecten erhält, völlig ins Klare zu kommen, und dass es kaum möglich ist, eine continuirliche Serie von Bildern an einander zu reihen, von denen das eine als nothwendiger Folgezustand zu dem vorhergehenden erscheinen würde. Dies rührt

daher, dass der Zeitpunkt, wo die neuen Radiensysteme nachweisbar werden, nicht streng mit einem bestimmten Zustand der Kerne zusammentrifft, vor allem aber daher, dass den einzelnen Umwandlungsstadien nicht genau fixirte Stellungsverhältnisse der einzelnen Zellorgane entsprechen. Wie ein Blick auf Fig. 10—16 lehrt, ist nicht nur die Lage der Kerne von einem Ei zum andern eine sehr variable, sondern es haben auch die Centrosomen weder zu einander noch zu den Kernen noch zu den Axen des Eies bestimmte geometrische Beziehungen.

Ganz allgemein lässt sich sagen, dass die eine der beiden neuen Astrosphären in der Nähe des animalen Poles auftritt (Fig. 10—13), die andere liegt tiefer im Dotter. Einen extremen Fall dieser Art zeigt Fig. 11. Sie lehrt, dass die beiden Strahlensysteme anfänglich sehr weit von einander abstehen können, um sich erst allmählich einander zu nähern und, wie sich zeigen wird, mit einander zu verbinden.

Ob aber stets erst allmählich diese Annäherung stattfindet, muss zweifelhaft bleiben; denn in andern Fällen, welche nach allen sonstigen Merkmalen als frühe angesehen werden müssen, findet man die Centrosomen bereits nahe benachbart (Fig. 14).

Die Verbindungslinie der beiden Centrosomen kann in einen Durchmesser des Eies fallen, sie kann tangential Stellung und alle möglichen Zwischenstellungen einnehmen. In Bezug zur Hauptaxe des Eies variirt die Stellung der genannten Linie gleichfalls zwischen allen möglichen Fällen.

Es erhebt sich nun die Frage, wie diese zwei Centrosomen, die zuerst in Stadien wie Fig. 10 u. 11, Taf. 19, zum Vorschein kommen, aufzufassen sind. Sind sie ganz neue Bildungen, aus der Plasmasubstanz *de novo* entstanden, oder sind sie vom Eicentrosoma allein, vom Spermacentrosoma allein oder von beiden herzuleiten?

Nach all dem, was wir jetzt über die Natur und Herkunft der Centrosomen wissen, ist die erstere Annahme von vorn herein höchst unwahrscheinlich. Aber auch die Art, wie die Centrosomen der neuen Astrosphären in die Erscheinung treten, spricht entschieden gegen eine Neubildung. Die beiden Körperchen treten nicht als allmählich heranwachsende Gebilde hervor, deren verschiedene Wachstumsstufen zu verfolgen sind, sondern sobald die ersten Spuren der Strahlen sichtbar werden, wird es leicht, die dazu gehörigen Centrosomen zu erkennen, und zwar als compacte, homogene, kuglige Gebilde von nicht unbeträchtlicher Grösse, scharf von dem umgebenden Plasma abgegrenzt.

Dass sie vorher nicht auffindbar sind, ist nicht im mindesten ein Beweis gegen ihre Existenz; denn wir haben eben in den vorliegenden Eiern, wo so viele Gebilde sich in ihrer Grösse und Färbbarkeit ganz ebenso wie die Centrosomen verhalten, kein Mittel, um Centrosomen ohne Strahlung nachzuweisen; deswegen bleibt hier ein Theil ihrer Geschichte im Dunkel.

Die Annahme, sie seien vom Eicentrosoma allein herzuleiten, darf wohl ausgeschlossen werden. Denn die oben geschilderten Vorgänge lassen keinen Zweifel übrig, dass das Eicentrosoma als ein besonderes Organ der Zelle nicht mehr existirt. Wenn auch nicht jede einzelne Phase des Degenerationsvorganges nachweisbar ist, so haben wir doch genügende Beweise, dass er stattfindet. Rufen wir uns die Thatsachen wieder ins Gedächtniss zurück, die oben für die Schlusstadien der Bildung des zweiten Richtungskörpers beschrieben worden sind: dass es unmöglich war, in einem einzigen Fall das Vorhandensein eines Centrosomas, weder am innern noch am äussern Pol nachzuweisen, dass der innere Plasmahof der Ei-Astrosphäre ins übrige Zellplasma ohne sichtbare Grenze übergeht und von demselben nicht mehr unterschieden werden kann, und endlich, dass der Zerfall der Strahlen der Ei-Astrosphäre mit sonderbaren Vorgängen verknüpft ist, die in Fällen, wo die Centrosomen sich von einer Zellengeneration auf die nächste forterben, nicht vorkommen, so dürfen wir die Ableitung der beiden neuen Centrosomen von dem Eicentrosoma wohl mit Bestimmtheit ausschliessen.

Dieselbe Argumentation gilt natürlich auch gegen die Existenz einer Centrenquadrille. Völlig ausgeschlossen ist es endlich, dass Ei- und Sperma-Centrosoma direct verschmolzen sind und nachher sich getheilt haben, um die zwei neuen Centren zu bilden. Denn das Sperma-Centrosoma hat sich ja bereits auf einem Stadium getheilt, wo noch die zweite Richtungsspindel besteht.

Es bleibt also nur die Herleitung vom Spermatozoon allein übrig. Erhält diese Ableitung schon durch die Erfahrungen an vielen andern Eiern eine besondere Wahrscheinlichkeit, so liefern die Präparate überdies directe Anhaltspunkte dafür. Vergleicht man nämlich Bilder wie Fig. 13 mit dem der Fig. 22, so zeigt sich, dass die beiden neuen Astrosphären fast genau die nämliche Lage haben wie vorher die beiden Abkömmlinge des Sperma-Centrosomas. Meine Präparate würden mir erlauben, fast einer jeden Stellung der neuen Astrosphären eine Stellung der alten gegenüber zu stellen, die einander annähernd entsprechen (vergl. Fig. 23).

Ein Unterschied allerdings ist vorhanden. Wenn das Spermatozoon in der Nähe des vegetativen Poles eingedrungen ist, liegen die beiden Sperma-Astrosphären in der vegetativen Hälfte des Eies. Eine so tiefe Lage habe ich beim Wiedererscheinen der neuen Astrosphären nie beobachtet. Es kann, wie Fig. 11 lehrt, zwar die eine in der vegetativen Eihälfte liegen, die andere aber ist stets dem animalen Pol nahe gerückt. Man müsste also für diese Fälle annehmen, dass während jener Zwischenperiode, in welcher die Astrosphären verschwunden waren, die Centrosomen in der Richtung gegen den animalen Pol emporgestiegen sind. Ich glaube, dass gegen eine solche Annahme nichts einzuwenden ist. Auch muss ich bemerken, dass mein Material gerade von den kritischen Stadien kein besonders reichliches ist.

Auf die oben erwähnte, ungemein verschiedene Lage und Orientierung des neuen Astrosphärenpaares lege ich das grösste Gewicht. Denn dieselbe harmonirt vollkommen mit den Variationen, welche die beiden Sperma-Astrosphären erkennen liessen, und erklärt sich einfach aus der Thatsache, dass das Spermatozoon an den verschiedensten Stellen ins Ei eindringen kann. Dagegen wäre jene Regellosigkeit unerklärlich, wenn die neuen Centren vom Eicentrosoma stammen sollten, das ja an einem bestimmten Punkt in der Eiaxe verschwindet. Auch ein so complicirter Vorgang wie die „Quadrille“ müsste wohl eine gesetzmässige Stellung der neuen Centrosomen bedingen.

Endlich kommen hier noch die oben schon erwähnten Bilder der Fig. 18 u. 19 in Betracht. Nachdem hier einerseits kaum ein Zweifel bestehen kann, dass es sich um eine verspätete Theilung des Sperma-Centrosomas handelt, und andererseits, dass die beiden vorhandenen Centrosomen zu den Polen der ersten Furchungsspindel werden, wird die von mir behauptete Continuität durch diese ungewöhnlichen Fälle aufs beste bestätigt.

Durch diese Erörterung der Thatsachen sind wir, glaube ich, zu dem Schluss berechtigt: die Centrosomen, welche die Pole der ersten Furchungsspindel bilden, stammen ausschliesslich aus dem Spermatozoon; sie haben ihre Selbständigkeit die ganze Zeit hindurch bewahrt, obwohl sie nicht während des ganzen Verlaufs der Befruchtung continuirlich sichtbar waren. Eine „Centrenquadrille“ findet nicht statt.

Auf die Frage, welche Bedeutung dem Verschwinden und Wiedererscheinen der Strahlen zukommt, kann ich vorläufig keine Antwort geben. Aber der Gedanke liegt nahe, dass die Strahlung irgendwie in Verbindung mit der Bewegung der Centrosomen steht. In den ersten Stadien begleitet sie die Theilung und das Auseinanderrücken der Centrosomen, sie verschwindet während einer Ruhe- und Wachstumsperiode (vergl. die Grösse der Centrosomen in Fig. 3, 4, 10 u. 11, Taf. 18 u. 19) und tritt wieder am Anfang der zweiten Bewegungsperiode bei der Vorbereitung zur Bildung der ersten Furchungsspindel auf. Eine solche Hypothese setzt voraus, dass die Astrosphären genau an der Stelle wieder erscheinen, wo sie verschwunden sind. Wenn meine Präparate, wie oben gesagt, hiermit nicht vollkommen stimmen, so ist dabei zu bedenken, dass nur äusserst selten die Endstellung der Centrosomen beim Verschwinden der Strahlen und der allererste Anfang der neuen Radien zur Beobachtung kommen wird.

Nach diesen Erörterungen, welche zum Zweck hatten, den Ursprung der neuen Astrosphären klarzustellen, gehe ich nun zu einer genauern Beschreibung derselben und ihrer fernern Schicksale über. Es zeigt sich dabei manches Interessante, und ich bedaure nur, dass mein Material nicht gross genug ist, um über gewisse Punkte noch grössere Sicherheit zu erlangen.

Wie oben erwähnt, ist es kaum möglich, für die verschiedenen, recht wechselvollen Bilder, welche die neuen Astrosphären darbieten, eine genaue Altersfolge zu bestimmen. Die Reihenfolge, in welcher ich die einzelnen Abbildungen beschreibe, soll also keineswegs eine Meinung über deren relative Entwicklungsstufe ausdrücken. Ich beginne mit Fig. 10. Hier liegt das eine Radiensystem rechts oben im Ei, das andere unten zwischen zwei Kernlappen und näher an den Vorkernen. In jedem ist ein deutliches schwarzes Centrosoma in einem sehr fein granulären Hof zu erkennen. Von diesen Höfen gehen schwache Strahlen nach allen Richtungen aus. Bei der obern Astrosphäre sieht man, dass die Zahl der Strahlen, die gegen die Kerne zu gerichtet sind, etwas grösser ist als in dem übrigen Umkreis. Bei der untern Astrosphäre ist dies nicht so deutlich ausgeprägt, vielleicht weil die Astrosphäre direct oberhalb des Lappens des einen Vorkerns liegt. Die Strahlen dieses Radiensystems erscheinen als Körnchenreihen, und einige derselben sind innerhalb des Plasmahofes bis an das Centrosoma zu verfolgen. In beiden Fällen aber ist bei genauer Einstellung die Thatsache bemerklich, dass die Strahlen etwas einseitig ausgebildet sind. Conti-

nirliche Fibrillen zwischen beiden Astrosphären sind nicht zu verfolgen. In Fig. 11, welche nach der Grösse der Kerne ein jüngeres Stadium repräsentirt, sind die Astrosphären viel weiter von einander entfernt, aber die Strahlensysteme sind besser entwickelt. Tief unten in den Dotter eingelagert, hat die untere Astrosphäre ein kometenartiges Aussehen, sie zeigt Strahlen nur nach oben in der Richtung nach der andern Astrosphäre und nach den Kernen. Die Strahlen der obern Astrosphäre sind noch weiter ausgebildet; ein Büschel breitet sich gegen die untere Astrosphäre aus, andere schwächere Strahlen verlaufen bis an die Kernmembranen. Nach allen übrigen Richtungen sind nur ganz schwache kurze Radien ausgebildet. In Fig. 13 liegen die Centrosomen näher an einander, die Strahlenausbreitung ist ungefähr dieselbe wie in Fig. 11. An jeder Astrosphäre sind zwei Strahlenbüschel zu unterscheiden, das eine ist nach den Vorkernen zu gerichtet, das andere läuft dem entsprechenden Strahlenbüschel der andern Astrosphäre entgegen.

Die bisher beschriebenen Bilder und viele andere ähnliche sprechen mit Entschiedenheit dafür, dass die Kerne und das andere Centrosoma die Richtung bestimmen, in welcher vor allem Strahlen zur Entwicklung kommen. Doch darf nicht verschwiegen werden, dass ich einige Fälle gefunden habe, welche dieser Regel nicht folgen. In Fig. 12 u. 14, Taf. 19, sind solche dargestellt. In Fig. 12 ist die Kometenform in der untern Astrosphäre stark ausgeprägt, die Strahlen aber breiten sich nach unten aus; in der obern scheint die Strahlenentwicklung mehr allseitig zu sein. In Fig. 14 liegen die Centrosomen sehr nahe an einander; zwischen ihnen befindet sich ein helleres Gebiet; die an beiden Polen sichtbaren Strahlenfiguren haben ein kometenartiges Aussehen, und die Richtungen derselben stehen beinahe senkrecht zu einander. Die Strahlenbündel bestehen aus äusserst feinen Fibrillen, die sich bis an die Centrosomen verfolgen lassen. Für die von FLEMMING ('91) gelegentlich der Beobachtung ähnlicher einseitiger Astrosphären ausgesprochene Vermuthung, dass dieselben aus ursprünglich allseitigen Radiensystemen durch Umklappung entstanden sein könnten, lässt sich an meinem Object kein Anhaltspunkt finden.

Bevor die beiden neuen Astrosphären mit den Kernelementen in Beziehung treten, gehen sie mit einander eine Verbindung ein, indem sich eine Centralspindel zwischen ihnen entwickelt. Gibt man zu, dass unsere neuen Centrosomen mit den beiden Spermacentrosomen identisch sind, so folgt daraus ohne weiteres, dass die Centralspindel

nicht einer dauernden Verknüpfung der beiden Centrosomen ihren Ursprung verdanken kann. Aber auch die einzelnen Stadien seit dem Wiederauftreten der neuen Astrosphären lassen darüber keinen Zweifel. In den Eiern der Fig. 10, 11, 12 u. 13 geht kein einziges Fädchen von Pol zu Pol, und es existiert auch sonst nichts Spezifisches zwischen beiden Polen, was man als Anlage der Centralspindel betrachten könnte. Erst wenn sich die beiden Astrosphären einander bis zu einem gewissen Grad genähert haben, tritt die Centralspindel in die Erscheinung, und zwar in einer Weise, welche über ihre völlige Neuentstehung keinen Zweifel lässt. Es ist eine interessante Thatsache, dass die neuen Astrosphären vor Bildung der ersten Furchungsspindel aus einer sehr grossen Entfernung (Fig. 11) auf eine sehr kleine (Fig. 15) zusammengerücken. Dass diese Erscheinung in allen Eiern eintritt, halte ich für unwahrscheinlich; vielmehr scheinen in vielen Fällen die beiden neuen Astrosphären schon in naher Nachbarschaft aufzutreten, wie ich denn z. B. Fig. 14 als ein sehr frühes Stadium ansehen möchte. Es besteht eben auch in diesem Punkt eine ausserordentliche Variabilität, die wieder in einfachster Weise ihre Erklärung findet, wenn man beachtet, welche ungemein verschiedene Entfernung die beiden Sperma-Astrosphären vor ihrem Verschwinden besitzen können.

Sicher ist es, dass die Centralspindel erst auftritt, wenn die beiden Centrosomen einander bis auf gewisse Entfernung nahe gekommen sind. Es erscheint zunächst ein helleres, fast homogen aussehendes, nicht scharf begrenztes, spindelförmiges Gebiet zwischen den beiden Astrosphären (Fig. 15, Taf. 19), in welchem ganz allmählich kurze Fibrillen nachweisbar werden. Diese Fibrillen erscheinen anfänglich als Körnchenreihen, die sich von jedem Centrosoma in das hellere Gebiet hinein erstrecken. In der Mitte desselben begegnen sie einander und haben hier häufig eine netzartige Structur (Fig. 17). Nun erst gibt es Fibrillen, die sich von der einen Astrosphäre kontinuierlich in die andere verfolgen lassen. Fig. 16, Taf. 19, in welcher der Klarheit wegen nur einige Fibrillen gezeichnet sind, zeigt sehr deutlich diesen Zustand. Dadurch werden die beiden Centrosomen zu den Polen einer Spindelfigur, die später als die Centralspindel der ersten Furchung fungirt. Die Centralspindel bei der ersten Furchung der *Pleurophyllidia*-Eier entsteht demnach durch die Annäherung zweier zuerst ganz getrennter Strahlensysteme und durch die Fusion gewisser Gruppen ihrer Radialien. Hier stimmen meine Resultate mit denjenigen Drüxer's

(95, p. 242) vollkommen überein. Die Chromosomen der fertigen Furchungsspindel liegen in einem Kreis um einen hellern Raum, der mit von Centrosoma zu Centrosoma verlaufenden Fibrillen durchsetzt ist, ein Beweis, dass es sich hier um eine echte Centralspindel handelt.

Es bleibt mir übrig, nur einige Punkte noch zu erwähnen. Wie ein Vergleich der Fig. 13—17 lehrt, giebt es keine gesetzmässige Stellung der Furchungsspindel bei ihrer Ausbildung. Die Anlage derselben kann sich in jeder beliebigen Richtung bilden, bestimmt wahrscheinlich nur durch die gegenseitige Lage der zwei Astrosphären, die daran Theil nehmen. Erst später dreht sich die Spindel allmählich so, dass sie zuletzt senkrecht zur Hauptaxe des Eies liegt. Ueber die richtenden Kräfte, die hier Theil nehmen, habe ich nichts mitzuthemen. Wahrscheinlich können sie nur durch ausgedehnte Experimente festgestellt werden. Doch will ich nicht unerwähnt lassen, dass während der Drehungsperiode sich zahlreiche Radien bis an die Oberfläche des Eies erstrecken, eine Erscheinung, die wohl mit dem Mechanismus der Drehung in Zusammenhang steht.

Die weitere Geschichte der Bildung der ersten Furchungsspindel und der Verlauf der nachfolgenden Theilung weicht nur in Kleinigkeiten von den Vorgängen ab, die vielfach beschrieben worden sind. Die Mantelfasern, deren Anlage schon in den Stadien der Fig. 13 u. 15 vorhanden ist, dringen in die Vorkerne hinein, deren Membranen zu derselben Zeit sich auflösen, sie treten in Verbindung mit den einzelnen Chromosomen und ziehen dieselben in den Aequator der Spindel. Dadurch entsteht die Aequatorialplatte, und von jetzt an sind die zwei Chromosomen-Gruppen der Vorkerne nicht mehr zu unterscheiden. Bei der Metakinesis erscheinen wieder die Granula an der Centralspindel und den Verbindungsfasern, um sich nach vollzogener Zelltheilung als der „Zwischenkörper“ zu vereinigen; die übrigen Fasern der Spindel breiten sich in jeder Tochterzelle aus und bilden die Figur eines Doppelkegels (Fig. 20, Taf. 20).

## II. Die Centrosomen bei der Richtungskörperbildung im Ei von *Diaulula sandiegensis* (COOPER) BERGH.

Unter andern Opisthobranchier-Eiern, die ich neben denen von *Pleurophyllidia* untersuchte, in der Hoffnung, irgend eine Art finden zu können, deren Eier günstige Verhältnisse für das Studium der Chromosomen bei der Reifung darbieten, waren auch diejenigen von *Diaulula sandiegensis*. Bei der Betrachtung der ersten Schnitte fanden sich hier so auffallende Verhältnisse der Centrosomen in den Uebergangsstadien zwischen der ersten und zweiten Richtungsspindel, dass es lohnend erschien, speciell diesem Punkt eine eingehende Darstellung zu widmen. Bei späterer Gelegenheit hoffe ich auf das Studium der Chromosomen und ihrer Entstehung im Keimbläschen zurückzukommen.

*Diaulula sandiegensis* (COOPER) BERGH ist eine Art der *Dorididae*, die sehr häufig in der Bai von Monterey, Californien, getroffen wird. Der Laich dieses Thieres weicht in keiner Weise von den bekannten spiral gewundenen Bändern der übrigen *Dorididae* ab und ist sehr leicht zu bekommen, da er massenhaft in Aquarien abgelegt wird. Die Eier sind von gelblich-weisser Farbe, haben ungefähr  $60 \mu$  im Durchmesser und unterscheiden sich im gröbern innern Bau wenig von den vorher beschriebenen Eiern von *Pleurophyllidia*. Auch hier erlaubt der Dotterreichthum kaum etwas von den innern Vorgängen bei der Reifung und Befruchtung am lebenden Ei wahrzunehmen; man ist daher auf die Betrachtung von Schnittserien angewiesen.

Die soeben abgelegten Eier befinden sich schon in den Vorstadien der Reifung. Fig. 24 zeigt das früheste Stadium, das ich zu Gesicht bekommen habe. Die erste Richtungsspindel,  $23,8 \mu$  lang, liegt tief im Innern des Eies und zwar so vollkommen symmetrisch, dass man nicht entscheiden kann, welcher Pol später an die Oberfläche rückt. Jeder Pol der Spindel ist von einer Strahlenfigur umgeben, deren Fibrillen nach allen Richtungen zwischen die Dotterkörner gleichmässig ausstrahlen. Es ist mir hier unmöglich gewesen, irgend eine Fibrille bis an die Peripherie des Eies zu verfolgen. Centralwärts verlieren sich die Strahlen in einen undeutlich körnigen Plasmahof, in dessen Centrum an der Spitze der Spindel ein kleiner, scharf contourirter sphärischer Körper von dichter homogener Beschaffenheit

liegt. Dieser kuglige Körper ist nicht nur mit Eisen-Hämatoxylin färbbar, sondern auch mit DELAFIELD'S Hämatoxylin, Gentiana-Violett, Saffranin, Fuchsin S und mit dem RAWITZ'schen Alizarin-Verfahren. Bei Betrachtung in Flüssigkeiten von relativ schwachem Lichtbrechungsvermögen, besonders in Wasser und verdünntem Glycerin, aber auch in Xylol, tritt er mit ausserordentlicher Klarheit als ein stark refractives Gebilde stets mit scharfen Umrissen hervor. Wenn man ein solches Präparat mit Eisen-Hämatoxylin färbt und nachher bis zu einem gewissen Grad entfärbt, wobei das Plasma bereits völlig entfärbt sein kann, so erscheint die ganze Kugel schwarz oder tiefbraun (Fig. 24 a). Fährt man noch weiter mit der Entfärbung fort, so geht durch diese Extraction die schwarze, bezw. braune Farbe in eine hellgraue über, und es erscheint ein winzig kleines, schwarzes Korn in der Mitte (Fig. 24 b). Nachherige Färbung mit Eosin oder Bordeaux giebt der Kugel eine röthliche Nuance, von der das schwarze Centralkorn sich scharf abhebt. Bei günstiger Färbung mit den andern so eben genannten Farbstoffen sieht man auch häufig eine dunklere centrale Stelle in der Kugel, aber Eisen-Hämatoxylin, wenn auch sehr capriciös, giebt doch die schärfsten Bilder des Centralkorns.

Im Durchmesser schwankt das beschriebene kuglige Gebilde zu dieser Zeit zwischen 1,5 und 2  $\mu$ , das Centralkorn schätze ich auf 0,2  $\mu$ , möchte aber kein grosses Gewicht auf diese Schätzung legen, da es sich hier um winzig kleine Dinge handelt, die weit über die Leistung eines gewöhnlichen Ocularmikrometers hinausgehen. Die Grösse dieses Kornes scheint auch bis zu einem gewissen Grad von der Entfärbung abhängig sein, obwohl eine Vergleichung der folgenden verschiedenen Stadien bei der Eireifung keinen Zweifel lässt, dass es nicht etwa nur als ein Entfärbungsproduct bezeichnet werden darf.

Was die Nomenclatur anlangt, so dürfen wir ohne weiteres sagen, dass die Strahlen sammt dem centralen Hof, in welchem sie zusammenlaufen, der Astrosphäre im *Pleurophyllidia*-Ei entsprechen. Die den Mittelpunkt derselben einnehmende Kugel mit ihrem Centralkern stimmt aufs vollkommenste überein mit den Bildern, die BOVERI von den Centrosomen des *Ascaris*-Eies auf gewissen Stadien gefunden hat. Wie dort handelt es sich bei der Structur, die das kleine Centralkorn umgiebt, um einen distincten, scharf abgesetzten Körper, den man unmöglich als „Markschicht der Sphäre“ im Sinne VAN BENEDEN'S bezeichnen kann. Wenn ich sonach der BOVERI'schen Terminologie

(vergl. dessen ausführliche Erörterungen über die Centrosomen-Frage, '95) folge und die ganze Kugel als Centrosom, das in deren Mittelpunkt gelegenen Korn als Centralkorn bezeichne, so muss doch gleich hier betont werden, dass sich das Gebilde in den *Diabula*-Eiern in seinen weitem Schicksalen wesentlich anders verhält als die so ähnlichen Centrosomen des *Ascaris*-Eies und es somit fraglich erscheint, ob wir die beiden Bildungen einander wirklich gleichsetzen dürfen. Eine exacte Bestimmung der in verschiedenartigen Zellen einander gleichwerthigen Theile lässt sich bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse eben noch nicht ausführen; und so sollen die von mir gebrauchten Benennungen nur provisorische sein, die vielleicht später modificirt werden müssen. Was wir gegenwärtig nöthig haben, ist eine möglichst genaue Analyse der fraglichen Verhältnisse an möglichst verschiedenen Objecten; ist dadurch einmal eine breite Grundlage von Thatsachen geschaffen, so wird sich eine einheitliche Terminologie leicht ergeben.

Die zwischen den Polen sich erstreckende Spindel ist deutlich aus zwei Faserarten zusammengesetzt, einem innern System, das von Pol zu Pol verläuft und die Centralspindel bildet, und den äussern Mantelfasern, welche sich an die zu einem Ring gruppirten Chromosomen ansetzen.

In dem Ei der Fig. 25 ist die Richtungsspindel mit dem einen Pol an die Eioberfläche emporgerückt, der andere nimmt ungefähr das Centrum des Eies an. Die Stellung der Spindel ist also genau radiär. Die Chromosomen beginnen in ihre beiden Spaltheilften aus einander zu weichen, die Astrosphären haben sich merklich ausgedehnt, und die Zahl der Radien in einem optischen Schnitt ist grösser geworden. Die Centrosomen sind unverändert.

Bilder, wie die beschriebenen mit nur einem Centralkorn in jedem Centrosom, sind in meinen Präparaten verhältnissmässig selten im Vergleich zu etwas spätern Stadien, wie sie in Fig. 26—33 dargestellt sind. Die folgenden Figuren sind alle mit stärkerer Vergrösserung (ZEISS Aprochr. H. I. 1,5, Oc. 6) als Fig. 24 u. 25 (Oc. 4) gezeichnet.

Fig. 26 u. 27, obwohl von zwei verschiedenen Eiern stammend, können als zusammengehörig betrachtet werden, Fig. 26 stellt den innern, Fig. 27 den äussern Theil der ersten Richtungsspindel dar, auf einem Stadium, wo die Tochterchromosomen bereits weit aus einander gerückt sind und der äussere Pol in einem stumpf conischen Zapfen liegt, der sich später als 1. Richtungskörper abschnürt.

Betrachtet man zuerst das Centrosom der Fig. 26, so unterscheidet es sich von den vorher beschriebenen Stadien dadurch, dass es eine schwach ellipsoide Gestalt angenommen hat. An Stelle des früher einfachen Centralkorns zeigen sich zwei, so dicht an einander liegende, dass man nicht entscheiden kann, ob sie durch eine Brücke mit einander verbunden sind oder nicht. Jedes der beiden Körner ist deutlich kleiner als das vorher einheitliche Centralkorn, dagegen mag ihr Gesamtvolumen diesem ungefähr gleichkommen. Das Centrosom der Fig. 27 ist sehr ähnlich, nur auf dem in Fig. 26 eingeschlagenen Weg noch weiter fortgeschritten; die ellipsoide Gestalt ist deutlicher ausgeprägt, die beiden Körner sind weiter von einander entfernt, auch etwas grösser als in Fig. 26. Zwischen beiden erstreckt sich ein blasser Strang. Auf andern Schnitten des gleichen Stadiums habe ich nichts von einer solchen Verbindung wahrnehmen können, und ich muss es unentschieden lassen, ob dieselbe ein allgemeines Vorkommnis ist.

Die beschriebenen Thatsachen lassen, wie mir scheint, keine andere Erklärung zu, als dass das ursprünglich einfache Central-korn sich in zwei getheilt hat.

In einigen Präparaten kamen Bilder dieses Stadiums zur Beobachtung, welche auf den ersten Blick den Eindruck erweckten, dass mehr als zwei Centralkörner vorhanden seien. Diese Bilder kommen dadurch zu Stande, dass die schwarze Tinction an der Oberfläche des Centrosoms nicht selten mit besonderer Zähigkeit haftet, so dass hier bei bereits weit vorgeschrittener Entfärbung intensiv gefärbte Flecken von verschiedener Ausdehnung nachbleiben, die, wenn sie sehr klein sind, den Centralkörnern ähnlich sehen. Ist man mit dem Object einmal vertraut, so können sie kaum zu Täuschungen Veranlassung geben.

In einem Stück des Laiches zeigten alle Eier an Stelle der beschriebenen Centrosomen unregelmässige Häufchen, aus einer grossen Menge winziger Körnchen zusammengesetzt. Der ganze übrige Zustand dieser Eier lässt keinen Zweifel, dass es sich hier um krankhafte Veränderungen handelt, die in so fern nicht ohne Interesse sind, als sie darthun, wie leicht zerstörbar diese Gebilde sind.

An die in Fig. 26 u. 27 abgebildeten Zustände schliessen sich die der Fig. 28—33 an. Sie veranschaulichen, wie sowohl das innere wie das äussere Centrosoma der Richtungsspindel allmählich an Grösse zunimmt und dabei immer deutlicher (Fig. 31 u. 33) die Gestalt eines

langgestreckten Ellipsoids annimmt. Doch gehen Wachstum und Gestaltveränderung nicht streng parallel, wie denn z. B. das bereits stark gewachsene Centrosom der Fig. 32 noch nahezu kuglig ist. Die Umrisse bleiben ebenso scharf und deutlich wie früher. — Gleichzeitig nehmen auch die beiden Centalkörner an Grösse zu und rücken, der Streckung des Centrosoms entsprechend, weiter aus einander. Da ihre Verbindungslinie mit der Längsaxe des Centrosoms zusammenfällt, muss zwischen der Streckung dieses Körpers und der Richtung, in der sich die beiden Körner aus einander bewegen, ein ursächlicher Zusammenhang bestehen. Was aber das Bedingende, was das Bedingte ist, darüber liessen sich nach meinen Präparaten höchstens Vermuthungen aufstellen.

Aus der Vergleichung der verschiedenen Bilder ergibt sich, dass die Längsaxe der sich streckenden Centrosomen zu der Axe der ersten Richtungsspindel jede beliebige Stellung einnehmen kann. So zeigt Fig. 28 die Verbindungslinie der Centalkörner in einem äussern Centrosom fast mit der Spindelaxe zusammenfallend, Fig. 31 dazu senkrecht. Gleiche Verschiedenheiten am innern Pol ergeben Fig. 30 u. 32. Diese Variabilität scheint mir die Annahme unmöglich zu machen, dass die Streckung des Centrosoms durch den Zug der Radien bedingt sein könne.

Während der Streckung des Centrosoms bleibt die Strahlung nach allen Seiten gleichmässig entwickelt, jedes Fädchen steht zur Oberfläche des Centrosoms annähernd senkrecht. Diese Thatsache tritt noch viel auffälliger in den spätern Stadien hervor und lässt sich (Fig. 45) noch zu einer Zeit constatiren, wo die Centralspindel der 2. Richtungsfigur fast ihre definitive Grösse und Stellung erreicht hat. Daraus ergibt sich, dass als Centrum der „organischen Radien“ nicht das Centalkorn, sondern das ganze Centrosom angesehen werden muss. Und es folgt daraus auch die vorläufige Berechtigung der von mir gebrauchten Terminologie, indem das in Rede stehende Verhältniss zwischen den Radien und der in ihrem Centrum liegenden Kugel (bezw. Ellipsoids) die Zurechnung dieses letztern Gebildes zur „Sphäre“ ausschliesst.

In Stadien wie denen der Fig. 32 u. 33 tritt eine Erscheinung deutlich hervor, die andeutungsweise allerdings auch schon an den noch etwas jüngern Bildern constatirt werden kann. Entfärbt man nämlich ein solches bereits stark gewachsenes Centrosom vom vollen gleichmässigen Schwarz der Eisenhämatoxylin-Tinction allmählich, so

wird zuerst der innere Theil mehr und mehr hell, während die Peripherie noch sehr dunkel bleibt, was wohl so zu deuten ist, dass das Gebilde im Innern weniger dicht geworden ist. Damit ist ein Process eingeleitet, der sich im weitem Verlauf als sehr bedeutungsvoll ergeben wird.

In Fig. 32 möchte ich noch mit ein paar Worten auf den in Abschnürung begriffenen Richtungskörper hinweisen. Sein Centrosom ist senkrecht zur Theilungsaxe stark in die Länge gestreckt und lässt zwei bereits weit von einander entfernte Centralkörner erkennen. Es spielen sich hier demnach die gleichen Weiterbildungen ab wie im Ei. Doch ist es wegen der meist dicht angelagerten Chromosomen schwieriger, die Verhältnisse zu verfolgen. Von Astrosphärenradialien ist im Richtungskörper keine Spur nachzuweisen; nur die letzten Reste der eingeschnürten Centralspindel mit dem dunkel gefärbten Zwischenkörper sind sichtbar.

In dem Centrosom der Fig. 33 (von einem innern Pol, senkrecht zur Spindelaxe getroffen) konnte ich mit Sicherheit einen ungemein zarten Faden zwischen den beiden Centralkörnern erkennen. In andern Präparaten dieses Stadiums wird er vermisst. Ob es sich in jenem Fädchen um eine noch aus der Theilung des vorher einheitlichen Kornes stammende Verbindungsbrücke handelt, wage ich nicht zu entscheiden.

Ich wende mich nun, indem ich einige Zwischenstadien einstweilen übergehe, zur Besprechung des in Fig. 36 a—d dargestellten Präparats. Es sind die verschiedenen Bilder wiedergegeben, die man erhält, wenn man den Entfärbungsprocess bei dem HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Verfahren von Zeit zu Zeit unterbricht. Fig. 36 a zeigt das längsellipsoide Centrosom als einen durch und durch tiefschwarz gefärbten Körper. Weitere Entfärbung ergab den Zustand der Fig. 36 b. Der spindelförmige Körper ist in der Mitte heller geworden, die Pole sind noch tief schwarz, die Intensität der Färbung nimmt gegen die Mitte allmählich ab. Das nächste Entfärbungsstadium (Fig. 36 c) zeigt die mittlere Partie noch heller geworden und lässt in ihr eine verschwommene längsfaserige Structur hervortreten. Obgleich die Färbungsintensität gegen die Pole allmählich zunimmt, lässt sich hier doch, wenn auch nicht scharf, eine annähernd sphärische Masse abgrenzen, in welcher die feinen Fibrillen des mittlern Abschnittes jederseits zusammenlaufen. Im Centrum eines jeden dieser polaren Ansammlungen kann man undeutlich ein Centralkorn erkennen. Mit voller Schärfe tritt dieses Korn bei noch weiterer Extraction (Fig. 36 d)

hervor, desgleichen grenzen sich nun die polaren kugligen Verdichtungen noch scharfer vom faserigen mittlern Bereich ab. Dieser leuchtet hell aus dem fast homogenen grauen Hof hervor, in welchem die Astrosphärenstrahlen centralwärts verschwinden.

Wir haben also hier zwei neue Centrosomen vor uns, von wesentlich dem gleichen Gefüge wie diejenigen der ersten Richtungsspindel und verbunden durch eine Centralspindel.

Behandelt man einen Schnitt wie den der Fig. 36d, nachdem er noch weiter entfärbt worden ist, mit Fuchsin S, so färbt sich das centrale Plasma der Astrosphäre hellroth, die beiden Centrosomen dunkelroth, die Centralspindel ist in der Mitte ganz farblos, nur von einigen blassrothen Fäserchen durchzogen, gegen die Pole tritt eine allmählich an Tiefe zunehmende Färbung auf, ganz ähnlich wie bei der Eisenhämatoxylinfärbung.

Nach der ausführlichen Analyse der Fig. 36 lassen sich die etwas jüngern Stadien der Fig. 34 u. 35 mit wenigen Worten erledigen. Der Entfärbungsprocess ist hier in einem mittlern Zustand unterbrochen worden, weshalb die Centralkörner nicht hervortreten. Die beiden Tochtercentrosomen, welche die eigenthümlich vorgewölbten Spindelenden einnehmen, sind gegen den Centraltheil der Spindel noch nicht scharf abgegrenzt; besonders auffallend ist die Art, wie sie mit zapfenförmigen Erhebungen in eine oder einige Fibrillen übergehen, welche den mittlern hellen Theil der Spindel überspannen.

Es muss bemerkt werden, dass der im Vorstehenden beschriebene Differenzirungsprocess mit dem Wachsthum der Spindel nicht genau parallel geht. So ist in Fig. 37 eine Centralspindel abgebildet, die in ihrem Volumen diejenigen der Fig. 34 u. 35 übertrifft, obgleich sie nach ihrer Structur ohne Zweifel jünger ist und ein Uebergangsstadium zwischen den eben genannten und den vorhergehenden Bildern repräsentirt. Dies prägt sich schon in der Form aus: der Körper ist gedrungen, die Pole stumpf abgerundet, im Gegensatz zu der charakteristischen schlanken Citronenform der spätern Stadien. Dem entsprechend ist auch die dichtere Substanz noch nicht zu annähernder Kugelform an den beiden Polen concentrirt, sondern besitzt etwa die Form flacher, planconvexer Linsen. Etwas weiter gehende Entfärbung ähnlicher Figuren bringt das Centralkorn im Centrum der Polsubstanz zur Anschauung, sowie einige Fibrillen, welche die beiden Platten verbinden.

In Fig. 38 ist ein Schnitt senkrecht zur alten Spindelaxe darge-

stellt. Die neue Spindel ist etwas länger und schlanker als in den vorstehend beschriebenen Fällen, und es sind deutlichere Spindelfibrillen zu sehen. Schon ist zu erkennen, dass nicht alle Fäserchen gerade von Pol zu Pol verlaufen, sondern, mit einander anastomosirend, ein in die Länge gezogenes Maschenwerk bilden, eine Thatsache, die in den folgenden Stadien (Fig. 39—43) noch deutlicher wird. Die beiden neuen Centrosomen sind nun fast kuglig und gegen die Spindel ziemlich gut abgegrenzt, in einem jeden ist ein Centrankorn sichtbar. Ich erwähne, dass das Präparat beim successiven Entfärben dieselbe Reihe von Bildern ergab, wie sie für Fig. 36 beschrieben worden sind. Erst zeigte sich der ganze Complex: Spindel sammt Centrosomen, als ein völlig homogener, tief schwarzer Körper, dann trat zuerst im Aequator die Aufhellung ein, allmählich gegen die Pole fortschreitend, bis der abgebildete Zustand erreicht war. Eine gleiche Reihe von Bildern könnte ich für jede Spindel der Fig. 34—43 geben; doch dürfte ein Beispiel, wie es in Fig. 36 dargeboten wird, genügen.

Die weitere Entwicklung der Spindel besteht vor allem in einem sehr beträchtlichen Wachsthum, wie dies durch die folgenden Figuren anschaulich gemacht wird. Die Entfärbung ist bei den einzelnen Präparaten verschieden weit fortgeschritten, und daraus erklärt es sich, dass die Centrankörner und die Fibrillen der Spindel in einzelnen Fällen deutlicher sind als in andern. Während des Wachsthums nehmen die Fibrillen an Zahl zu, wobei sich der geschlängelte oder geknickte Verlauf zunächst erhält. Stets ist die Spindel eine ringsum scharf abgegrenzte Structur, die sich vom umgebenden Plasma mit ähnlicher Deutlichkeit abhebt wie ein ruhender Kern.

Was die Stellung der neuen Centralspindel im Ei anlangt, so finden sich bis etwa zum Stadium der Fig. 41 alle möglichen Uebergänge zwischen radialer und tangentialer Stellung. Es entspricht dies der vollkommenen Regellosigkeit, die oben für die Theilungsrichtung des Centrankorns hervorgehoben worden ist. Alle Spindeln, die nicht von Anfang an genau radiär gerichtet sind, erleiden später eine Drehung, bis sie diese Stellung erreicht haben. Da ich niemals Spindeln von mehr als  $12 \mu$  Länge in tangentialer Richtung gefunden habe, obwohl diese Stellung auf frühern Stadien zu den häufigsten gehört, ist anzunehmen, dass im Allgemeinen vor Erreichung dieser Grösse die Drehung beginnt.

Als sicher darf behauptet werden, dass die Drehung nicht durch die richtende Wirkung zweier neuer Astrosphären bewirkt wird. Denn wie schon oben bemerkt wurde, bleibt die dem Ei zugetheilte Astro-

sphäre der ersten Richtungsspindel während der Differenzierung ihres Centrosoms in zwei durch die Centralspindel verbundene Tochter-centrosomen als eine Einheit erhalten, deren Strahlen, so lange sie überhaupt bestehen, auf die Spindelfigur als Ganzes centriert sind. Die beiden Astrosphären der 2. Richtungsspindel entstehen als etwas vollständig Neues erst zu einer Zeit, wo die Spindel in der Regel nahezu ihre radiale Stellung erreicht hat.

Fig. 45 zeigt das früheste Stadium der Entwicklung dieser neuen Strahlen, das ich beobachtet habe. Die Spindel, zum Eiradius noch schief gestellt, liegt in einem hellern Hof von sehr feinkörnigem Plasma, der sich nach aussen in die Strahlen der alten Astrosphäre fortsetzt. Mit stärkster Vergrösserung betrachtet, erscheinen diese Radien als Reihen ziemlich grober Körnchen, zwischen denen eine Verknüpfung nicht mehr zu bestehen scheint. Radiär um die beiden Centrosomen kann man bei längerer Beobachtung und besonders deutlich bei Anwendung schiefer Beleuchtung ungemein feine Fibrillen sich ausbreiten sehen: die neuen Astrosphärenstrahlen der zweiten Richtungsspindel. Die meisten von diesen Radien erstrecken sich kaum über den hellen Hof hinaus; einige sind bis an die Chromosomen zu verfolgen, sie werden zu den neuen Mantelfasern.

Indem nun die alte Astrosphäre immer undeutlicher wird, treten die neuen Strahlen mehr und mehr hervor, und es kann kaum bezweifelt werden, dass die Substanz der zerfallenden Radien zum Aufbau der neuen verbraucht wird. Dagegen geht kein einziges Fädchen der alten Astrosphäre als solches in eine Fibrille der beiden neuen über.

Ich verzichte auf die Wiedergabe solcher Zwischenstadien und verweise zum Schluss auf Fig. 46, welches Bild die Betrachtung der beschriebenen Vorgänge abschliessen kann. Die Spindel hat die Länge von  $24,8 \mu$  erreicht und steht genau radiär. In ihrer Grösse und in der Ausbreitung der Radien ist sie fast identisch mit der ersten Richtungsspindel. Ihre Pole werden von kugligen Centrosomen gebildet, deren Durchmesser etwa  $1,5 \mu$  beträgt. Im Mittelpunkt eines jeden Centrosoms liegt ein Centralkorn. Von den 12 Chromosomen enthält der Schnitt nur 4; die übrigen liegen im folgenden Schnitt und wären, auf den abgebildeten projicirt, links in der Aequatorialgegend der Spindel einzuzichnen. Die Chromosomen zeigen eine deutliche Längsspaltung; mehrere „Mantelfasern“ treten an sie heran, unter deren Wirkung sie schliesslich zu einem Ring um den Aequator der Spindel angeordnet werden.

Die Bildung des zweiten Richtungskörpers verläuft wie gewöhnlich. Die Schicksale des Ei-Centrosomas habe ich nicht genau verfolgt; aber was ich davon gesehen habe, spricht für völlige Degeneration desselben.

Fasse ich das Wesentliche der beschriebenen Vorgänge noch einmal kurz zusammen, so liegt es vor allem in der Art und Weise, wie sich in unserm Fall der Uebergang eines Centrosoms in seine beiden Tochtercentrosomen vollzieht. Nicht nur, dass die Gunst des Objects und die grosse Zahl von Stadien diesen Process in einer Klarheit, die selten zu erreichen ist, verfolgen lässt, so bietet er überdies in mehrfacher Hinsicht Verhältnisse dar, die bisher nirgends beobachtet worden sind. Denn wenn auch die geschilderten Vorgänge sich aufs beste dem Satz M. HEIDENHAIN's fügen: „Centralspindel und Centrosomen bilden der Genese nach ein Ganzes“, so ist doch eben bis jetzt ein Beweis für diesen Ausspruch nicht erbracht worden, ganz abgesehen davon, dass der Satz bei HEIDENHAIN's Terminologie auch nicht das Gleiche ausdrückt, was in den Eiern von *Diaulula* zur Beobachtung kommt. Es lässt sich an diesem Object mit aller Sicherheit verfolgen, dass die zweite Richtungsspindel sammt ihren Centrosomen (mit Ausnahme der Mantelfasern) durch allmähliches Wachstum und damit einhergehende Formveränderung des innern Centrosoms der ersten Richtungsspindel entsteht. Besonders die Eisenhämatoxylintinction in den ersten Stufen der Extraction, wo das ganze Centrosoma schwarz gefärbt ist und wo man auf den entsprechend ältern Stadien an Stelle der schwarzen Kugel einen immer grössern, gleichfalls durchaus schwarz gefärbten spindelförmigen Körper antrifft, lässt die Thatsache dieser morphologischen Identität aufs deutlichste hervortreten. In diesem spindelförmigen Körper, der als Ganzes dem alten Centrosoma entspricht, bilden sich die beiden Tochtercentrosomen durch Differenzirung aus. Ueber die Entstehung dieser Differenzirung gestatten die Präparate Folgendes auszusagen. Eingeleitet wird dieselbe durch die Theilung des Centralkorns in zwei winzige Körperchen, welche in dem noch völlig kugligen Centrosoma die Centra der künftigen Tochtercentrosomen repräsentiren. Ob diese beiden Körner activ aus einander weichen und durch die Richtung, in der dies geschieht, die Richtung bestimmt wird, in der die Kugel sich zum Ellipsoid streckt, oder ob der letztere Vorgang ein primärer ist und die Pole des längsellipsoiden Körpers den beiden Centralkörnern ihre Lage an diesen Stellen vorschreiben, muss unentschieden bleiben. Jedenfalls wird die weitere

Differenzirung durch diese Polarität bestimmt. Während die Substanz des Centrosoms ursprünglich durch und durch gleichartig erscheint, geht mit dem Wachsthum eine Veränderung einher, der Art, dass die centralen Theile alle zur Anwendung gebrachten Farbstoffe leichter abgeben als die peripheren. Man wird kaum fehl gehen, wenn man diese Aufhellung im Innern auf eine Abnahme der Dichtigkeit zurückführt. Bei dem Uebergang der Kugel zum Ellipsoid erscheint die stärker färbbare Substanz anfänglich noch ganz gleichartig an der Peripherie vertheilt, nach innen in allmählicher Abstufung in die schwächer färbbare übergehend. Dann aber, und zwar, wie ich nach den wenigen Stadien, die ich davon gesehen habe, schliessen möchte, ziemlich plötzlich, ändert sich dies, indem der gleichmässige Mantel dichter Substanz im Aequator unterbrochen wird und sich zu zwei Kappen auf die Pole zurückzieht, ohne auch jetzt nach innen scharf abgegrenzt zu sein. Ein solches Stadium wird durch Fig. 37 dargestellt. Nun erfolgt der Uebergang des ellipsoiden Körpers in die charakteristische Spindel, in deren knopfartig vorragenden Enden sich die dichtere Substanz um das hier gelegene Centralkorn concentrirt, um ein neues Centrosoma zu formiren. Der mittlere Theil repräsentirt die „Centralspindel“. In ihm vollzieht sich abermals eine Scheidung von Substanzen, welche zur Entstehung des Faserwerks führt, und während sich dieses bei fortwährendem Wachsthum des ganzen Complexes mehr und mehr ausbildet, setzen sich gleichzeitig von ihm die neuen Centrosomen immer schärfer ab, um schliesslich als ringsum wohlbegrenzte Kugeln zu erscheinen, von gleicher Beschaffenheit, wie das Muttercentrosoma war.

Wenn man diese beiden neuen Körper also auch als durch Theilung aus einem Muttercentrosoma entstanden bezeichnen darf, so ist dies doch in unserm Fall keine einfache Theilung in der Weise, dass das Muttercentrosoma ganz in den Tochtercentrosomen aufginge, sondern es bleibt ein beträchtlicher Rest übrig, der gewissermaassen ausgeschaltet oder abgestossen wird: das ist die Centralspindel.

Dass die Theilung des Centrosoms im ersten Richtungskörper ganz ebenso verläuft, ist kaum zu bezweifeln; aber die Kleinheit dieser Zelle und besonders die dichte Anhäufung der Chromosomen lässt wenig mehr als die ersten Stadien (Fig. 27, 28, 31, 32) davon verfolgen.

Auf die Literatur über Centrosomen und deren Theilung näher einzugehen, liegt für mich hier keine Veranlassung vor. Nur zwei Punkte seien erwähnt. Centrosomen von der gleichen Structur, wie

sie an den Richtungsspindeln des *Diaulula*-Eies zu beobachten sind, als relativ grosse Kugeln mit einem centralen Korn, hat zuerst BOVERI ('88) für das Ei von *Ascaris megalocephala* beschrieben. Auch an andern Objecten sind sie seither beobachtet worden, von BRAUER ('93) bei der Spermatogenese von *Ascaris*, von VAN DER STRICHT ('94) bei *Thysanozoon*, von HÄCKER ('93) bei *Sida*. Es darf also vermuthet werden, dass es sich hier um eine Structur von allgemeiner Verbreitung handelt.

Was die Entstehung der Centralspindel anlangt, so scheinen hierin mancherlei Variationen vorzukommen. Bei gewissen Objecten dürfte dieselbe nach den bisherigen Beobachtungen überhaupt völlig fehlen, bei andern bildet sie sich erst spät aus, nachdem die Centrosomen bereits beträchtlich von einander entfernt sind. Diesen Modus hat zuerst DRÜNER ('94) für die Spermatogenese von *Salamandra* beschrieben. Wie ich im ersten Theil dieser Arbeit gezeigt habe, verhält es sich bei der Entstehung der ersten Furchungsspindel von *Pleurophyllidia* ganz ähnlich. Ein dritter Fall ist der, den HERMANN ('91) und FLEMMING ('91) beobachtet haben. Die Centralspindel stellt sich nach dem erstgenannten Autor zunächst als eine lichte Brücke zwischen den soeben getheilten Centrosomen dar, die, wie HERMANN meint, „dem Zelleib, dem Protoplasma ihre Entstehung verdankt“. Abermals anders sind endlich, wie schon oben beschrieben, die Verhältnisse in den Ovocyten von *Diaulula*, wo die Centralspindel aus dem Centrosoma selbst entsteht. Vielleicht wird es später gelingen, bei allen diesen Modificationen noch gewisse Nebenumstände aufzufinden, welche in den jetzt scheinbar so schroffen Verschiedenheiten etwas Einheitliches hervortreten lassen. Einstweilen möchte ich mir nur die Vermuthung gestatten, dass eine Abstammung der Centralspindel vom Centrosoma, ähnlich, wie ich sie für *Diaulula* festgestellt habe, ein allgemeineres Vorkommniss sein dürfte. Die Bilder in verschiedenen neuesten Arbeiten legen dies wenigstens sehr nahe.

Wie sehr der von mir nachgewiesene Zusammenhang von Centrosoma und Centralspindel und überhaupt der ganze Vorgang der von BÜTSCHLI und R. HERTWIG aufgestellten Hypothese günstig ist, dass das Centrosom ein des Chromatins beraubter „Kern“ sei, liegt auf der Hand. Keineswegs aber verlangt diese Annahme als phylogenetische Vorstufe für den jetzigen Zustand eine Zelle mit zwei Kernen, von denen der eine durch Verlust des Chromatins zum Centrosom, der andere durch Verlust gewisser achromatischer Theile zum definitiven „Kern“ wird; sondern die nächstliegende Annahme ist gewiss die,

dass ein Kern, der Chromatin und den mechanischen Theilungsapparat in sich vereinigte, sich in diese beiden Bestandtheile gesondert hat.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen an den *Diaulula*-Eiern scheint mir schliesslich das Verhalten der Polstrahlung noch einige Beachtung zu verdienen. Die Frage, ob die organischen Radien dauernde Structuren der Zellsubstanz seien, welche bei der Theilung einfach von einem Insertionspunkt auf zwei vertheilt werden, oder ob eine solche Continuität nicht besteht, lässt sich für unser Object mit Sicherheit nach der letztern Seite entscheiden. Es scheint mir dieses Ergebniss für die Beurtheilung der ganzen Frage um so schwerer zu wiegen, als man das gegentheilige Verhalten, wenn es überhaupt vorkommt, gerade in den Ovocyten erwarten dürfte, wo ja die Zelle von der einen Theilung (Bildung des ersten Richtungskörpers) unmittelbar zur nächsten schreitet, ohne dass es auch nur zur Bildung eines ruhenden Kernes käme. Und so bestehen ja auch in unserm Fall die Radien der alten Astrosphäre noch zu einer Zeit, wo die neuen Centrosomen mit der sie verbindenden Centralspindel längst gebildet und weit von einander entfernt sind. Aber obgleich sonach die Verhältnisse so günstig wie nur möglich dafür lägen, dass die neuen Astrosphären durch Umgruppierung der vorhandenen Radien gebildet würden, entstehen sie doch als etwas völlig Neues. Hierüber ist in unserm Fall deshalb eine so vollkommene Sicherheit zu erlangen, wie sie selten erreichbar sein dürfte, weil die alte Astrosphäre noch eine Zeit lang neben den beiden neuen nachweisbar bleibt (Fig. 43). Wie oben schon betont wurde, lassen derartige Präparate nicht den geringsten Zweifel, dass die alten Strahlen durch allmähliche Degeneration verschwinden, während die neuen Astrosphären in Form von zunächst äusserst zarten und kurzen Fädchen als etwas ganz Neues entstehen.

### Verzeichniss der citirten Literatur.

---

- '94. BLANC, H., Étude sur la fécondation de l'oeuf de la Truite, in: Ber. Naturf. Gesellsch. Freiburg i. B., V. 8, 1894.
- '91. BÖHM, A. A., Die Befruchtung des Forellen-Eies, in: SB. Ges. f. Morph. u. Phys. München, V. 7, 1891.
- '87a. BOVERI, TH., Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megaloccephala*, *ibid.*, V. 2, 1887.
- '87b. — Ueber den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies, *ibid.*, V. 3, 1887.
- '88. — Zellen-Studien, H. 2. Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megaloccephala*, 1888.
- '91. — Artikel Befruchtung, in: *Ergebn. Anat. u. Entw.*, V. 1, 1891.
- '95. — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies etc., in: *Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg*, V. 29, 1895.
- '92. BRAUER, A., Ueber das Ei von *Branchipus Grubei*, in: *Abh. Akad. Wiss. Berlin*, 1892, Anhang.
- '93. — Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*, in: *Arch. Mikr. Anat.*, V. 43, 1893.
- '94. CONKLIN, E. G., The fertilization of the ovum, in: *Biol. Lectures for 1893. Marine Biological Laboratory Woods Holl. Boston* 1894.
- '94. DRÜNER, L., Studien über den Mechanismus der Zelltheilung, in: *Jena. Zeitschr. Naturw.*, V. 29, H. 2, 1894.
- '93. FICK, R., Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, V. 56, 1893.
- '91a. FLEMMING, W., Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten, und über deren Attractionssphären, in: *Arch. Mikr. Anat.*, V. 37, 1891.
- '91b. — Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, II. Theil, *ibid.*
- '91. FOL, H., La Quadrille des Centres, in: *Arch. Sc. Phys. Nat.*, V. 25, 1891; auch in: *Anat. Anz.*, V. 6, 1891.
- '91. GUIGNARD, L., Nouvelles Études sur la fécondation, in: *Ann. Sc. Nat. (7)*, Bot. V. 14, 1891.
- '93. HÄCKER, V., Ueber die Bedeutung der Centrosomen, Anhang zu Das Keimbläschen, II. Theil, in: *Arch. Mikr. Anat.*, V. 42, 1893.

- '94. HÄCKER, V., Ueber den heutigen Stand der Centrosomafrage, in: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1894.
- '94. HEIDENHAIN, M., Neue Untersuchungen über die Centrankörper und ihre Beziehung zum Kern und Zellenprotoplasma, in: Arch. Mikr. Anat., V. 48, 1894.
- '92. HENKING, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten, III., in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 54, 1892.
- '91. HERMANN, F., Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel, in: Arch. Mikr. Anat., V. 37, 1891.
- '93. JULIN, CH., Structure et développement des glandes sexuelles; ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Styleopsis grossularia*, in: Bull. Sc. France Belg., V. 25, 1893.
- '95. KORSCHULT, E., Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 60, H. 4.
- '95. KOSTANECKI, K., Untersuchungen an befruchteten Echinodermen-eiern, in: Anz. Akad. Wiss. Krakau, Juni 1895.
- '95. MEAD, A. D., Some observations on maturation and fecundation in *Chaetopterus pergamentaceus* Cuv., in: J. Morph., V. 10, 1895.
- '95. MAYER, O., Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 29, 1895.
- '95. REINKE, F., Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 30, 1895.
- '95. RÜCKERT, J., Zur Befruchtung von *Cyclops strenuus* FISCH., in: Anat. Anz., V. 10, No. 22.
- '94. VAN DER STRICHT, O., De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez la *Thysanozoon brocchi*, in: Verh. Anat. Ges. 1894.
- '80. TRINCIESE, S., I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi, in: Atti Accad. Linc. (Ser. 3), Mem. cl. d. sc. fis. mat. et nat., V. 7, Roma 1880.
- '88-92. VEJDOVSKY, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Prag 1888—1892.
- '91. — Bemerkungen zur Mittheilung H. Fol's: „Contribution etc.“, in: Anat. Anz., V. 6, 1891.
- '95. WHEELER, W. M., The behavior of the centrosomes in the fertilized eggs of *Myzostoma glabrum* LEUCK., in: J. Morph., V. 10, 1895.
- '95. WILSON, E. B., Archoplasma, centrosome and chromatin in the Sea Urchin egg, in: J. Morph., V. 11, 1895.
- '95. WILSON, E. B. and MATHEWS, A. P., Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg, *ibid.*, V. 10, No. 1, 1895.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 18—22.

Die Schnitte wurden mit Benutzung der ZEISS'schen Apochromat. Objective, homog. Immersion 2,00 mm und 1,5 mm, N. A. 1,30, Ocular 4—8 studirt. Sämmtliche Figuren sind mit Hülfe des Zeichenapparats hergestellt (Projection auf den Arbeitstisch).

Figuren 1—23 von *Pleurophylidia californica* (COOPER) BERGH.

#### Tafel 18.

Fig. 1. Ei mit der 2. Richtungsspindel. Unten am Rande der Spermakern als compacte Chromatinmasse in den Dotter eingelagert. Zwischen Spermakern und innerm Pol der Spindel liegt das Sperma-centrosoma von einer schwachen Strahlenfigur umgeben.  $\times$  ca. 500.

Fig. 2. Dasselbe Stadium. Das Spermacentrosoma hat sich getheilt und die Tochtercentrosomen rücken aus einander. Spermakern nicht auf diesem Schnitt getroffen.  $\times$  ca. 500.

Fig. 3. Ein etwas späteres Stadium der Metakinese. Oben der innere Pol der schief getroffenen 2. Richtungsspindel. Unten rechts die zwei etwas grössern Sperma-Astrosphären. Der eingezeichnete Spermakern ist dem nächsten Schnitt entlehnt.  $\times$  ca. 500.

Fig. 4. 2. Richtungsspindel oben, deren Chromatin beinahe völlig entfärbt. Unten rechts die Sperma-Astrosphären, die Strahlen weiter ausgedehnt und die Centrosomen noch grösser geworden. Der Spermakern liegt im nächsten Schnitt in der Nähe der untern Sperma-Astrosphäre.  $\times$  ca. 500.

Fig. 5. Abschnürung des 2. Richtungskörpers. Innerhalb der Ei-Astrosphäre ist jetzt kein Centrosoma mehr zu finden. An dessen Stelle sind nur zerstreute Körnchen. Dasselbe gilt auch für den äussern Pol der Spindel. Im Ei ist keine Spur von Sperma-Astrosphären zu finden. In der Mitte der Spindelfasern die Körnchen, welche den Zwischenkörper bilden.  $\times$  ca. 500.

Fig. 6. Etwas späteres Stadium der Degeneration der Ei-Astrosphäre. Die Strahlen zeigen eine spiralige Anordnung, die innern Enden sind undeutlich geworden. Unten der Spermakern mit pseudopodienartigem Fortsatz. Oben am Rande der Zwischenkörper an der Abschnürungsstelle der Richtungskörper.  $\times$  ca. 500.

Fig. 7. Die zwei Vorkerne nahe an einander im obern Theil des Eies zeigen pseudopodienartige Ausbuchtungen. Die peripheren Enden der Strahlen noch sichtbar. Der 2. Richtungskörper noch durch den Zwischenkörper und den Rest der Spindelfasern mit dem Ei verknüpft. Keine Spur von Sperma-Astrosphäre zu finden.  $\times$  ca. 500.

Fig. 8. Die zwei abgerundeten Vorkerne liegen oben am Rande. Die letzten Spuren der Ei-Astrosphärestrahlen als Körnerreihen zwischen den Dotterkugeln. Im 1. Richtungskörper eine zierliche Spindel.  $\times$  ca. 500.

Fig. 9. Etwas späteres Stadium. Die etwas grösser gewordenen Vorkerne oben. Nur an der Anordnung der Dotterkörner ist etwas vom strahligen Bau der degenerirten Ei-Astrosphäre zu erkennen.  $\times$  ca. 750.

Fig. 10. Die zwei Vorkerne noch grösser und tiefer ins Ei gesunken. Durch die Wiederentwicklung der Astrosphärenstrahlen sind die zwei Spermacentrosomen leicht auffindbar. Das Strahlensystem bei dem untern ist weiter entwickelt als bei dem obern. Beide Centrosomen sind grösser als früher. Die punktirte Linie des untern Vorkerns zeigt die Umrisse eines unterliegenden Lappens an.  $\times$  ca. 500.

## Tafel 19.

Fig. 11. Kerninhalt nicht gezeichnet. Die zwei Strahlensysteme breiten sich büschelförmig gegen einander zu aus. Die obere Astrosphäre schiebt ein Büschel von Strahlen gegen die Vorkerne. Das andere Centrosoma liegt tief im Dotter mit nicht so stark entwickelten Strahlen.  $\times$  ca. 500.

Fig. 12. Vorkerne tief unten im Ei, ihr grösster Umfang mit einer punktirten Linie gezeichnet. Die grossen Centrosomen sind näher an einander als in Fig. 11, die Strahlen aber nicht so weit entwickelt. Bei der obern Astrosphäre sind die Strahlen allseitig, bei der untern büschelförmig ausgebreitet.  $\times$  ca. 500.

Fig. 13. Vorkerne wie vorher. Die zwei Centrosomen liegen rechts und schicken Strahlen gegen einander und gegen die Vorkerne. Im 1. Richtungskörper eine Theilungsspindel.  $\times$  ca. 500.

Fig. 13a. Richtungskörpergruppe des nämlichen Eies.  $\times$  ca. 750.

Fig. 14. Ein Fall, in welchem die Sperma-Astrosphären hoch oben im Ei liegen, die Strahlenbüschel aber nicht gegen einander gerichtet. Es zeigt sich ein helleres Gebiet zwischen den Centrosomen.  $\times$  ca. 500.

Fig. 15. Ein späteres Stadium. Vorkerne wie früher. Zwischen den Centrosomen, die links oben liegen, ein helleres Gebiet, in welches Fibrillen von jedem Centrosoma eindringen. Aus jeder Astrosphäre gehen Strahlen bis an die Kernmembran.  $\times$  ca. 500.

Fig. 16. Ein späteres Stadium der Centralspindelbildung. Die zwei Centrosomen, oben im Ei, durch körnige Fibrillen, die ein spindel-förmiges helleres Areal durchsetzen, mit einander verknüpft. Der Klarheit wegen sind nur einige von diesen Fibrillen gezeichnet. Nur ein Theil von einem Kern auf diesem Schnitt getroffen. Die Umrisse der Kerne mit punktirter Linie angedeutet.  $\times$  ca. 750.

Fig. 17. Ei mit fertiger Centralspindel, die ihre definitive Lage beinahe erreicht hat. Es giebt zahlreiche Fibrillen, die von Pol zu Pol zu verfolgen sind. Wie in Fig. 16 sind nur einige derselben gezeichnet. Kerninhalt nicht eingetragen. Die Kernmembranen sind noch nicht aufgelöst.  $\times$  ca. 750.

Fig. 18. Ein Fall von verspäteter Spermacentrosomatheilung. Die zwei Vorkerne schon in Berührung am obern Pol des Eies, die letzten Spuren von Ei-Astrosphärenstrahlen noch zu sehen. Unten zwischen den Dotterkörnern befinden sich zwei kleine Centrosomen in einem fein granulären Hof von schwachem Strahlensystem umgeben.  $\times$  ca. 500.

Fig. 19. Etwas späteres Stadium eines ähnlichen Falles. Die zwei etwas weiter aus einander gerückten Centrosomen liegen unten in einem Hof von dotterfreiem Plasma, von schwach entwickelten Strahlen umgeben und weisen keine Spur von directer Verbindung unter einander auf. Die Vorkerne etwas tiefer ins Ei gesunken. Nichts von Ei-Astrosphäre oder Ei-Centrosoma zu finden.  $\times$  ca. 500.

Fig. 20. Zweizelliges Stadium der Furchung. Ausserhalb jedes Kerns liegt ein deutliches Centrosoma von dem Rest der Astrosphäre umgeben. Von dem Zwischenkörper breiten sich in jede Tochterzelle die Spindelfibrillenreste aus.  $\times$  ca. 500.

#### Tafel 20.

Fig. 21. 2. Richtungsspindel. Nur ein Theil der Chromosomen gezeichnet. Rechts am Rande der Spermakern, weiter in dem Ei nach links liegen die zwei Spermacentrosomen und Astrosphären noch nahe an einander.  $\times$  ca. 500.

Fig. 22. Dasselbe Stadium der Eireifung wie in Fig. 21. Links der Spermakern sammt Sperma-Astrosphären, die weiter aus einander gerückt und weiter ausgebildet sind.  $\times$  ca. 500.

Fig. 23. Zwölf Schnitte durch Eier mit der 2. Richtungsspindel bei schwacher Vergrösserung (LEITZ, Obj. 7, Oc. 2), um die verschiedenen gegenseitigen Lagerungsverhältnisse des Spermakerns und seiner Astrosphären zu zeigen. Chromatin nicht eingezeichnet. Nur die Grösse des Kerns und die Centrosomen etwas schematisch, die Lage und Umrisse mit der Camera eingetragen.

Fig 24—48 von *Diabula sandiegensis* (COOPER) BERGH.

Fig. 24. 1. Richtungsspindel in centraler Stellung. Dotter nicht gezeichnet. Spindellänge 23,8  $\mu$ . Durchmesser der Centrosomen 1,5  $\mu$ .  $\times$  ca. 667.

Fig. 24a. Theilweise entfärbtes Centrosoma sammt Centraltheil der Astrosphäre.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 24b. Dasselbe Präparat noch weiter entfärbt. Das Centralhorn ist jetzt sichtbar innerhalb des dunklen Centrosoma.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 25. Metakinese der 1. Richtungsspindel. Dotter nicht gezeichnet. Spindellänge 25,5  $\mu$ . Durchmesser der Centrosomen 1,6  $\mu$ .  $\times$  ca. 667.

Fig. 26. Innerer Pol der 1. Richtungsspindel, Dyasterstadium. In der Mitte des Centrosomas 2 Centrialkörner in Berührung mit einander. Länge des Centrosomas  $2,2 \mu$ , Breite desselben  $1,7 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

Fig. 27. Äusserer Pol der 1. Richtungsspindel schief getroffen. Am Pole liegt das Centrosoma. Die Centrialkörner sind etwas grösser geworden. Nur 3 Chromosomen getroffen. Länge des Centrosomas  $2 \mu$ , Breite  $1,5 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

Fig. 28. Äusserer Pol schief getroffen. Durchmesser der Centrialkörner  $0,4 \mu$ . Chromosomen beinahe völlig entfärbt.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 29. Innerer Pol. Centrosoma noch grösser geworden.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 30. Innerer Pol. Länge des ellipsoidischen Centrosoms  $2,5 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

Fig. 31. Schief getroffener äusserer Pol. Centrosoma stark verlängert. Länge desselben  $2,8 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

Fig. 32. 1. Richtungskörper in Abschnürung begriffen. Das Ei-centrosoma hat eine Länge von  $3 \mu$  und zeigt eine hellere Region zwischen den weit aus einander gerückten Centrialkörner. Am äussern Pole des Richtungskörpers ist auch ein lang ausgestrecktes Centrosoma mit zwei Centriolen, theilweise von Chromosomen verdeckt. Spuren von der Centralspindel sind noch zu erkennen. In der Abschnürungsstelle ein grosser Zwischenkörper. Abstand der zwei Centrialkörner  $1,5 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

#### Tafel 21.

Fig. 33. Ei-Astrosphäre nach Abschnürung des 1. Richtungskörpers. Die zwei Centrialkörner sind durch ein sehr feines Connectiv verknüpft. Hellere Region des Centrosoma noch deutlicher. Die Strahlen sind um das Centrosoma als ein Ganzes centriert. Centrosomalänge  $3,3 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

Fig. 34. Junge Spindel innerhalb der Ei-Astrosphäre. Länge  $3 \mu$ . Gestalt ellipsoidisch. An den Polen je ein schwarzer Körper, nicht weit genug entfärbt, um das darin eingeschlossene Centrialkorn zu zeigen. Eine feine Fibrille verläuft durch den hellern centralen Theil der Spindel und verknüpft die zwei schwarzen Polmassen mit einander.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 35. Junge Centralspindel ähnlich der vorigen. Länge  $4,2 \mu$ . Centraltheil heller geworden.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 36. Junge Centralspindel. Axe senkrecht zur frühern Spindelaxe. Das Präparat ist so weit entfärbt worden, bis die Centrialkörner innerhalb der Centrosomen sichtbar geworden sind. Der centrale Theil der Spindel weist einige Fibrillen auf. Das Centrosoma links schickt einen spitzigen Fortsatz gegen die Mitte zu, der in eine Fibrille übergeht. Am rechten Centrosoma sind zwei solche Fortsätze zu erkennen.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 36a. Dasselbe Präparat wenig entfärbt. Nur die tief schwarze Spindel und ein Theil des umgebenden Plasmas ist gezeichnet.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 36b. Zweites Entfärbungsbild desselben Präparats. Die Spindel zeigt sehr deutliche Pole und einen hellern Centraltheil.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 36c. Drittes Entfärbungsbild desselben Präparats. Der mittlere Theil der Spindel ist noch heller geworden und zeigt Spuren von Fibrillen. An den Polen sind die Centrankörner schon sichtbar.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 37. Junge Centralspindel wenig entfärbt und mit breiten abgeplatteten Polen.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 38. Schnitt senkrecht zur Axe der 1. Richtungsspindel. Junge Centralspindel mit deutlichen Fibrillen im hellern Centraltheil. An den Polen die dunklen Centrosomen mit ihren Centrankörnern. Die Spindelsubstanz in der Nähe der Pole ist merklich dichter als in der Mitte der Spindel.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 39. Junge Spindel von  $7,2 \mu$  Länge. Das fibrilläre Maschenwerk tritt deutlich hervor. Die Pole nicht weit genug entfärbt, um die Centrankörner klar zu zeigen.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 40. Junge Spindel mit scharf gefärbten Centrankörnern. Fibrilläres Maschenwerk wie in Fig. 39.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 41. Junge Spindel mit senkrechter Stellung zur Axe der 1. Richtungsspindel. Die Fibrillen verlaufen meistens vereinzelt, doch sieht man einige Verbindungsstellen zwischen benachbarten Fibrillen. Ursprung der Fibrillen aus zapfenartigen Fortsätzen der Centrosomen deutlich. Länge  $8,7 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

Fig. 42. Junge Spindel mit annähernd radiärer Stellung. Verlauf der an Zahl vermehrten Fibrillen noch geschlängelt. Strahlen der Ei-Astrosphäre immer noch um das ganze Gebilde centriert.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 43. Junge Spindel von  $11 \mu$  Länge. Fibrillen vermehrt.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 44a u. 44b. Zwei Entfärbungsstadien derselben Spindel. In 44a ist die Spindel ganz dunkel, in 44b sind die geschlängelten Fibrillen derselben sichtbar. Länge  $11,8 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

#### Tafel 22.

Fig. 45. Centralspindel von  $16,5 \mu$  Länge von einem hellen Hof umgeben. Centrosomen nicht genügend entfärbt um die Centrankörner zu zeigen. Um das ganze Gebilde sind die alten Strahlen der Ei-Astrosphäre der 1. Richtungsspindel als Körnchenreihen sichtbar. Auf die Pole der Spindel sind äusserst feine neue Strahlen centriert. Einige von diesen treten an die Chromosomen heran. Stellung der Spindel immer noch schief zum Eiradius.  $\times$  ca. 1000.

Fig. 46. 2. Richtungsspindel fast fertig. Länge  $25,8 \mu$ . Die letzten Spuren der alten Astrosphäre umgeben die Pole der Spindel, deren Fibrillen nicht mehr geschlängelt verlaufen. Die Chromosomen sind im Begriff, an den Aequator gezogen zu werden. Nur vier Chromosomen sind eingezeichnet, die übrigen liegen in entsprechender Stellung im nächsten Schnitt. Die Pole der Spindel weisen dieselbe Structur auf wie in Fig. 24 und 25. Durchmesser des Eies  $62,5 \mu$ .  $\times$  ca. 1000.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# On the Structure of the Nephridia of *Stichostemma*.

By

Thos. H. Montgomery jr., Ph. D.

With Plate 23.

A study of the nephridia of *Stichostemma eilhardi* MONTG., a freshwater Nemertean which I have previously described (in: Z. wiss. Zool., V. 59), has resulted in demonstrating that the nephridia of this, in many respects aberrant form, have a structural development and arrangement, such as occurs in no other Nemertean. The results of this investigation are accordingly given here, in the hope that they may be of interest from a comparative anatomical standpoint.

These studies are based entirely upon an examination of series of sections; at the time of this undertaking I had only preserved material, and accordingly had no opportunity to experiment with the intra-vitam methylene blue staining, a method, which in the hands of BÜRGER ('92) has proved to be of much value.

The literature upon these organs in Nemerteans has already been compiled by BÜRGER ('92, '95), so that I shall content myself with giving a list of the papers treating of this subject, at the end of this contribution.

## A. Anatomy.

There is not a single pair of nephridia, one on each side of the body, as in all other Nemerteans, but in *Stichostemma* there are 10 on the right and 8 on the left side of the body. Those on the one side communicate in no way with those on the other. On each side of

the body there is, accordingly, a single row of nephridia, these organs being situated one behind the other, this row extending from nearly the tip of the head to the posterior commissure of the blood vessels; in other words, a portion of the most anterior nephridium, on each side of the body, is situated a considerable distance anterior to the brain, while the posterior end of the last reaches almost to the anal region of the body. This arrangement is more clearly explained by reference to the diagrammatic Fig. 9: in this diagram, the dotted line represents the outline of the body, while the heavy black lines reproduce the main nephridial ducts. The fact is worth notice, that in no other Nemertean do the nephridia extend so close to the posterior end of the body.

These details were deduced from the study of a nearly perfect series of cross-sections of an unusually large specimen of the species, a series of from 1300 to 1400 sections, each section of  $3\ \mu$  thickness. Now since the nephridia of one side never pass across to the other side of the body, then whenever I found a number of consecutive sections, where on one side of the body no traces of these organs were present, I could conclude with certainty, that here was a space dividing two nephridial ducts. And thus, having found 9 such spaces on the right, and 7 on the left, the number of nephridia on the right was found to be 10, and 8 on the left.

The length of a space between two neighboring nephridia varied from  $6\ \mu$  to  $63\ \mu$ ; these distances averaged larger on the left than on the right side. Of course these figures, as well as others which are to follow, are only relatively correct, since in the fully extended worm they would necessarily be greater than in its somewhat contracted state, after fixation in corrosive sublimate. The lengths of the several nephridia themselves, which are represented relatively in Fig. 9, I found to be as follows:

	Right side	Left side
1st nephr.	ca. 624 $\mu$	587 $\mu$
2nd "	672 "	1422 "
3rd "	72 "	287 "
4th "	492 "	288 "
5th "	168 "	36 "
6th "	42 "	327 "
7th "	27 "	498 "
8th "	798 "	336 "
9th "	327 "	
10th "	ca. 243 "	

Accordingly, we find the length of these organs to vary from 27  $\mu$  to 1422  $\mu$ ; and it may be observed that on the left side, where the fewest occur, the longest nephridium is found.

The following parts constitute the individual nephridia: 1) the internal terminations of the organ, to which BÜRGER ('92) has applied the term "Kölbchen", and which I shall call the terminal bulbs; 2) the fine canals connecting the former with the main ducts of the organ, which may be referred to as the nephridial ductules; 3) the main ducts, and 4) the excretory ducts. The histology of these parts shall be spoken of below, but the arrangement of 3) and 4) remains to be described.

All these parts lie within the body-cavity, between the longitudinal muscle layer of the body-wall, and that sheath of connective tissue which envelops the lateral nerve-chords and gonads, and covers the intestine.

In the trunk region of the body the main longitudinal ducts lie, on each side, in the dorso-lateral segment of the body, either close to the rhynchocoelic sheath, or somewhere between the latter and the nerve-chord; thus their course is not straight, but more or less sinuous. These main ducts are, however, not in the whole extent of their course single canals, but at frequent points there are formed masses of inextricable loops and circumvolutions, which bear quite a striking resemblance to an Annelidan nephridium; such a mass of circumvolved ducts is to be seen in Fig. 8 *Neph.* The ducts situated above the nerve-chord may be termed dorsal ducts, in order to distinguish them from those portions below the chords, for which the application ventral ducts seems fitting. These latter are branches of the former, and at least one, in the longer nephridia two or three, or even more ventral ducts are given off from the dorsal ones. Again, a dorsal duct without branching may pass below the nerve-chord; so that it is somewhat difficult on a study of consecutive sections, to determine whether a duct found below the nerve-chord is a true ventral duct (i. e. a branch of the dorsal), or whether it is a portion of the dorsal duct, which has at one point passed beneath the nerve-chord. In the most anterior and most posterior portions of the body, the main nephridial ducts are placed altogether above the nerve-chords. On opportune sections one finds the ducts situated in the main body-cavity, everywhere except in the dorsal and ventral median line.

In the same large individual, I found on the right side 19 excretory ducts, of which 15 were placed above the nerve-chord, and

4 below it; the latter four were of course efferent ducts of ventral longitudinal ducts. On the left side I counted with certainty 16 excretory ducts, 13 above, 3 below the nerve-chord; I noticed also two other structures on this side of the body, which might have been excretory ducts, though I was unable to decide this point positively. And just here I would observe that I examined the whole series of sections with the  $\frac{1}{12}$ <sup>th</sup> immersion lens of ZEISS, so that few if any excretory ducts could escape me; and this examination of all the sections was made twice. But it must be mentioned, that I could not find these ducts at the extreme ends of the body, and that the sections at these points were oblique; if excretory ducts should be present here, which is not improbable, then their number might be greater on each side of the body by one or two, than I found.

A glance at Fig. 9 shows that not all the nephridia have excretory ducts, but that the shortest are devoid of them (these ducts are represented in this figure by transverse red and green lines). The number of these ducts to each nephridium, is as follows:

	Right side	Left side
1st nephr.	4	1 (2?)
2nd "	5	7
3rd "	0	3 (4?)
4th "	5	0
5th "	0	0
6th "	0	2
7th "	0	2
8th "	2	1
9th "	1	
10th "	2	

Fig. 9 shows that it is the shortest nephridia which have the fewest excretory ducts. We also find that the ducts of the two sides are not paired; their inequality in number on the two sides, would indeed exclude the possibility of such a true bilateral arrangement. The excretory pores, from those ducts placed above the nerve-chords, are usually situated near the dorsal median line, not so frequently more lateral.

## B. Histology.

**Terminal Bulbs.** These internal terminations of the nephridia may be best understood by comparing the figures: Fig. 4 shows a bulb (*B*) in its entirety, while Figs. 2, 3, 4, 6, 7 reproduce sections.

The bulb consists of 1) a cuticular structure, having somewhat the form of a sphere flattened in one direction, to which may be applied the designation "cuticular almond"; and 2) of a closed mantle of cells enveloping the former. The number of these cells (*C*) surrounding each bulb is certainly not more than ten, though I have been unable to determine their exact number, owing to the difficulty experienced in counting them on consecutive sections. They are membraneless, as BÜRGER ('92) found the "Kölbchenzellen" of other Nemerteans to be; and I agree with this investigator in attributing the absence of cell-membranes to the probable function of the cells, in absorbing liquids from the surrounding tissues. Their cytoplasm is so finely-granulated in appearance, as to appear homogeneous with all except the highest powers of magnification. The nucleus is usually oval, of smaller size than those of the main nephridial ducts, and contains a few chromatic granules. On a thin section ( $3 \mu$ ) of a bulb, only one or two, seldom more, nuclei will be found on its periphery, since though the cells themselves base upon one another, their respective nuclei are separated by considerable distances. From these membraneless cells irregular, branching fibres are given off, which penetrate into the surrounding body tissues (musculature, cephalic gland, body-cavity).

The shape of the cuticular almond, around which these cells are radially grouped, resembles the hollow shell of an almond, the wall or shell of which, however, is relatively much thicker than is the case in this nut. This hollow cuticular structure being flattened in one direction, when seen from the edge presents the appearance of a narrow ellipse (Fig. 3 *Loz*); but when viewed from the broad side (Figs. 2, 4, 6, 7) is pretty regularly oval in outline. Fig. 1 shows the almond seen from the surface, while the others already referred to represent sections. When studied in the fresh state, this almond is refractive, non-transparent, and of a yellowish-green color; in the living worm, indeed, it presents much the same appearance as one of the larger gland-cells of the body epithelium, from which it may always be distinguished, however, by its position within the cutis. Its substance is dense though not brittle, perfectly homogeneous, and stains with methylene blue (post mortem staining), but especially deeply with DELAFIELD'S haematoxylin; the usual reagents exert no influence upon its texture. I have given the term cuticular to these structures, since there can be no doubt that it is a cuticular formation of the cells of the terminal bulb, since these cells form a closed mantle

around it. It is of particular interest to note, that this hollow, thick-walled, almond-shaped structure is completely closed on all sides, and no pores nor radial openings of any kind are to be found in its wall. Thus there is no open communication between the cavity of the terminal bulb, and the outside; but it is fully closed both against the enveloping cells, as well as against the ductule which leads to the main duct of the nephridium (Fig. 2). In the cavities of some of these hollow almonds I have found, on fixed preparations, a finely granulated, slightly-staining mass (Fig. 2 *x*); and in one case I noticed a structure resembling a flame of cilia (Fig. 7 *x*). But while examining living worms I never saw any evidences of such flames, and although they might have eluded observation owing to the density of the almond, nevertheless it would seem to be more probable that such structures are absent here, since the mechanical action of a ciliary flame within such a closed wall would be very problematical. There occurs to my memory, indeed, no similar case in comparative histology, unless perhaps in the form of small otocysts; but in the latter case, the function of the cilia is rather sensory than purely motory. The finely-granulated masses sometimes found within the cavity of the bulb, I would explain as a coagulation of the fluid taken up from the outside by the cells of the bulb.

These terminal bulbs are very numerous, at least several hundreds being present in a large individual, and they may be found in the body-cavity from the extreme end of the head (below the cutis), to the anus. Usually they are separated from one another, but occasionally lie in such a way in contact, that their respective cuticular almonds are fused together at one point (Fig. 6).

**Nephridial Ductule.** These fine canals connect the terminal bulbs with the main ducts, and there is a single one for each bulb (Figs. 1, 7 *d*). They are canals of relatively great length, in proportion to the other Nemerteans, with a small calibre and thin walls, though these walls are thicker at the extremities of the ductule than elsewhere. No nuclei at all are found along the ductule, and no cell boundaries can be determined in its wall; accordingly, I am unable to decide whether its wall is represented by an epithelium of cells, such as BÜRGER ('92) has constated for numerous other forms, or whether the cavity of the ductule is intracellular (as in the Turbellaria, and other Platyhelminths), or, finally, whether it represents merely a continuation of the cytoplasm of the cells of the bulb; the last supposition seems to me, however, to be the most probable. The

wall, near the middle point of the ductule, appears scarcely thicker than a fine line, and at this portion its structure cannot be determined; at its proximal end, where it is of greater diameter, it appears very finely granulated (compare Figs. 1 and 7). Proximally the ductule connects with the terminal bulb in such a way, that there is absolutely no open communication between the cavities of the two (Fig. 7). Any interchange of liquids between them must, accordingly, take place by the process of osmosis.

**Main Ducts.** These are bounded by ciliated epithelia, in which no cell demarcations can be noticed. The cell is of a flat-cubical shape, its nucleus oval, sometimes nearly spherical, with several chromatic granules (Fig. 5). The cytoplasm is vacuolar, presenting in general a typical honey-combed structure; the size of the vacuoles, or meshes, varies noticeably in different cells, or even in different portions of the same cell, and only rarely does the cytoplasm appear fine-grained. This epithelium of the main ducts is bounded by a basal-membrane (*Bm*). Of greater thickness than the latter is the deeply-staining, non-refractive, homogeneous, continuous cuticula (*Cut*), which immediately bounds the cavity of the duct. The basal-membrane has been described by BÜRGER ('90) and others, but in no other Nemertean has a cuticula been found. Each epithelial cell bears a few long cilia (*Cil*); these are, as shown by BÜRGER (l. c.) simple in structure, i. e. not differentiated into distinct segments, as are those of the body epithelium. All these cilia are directed towards the excretory pores.

**Excretory Ducts.** These are probably only terminal differentiations of the main ducts, and stand in communication with the outside by means of the excretory pores. Each duct (Fig. 8) is proximally of the same diameter as the main nephridial duct, where its wall is also composed of similar nucleated cells; but distally its cavity narrows, while the lining of cells becomes gradually flattened, until at its distal termination, between cells of the body epithelium, its cellular wall appears only as a very fine line. No nuclei are found in this distal portion. In many of the ducts an expanded ampulla was present (Fig. 8 *Amp*). I have also not observed cilia here, though these structures are probably present in life. The epithelium of the duct extends not quite to the upper surface of the body epithelium. That these ducts are only differentiations of the main nephridial ducts, is rendered probable by the fact, that they merge gradually into one another; unfortunately no conclusive observations have as yet been

made, to show whether in the Nemerteans, as in the Annelids, the excretory ducts have a different origin than the main ducts.

### C. Conclusions.

The nephridium of *Stichostemma eilhardi* differs from that of all other Nemerteans, as far as known, in the following points:

1) Instead of a single pair of nephridia, there are a number of consecutive ones on each side of the body.

2) Not all the nephridia are provided with excretory ducts.

3) The nephridia extend from the anterior to the posterior end of the body.

4) The large number of excretory ducts (only exceeded by *Valencinia*, cf. BÜRGER, '95).

5) The terminal bulbs have a closed cavity, not in open communication with the lumen of the ductules.

6) The presence of a closed cuticular structure immediately surrounding the cavity of the bulb, produced probably by the cells of the latter.

7) The probable absence of a ciliary flame within the cavity of the bulb.

8) The comparatively great length of the ductule connecting the bulb with the main ducts, and the absence of nuclei in its wall.

9) The presence of a cuticula, of considerable thickness, on the epithelium of the main ducts.

The explanation of these remarkable differences can probably be given only by the adaptation of this descendant of marine ancestors, to a life in fresh water. For certainly the occurrence of numerous separate nephridia is not the primitive condition in this group of animals, but is a secondary formation. Two suppositions as to the structure of these organs in the parent form of *Stichostemma*, would suggest themselves: either the nephridia were originally present in the form of a single, short pair, such as we find in the marine *Tetrastemma* and *Amphiporus*; or in the ancestral species they existed as a pair of elongated nephridia, such as we find in *Eunemertes*, *Nemertopsis*, *Prosorhochmus bistriatus* (BÜRGER, '92, '95), and probably in *Tetrastemma obscurum* G. (M. SCHULTZE, '51). In the former case, the course of development leading to the structural relations in *Stichostemma*, would have consisted in the addition of accessory nephridia behind the first, primitive pair; in the second case, by the splitting up of the originally single pair, into a number of pairs. But which

was the course of the evolution cannot be determined, since we do not know of what marine form *Stichostemma* is a derivative.

The cuticular structure within the terminal bulb, to which I have given the name "cuticular almond", is unique among all Nemertean, BÜRGER ('92) observed that the cells of the bulb build "eine Art Membran, welcher nun die Zellen aussen aufsitzen", around the cavity of the bulb. But neither do his descriptions nor his figures show that a thick cuticula is present there. Especially unique is the absence of any noticeable communication between the cavity of the bulb and that of the ductule.

The nephridia in this freshwater species have apparently become more modified by the change of life from salt to fresh water, than have any other organs. And from the great irregularity of arrangement of them, I would a priori think it probable, that a considerable amount of variation in regard to this arrangement might be found in different individuals, irrespective of age. I have, however, mapped out the distribution and extent of the nephridia for only one individual, the very considerable amount of labor in studying large series of sections, having deterred me from carrying on the count for others. And further, I had only a few complete series of sections, in which these delicate structures were sufficiently well preserved for thorough investigation.

In conclusion, I may state that I have never found any open communications between the blood-vessels and the nephridia, though both organs at frequent points in their courses, lie in contact with one another; thus I am able to corroborate the observations of BÜRGER ('92), as opposed to those of OUDEMANS ('85).

Wistar Institute of Anatomy and Biology  
36th and Spruce Sts., Philadelphia, Penna., U. S. A.  
Aug. 4th 1896.

### Literature upon the Nephridia of the Nemertini.

- '90. BÜRGER, Untersuch. über die Anat. u. Hist. der Nemertinen nebst Beitr. zur Systematik, in: Z. wiss. Zool., V. 50.
- '92. — Die Enden des Excret.-Apparates bei den Nemertinen, *ibid.*, V. 53.
- '95. — Die Nemertinen des Golfes von Neapel, in: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, 22. Monographie.
- '95a. COE, On the anatomy of a species of Nemertean (*Cerebratulus lacteus* VERILL), in: Trans. Connecticut Acad., V. 9.
- '95b. — Description of three new species of New England Palaeonemerteans, *ibid.*
- '92. DENDY, An Australian land Nemertine (*Geonemertes australiensis*), in: Proc. Roy. Soc. Victoria.
- '85. HUBRECHT, Der excretorische Apparat der Nemertinen, in: Zool. Anz., Jahrg. 8.
- '87. — Report on the Nemertea coll. by H. M. S. "Challenger", in: Challenger Reports, V. 19.
- '77. v. KENNEL, Beitr. zur Kenntniss der Nemertinen, in: Arbeit. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 4.
- '85. OUDEMANS, The circulatory and nephridial apparatus of the Nemertea, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 25.
- '51. SCHULTZE, MAX, Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien, Greifswald.
- '77. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere, in: Arbeit. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 4.
- '85. SILLIMAN, Beobachtungen über die Süßwasserturbellarien Nordamerikas, in: Z. wiss. Zool., V. 41.

### Explanation of Plate.

#### Plate 23.

All the figures, except Fig. 9, have been drawn with the aid of the camera lucida, with the magnification afforded by the homogeneous immersion  $\frac{1}{12}$  of ZEISS. And all, with the one exception noted, were made from preparations fixed in aqueous solution of corrosive sublimate, and stained with DELAFIELD'S haematoxylin, followed by alum-carmin.

The following abbreviations have been employed:

<i>A</i> anterior,	<i>Epi</i> body epithelium,
<i>Amp</i> ampulla of excretory duct,	<i>Ex. P</i> excretory pore,
<i>B</i> terminal bulb,	<i>L</i> left side,
<i>B. C</i> body cavity,	<i>L. M</i> longitudinal musculature,
<i>Bm</i> basal membrane,	<i>Loz</i> cuticular almond,
<i>C</i> cells of terminal bulb,	<i>N</i> nucleus,
<i>Cav</i> cavity of terminal bulb,	<i>Neph</i> main duct of nephridium,
<i>Cil</i> cilia,	<i>P</i> posterior end,
<i>C. M</i> circular musculature,	<i>P. S</i> proboscideal sheath,
<i>Cu</i> cutis,	<i>R</i> right side,
<i>Cut</i> cuticula,	<i>x</i> granular mass in the cavity
<i>d</i> ductule,	of the bulb.

Fig. 1. Section through terminal bulb, ductule, and main duct of a nephridium. Oc. 2.

Fig. 2. Section through a terminal bulb. Oc. 4, tube extended.

Fig. 3. Section through a terminal bulb, the section cutting the latter at right angles to its broadest side. Oc. 4, tube extended.

Fig. 4. Section through terminal bulb. Oc. 4, tube extended.

Fig. 5. Longitudinal section of a nephridial main duct. Oc. 4.

Fig. 6. Section through two fused terminal bulbs. Oc. 4, tube extended.

Fig. 7. Section through terminal bulb and the proximal end of its ductule. Oc. 4, tube extended.

Fig. 8. Part of a transverse section through the dorso-lateral segment of the body wall, showing a portion of the main duct, and a whole excretory duct. Oc. 2.

Fig. 9. Diagram illustrating the arrangement of the nephridia, constructed from the examination of the individual which was the basis for my results in regard to the distribution of these organs. The dotted line represents the outline of the worm. The heavy black lines are the main ducts of the nephridia, and this construction shows their relative lengths as accurately as possible; but in this figure their ventral branches are not distinguished from the dorsal. The colored transverse lines refer to the excretory ducts: the red, to those situated above the nerve-chords, the green, to those below it. The small marginal numbers refer to the excretory ducts, and the roman numerals to the main ducts of the nephridia. I have not attempted to reproduce the relative distances between the excretory ducts of one and the same nephridium, but have simply drawn for each its correct number of excretory ducts.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Ueber den feinern Bau der Leber bei den niedern Wirbelthieren.

Von

**John F. Holm.**

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität Stockholm.)

---

Hierzu Tafel 24 u. 25.

Die Leber ist ein Organ von so eigenthümlicher Function, dass es von Interesse scheint, ihre feinere Structur etwas näher zu kennen. Freilich ist dieses Organ bei den höhern Vertebraten schon genau untersucht worden; bei den niedern aber wurden bis jetzt nur wenige Beobachtungen gemacht. Ich habe deswegen für die folgende Untersuchung die Leber von *Myxine*, *Ammocoetes*, *Petromyzon* und *Acanthias* sowie eine Serie von der Zoologischen Station in Neapel bezogener *Scyllium*-Embryonen benutzt.

Ob der bei *Amphioxus* vorkommende sogenannte Leberschlauch wirklich in irgend einer Beziehung zur Leber der übrigen Vertebraten steht, ist bis jetzt nicht bewiesen. Die Structur des Leberschlauches ist derjenigen des Darmes so ähnlich, dass man davon keine Auskunft über die specifische Function derselben bekommen kann. Die verschiedenen bei den Evertebraten als Leberdrüsen bezeichneten Gebilde sind schon aus dem Grunde nicht mit der Leber der Wirbelthiere homolog, weil bei den erstern das gänzlich fehlt, was bei den letztern speciell kennzeichnend ist, nämlich eine der Drüse den grössten Theil der Blutmasse des Körpers zuführende Vene, die sogenannte Vena portae. Deswegen habe ich mich auf die oben genannte Species beschränkt und fange mit der Beschreibung der Leber von *Myxine* an.

*Myxine.*

Mit Ausnahme einer kurzen Mittheilung von G. RETZIUS in seiner grossen Arbeit „Ueber die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber“, ist es mir unmöglich gewesen in der Literatur etwas über die feinere Structur der *Myxine*-Leber zu finden. R. giebt dort eine Beschreibung der Bilder von den Gallencapillaren, die er mit Benutzung der GOLGI'schen Methode erhalten hatte. Ich komme darauf später zurück. Durch die Güte des Herrn Prof. LECHE war ich im Stande, aus einer Sendung lebender Myxinen, die er von der Westküste Schwedens bekommen hatte, was ich brauchte, herauszunehmen. Die Leber wurde frisch ausgeschnitten und in Sublimat fixirt, dann abgespült und mit Iodalkohol so lange behandelt, bis keine Entfärbung derselben mehr eintrat. Nachher wurde das Object mit Alkohol von steigender Stärke behandelt und in gewöhnlicher Weise in Paraffin eingebettet, dann geschnitten und mit Alkohol von 25 Proc. aufgeklebt. Verschiedene Färbungsmethoden habe ich versucht, z. B. die HEILMEYER'sche, HEIDENHAIN's Eisen-Hämatoxylin, Hämatoxylin-Eosin und die BIONDI-EHRLICH'sche Methode. Von allen diesen habe ich die besten Resultate mit der HEILMEYER'schen und BIONDI'schen Methode bekommen. Die GOLGI'sche Methode habe ich nicht angewandt, da schon RETZIUS die Resultate dieser Methode publicirt hat. Gelungene Injectionen der Leber durch die Vena portae wurden auch erhalten.

Die Leber bei *Myxine* gleicht in grobanatomischer Hinsicht derjenigen der übrigen Vertebraten im allgemeinen und ist ein aus zwei Lappen bestehendes Organ. Von jedem Lappen geht ein Gallengang aus, und diese beiden Gänge vereinigen sich im Ausführungsgang der Gallenblase. Betrachtet man einen Querschnitt eines Lappens, so findet man in der Regel 3—6 grosse abführende Venen, die beinahe immer im Centrum des Leberlappens gelegen sind. Die Aeste der Vena portae sind meistens peripherisch gelegen (Fig. 1, Taf. 24) und senden gegen das Centrum Blutgefässe ab, die durch ein Capillarnetz in die centralen Venen münden. Eine aus Bindegewebe und elastischen Fasern bestehende Kapsel hüllt die Leber ein. Diese Kapsel ist aber sehr dünn und scheint aus netzförmig angeordneten Bindegewebsfasern zu bestehen; auch sie sendet nach innen Fasern ab. Die in der Leber vorkommenden grössern Blutgefässe bestehen aus einer sehr dünnen Intima, von einer Schicht locker gelegener, längslaufender glatter Muskelfasern umgeben. Zwischen diesen Muskelfasern, oder dicht

ausserhalb der Schicht, sind kleinere oder grössere Gallengänge in grosser Anzahl vorhanden. Ein jeder von diesen Gängen ist von einer bindegewebigen Kapsel umgeben. Diese Kapsel liegt aber den Gallengängen nicht dicht an, sondern bildet ein äusseres Rohr, in welchem der Gallengang frei liegt; wenn z. B. der Durchmesser des Gallengangs  $15 \mu$  beträgt, so ist der der Kapsel  $30 \mu$  (Fig. 2, Taf. 24). Die Mächtigkeit der oben genannten Muskelschicht wechselt ein wenig, aber im Durchschnitt findet man sie  $60 \mu$  stark, während die Dicke der Intima nur  $2-4 \mu$  beträgt. Die den secretabsondernden Schlauch umgebenden Blutcapillaren sind relativ gross. Sie messen im Allgemeinen  $7-15 \mu$ ; doch ist dies etwas verschieden in den peripherisch gelegenen Theilen der Leber, wo die Schläuche etwas mehr zusammengedrängt geordnet sind. Die Schläuche haben im Durchschnitt gewöhnlich einen Durchmesser von  $40 \mu$ , und wenn man einen Querschnitt betrachtet, so findet man, dass sie im Allgemeinen aus  $5-10$  radial geordneten Zellen bestehen. Das centrale Lumen hat einen Durchmesser von etwa  $3 \mu$ , der aber bisweilen — speciell in den Theilen der Schläuche, welche in die Gallengänge übergehen —  $6-8 \mu$  erreichen kann. Von dem oben besprochenen Lumen gehen radial oder, wenn ein Schlauch der Länge nach getroffen ist, nach den Seiten, mit Ectoplasmawand deutlich verschene, intercellulär gelegene Secretcapillaren aus, die bis an die Peripherie deutlich zu verfolgen sind. In dieser Hinsicht stimmen meine Bilder mit denjenigen von RETZIUS nicht überein. Nach seiner Figur von den Gallencapillaren von *Myxine* gehen diese intercellulären Secretgänge nur den halben Weg zur Peripherie, während ich in meinen Präparaten sie bis an die Peripherie deutlich verfolgen kann.

Diese Verschiedenheit lässt sich aber durch das schwierige Eindringen des Osmiumgemisches erklären, welches für die schnelle GOLGISCHE Methode nothwendig ist. E. MÜLLER (2 u. 3) hat in der Parotis und Submaxillaris einiger Säugethiere ziemlich ähnliche Bilder der Secretgänge gefunden; speciell sind die seiner Arbeit (3) beigegebenen Abbildungen (fig. 5 u. 6, tab. 27) von Schnitten des Submaxillaris von Kaninchen und Meerschweinchen wegen der Aehnlichkeit mit meinen eigenen Beobachtungen an der Leber von *Myxine* bemerkenswerth.

Die Anordnung der Secretcapillaren der Leber von Amphibien und Reptilien, welche von KRAUSE (4) untersucht worden ist, stimmt mit derjenigen von *Myxine* weniger überein. Die Gallencapillaren und secretliefernden Schläuche gehen direct in die oben genannten Gallengänge über. Man sieht, dass die Zellen niedriger werden und all-

mählich in diejenigen der Gallengänge übergehen; dadurch bekommt das Uebergangsstück ein kegelförmiges Aussehen.

Man kann also die Leber von *Myxine* als eine typische, tubulöse Drüse ansehen, die in ihrer Structur z. B. derjenigen der Submaxillaris der Säugethiere sehr nahe steht. Ein Unterschied liegt aber in dem Vorhandensein einer starken Schicht von glatten Muskelfasern, welche die grossen Blutgefässe umgiebt und die Gallengänge in sich aufnimmt. Was endlich die Ursache dieser Anordnung anbelangt, so lässt sich schwer mit Bestimmtheit etwas darüber sagen. Vielleicht dient sie nur dazu, die Gallengänge zu schützen vor dem Druck der secretgefüllten Schläuche, die sonst vielleicht das Ausfliessen des Secrets verhindern könnten; es mag auch sein, dass diese Musculatur eine directe mechanische Einwirkung auf die Secretentleerung ausübt.

#### *Ammocoetes* und *Petromyzon*.

Angaben über die Structur der Leber von *Ammocoetes* und *Petromyzon* giebt es sehr wenige in der Literatur. RATHKE (5) macht einige Angaben über die Structurverhältnisse der Leber; aber erst SCHNEIDER hat dieselbe mit modernen Hilfsmitteln untersucht. Er bestätigt die RATHKE'schen Angaben über das Fehlen eines Gallenganges und einer Gallenblase bei *Petromyzon* und deren Existenz bei *Ammocoetes*, giebt aber über die feinere Structur wenig Auskunft. VOGT u. YUNG (7), welche die SCHNEIDER'sche Untersuchung besprechen, begnügen sich mit einer Bestätigung derselben. T. W. SHORE u. H. L. JONES (8) geben eine kurze Beschreibung von der feinern Structur der Leber von *Petromyzon* und heben als Resultat ihrer Untersuchung hervor, dass die Leber von *Petromyzon* als eine von einem Netzwerk kleiner Blutcapillaren durchdrungene Zellenmasse aufzufassen ist, welche Capillaren die Leber in eine Menge rings um die grössern Gefässe radial geordneter und anastomosirender Cylinder theilen. Gallencapillaren haben sie nicht gefunden. RETZIUS (1) hat die Leber von *Ammocoetes* mit der GOLGI'schen Methode untersucht und dabei gefunden, dass die Gallencapillaren ganz ähnlich wie bei *Myxine* angeordnet sind, aber einen grössern Durchmesser haben. Ich bin leider bei der Untersuchung der Leber von *Ammocoetes* und *Petromyzon* nicht im Stande gewesen über lebendes Material zu verfügen. Ich hatte nur ein Paar Stadien von *Ammocoetes*, in Pikrinschwefelsäure fixirt, und einige Spiritusexemplare von *Petromyzon*. Durch die gütige Vermittlung des Herrn Prof. LECHE habe ich auch von Herrn Prof. HATSCHEK in Prag einige junge, schön fixirte Stadien erhalten. Leider

waren aber diese Stadien so wenig entwickelt, dass nur die ersten Andeutungen der Leberanlage vorhanden waren. Bei den jüngsten Stadien, wo die Leber entwickelt war, hatte sie im Querschnitt einen Durchmesser von 1 mm. Die Gallenblase liegt ventral, zum Theil in Lebergewebe eingebettet; die ventrale Wand ist frei, ragt aber nicht über die Fläche der Leber hervor (Fig. 4, Taf. 24) und hat im Durchschnit einen Durchmesser von 0,5 mm, nimmt also einen grossen Theil der Leber ein. Rings um die Blase befindet sich eine Schicht, bestehend aus grössern und kleinern Gallengängen, die beinahe alle quergeschnitten sind, also longitudinal angeordnet sein müssen (Fig. 4, Taf. 24); ausserhalb dieser Schicht liegt ein der *Myxine*-Leber ziemlich ähnliches Drüsengewebe, welches den Rest des Raumes ausfüllt. Grössere Blutgefässe sind im Innern der Leber auf diesem Stadium nicht vorhanden, eben so wenig wie die bei *Myxine* beschriebenen glatten Muskelfasern oder Bindegewebe, sondern die grossen Blutgefässe scheinen gleich beim Eintritt in ein die ganze Leber durchsetzendes Capillarnetz zu zerfallen. Eine bindegewebige Leberkapsel ist vorhanden, aber sehr dünn und nur mit stärkerer Vergrösserung deutlich zu sehen. Die Wand der Gallenblase hat eine durchschnittliche Dicke von 40  $\mu$ , wovon 15  $\mu$  auf die Epithelschicht und 25  $\mu$  auf die Tunica propria kommen. Die Anordnung der secretliefernden Schläuche ist derjenigen von *Myxine* ähnlich, nur sind die Secretcapillaren etwas gröber. Intercelluläre Gänge sind überall vorhanden, und man kann von der *Ammocoetes*-Leber im oben beschriebenen Stadium dasselbe sagen, was vorher von der *Myxine*-Leber gesagt wurde: dass sie in ihrem Bau einer zusammengesetzten tubulösen Drüse am nächsten steht. Im nächsten Stadium, das ich untersuchte, hatte die Leber einen Durchmesser von 3 mm und war in ihrem feinem Bau schon sehr verändert. Eine Gallenblase war zwar da, aber sehr reducirt und in die die Leber umgebende bindegewebige Kapsel herausgedrängt. Von der mächtigen Schicht von Gallengängen, die in dem oben zuerst beschriebenen Stadium vorhanden war, sind nur noch einige grössere da, und diese liegen in der bindegewebigen Kapsel oder ganz nahe derselben. Dagegen ist das Blutgefässsystem im Vergleich mit den früher beschriebenen Stadien mächtig entwickelt. Grosse Blutgefässe finden sich im Innern des Organs überall, und viele von diesen sind von einem bei Anwendung der HEILMEYER'schen Methode sich schwarz färbenden Netzwerk von Bindegewebsfasern umgeben. Auch die Blutcapillaren zeigen stark entwickelte Wände. Die tubulöse Structur der Leber ist zwar noch zu erkennen, aber die

Zellen liegen ganz locker, bilden hier und da Schläuche mit Secretcapillaren, scheinen aber im Allgemeinen eher durch diese stark entwickelten Blutgefässe zusammengehalten zu sein. Bei *Petromyzon* ist das Gefässsystem noch mehr als beim letztbeschriebenen *Ammocoetes*-Stadium entwickelt, die Blutcapillaren sind sehr gross, die Drüsen-schläuche aber zusammengedrängt. Von central gelegenen Secretcapillaren ist sehr selten etwas zu sehen, wenn wirklich welche vorhanden sind, die Zellen sind vielmehr ohne System geordnet; aber ein diese Zellenbalken durchdringendes intercelluläres Secretcapillaren-netz ist vorhanden und überall mit den Blutcapillaren in Verbindung, von der Blutmasse nur durch die jetzt sehr dünne Capillargefässmembran geschieden. Dieses Verhältniss der Zellen zeigt sich deutlich auf Präparaten mit BIONDI'scher Färbung. Da ich über frisches Material nicht verfügte, konnte ich leider die GOLGI'sche Methode nicht versuchen. Wir haben hier ein Beispiel, welche Veränderungen der histologische Bau eines Organs durch einen Functionswechsel erleidet. Anfangs eine typische tubulöse Leber mit Gallenblase und Gallengängen und mit einem zum Darm führenden Canal, degenerirt es nach Obliteration dieses Canals theilweise. Gallenblase, -Gänge und Capillaren verschwinden allmählich, die Blutcapillaren dagegen werden grösser und umspülen die Zellenbalken mehr. VOGT u. YUNG (7) heben hervor, dass Galle durch doppelte Transfusion in den Darm übergeführt werden könne und bemerken, dass SCHNEIDER (6) in einigen Darmfalten oder im Darminhalt eine gelbe Farbe gesehen habe, die er der Entleerung der Darmzellen zuschreibt. Diesen Befund kann man ungezwungener dadurch erklären, dass dies durch eine specifische Function der Darmzellen geschieht. Was die Function der *Petromyzon*-Leber betrifft, so können wir vielleicht hier zunächst an eine innere Secretion denken, wie sie für die Thyroidea nachgewiesen ist.

### Haie.

Es sind jetzt 45 Jahre, seit LEYDIG seine Untersuchungen über die Structur der Haileber publicirt hat, und seit jener Zeit ist darüber wenig Neues erschienen. SHORE u. JONES (8) geben mit einigen Zeilen einige Andeutungen von der Structur der *Scyllium*-Leber; sonst aber ist, so weit ich im Stande gewesen bin herauszufinden, nichts Neues vorhanden. Dagegen ist die Entwicklung der Haileber in neuerer Zeit etwas mehr untersucht worden, namentlich von BALFOUR (13) und HAMMAR (12). Während ich an der Zoologischen Versuchsstation der

Königlich Schwedischen Akademie der Wissenschaften im Sommer 1895 studirte, wurde mir durch die Güte des Directors der Station, Prof. Dr. H. THÉEL, eine Menge lebender *Acanthias* zur Verfügung gestellt. Alle die gewöhnlichen Fixirungsflüssigkeiten wurden zur Fixirung der Leber versucht, aber ohne Erfolg. Alkohol fixirte zwar injicirte Lebern genügend, um Injectionspräparate zu bekommen, aber alle feinem Zellstructuren waren zerstört. Pikrin-Salpetersäure, ZENKER'sche und FLEMING'sche Flüssigkeit wurden ebenso ohne Erfolg versucht. Da die Ursache des Misslingens wahrscheinlich in den grossen Oelmassen lag, die in der Haileber abgelagert sind, so war es mir darum zu thun, eine Flüssigkeit zu finden, die das Oel schnell löste und die Gewebe gut fixiren möchte. Eine Mischung von Alkohol und Chloroform im Verhältniss 5 : 1 erwies sich als die beste und wurde nachher benützt. Selbst Stücke von 1—2 cm Seite wurden schnell und gut fixirt. Natürlich konnte eine kleine Schrumpfung der Gewebe nicht ganz vermieden werden, da eine so grosse Oelmasse ausgezogen werden musste. Nachher wurden die Stückchen in gewöhnlicher Weise in Paraffin eingebettet, geschnitten und mit 25 Proc. Alkohol aufgeklebt. Als Färbemethoden habe ich Alauncarmin-Anilinblau, HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin, HELMEYER'sche Färbung und mehrere andere versucht. Resultate mit der GOLGI'schen Methode zu bekommen war natürlich durch das Vorhandensein der grossen Oelmassen unmöglich. Die aus Neapel bezogenen *Scyllium*-Embryonen waren in Sublimat fixirt; sie wurden in gewöhnlicher Weise in Paraffin eingebettet, in Serien zerlegt, mit 25 Proc. Alkohol aufgeklebt und mit Hämatoxylin-Eosin oder nach BRONDI'scher Methode gefärbt. Die injicirten Lebern wurden in Alkohol gehärtet und direct mit dem Rasirmesser geschnitten.

Die Schnitte durch eine injicirte Leber zeigen im Allgemeinen keine regelmässige Anordnung der Blutgefässe; doch kann man auf gelungenen Schnitten eine Anordnung, wie sie Fig. 10, Taf. 25 zeigt, finden. Man sieht dann in der Mitte eine quergeschnittene Vena centralis; gegen diese hin verlaufen von allen Seiten her Aeste der Vena portae, die ganz nahe der Vena centralis sich in ein Capillarnetz auflöst, welches in dieselbe einmündet. Die Leberarterie scheint der Vena portae ganz nahe zu folgen (Fig. 7, Taf. 24) und mündet zuletzt in diese ein. Wenn man einen Schnitt von der fixirten Leber bei schwacher Vergrösserung betrachtet, so findet man wenig, was an die Leberstructur höherer Wirbelthiere erinnert. Man sieht ein reticuläres Gewebe, an das Stützgewebe eines Schwammes erinnernd,

Die Zellkerne sind klein und haben sich verschoben, wie schon SHORE u. JONES (8) bemerkt haben. Die Verschiebung ist verständlich, wenn man bedenkt, dass die Zellen im Leben mit Fett gefüllt gewesen sind, und, wie es bei gewöhnlichem Fettgewebe der Fall ist, Kern und Protoplasma auf einen excentrisch gelegenen, relativ winzig kleinen Raum beschränkt werden. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 8, Taf. 24) sieht man hier und da Zellen, die noch grössere Protoplasmanengen enthalten und noch nicht in Fettzellen umgewandelt sind. Die zuführenden Blutgefässe sind nach ihrem Eintritt in die Leber Anfangs von einem starken, bindegewebigen Netz umgeben. Wenn ein Schnitt eine grosse Vene tangential trifft (Fig. 11, Taf. 25), so tritt dieses Netz besonders schön hervor. Die Gallengänge liegen den Pfortader-Aesten im Allgemeinen sehr nahe, oft durch die eben besprochene Bindegewebskapsel eingehüllt. Die Gallencapillaren lassen sich ziemlich gut mit der HEILMEYER'schen Methode darstellen und zeigen (Fig. 9, Taf. 24) im Allgemeinen dieselbe Anordnung wie bei *Myxine* und *Ammocoetes*, d. h. eine central verlaufende Gallencapillare, die intercelluläre Aeste aussendet. Die peripherische Begrenzung der Drüsenschläuche ist bei der vollständig entwickelten Leber beinahe unmöglich zu verfolgen. Die Fettablagerungen in den Zellen drücken die Drüsenschläuche so dicht an einander, dass eine Grenze selten zu sehen ist. Um einen etwas tiefern Einblick in den Bau zu bekommen, habe ich ein Paar Stadien in der Entwicklung von *Scyllium* untersucht. Das jüngste hatte eine Länge von 28 mm. Ein Querschnitt (Fig. 12, Taf. 25) durch die Leberanlage zeigt ein von grossen Blutlacunen durchsetztes Drüsengewebe. Anlage von Gallengang und Gallenblase ist schon vorhanden, und bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 13, Taf. 25) sieht man die in der Mitte der Schläuche liegenden Secretcapillaren. Das zweite Stadium hatte eine Länge von 36 mm und Fig. 14, Taf. 24 zeigt einen Querschnitt davon. Das Lebergewebe hat sich bedeutend entwickelt, die grossen Blutlacunen sind beinahe verschwunden, und die Gallenblase steht auf einer weit höhern Entwicklungsstufe. Auf diesem Stadium tritt die tubulöse Drüsennatur deutlich hervor. Wenn man sich die Zellen etwas grösser, mit Fett erfüllt denkt, dazu die Drüsenschläuche durch Ausdehnung an einander gedrückt, so bekommt man ein Bild, wie ich es schon für die vollständig entwickelte Leber beschrieben habe.

Fassen wir die Resultate der obigen Untersuchung kurz zusammen, so ergibt sich, dass die Leber der niedern Vertebraten, so lange sie secernirend ist, die Natur einer tubulösen Drüse behält. *Myxine* ist

ein vorzügliches Beispiel dafür. Bei *Ammocoetes* verhält es sich Anfangs ebenso; durch das Aufhören der secernirenden Function geht aber ihre Drüsennatur verloren. Bei den Haien endlich kommen wir, wenn auch beim ersten Anblick von einer Drüsennatur wenig zu sehen ist, durch Vergleich mit embryonalen Stadien von derselben Auffassung, zu der wir in Bezug auf die Structur der *Myxine*-Leber und anderer tubulöser Drüsen gekommen sind. Der ursprüngliche Zustand der Leber ist also jedenfalls der einer tubulösen Drüse gewesen.

Ich habe hier am Schluss meinen besten Dank Herrn Prof. Dr. W. LECHE auszusprechen, der mir immer in zuvorkommendster Weise mit Rath und Hülfe zur Seite gestanden ist.

---

### Literaturverzeichnis.

Die Literatur ist in dieses Verzeichniss nur so weit aufgenommen, als sie die betreffenden Species oder im Texte besprochenen Arbeiten berührt. Ein beinahe vollständiges Verzeichniss der Literatur über die Leber findet sich in A. v. BRUNN's Referat über Verdauungsorgane, in MERKEL u. BONNET, Ergebnisse der Anatomie etc., V. 4.

- 1) RETZIUS, G., Biologische Untersuchungen N. F., V. 3 u. 4.
  - 2) MÜLLER, E., Inter- och intracellulare Körtelgångor, Stockholm 1894.
  - 3) — Ueber Secretcapillaren, in: Arch. Mikr. Anat., V. 45.
  - 4) KRAUSE, R., Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber, in: Arch. Mikr. Anat., V. 42.
  - 5) RATHKE, H., Bemerkungen über den Bau der Pricke, Danzig 1826.
  - 6) SCHNEIDER, A., Beiträge zur vergl. Anat. und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, Berlin 1879.
  - 7) VOGT u. YUNG, Lehrbuch der practischen vergl. Anatomie, Braunschweig 1888.
  - 8) SHORE, T. W. and JONES, H. L., On the structure of the Vertebrate liver, in: J. Physiol., V. 10, 1889.
  - 9) LEYDIG, F., Zur Anatomie und Histologie der *Chimaera monstrosa*, in: Arch. Anat. u. Physiol. 1851.
  - 10) — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
  - 11) — Lehrbuch der Histologie, Frankfurt 1857.
  - 12) HAMMAR, J., Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der frühern embryonalen Leberentwicklung, in: Arch. Anat. u. Physiol. 1893.
  - 13) BALFOUR, F. M., The Development of Elasmobranch Fishes, Memorial edition 1885.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 24 u. 25.

Fig. 1. *Myxine*-Leber. V. portae injicirt  $\frac{3}{1}^0$ . V. P Vena portae, V. C Vena centralis.

Fig. 2. *Myxine*-Leber. Sublimat-Fixirung. Biondi'sche Färbung  $\frac{14}{1}^0$ . B. G Blutgefäße, D. S Drüsenschläuche, B. F Bindegewebsfasern, G. G Gallengänge.

Fig. 3. *Myxine*-Leber. Sublimat-Fixirung. Biondi'sche Färbung. Apochromat 2 mm, Hom. Im.  $\frac{7}{1}^0$ . Int. G Intracelluläre Secretcapillaren.

Fig. 4. *Ammocoetes*-Leber. Pikrinschwefelsäure-Fixirung. G. B Gallenblase. G. G Gallengänge. G. G. G Grosser Gallengang. W Fasrige Wand der Gallenblase  $\frac{7}{1}^0$ .

Fig. 5. *Ammocoetes*-Leber  $\frac{26}{1}^0$ . S. K = Secret- oder Gallen-capillare.

Fig. 6. *Ammocoetes*-Leber. Färbung nach Heilmeyer  $\frac{24}{1}^0$ .

Fig. 7. Hai-Leber. *Acanthias*. Alauncarmin, Anilinblau  $\frac{7}{1}^0$ . V. P Vena portae. L. A Leber-Arterie. G. G Gallengänge.

Fig. 8. *Acanthias*-Leber. Eisen-Hämatoxylin  $\frac{26}{1}^0$  Protoplasmazellen.

Fig. 9. *Acanthias*-Leber. Heilmeyer'sche Färbung  $\frac{13}{1}^0$ . G. P Gallen-capillaren.

Fig. 10. *Acanthias*-Leber. Injection  $\frac{2}{1}^0$ . V. P Vena portae. V. C Vena centralis.

Fig. 11. *Acanthias*-Leber. Reticuläre Stützsubstanz. Heilmeyer'sche Methode  $\frac{6}{1}^5$ .

Fig. 12. *Scyllium*-Embryo 28 mm. Hämatoxylin-Eosin  $\frac{6}{1}^5$ . B. G Blutgefäße. G. G Gallengang. G. B Embryonale Gallenblase.

Fig. 13. Dasselbe. Stärker vergrößert  $\frac{25}{1}^0$ . Drüsen-Structur zeigend. D. S Drüsenschläuche. S. C Secret-Capillaren.

Fig. 14. *Scyllium*-Embryonen 36 mm  $\frac{3}{1}^0$ . G. G Gallengänge. G. B Gallenblase. Z Zur Gallenblase führender Gallengang.

*Nachdruck verboten.  
Üebersetzungsrecht vorbehalten.*

# Diploposthe laevis, eine merkwürdige Vogeltänie.

Von

Dr. Arnold Jacobi in Leipzig.

(Aus dem Zoologischen Institute der Universität Leipzig.)

---

Hierzu Tafel 26 u. 27.

Das Studium der in den Vögeln schmarotzenden Bandwürmer wurde seit dem Erscheinen von KRABBE's systematischen Werken, welche noch auf lange hinaus die Grundlage einer Thätigkeit auf diesem Gebiete sein werden, nicht so eifrig betrieben, wie es der Gegenstand verdient hätte. Die unendlich oft untersuchten Tänieen des Menschen sowie die merkwürdigen Cestoden der übrigen Säugethiere und der Meeresfische erschienen den Helminthologen lange als einziges ergiebiges Forschungsfeld. Erst die neuere Zeit brachte uns anatomische Arbeiten von v. LINSTOW, ZSCHOKKE, MORELL, FUHRMANN, DE FILIPPI und DIAMARE, welche unsern Blick sich wieder mehr auf jene Parasiten lenken lassen. Meist behandeln sie die Einwohner der Landvögel und des Hausgeflügels, während diejenigen der Sumpf- und Wasservögel sich keiner besondern Beachtung ihres innern Baues erfreut haben, obwohl dieser für eine spätere systematische Gruppierung das wichtigste Hülfsmittel abgeben wird. Ich halte es für eine dankbare Aufgabe, diese Lücke nach Möglichkeit auszufüllen, und benutze dazu ein ziemlich umfangreiches Material, welches ich theils selbst während eines sechswöchigen Aufenthalts auf der Kurischen Nehrung sammelte, theils Herrn Dr. C. FLOERICKE in Rössitten verdanke, dessen naturhistorisches Institut Herrn Präparator MÖSCHLER Gelegenheit bot, so manchen an dasselbe eingelieferten seltenen Wandervogel mit Eifer und Verständniss auf Entozoen zu untersuchen. Als ein Ergebniss vorläufiger Studien über den Gegenstand bringe ich folgende Mitthei-

lungen über eine sonderbare Tänie unserer Wildenten, nämlich über *Diploposthe laevis* (DIES.).

### *Diploposthe laevis* (DIES.)

ist ein Bandwurm mit doppeltem Genitalapparat in jeder Proglottis — eine Eigenschaft mancher Cestoden, welche ihnen seit einiger Zeit die besondere Aufmerksamkeit der Specialforscher auf helminthologischem Gebiet verschafft hat. Der mit dem Gegenstand weniger vertraute Leser sieht es vielleicht nicht ungern, wenn ich eine kurze Zusammenfassung der über diesen Punkt bekannten Thatsachen zu geben versuche, zumal die durch Klarheit und Kürze ausgezeichnete Wiedergabe unserer Kenntniss von den Cestoden — ich meine M. BRAUN'S Bearbeitung des 4. Bandes von BRONN'S Classen und Ordnungen des Tierreichs — noch nicht so weit gediehen ist.

RUDOLF LEUCKART stellte 1863 für die *Taenia cucumerina* BLOCH das Genus *Dipylidium* auf. Die Betonung des hauptsächlichsten Charakters der neuen Gattung, das Vorhandensein doppelter Genitalien nämlich, liess die Befürchtung aufkommen, dass so manche andere Tänie mit dieser Eigenschaft, aber vielleicht ohne sonstige Berührungspunkte mit dem Typus der Gattung in diese hineingezwängt werden und somit ein buntes Conglomerat der verschiedenartigsten Bandwürmer sich darin zusammenfinden möchte. Diese Befürchtung hat sich zum Glück als grundlos erwiesen. Die Cestoden mit zweifachem Apparat, von denen wir seitdem Kenntniss erhalten haben, offenbarten noch manche andere Merkmale, die es erlaubten, ihre Besitzer unter neuen Gattungen in Reih und Glied zu bringen. Dahin gehören die Arten des Genus *Moniezia* BLANCH. ('91) aus pflanzenfressenden Säugethieren und *Ctenotaenia* RAILLIET ('93), welche Nager als Herbergsväter besitzt. Ferner *Panzeria* SONS. ('95), welche die Reptilien bewohnen dürfte, und die zu den Bothriocephalen gehörenden *Diplogonoporus* LÖNNB. ('92) und *Krabbea* BLANCH. ('94) aus dem Darne des Menschen in Japan. Den Formen, welche in den Vögeln schmarotzen, hat DIAMARE ('93) seine Aufmerksamkeit gewidmet; er begründete in Folge seiner Untersuchungen über *Taenia digonopora* PASQ. und der Mittheilungen MONTICELLI'S über *T. bifaria* SIEB. ('91) die Gattung *Cotugnia* ('91, p. 11), während eine wohl etwas zu flüchtige Betrachtung von *T. lamelligera* Ow. ihn zur Aufstellung eines weitem Genus veranlasste, welches den anmuthigen Namen *Amabilia* erhielt.

Während wir bei den oben erwähnten Formen die männlichen und weiblichen Keimdrüsen in der Zweizahl angelegt und jedes Paar

davon durch eigene Gänge mit der Aussenwelt in Verbindung treten sehen, besitzen andere nur einen Geschlechtsapparat, aber mit doppelten Leitungswegen. Eine solche ist nach meinen Untersuchungen, über welche ich im Folgenden Bericht erstatte, die *Taenia laevis* DIES., und ich hielt in Rücksicht auf die Eigenthümlichkeiten ihres Baues es für gerechtfertigt, sie zum Typus eines neuen Genus *Diplopostho* zu erheben ('96). In wie weit dasselbe mit *Amabilia* DIAM. verwandt ist, lässt sich nach den Andeutungen dieses Autors — doppelte Cirri, einfache weibliche Keimdrüse — nicht bestimmen; sollte der Bau beider Gattungen sich dereinst identisch zeigen, so würde der ungenügend begründete Name DIAMARES dem von mir aufgestellten zu weichen haben.

Nun zum Gegenstand unserer Betrachtung selbst! Dem Dünndarm einer am 23. September 1895 erlegten Tafelente (*Fuligula ferina* ♀ juv.) entnahm ich zwei grosse Bandwürmer, die nach der Form der Haken und besonders durch die auf beiden Seiten jeder Proglottis stachelförmig hervortretenden Cirren sich als *Taenia laevis* erwiesen. Diese übrigens nicht besonders häufig zu findende Art verdankt ihren Namen dem Altmeister der Deutschen Fischkunde MARCUS ELIESER BLOCH; leider ist aber mit seiner Beschreibung und Abbildung des „glatten Bandwurmes“ (1782, p. 15, tab. 4, fig. 4—6) so wenig anzufangen, wie schon KRABBE ('69, p. 54) bemerkt, dass wir DIESING<sup>1)</sup> als eigentlichen Autor der Species anzusehen haben. Figuren derselben finden sich bei KRABBE (Fig. 165—167) und v. LINSTOW<sup>2)</sup>. Notizen über ihr Vorkommen bei Schwimm- und Tauchenten verdanken wir besonders ZEDER<sup>3)</sup>. *Fuligula ferina* scheint in der That der häufigste Wirth zu sein.

Die Abmessungen meiner Exemplare waren beträchtlich höher als sie KRABBE beziffert, nämlich 32—35 cm. DIESING's und v. LINSTOW's Angaben stimmen besser damit überein. Das höckerige Relief der Körperbedeckung besonders an den ältern Proglottiden war schon am lebenden Thier vorhanden und vertrug sich im Verein mit den zahllosen, auch dem blossen Auge als Stacheln sichtbaren Cirren schlecht mit dem Speciesnamen *laevis*. Die Zahl der Proglottiden mochte 500—600 ausmachen, ihr Längsdurchmesser war bei dem starken Con-

1) Systema Helminthum, 1850, V. 1, p. 541.

2) in: Arch. Naturg., Jahrg. 42, V. 1, 1876, tab. 1, fig. 1.

3) Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer von J. A. E. GOEZE, p. 341.

tractionszustand der beiden Strobilen ein sehr geringer (Fig. 1). Die Form der Haken von 0,021 mm Länge (Fig. 2) wich fast gar nicht von der Abbildung KRABBE'S ab, während v. LINSTOW'S Exemplare in dieser Richtung eigengeartet waren. Kalkkörperchen habe ich trotz allen Suchens in den Geweben weder entdecken noch durch Chemikalien wahrscheinlich machen können, eine Thatsache, welche innerhalb der Ordnung bekanntlich nicht ohne Beispiel dasteht. Die Cuticula ist 0,0048 mm dick, vollkommen homogen und gleichmässig tingirbar, ohne Erhabenheiten oder Durchbohrungen. Die Subcuticularschicht, welche wir nach den Untersuchungen von BLOCHMANN ('95) und ZERNECKE ('95) wohl endgültig als ein die Cuticula erzeugendes Epithel ansehen dürfen, ist ziemlich mächtig (Fig. 3 *scu*); während auf mit Alaunhämatoxylin gefärbten Schnitten bei schwacher Vergrößerung fast nur die zahlreichen Kerne zu sehen sind, lösen starke Systeme das Bild in gestreckte Zellen von Flaschen- oder Spindelform auf, die sich scharf gegen einander abgrenzen.

Zwischen dieser Schicht und der Cuticula hat man bei den Cestoden bisher einen aus Längs- und Querfasern bestehenden Hautmuskelschlauch gefunden. Er ist auch bei *Diploposthe laevis*, wenn schon nur in schwacher Entwicklung, vorhanden. Dicht unter der Cuticula in dem schmalen Raum zwischen dieser und der Subcuticularschicht bemerkt man bei bedeutender Vergrößerung die Querschnitte der zarten Längsfasern als feine Punkte in ein bis zwei Reihen gestellt, während ich die Ringmuskeln auf diesem Wege nicht zu finden vermochte. Leichter sind beide Arten nach der von LEUCKART (II, p. 368) angegebenen Methode auf dünnen Hautschnitten als ein regelmässiges Gitterwerk zu erblicken, doch kreuzen sich die Fasern in Folge der starken Contraction des Bandwurmkörpers unter schiefer, nicht unter rechtem Winkel. Die eigentlichen Körpermuskeln sind dagegen in den drei Formen von Längs-, Quer- oder Transversal- und Sagittal- oder Dorsoventralmuskeln sehr kräftig ausgebildet und meist auch in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen zu beobachten. Ich habe Grund zu der Annahme, dass die Anordnung und Zahl der Längsbündel von Bedeutung für die Systematik der Vogeltänien ist, und möchte die Forscher anregen, diesem Punkt ihre besondere Theilnahme zu schenken. Die Längsbündel sind hier in zwei parallele Reihen gelagert, deren äussere (Fig. 3 *alm*) nahe unter dem Epithel mit gleichmässigen Zwischenräumen unter sich verlaufen und nur in der Gegend der Geschlechtsöffnungen je eine grössere Lücke aufzuweisen haben. Die zweite innere

Reihe ist mehr nach der Markschieht des Parenchyms gerückt (*ilm*) und nimmt nur ungefähr so viel Raum ein wie die Breitenausdehnung der Geschlechtsdrüsen, auch sind die Abstände grösser und unregelmässiger (vergl. Fig. 3). ZSCHOKKE sah bei seiner *T. argentina* (= *T. tauricollis* CHAPMAN) die Längsmuskeln in vier bis sechs concentrische Schichten angeordnet ('88, p. 2), MORELL ('95) bei *T. constricta* MOLIN, *T. globifera* BATSCI und *Davainea urogalli* (MODEER), wie es scheint, nur in einer Reihe; FUHRMANN endlich beobachtete an *T. depressa* SIEB. und *T. capitellata* RUD. eins, an *D. dujardini* KR. hingegen zwei Systeme, dessen äusseres nicht in Bündel geordnet war, sondern einen ziemlich gleichmässigen Mantel um das innere regelrecht ausgebildete System abgab. Fasern, wie er sie bei *T. depressa* SIEB. beobachtete, erstrecken sich auch bei unserer Art von der Cuticula her bis in die Markschieht zwischen den Muskelbündeln durch, durchkreuzen und umspinnen diese dabei oft; Myoblasten konnte ich dagegen nicht an ihnen entdecken. Wahrscheinlich sind sie elastischer Natur (Fig. 8 *ef*). Die Längsmusculatur endigt nicht, wie dies LEUCKART ('81—89, p. 372) bei *T. saginata* fand, am Vorder- und Hinterrand der Proglottide, sondern verläuft vom Kopf bis zum Ende des Wurms ununterbrochen in annähernd gleicher Stärke durch die Gliederkette. Wohl ausgeprägt sind auch die Quermuskeln; sie umgeben die innern Organe und zeigen oft sehr deutliche Bildungszellen (Fig. 17 *rm*). Das Gleiche gilt von den Sagittalfasern, die in Menge besonders die Mittelschieht durchziehen und meist Myoblasten von Spindelform tragen.

Das Excretionssystem konnte ich nur in den Gliedern beobachten, da dem einen meiner Exemplare der Scolex fehlte, der des andern aber bei der Untersuchung der Haken zerstört wurde. Es besteht dort aus zwei Paaren von Längsgefässen, einem weitem und einem von diesem aus nach innen gelegenen engern Paare (Fig 3 *wg*). Diese Anordnung ist jedoch nicht die ursprüngliche, vielmehr liegen in den jungen Gliedern des Halstheils die Gefässe, deren mehr rundem Querschnitt entsprechend, dorsoventral über einander; mit der zunehmenden Abflachung der Proglottiden rückt dann das dorsal gelegene schief nach innen, bis es endlich unter gleichzeitiger Verengerung seinen endgültigen Platz erreicht. Die Wandung der Gefässe ist von dichterem, kernreichem Parenchym umgeben. Queranastomosen zwischen den Längsgefässen vermochte ich ebenso wenig zu finden wie FUHRMANN bei *T. capitellata*.

Die Hauptnerven verlaufen nahe dem Rand des Gliedes und dicht neben den Begattungswerkzeugen auf deren ventraler Seite, ungefähr in gleicher Höhe mit den Excretionsgefässen (Fig. 3 n). In jedem Glied zweigt sich vorn und hinten ein Seitenzweig nach aussen und nach innen ab; leider glückte es mir nicht, festzustellen, ob diese letztern eine Querverbindung zwischen den beiden Längsstämmen bilden. Ausser diesen Theilen des Centralnervensystems enthält das Parenchym, und zwar vorzugsweise in der Marksicht, noch grosse, zwei- bis vierpolige Ganglienzellen mit deutlichen Kernen (Fig. 18a und b). Aehnliche Zellen liegen regelmässig in unmittelbarer Nähe der grossen Längsmuskelbündel, nach denen sie nicht selten feine Ausläufer abzusenden scheinen. Ihre Form, Grösse und constante Lage sprechen dafür, dass wir es mit motorischen Ganglienzellen zu thun haben, welche entweder mit dem subepithelialen Plexus oder mit den grossen Längsnerven in Verbindung stehen dürften.

Das Eigenthümliche im Bau der Geschlechtsorgane war bereits in der Diagnose der Gattung enthalten und macht aus dieser, wenn wir von der ungenügend bekannten *T. lamelligera* Ow. absehen, einen neuen Typus unter den Bandwürmern mit doppeltem Genitalapparat. Die Verdopplung erstreckt sich aber, wie schon oben bemerkt, nur auf einen Theil der Organe, nämlich die ableitenden und zuführenden Wege der Samenelemente, also Vas deferens und Vagina nebst den dazu gehörigen Begattungswerkzeugen. Einfach sind dagegen der Eierstock und die Gruppe der Hoden, Dotterstock, Schalendrüse, Uterus sowie die Verbindungsgänge zwischen den einzelnen Drüsen, wie Eiergang, Dotter- und Schalendrüsengang, Vasa efferentia und Ootyp. Wie ersichtlich, kommt der *Diploposthe laevis* der Besitz doppelter Geschlechtsorgane nur mit einer gewissen Einschränkung zu.

Fig. 3, welche eine Uebersicht über den Bau einer Proglottide giebt, zeigt, dass der keimbereitende Theil des Genitalapparats dicht in der Mitte zusammengedrängt, über und unter einander gelagert ist, währenddem die Ausführungsgänge weit beträchtlichem Raum einnehmen. Aus diesem Grund hat die Bezeichnung „dorsal“ und „ventral“ für die Orientirung der Organe nur geringen Werth; ich nenne im Folgenden die Längshälfte einer Proglottide ventral, welcher die Excretionsgefässe angehören, die andere also dorsal. Eben deshalb verschaffen weder Quer- noch Flächenschnitte einen unmittelbaren Einblick in die Situation, sondern nur die Combination des auf beide Arten Gewonnenen. Wir wollen uns zunächst den weiblichen Organen zuwenden. Ein Blick auf Fig. 3 unserer Tafel zeigt genau

in der Mitte des Gliedes den Dotterstock (*ds*), einen Körper von der Form einer Traube oder eigentlich besser von der Form einer Himbeere, denn dieser ähnelt er am meisten als eine Kugel, von der man ein Segment abgetragen hat. Die Aehnlichkeit wird vermehrt durch seinen Aufbau aus kleinen Kugeln, wie die Früchtchen einer Himbeere, und durch den Dottergang, welcher der abgestutzten Basis eingefügt ist, wie an jener der Stiel (Fig. 10 *ds*). Eine jede dieser Kugeln bildet eine Anhäufung von runden Dotterzellen mit grossem, rundem Kern, welchen Carmin und Hämatoxylin ganz intensiv färben. Den Dottersack umgeben rechts und links die beiden Hälften des flügelartigen Eier- oder Keimstockes (Fig. 3, 9, 10 *ov*). Auch er hat Traubengestalt, besteht aber im Gegensatz zu der Eiweiss liefernden Drüse nicht aus Kugeln, sondern aus langen Schläuchen, die an ihrer Basis nahe an einander grenzen, später fingerförmig abstehen. Diese Schläuche sind mit Eizellen so prall gefüllt (Fig. 10), dass diese oft ihre ursprünglich runde Form durch die nahe gegenseitige Berührung in eine vieleckige verwandeln. Sämmtliche Schläuche convergiren nach dem Mittelpunkt des Gliedes zu und münden je in ein kurzes, weites Rohr, welches, sich ebendort mit seinem Gegenüber vereinigend, das später zu besprechende Atrium bildet (Fig. 10 *atr*). Der dritte Theil des weiblichen Organcomplexes, die Schalendrüse (Fig. 10 *sdr*), hat den vielen Cestoden zukommenden Bau einer Maulbeere, welche lange einzellige Drüsen mit basalem Kern zusammensetzen. In den „trächtigen“ Gliedern (LEUCKART) wird die Thätigkeit der Schalendrüse in höherem Maasse erfordert; sie vergrössert sich dadurch und geht durch den Druck des sich erweiternden Uterus aus der Kugelform in eine stark abgeflachte über.

Die Lage der einzelnen Bestandtheile des weiblichen Genitalapparats zu einander lässt die Vergleichung von Flächen- und Querschnitten erkennen. Hiernach verengert sich jede Hälfte des Keimstockes an der dorsalen und der hintern Seite nach innen zu (Fig. 10) und umfasst den schief von unten nach oben (i. e. von hinten nach vorn) liegenden Dotterstock, welcher dabei über das Atrium hinübergreift und zugleich die zwischen ihm und dem Ovarium befindliche Schalendrüse verdeckt (Fig. 3, 9).

Die Betrachtung der Gänge, welche die weiblichen Drüsen unter einander und mit der Aussenwelt verbinden, wollen wir mit den letztern beginnen. Man erblickt auf beiden Seitenkanten des Gliedes je eine Vertiefung von der Form eines kurzen Rohrs — die Genitalcloake (Fig. 3 und 4 *gel*), welche männliche und weibliche Begat-

tungswerkzeuge einschliesst. In ihrem Grund öffnet sich, und zwar ventral und etwas oberhalb vom Cirrus, der Anfangstheil der Scheide in Gestalt einer wohlausgebildeten Vulva (Fig. 3 und 4 *v*). Trichterförmig und halb so lang wie der Cirrus im noch nicht ausgestülpten Zustande, ist sie mit langen, schräg nach einwärts gerichteten Chitindornen ausgekleidet, welche wohl eher Reizorgane sind als ein Reusenapparat, der den eingeführten Zoospermien die Rückwanderung verwehren könnte. Diese Stacheln sind eine unmittelbare Fortsetzung der Dornenbekleidung des Cirrus, entstehen auch in jungen Gliedern mit jenen gleichzeitig und aus demselben Bildungsgewebe. Eine Schluckvorrichtung oder irgend eine andere als Sphincter dienende Muskelgruppe scheint nicht da zu sein. Die Vulva verengt sich zur Vagina (Fig. 3, 9, 10 *vag*) und verläuft als solche mit wenigen Krümmungen nach dem Keimstock, in dessen Nähe sie eine Erweiterung erfährt, jedoch von so geringem Umfang, dass diesem Abschnitt kaum der Wert eines Receptaculum seminis zukommt<sup>1)</sup>. Auch tritt die Erweiterung nur nach der Befruchtung durch den Druck der abgelagerten Spermamassen auf; der jungfräulichen Scheide fehlt sie. Das Gewebe der Vagina besteht ursprünglich aus einer innern structurlosen Membran und einem auf dieser ruhenden Belage von kurzen, cylindrischen Epithelzellen mit stark sich färbendem Kern (Fig. 11 und 12); diese Zellen von ursprünglich rundem Querschnitt auf der Fläche nehmen mit der zunehmenden Streckung des Canals ovale Form an, während sich zwischen ihnen eine glashelle Intercellularsubstanz ausbildet, bis sie mit der erreichten weiblichen Reife die ursprünglichen Cylinderzellen ganz verdrängt und das Organ zu einem einfachen Schlauch ohne erkennbare Structur geworden ist. Die Vereinigung der beiden Vaginae findet unter dem Verbindungsstück der Flügel des Keimstocks statt, mit dem sie einen weiten, lacunenähnlichen Raum, ein Atrium bilden (Fig. 10 *atr*). In diesem Atrium muss aller Wahrscheinlichkeit nach die Befruchtung der Eizellen eintreten.

Ist diese erfolgt, so treten die Eier durch einen weiten Trichter in den ziemlich engen Eiergang ein (Fig. 10 *bc*), der sie in

1) Ich möchte hier die Bemerkung einschalten, dass es sich nicht empfiehlt, den Ausdruck Receptaculum seminis für das Samenbehältniss beider Geschlechter anzuwenden, wie dies u. A. MORELL ('95) verschiedentlich thut, da hierdurch Missverständnisse entstehen können. In der Morphologie sind vielmehr die Bezeichnungen Vesicula seminalis = „Samenblase“ für das männliche, Receptaculum seminis = „Samentasche“ für das weibliche Organ üblich und empfehlenswerth.

geschlängeltm Verlauf zur Schalendrüse leitet. Kurz vor dieser vereinigt er sich gabelförmig mit dem Dottergang (*dg*), durchläuft so die Schalendrüse und mündet endlich als Oviduct (*oot*) nach mehrfachen Krümmungen in den Uterus in der Mitte seiner gesammten Länge ein (vergl. die Erklärung zu Fig. 10). Die Wandungen der beschriebenen Gänge setzen sich aus kurzen, säulenförmigen Zellen über einer Tunica interna zusammen, die am Dottergang besonders dicht stehen und stark tingirbare Kerne besitzen. Der Uterus (Fig. 3, 9, 10 *ut*), ein gleichmässig weites Rohr, erstreckt sich durch die ganze Breite des Gliedes ventralwärts zwischen den beiden Cirrusbeuteln auf dem Querschnitt — zwischen Keimstock und Hoden auf dem Längsschnitt desselben. Er beginnt bald nach erfolgter Aufnahme von Samenelementen in die Vagina sich mit Eizellen zu füllen, drängt mit der Zunahme seines Breitendurchmessers die andern Geschlechtsorgane, die Musculatur und die Gefässe erst nach der Peripherie, um sie endlich bis auf die widerstandsfähigen männlichen Begattungswerkzeuge, die sich noch im ältesten Gliede finden, den Anfangstheil der Scheide und die grossen Längsmuskelbündel gänzlich zum Schwunde zu bringen. Auf diesem Stadium bildet er einen weiten Sack oder Schlauch, welcher den Innenraum der Proglottide bis auf eine schmale Randzone einnimmt und durch eine Anzahl Septen in Kammern eingetheilt ist, dergestalt jedoch, dass ein weites Loch die Verbindung zwischen diesen herstellt (Fig. 16). Die reifen Eier, welche den trächtigen Uterus prall ausfüllen, bestehen aus einer dreifachen Hülle (Fig. 14). Die äussere, sehr zart und dehnbar, nimmt durch die Berührung mit den andern Eiern und durch den Einfluss der conservirenden Chemikalien mannigfaltige unregelmässige Formen an, während die beiden innern weit derber und widerstandsfähiger sind, so dass sie die ovale Eiform zu bewahren in der Lage sind. In der innersten dritten befindet sich der Embryo, welcher neben grössern und kleinern Dotterkugeln sechs Häkchen in der gewöhnlichen Gruppierung zu zwei und zwei besitzt; dieselben sind wesentlich anders geformt als die Haftorgane des definitiven Thiers (Fig. 15).

Die Betrachtung der männlichen Geschlechtsorgane, der wir uns jetzt zuwenden wollen, wird uns mit mehreren Besonderheiten in ihrem Bau bekannt machen, deren Deutung alsdann versucht werden soll. Es empfiehlt sich dabei, von innen nach aussen zu gehen, und somit treffen wir zuerst auf die samenbereitenden Organe, die Hoden (Fig. 3, 7, 9 *t*). In der Dreizahl angelegt, ist ihre Stellung zu den weiblichen Keimdrüsen so, dass zwei von ihnen auf der einen Seite

des Dotterstockes, welcher die Mittellinie bezeichnet, der dritte auf dessen anderer Seite liegen. Von oben gesehen, schauen sie unter dem Ovarium, je nach dem Grad ihrer Reife, etwas nach der Rückseite des Gliedes hervor. Ihre Form ist auf dem Querschnitt ungefähr rund, in der Längsansicht hingegen in Folge der Kurzgliedrigkeit flacher, pfannkuchenartig (Fig. 9), ihre Grösse im Allgemeinen gleich. Innerlich besteht der Hoden im Zustand der Reife aus zahlreichen kugelförmigen Häufchen von Zellen, den Spermatiden. Indem jede Zelle sich zu einem Samenfaden umbildet, entstehen Büschel von Zoospermien, die geschlängelt und geknäuelte die Räume zwischen den Spermatidengruppen ausfüllen. Alles wird von einer feinen, einzelne Kerne besitzenden Membran umgeben (Fig. 13).

Die Samendrüse schickt ihre Erzeugnisse durch ein kurzes Vas efferens (*ve*) zum Vas deferens (*vd*), welches die Proglottide in ihrer ganzen Breite durchzieht. So weit war die Anlage des männlichen Apparats eine einfache, in seinem weitem Verlauf bildet sich jedoch der Leitungscanal doppelt aus. Wie mag sich aber hierzu die ungerade Zahl und ungleiche Vertheilung der Hoden im Raume verhalten? Man könnte sich denken, dass die zwei einander genäherten Hoden ihre Geschlechtsstoffe nur nach der einen Seite hin beförderten, der jenseits der Mittellinie vereinzelt liegende nach der andern. Dagegen spricht jedoch sowohl die gleiche Grösse der Drüsen, als auch die der andern Samenverhältnisse unter sich. Es wäre doch wohl anzunehmen, dass z. B. die Samenblase, welche die Absonderungen zweier Drüsen aufzunehmen hat, umfangreicher sein müsste als ihr Gegenüber, welches nur die halbe Arbeit zu leisten hat. Dem ist jedoch nicht so; ich vermute vielmehr, dass die Samenfäden sich sämmtlich nach der Seite des Leitungsapparats hin bewegen, die sich im Zustand geschlechtlicher Reizung befindet.

Kurz nach Aufnahme der Vasa efferentia erweitert sich das Vas deferens beiderseits ganz unvermittelt zu einer mächtigen Samenblase (*vs*). Birnförmig von Gestalt, wird sie theilweise von den äussern Enden der Ovarialschläuche bedeckt. Ihr höckeriges Aussehen (s. Fig. 3 und 9) rührt davon her, dass sie dicht mit prismatischen Prostatazellen von verschiedener Länge bedeckt ist, deren Aussenflächen und -Kanten sich eng berühren (Fig. 7 *pr*). Die Drüsenzellen erstrecken sich in geringer Ausdehnung auf den weitem Verlauf des Samenleiters, welcher nach Verlassen der Samenblase in mannigfachen Windungen, ohne jedoch Schlingen zu bilden, nach dem Cirrusbeutel verläuft. Kurz vor ihm tritt eine kleine Erweiterung in Form einer

ovalen Blase auf (Fig. 7 *ew*) und nach dem Eintritt in das Organ eine zweite von ähnlichen Abmessungen (Fig. 4 *ewi*). Beider Bestimmung ist mir unklar — vielleicht helfen sie beim Herauspressen der Samenflüssigkeit, zumal von jener ersten Erweiterung ab das Vas deferens mit einer Ringmuskulatur, welche dem Auge als feine Querstreifung sichtbar wird, versehen ist (Fig. 4). Nachdem es den Cirrusbeutel durchlaufen hat, tritt es in den Endabschnitt des männlichen Apparates, den Cirrus, ein. Dieser ist bei unserer Tänie schon mehr als das Endstück des Samenleiters geworden, er hat sich zu einem besonderen, wohl ausgebildeten Organ entwickelt (Fig. 3, 4, 7, 8 *ei*). Dem Cirrusbeutel aufsitzend und halb so lang wie dieser, ist er ein drehbarer, an der Spitze etwas verjüngter Zapfen und ragt im unge reizten Zustand mehr oder weniger aus der Genitalcloake hervor. Beim Eintritt in den Cirrus bekleidet sich die innere Wand des Vas deferens mit feinen Stacheln, die, bald an Grösse zunehmend, sich über die ganze Oberfläche des Begattungswerkzeugs bis auf den Grund der Genitalcloake verbreiten. Querschnitte durch den Cirrus (Fig. 5) belehren uns, dass diese Dornen die Form rückwärts gekrümmter Häkchen von  $4,8-6,4 \mu$  Länge haben, mit breiter Basis einer Cuticula aufsitzen und, in steile Spirallinien geordnet, sich um ihn winden, dergestalt, dass, von oben gesehen, der Basaltheil jedes Hakens den der Nachbarreihe theilweise deckt. Wie ich schon bei Besprechung des weiblichen Apparats mittheilte, geht die Dornenbekleidung des Cirrus bis in die Vulva hinein, doch sind die Stacheln dort länger und nicht gekrümmt, also mehr borstenförmig.

An einer Proglottide hatte ich Gelegenheit, den ausgestülpten Cirrus zu beobachten, ein Bild, das Fig. 8 zur Darstellung bringt. Man sieht den bedornen Theil des Samenleiters in Form einer Keule beinahe ganz aus dem Cirrus hervorgetreten und scharf von ihm abgesetzt, wobei der hintere unbewehrte Abschnitt als Samenkanal hell durchschimmert. Das Vas deferens wird so gewissermaassen zur Glans penis, der Cirrus zum Praeputium. Auch fanden sich einmal in einem Gliede drei männliche Geschlechtstheile, von denen zwei neben einander in der gemeinschaftlichen Geschlechtscloake lagen.

Der innere Bau des Cirrus lässt sich nur im Zusammenhang mit seinem Anfangsorgan beschreiben, das ich aus gewissen Gründen bisher unerwähnt liess — dem Cirrusbeutel. Dieser ist ganz eigenartig zusammengesetzt und weist Gewebe auf, die zwar schon bei einigen andern Tänien aufgefunden, aber ihrer Natur nach jedenfalls verkannt worden sind, weshalb ich etwas länger bei diesem Punkte

verweilen zu dürfen glaube. Der Cirrusbeutel liegt jederseits dicht am Seitenrande der Proglottis in der Queraxe neben dem Hauptnervestamm als ein Schlauch von langgestreckter Eiform, umgeben von einer gegen das Körperparenchym scharf abgegrenzten Zone hellen, blasigen Gewebes, durch welches man die feine regelmässige Längsstreifung des Organs sehr deutlich durchschimmern sieht (Fig. 3, 7, 8); die Länge ist ungefähr die der Samenblase. Am Hinterende setzen sich zwei starke Muskelzüge, die Retractoren des Cirrusbeutels, an (Fig. 3 *reb*), welche geradlinig bis zu den centralen Geschlechtstheilen verlaufen — anscheinend ohne mit den eigentlichen Parenchymmuskeln in Verbindung zu treten. Im Innern besteht das Organ aus einer Kapsel aus solider Membran (Fig. 4, 6 *ik*), welche ihm die schon erwähnte längliche Eiform giebt und sich nach vorn als die Cuticularbekleidung des Cirrus fortsetzt. Der Länge nach durch diese Kapsel zieht sich, je nach dem Contractionszustande mehr oder weniger geschlängelt, der Samenleiter (*vd*), welcher in ein eigenthümliches contractiles Gewebe (*cg*) eingebettet ist. Dieses besteht aus sehr hellen, kernhaltigen Fasern, welche sich schräg vom Vas deferens nach der Kapselwand erstrecken, daselbst anhaften und unter einander theils durch vereinzelte Ausläufer, theils durch grossmaschiges Parenchym verbunden sind (vergl. besonders den Querschnitt Fig. 6). Das contractile Gewebe ist auch dem Cirrus bis in seine äusserste Spitze eigen und dürfte zum Herausstülpen des Vas deferens dienen.

Kehren wir jetzt zu der äussern Erscheinung des Cirrusbeutels zurück. Seine charakteristische Längsstreifung rührt von einer ganz eigenthümlichen Art Längsmuskeln, Muskelbändern oder besser Muskelplatten her, die bei ganz geringer Dicke ungefähr 12—15mal so lang wie hoch sind (Fig. 4 *mp*) — vergleichbar einer Messer- oder Säbelklinge. Einzelne theilen sich in halber Höhe, so dass auf dem Querschnitt die Figur einer Gabel oder eines Y entsteht (Fig. 6 *mp*). Sie ruhen senkrecht mit ihrer ganzen Länge auf der Innenkapsel, ohne mit ihr verbunden zu sein; vorn und hinten setzen sie sich meist scharf von Cirrus und Samenleiter ab, nur selten zerfasert sich die Spitze des Muskels. Die Höhe einer Platte beträgt 0,032—37 mm, die Dicke 0,0016 mm. Die Structur dieser eigenthümlichen Gebilde ist auch bei stärkster Vergrösserung eine homogene, ihre Oberfläche ocker-gelb und glänzend und die Aufnahme von Farbstoffen eine sehr lebhaft. Eine Musculatur des Cirrusbeutels wie die vorstehende war mir bisher weder aus der Literatur noch bei andern untersuchten Tänien bekannt, und ich glaubte ihr Vorhandensein bei *Diploposthe laevis* als

neue Thatsache ansehen zu dürfen, als eine inzwischen erschienene Arbeit von FUHRMANN ('95), deren Kenntniss ich der Zuvorkommenheit des Herrn Verfassers schulde, ganz ähnliche Organe bei *Taenia depressa* v. SIEB. beschrieb und abbildete. Man darf gespannt sein, bei welchen Vogelbandwürmern sich das gleiche Vorkommen nachweisen lassen wird.

Rings um den Cirrusbeutel liegt eine vom Körperparenchym durch bindegewebige Membran (Fig. 4 und 6 *bm*) abgeschiedene helle und durchsichtige Gewebszone (Fig. 3, 4, 6, 7, 8 *myb*). Sie wird durch ein stärkeres Vergrösserungssystem aufgelöst in einzelne flaschenförmige Zellen, die je nach dem frühern oder reifern Alter der Proglottide mehr oder weniger feingekörnten Plasmas bis zu seinem völligen Schwunde im trächtigen Gliede bergen; hiernach richtet sich auch ihre Färbbarkeit. Oft, aber nicht immer enthalten sie einen stark tingirten Kern, welcher stets dem Halse der Flasche genähert ist. Das im Halse enthaltene Protoplasma wird nicht selten durch Collabiren der Wandung ganz verdrängt und jener zu einem feinen Faden verengert. Dem so geschilderten Bau nach ähneln die Zellen vollständig einzelligen Schleimdrüsen, und als „elementi glandulari“ bezeichnet auch DIAMARE ähnliche Gebilde an demselben Orte bei *Dipylidium caninum* (L.), ('93, tab. 3, fig. 36 *elg*)<sup>1</sup>).

Was für eine Aufgabe sollten aber Drüsen an diesem Orte haben? Etwa das innere contractile Gewebe des Cirrusbeutels durch ihr Secret geschmeidig machen? Bei unserer Form wäre dies schon dadurch ausgeschlossen, dass der Ausführungsgang der angeblichen Drüsenzellen sich nie zwischen den Muskelplatten bis zur Innenkapsel verlängert und diese, wie schon mitgetheilt, vollständig solide, ohne Durchbohrungen ist. Auch FUHRMANN beschreibt und zeichnet bei *Taenia capitellata* RUD. und *T. depressa* v. SIEB. einen epithelartigen Zellenbelag des Cirrusbeutels ('95, p. 453, tab. 14, fig. 9 und 15 b), hält die Zellen jedoch nach Form und Lage keineswegs für Drüsen, sondern für plattenepithelartige Zellgebilde. Wenn man das in Rede stehende Gewebe bei FUHRMANN'S Arten wie bei der meinigen als gleich geartet annimmt, wofür die sonstige grosse Aehnlichkeit im Bau des männlichen Geschlechtsorganes, besonders der Besitz eigenthümlich geformter Muskeln, spricht, so kann ich mich seiner Deutung als Plattenepithel nicht anschliessen und zwar aus folgendem Grunde.

1) Fig. 6 ähnelt, jedoch in umgekehrtem Sinn, einem Querschnitt durch *Ascaris* mit seinen rinnenförmigen Längsmuskeln und ihrer blasenartig nach innen gedrängten Marksubstanz.

Betrachtet man einen Querschnitt durch den Cirrusbeutel (Fig. 6) bei starker Vergrößerung, so sieht man, wie manch eine Flaschenzelle durch ihren Hals an eine Muskelplatte herantritt und organisch damit verschmilzt. Ich behaupte demnach, dass jede Zelle nichts anderes ist als der Myoblast der mit ihr zusammenhängenden Muskelplatte. Um diese Annahme zu erhärten, muß ich mich zur Entwicklung der Geschlechtsorgane wenden.

Aus dem gleichmässigen kernreichen Bildungsparenchym des Halstheils der Strobila sondert sich in den ersten noch beinahe drehrunden Gliedern eine central zwischen den vier Gefässstämmen gelegene Gruppe stark tingirbarer Kerne ab. Bald gliedert diese sich in seitliche Aeste aus, wodurch eine charakteristische **III**-förmige Figur entsteht, die ursprüngliche Anlage des gesammten Geschlechtsapparates und Geburtsstätte aller seiner spätern Theile (Fig. 22 a und b). Man bemerkt eine keilförmige mittlere Masse (*kd*), aus der die weiblichen und, freilich beträchtlich später, die männlichen Keimdrüsen hervorgehen, und zwei sich ventralwärts um die Excretionsgefässe biegende und dann zwischen diesen und dem Nervenstamm nach der Rücken-seite laufende Flügel, welche die späteren Leitungswege der Geschlechtsproducte erzeugen (*vdp*).

In den nächsten Gliedern, deren Querschnitt schon die plattgedrückte Eiform angenommen hat (Fig. 22 c), vermögen wir an den flügel förmigen Ausgliederungen der Genitalanlage bereits mehrere Abschnitte zu unterscheiden — die Bildungszonen des Vas deferens (*vdp*), des Cirrusbeutels (*cbp*) und der Genitalcloake (*gr*). Letztere windet sich unten um den Hauptnerven herum.

Mehrere Zwischenstadien übergehend, sehen wir nunmehr, während die Keimdrüsenanlage vorläufig noch ein formloser Kernhaufen bleibt, den primitiven Leitungsgang (*vdp*) sich in zwei sondern, die ventrale Vagina (Fig. 19 *vag*) und den Samenleiter (*vd*); beide verschmelzen vor der Cirrusbeutelanlage wieder zu einer Masse, aus welcher sich die Genitalcloake bilden soll. Zugleich hat sich die Bildungszone des Cirrusbeutels (Fig. 22 c *cbp*) scharf zu einer knopfartigen Verdickung des Samenleiters entwickelt, die durch eine seichte Einschnürung bereits die beiden Abschnitte Samenblase (Fig. 19 *vs*) und Cirrusbeutel (*cb*) andeutet. Aus der distalen Verschmelzung von Vas deferens und Vagina erstreckt sich ein langer Strang unmittelbar am Hauptnerven vorbei nach dem Rande des Gliedes — als späteres Genitalrohr (*gr*) der Durchbruchsweg der Genitalcloake nach aussen. Alle Organe bestehen aus einem Haufwerk kleiner runder Parenchym-

kerne, dessen Gleichmässigkeit nur durch Unterschiede in der Fähigkeit zur Farbstoffaufnahme unterbrochen wird.

Von dem oben geschilderten Stadium ab geht die Entwicklung der Leitungswege auf später zu betrachtende Weise schnell ihrem Endziel entgegen, während die Keimdrüsen darin weit langsamer vorgehen. In Fig. 24 haben die beiden Vaginae sich bereits mit einer Grenzmembran umgeben und nach dem Centrum zu einem Gang vereinigt, welcher im reifen Glied sehr kurz wird. Dagegen hat die Keimdrüsenanlage erst einen undeutlich zweiflügligen Eierstock (*ov*) und den Dotterstock mit Dottergang (*ds*, *dq*) erzeugt; letztere beide heben sich für das Auge nur durch ihre dunkelfarbigen Kerne von dem Nachbargewebe ab. In diese Epoche fällt das Erscheinen der Hoden als rundlicher Zellenmassen, die sich schnell mit einer feinen Tunica umgeben (*t*). Ihre Herkunft ist bekanntlich seit LEUCKART'S grundlegenden Untersuchungen in der ersten Auflage seines Parasitenwerks eine strittige Frage geblieben, welche ich bei unserer Species dahin beantworten muss, dass die Hoden wohl eine räumlich und zeitlich von den andern Organen recht fernstehende Entwicklung nehmen, aber doch wie diese der ursprünglichen Keimdrüsenanlage ihr Dasein verdanken und zwar dergestalt, dass sie sich aus dem Bildungsgewebe aufbauen, welches von jenen unbenutzt blieb. Mit dem Samenleiter treten sie erst viel später in Verbindung.

Zu den Ausführungsgängen zurückkehrend, sehen wir (Fig. 21) die Cirrusbeutelanlage jetzt vollkommen in Samenblase (*vs*) und den Cirrusbeutel selbst geschieden, auch hat jene als Intima das Vas deferens, dieser die Cuticularbekleidung des spätern Cirrus abgesondert (*vs*, *ci*), welche beide man auf der Abbildung durchschimmern sieht. Die Zellenbekleidung der beiden Organe entwickelt sich zu dem Belage der Prostata drüsen, bezw. Myoblasten. Sehr deutlich und ganz typisch geformt (vergl. Fig. 17 unten) treten uns diese letztern in dem Stadium auf Fig. 20 entgegen: die indifferenten Parenchymkerne haben sich zu hellen Zellen von Halbkugel- oder Eiform umgebildet, und an den Seiten erblickt man bereits als schmale, unter dem Mikroskop hellglänzende Bänder die von ihnen entsprossenen Muskelplatten. Im Verlauf der Entwicklung kann man ziemlich deutlich die Umformung jener Bildungszellen von der gedrunenen, mit breiter Basis dem Muskelement aufsitzenden Gestalt durch die sich am Grunde verengernde (Fig. 17 oben) zu der sonderbaren Flaschenform im reifen Glied verfolgen. Ob nur ein einziger Myoblast oder ihrer mehrere eine solche Muskelfaser erzeugen, lässt sich bei den

zahllosen Ueberschneidungen des mikroskopischen Bildes nicht gut feststellen, doch bin ich der letztern Ansicht, weil die Myoblasten weit zahlreicher sind als die Muskelplatten. Jedenfalls glaube ich durch Beobachtung der Entwicklung die Natur jener im definitiven Zustand schwer zu deutenden Gebilde richtig erkannt zu haben. FUHRMANN hat zuerst jene Muskelformen aufgefunden und beschrieben, die ich bald darauf selbständig bei einer andern Art entdeckte, und die als Muskelplatten oder Muskelbänder einen neuen Typus in der Morphologie des Cestodenkörpers bilden.

Auf den nächsten Stadien bilden sich die Begattungsorgane rüstig weiter, die centralen Theile hingegen schreiten in der Entwicklung so langsam vorwärts, dass sie noch recht weit zurück sind, wenn jene bereits ihre Reife erlangt haben. Die Schalendrüse entsteht z. B. erst, wenn Keim- und Dotterstock völlig fertig sind, der Uterus überhaupt als letzter Theil des Geschlechtsapparats. Der Cirrusbeutel geht inzwischen aus der kurzen kolbigen Form in die definitive langgestreckte über; im Innern (s. den Längsschnitt Fig. 24) zeigt sich das noch zarte contractile Gewebe und das Vas deferens mit dem als Cirrus differenzirten Endabschnitt. Drängt sich dieser noch so weit nach aussen vor, dass das proximale Ende in gleiche Höhe mit dem Boden der Genitalcloake kommt, so ist das ganze Organ zu seiner endlichen Form gelangt.

Unerwähnt möchte ich nicht lassen, dass die vorstehend geschilderte Entwicklung die Angabe von F. SCHMIDT ('85) bestätigt, wonach bei Bildung der Geschlechtsöffnung der Cestoden eine „Einstülpung“ des Integuments keineswegs stattfindet; vielmehr haben wir gesehen, wie das lange, nach aussen durchbrechende Genitalrohr den von innen her nachdrängenden Theilen den Weg zur Aussenwelt bahnt.

Die in diesen Blättern mitgetheilte Untersuchung der *Diploposthe laevis* DIES. legt dar, dass diese Tänie trotz der Besonderheit, welche sich in der nur theilweisen Doppelausbildung des Geschlechtsapparats ausspricht, und trotz mancher bemerkenswerther Einzelheiten einen sehr einfachen Grundplan ihres Baues besitzt, der, seines einen Leitungscanals beraubt gedacht, ungemein an die typisch construirten Microtänien der Säugethiere, z. B. *T. diminuta* RUD. und *relicta* ZSCH. erinnert (vergl. ZSCHOKKE, '85 u. '86, tab. 2, fig. 22 und 29). Es bliebe nunmehr noch eine Gruppe von Cestoden zu entdecken, welche doppelt angelegte Keimdrüsen bei einfachem Leitungswege der Geschlechtsstoffe besässe.

## Literaturverzeichnis.

- '58. PAGENSTECHEK, A., Zur Kenntniss der Geschlechtsorgane der Tänie, in: Z. wiss. Zool., v. 9, p. 523—546, tab. 21.
- '81—89. LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl.
- '85—86. ZSCHOKKE, F., Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes.
- '88. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Vogeltänien, in: Centrbl. f. Bakt., Jahrg. 2, v. 1, No. 1.
1782. BLOCH, M. E., Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmer und den Mitteln wider dieselben.
- '95. LUNGWITZ, J. M., Taenia ovilla RIVOLTA, ihr anatomischer Bau und die Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane, in: Arch. f. wiss. u. prakt. Thierheilkunde, v. 21, tab. 2—3.
- '91. BLANCHARD, RAPH., Notices helminthologiques (2<sup>e</sup> série), in: Bull. Soc. Zool. France, v. 16.
- '88. SCHMIDT, FERDINAND, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden, in: Z. wiss. Zool., v. 46, p. 155—187, tab. 16—17.
- '69. KRABBE, H., Bidrag til Kundskab om Fuglenes Bændelorme, in: Vidensk. Selsk. Skr. (5. Række), naturvid. og math. Afd. v. 8, Kjöbenhavn, 10 tab.
- '82. — Nye Bidrag etc., *ibid.* (6. Række) v. 7, 2 tabl.
- '93. DIAMARE, V., Note su' Cestodi, in: Boll. Soc. Naturalisti Napoli, (Ser. 1) v. 7, p. 9—13.
- '93a. — Il genere Dipylidium LT., in: Atti Accad. Sc. fis. e mat. Napoli, (Ser. 2) v. 6, No. 7, 3 tav.
- '91. MONTICELLI, F., Notizie di alcune specie di Taenia, *ibid.* (Ser. 1) v. 5, p. 151.
- '95. SONSINO, P., Di alcuni entozoi raccolti in Egitto finora non descritti, in: Monit. Zool. Ital., Anno 6.
- '92. LÖNNBERG, E., Anatomische Studien über skandinavische Cestoden, II., in: K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl., v. 24, No. 16.
- '94. BLANCHARD, R., Notices sur les parasites de l'homme, Sér. 3, in: C. R. Soc. Biol.

- '93. RAILLIET, A., *Traité de zoologie médicale et agricole*, 2. éd.
- '95. MORELL, A., *Anatomisch-histologische Studien an Vogeltänien*.  
in: *Arch. Naturg.*, v. 1, tab. 7.
- '95. BLOCHMANN, F., *Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern*, in: *Biol. Centralbl.*, v. 15, No. 1.
- '95. ZERNECKE, F., *Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden*, in: *Zool. Jahrb.*, v. 8, Anat.
- '95. FUHRMANN, O., *Beitrag zur Kenntniss der Vogeltänien*, in: *Rev. Suisse Zool.*, v. 3, p. 433—458, tab. 13.
- '96. JACOBI, A., *Diploposthe, eine neue Gattung von Vogeltänien*, in: *Zool. Anz.*, No. 505.

### Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Zeichnungen mit Ausnahme der Figuren 1, 2, 11, 12, 15 sind mit Hülfe des Zeichnenprismas hergestellt.

<i>alm</i> äussere Längsmuskeln.	<i>ilm</i> innere Längsmuskeln.
<i>bm</i> bindegewebige Membran um den Cirrusbeutel.	<i>kd</i> Keimdrüsenanlage.
<i>cb</i> Cirrusbeutel.	<i>mp</i> Muskelplatte.
<i>cg</i> contractiles Gewebe.	<i>myb</i> Myoblastenbelag.
<i>ci</i> Cirrus.	<i>n</i> Hauptnervenstamm.
<i>ds</i> Dotterstock.	<i>ov</i> Keimstock.
<i>ew</i> äussere Erweiterung des Samenleiters.	<i>t</i> Hoden.
<i>ewi</i> innere Erweiterung des Samenleiters.	<i>ut</i> Uterus.
<i>gcl</i> Genitalcloake.	<i>v</i> Vulva.
<i>gr</i> Genitalrohr.	<i>vag</i> Vagina.
<i>ik</i> Innenkapsel.	<i>vd</i> Vas deferens, Samenleiter.
	<i>vs</i> Samenblase.
	<i>wg</i> Excretionsgefässe.

#### Tafel 26.

Fig. 1. Ein Stück der Gliederkette. Vergr. 12.

Fig. 2. Haken. Vergr. 2100.

Fig. 3. Optischer Querschnitt durch eine reife Proglottide. Vergr. 65.

*rcb* Rückziehmuskeln des Cirrusbeutels. *rm* Quermuskeln. *scu* Subcuticula. *sm* Sagittalmuskeln.

Fig. 4. Längsschnitt durch das männl. Geschlechtsorgan. Vergr. 265.

Fig. 5. Querschnitt durch Cirrus und Genitalcloake. Vergr. 475.

*cup* Cuticula des Cirrus. *d* Dornenbekleidung des Cirrus.

Fig. 6. Querschnitt durch den Cirrusbeutel. Vergr. 475.

Fig. 7. Der männliche Genitalapparat. Vergr. 100. *pr* Prostata-drüsenzellen. *ve* Vas efferens.

Fig. 8. Der ausgestülpte Cirrus. Vergr. 200. *ef* elastische Fasern.

Fig. 9. Der weibliche Genitalapparat, im Längsschnitt gesehen. Vergr. 100.

Fig. 10. Derselbe, von oben und auseinandergelegt gesehen. *atr* Genitalatrium. *bc* Eiergang. *dg* Dottergang. *oot* Oviduct. *sdr* Schalendrüse.

- Fig. 11. Ein Stück der Vagina eines jüngern Glieds. Vergr. 600.  
 Fig. 12. Dasselbe im Querschnitt. Vergr. 600.  
 Fig. 13. Ein Hode im Querschnitt. Vergr. 265.  
 Fig. 14. Reifes Ei mit Embryo. Vergr. 680.  
 Fig. 15. Embryonalhäkchen.  
 Fig. 16. Querschnitt durch ein trächtiges Glied. Vergr. 14.  
 Fig. 17 a und b. Zwei Muskelfasern mit Myoblasten.  
 Fig. 18 a und b. Zwei Ganglienzellen aus dem Parenchym.

## Tafel 27.

- Die Reihenfolge der Figuren nach Entwicklungsstufen müsste sein:  
 Fig. 22, 19, 21, 20, 24, 23.  
 Fig. 19. Anlage des Genitalapparats im Querschnitt. *cu* Cuticula.  
 Fig. 20. Anlage des Cirrusbeutel.  
 Fig. 21. Dasselbe.  
 Fig. 22 a—c. Querschnitt durch jüngste Glieder. *cbp* Primitiv-  
 anlage des Cirrusbeutel, *vdp* des Samenleiters.  
 Fig. 23. Längsschnitt durch den noch unfertigen Cirrusbeutel.  
 Fig. 24. Keimdrüsenanlage. *dg* Dottergang.
-

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# Ueber Musculatur und Sinneszellen der Trematoden.

Von

**Dr. Heinrich Bettendorf.**

(Aus dem Zoologischen Institut zu Rostock.)

---

Hierzu Tafel 28—32 und 1 Textfigur.

Die vorzüglichen Resultate, welche Herr Dr. E. ZERNECKE mit Hülfe der Chromsilber-Methode von GOLGI und der Methylenblau-Methode von EHRLICH bei der Untersuchung von Cestoden erzielte, liessen es angezeigt erscheinen, diese Methoden auch bei den Trematoden in Anwendung zu bringen, um auch bei diesen Thieren Aufschluss über den feinern Bau und die Anordnung des Nervensystems, der Musculatur u. s. w. zu erlangen. Während nun bei den Cestoden vermittels der Chromsilber-Methode ausserordentlich günstige Resultate erzielt wurden, so dass ZERNECKE sich der Methylenblau-Methode nur „zur Bestätigung und Ergänzung der nach dem GOLGI'schen Verfahren gemachten Befunde“ bediente, waren die Ergebnisse, welche ich bei den Trematoden vermittels der GOLGI'schen Methode erhielt, so wenig befriedigend und vielfach so lückenhaft, dass ich mich nach längern Versuchen der Methylenblau-Methode zuwandte, mit deren Hülfe ich denn auch recht brauchbare Präparate erhielt.

Bevor ich jedoch das Ergebniss meiner im Zoologischen Institute der Universität Rostock gemachten Untersuchungen der Oeffentlichkeit übergebe, sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN, welcher mir sowohl bei meinen zoologischen Studien als auch besonders bei Anfertigung dieser Arbeit in der lebenswürdigsten Weise stets mit Rath und Hülfe zur Seite gestanden hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir folgende Trematoden:

- Distomum hepaticum* L.,  
 „ *cylindraceum* ZED.,  
 „ *crystallinum* RUD.,  
 „ *clavigerum* RUD.,  
*Diplodiscus subclavatus* GOEZE,  
*Polystomum integerrimum* FRÖL.;

ferner zwei Arten von *Cercariaeum* aus *Helix hortensis* und *Helix nemoralis* und Cercarien, Redien und Sporocysten aus *Limnaeus stagnalis* und *Planorbis corneus*.

#### Untersuchungsmethoden.

Nach dem schnellen GOLGI'schen Verfahren behandelte ich *Distomum hepaticum* und versuchsweise *Dist. cylindraceum*, *Dist. clavigerum* und *Polyst. integerrimum*. Doch nur von *Dist. hepaticum* erhielt ich brauchbare Präparate und zwar die besten nach 3—4 tägigem Verbleib der Thiere in der Chromosmiumsäure und 1—2 tägigem Verbleib in der Silbernitratlösung. Durch ein nochmaliges Zurückbringen der Thiere aus der Silberlösung in die Chromosmiumlösung, welches Verfahren SMIRNOW (76) vortheilhaft gefunden hat, erhielt ich keine merklich bessern Resultate. Die imprägnirten Thiere zerlegte ich in Längs- oder Querschnitte und schloss diese nach vorherigem Entwässern und Aufhellen in Xylol in Paraffinum liquidum ein, oder ich entwickelte sie und bettete sie in Balsam ein. Ich will hier nebenbei bemerken, dass das Paraffinum liquidum als Einschlussmittel für Dauerpräparate wohl nicht geeignet sein dürfte: mir sind nämlich verschiedene Präparate darin theilweise verdorben, indem die Imprägnirung entweder ganz verschwunden ist oder doch viel an Klarheit verloren hat.

Die Methylenblau-Methode von EHRlich brachte ich bei allen oben aufgezählten Thieren in Anwendung, mit Ausnahme des *Dist. hepaticum*. Am besten erwies sich eine Lösung von Methylenblau 0,1 g, Kochsalz 0,75 g und Aqua dest. 100,0 g. Die Thiere wurden auf dem Objectträger mit einem Tropfen dieser Lösung benetzt, so dass sie nicht ganz von der Flüssigkeit bedeckt waren, und dann in eine feuchte Kammer gelegt. Um schnelleres und besseres Eindringen des Methylenblaus zu bewirken, wurden die Objecte vielfach angeschnitten. Auch bei dieser Färbung ist das verschiedene Verhalten der verschiedenen Thiere, nicht nur der verschiedenen Arten, sondern auch ein und derselben Art erwähnenswerth. Am schnellsten färbte

sich *Dist. cylindraceum* und zwar in 2—4 Stunden, ja oft innerhalb einer Stunde; *Dist. clavigerum* färbte sich fast nie. Das beste Object ist jedoch das *Cercariaeum*; denn nicht nur nimmt es am besten Farbe an, sondern es ist auch wegen seiner Durchsichtigkeit zur Untersuchung am meisten geeignet. Zuerst färbten sich gewöhnlich die oberflächlich gelegenen Sinneszellen in den Saugnäpfen, darauf der Nervenplexus der Saugnäpfe und dann mehr oder weniger gut das Centralnervensystem. Nach einer gewissen Zeit gingen diese Imprägnirungen der nervösen Elemente theils wieder verloren, theils wurden sie unregelmässig, indem an Stelle der gleichmässig gefärbten Nervenfasern eine Reihe kleiner blauer Tröpfchen auftrat. Die musculösen Elemente färbten sich gewöhnlich später als die nervösen, so dass Präparate, welche zum Studium ersterer gerade passend waren, für die Beobachtung der nervösen Elemente meistens schon verdorben waren. Die imprägnirten Thiere wurden entweder sofort lebend untersucht oder abgetödtet und fixirt. Als Fixirungsflüssigkeit verwandte ich Anfangs eine gesättigte wässrige Lösung von Ammonium picronitricum. Aus dieser Lösung wurden die Thiere, um zu starkes Schrumpfen zu verhindern, erst allmählich aus verdünntem in concentrirtes Glycerin, welchem ebenfalls Ammonium picronitricum bis zur Sättigung zugesetzt war, übergeführt. Da bei dieser im Uebrigen recht brauchbaren Fixirungsmethode die Präparate in Folge der intensiven Gelbfärbung viel von ihrer Durchsichtigkeit einbüssten, so versuchte ich später eine von Herrn Prof. BLOCHMANN angewandte Methode. Bei der Fixirung von Methylenblaupräparaten ist ja die erste Bedingung, dass die fixirende Flüssigkeit das Präparat möglichst schnell durchtränkt, um eine schnelle Fixirung der gefärbten Elemente zu erzielen, da bekanntlich bei Sauerstoffmangel das Methylenblau sich schnell in farbloses Leukoblau umwandelt. Dann aber ist es erforderlich, das Methylenblau in eine durch die Behandlung mit den gebräuchlichen Entwässerungs- und Aufhellungsflüssigkeiten zwecks Herstellung von Dauerpräparaten sich nicht verändernde Verbindung überzuführen. Endlich gilt es, das Präparat vor Nebenfärbungen, welche ja auch den Werth des als Fixirungsmittel sonst recht guten Ammonium picronitricum bedeutend herabsetzen, zu bewahren. Ein diese guten Eigenschaften in sich vereinigendes Mittel fand nun BLOCHMANN in dem Ammonium molybdatum<sup>1)</sup>. Die Thiere werden mit destillirtem

1) Einige Zeit später erschien eine Publication von A. BETHE — Studien über das Centralnervensystem von *Carcinus maenas* nebst An-

Wasser von dem oberflächlich anhaftenden Methylenblau gereinigt und dann schnell in eine 10-proc. Lösung von Ammoniummolybdat, dem vorher etwas Wasserstoffsuperoxyd<sup>1)</sup> — ca. 5 Tropfen auf ein kleines Uhrgläschen — zugefügt wurde, gebracht. Da nämlich das Wasserstoffsuperoxyd leicht Sauerstoff abgibt, wird dadurch ein schnelles Uebergehen des Methylenblaus in farbloses Leukoblau verhindert. Nach Fixirung des Methylenblaus — nach ca. 2 Stunden — wäscht man die Präparate gut in Wasser aus und kann sie dann, wie andere Dauerpräparate, weiter behandeln. Da sich die Thiere aber nach Ueberführung in Balsam durch Druck nur sehr wenig mehr abplatten liessen und so für die Untersuchung der tiefern Schichten mit der homogenen Immersion meist zu dick waren, schloss ich sie in Glycerin ein. Doch scheint dieses als Einschlussflüssigkeit für Dauerpräparate nicht geeignet zu sein, denn nach einigen Monaten machte ich die traurige Erfahrung, dass die Imprägnirungen nach und nach alle verloren gingen.

Zur Orientirung und Controlle der mit den beiden Methoden erzielten Resultate machte ich dann noch Schnittserien von in Sublimat conservirtem Material. Die 5—10  $\mu$  dicken Schnitte färbte ich mit Eosin-Hämatoxylin oder Orange-G-Hämatoxylin oder auch mit Borax-Indigcarmin. Später habe ich alsdann noch zwecks Nachuntersuchung<sup>2)</sup> einige Serien nach der modificirten VAN GIESON'schen Methode — Vorfärben mit Tetrabromfluoresceïn ca. 10 Minuten, Abspülen mit Wasser und Nachfärben mit triphenylrosanilintrisulfosaurem Kalk in conc. wässriger Pikrinsäure (von Zeit zu Zeit controliren) 5—15 Minuten, Abspülen mit Wasser, Alkohol, Xylol, Balsam — gefärbt.

### Musculatur.

Obwohl schon einigen Forschern in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts einzelne Schichten der peripheren Muskeln bekannt waren, hatte doch erst WALTER (1) gegen Ende der fünfziger Jahre die richtige Anordnung der drei Schichten in Quer-, Längs- und Diagonalmuskeln erkannt. Einige Zeit später entdeckte alsdann LEUCKART (2) das System der Parenchymmuskeln, und von dieser Zeit an finden wir in fast allen Arbeiten, welche über den

gaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 44, 1895 — der das molybdänsaure Ammonium schon vor längerer Zeit mit gutem Erfolg als Fixirungsmittel verwendet hatte.

1) Vergl. BETHE, l. c.

2) Vergl. Anmerk. S. 348.

anatomischen Bau von Trematoden handeln, die Anordnung der Musculatur nach obigem Schema dargestellt. Auch erwähnte meines Wissens LEUCKART zuerst die Verschiedenheit in der Ausbildung der einzelnen Schichten des Hautmuskelschlauches. Er fand, dass in den tiefern Lagen die „Spindelzellen meist durch Dicke und Länge sich vor denen der zusammenhängenden äussern Ringfaserlage auszeichnen“.

Ein ähnliches Verhalten konnte ich an allen Formen, die ich nach der Methylenblaumethode färbte, feststellen. Zu äusserst findet sich eine einfache Lage von feinen, dicht neben einander verlaufenden Ringfasern; darauf folgen nach innen hin die bedeutend dickern, aber auch in grössern Abständen von einander verlaufenden Längsfasern und am meisten nach innen die mehr vereinzelt verlaufenden dicken Diagonalfasern. Die Figg. 1—5, welche nach Präparaten von *Cercariaeum* und *Dist. crystallinum* gezeichnet sind, lassen diese Verhältnisse deutlich erkennen. Besonders stark entwickelte Diagonalfasern fand ich bei *Dist. cylindraceum* (Fig. 6); die Dicke dieser in Abständen von 0,040—0,060 mm verlaufenden Fasern beträgt bis zu 0,020 mm. Im Allgemeinen verlaufen die Fasern, die derselben Schicht angehören, parallel zu einander; nicht selten vereinigen sich jedoch auch 2 oder 3 Fasern (Fig. 3—6) zu einer einzigen oder spaltet sich umgekehrt eine Faser in 2 oder 3 Fasern; auch kommen häufig Verbindungen zwischen benachbarten Fasern vor (Fig 5 u. 6), worauf ich jedoch später noch zurückkommen werde.

Die Angaben über die histologische Structur der musculösen Elemente sind bei den verschiedenen Autoren keineswegs übereinstimmend, und besonders in Bezug auf das Vorhandensein oder Fehlen von Kernen gehen die Ansichten aus einander. So sagt LEUCKART in der ersten Auflage seines bekannten Parasiten-Werkes, dass die „scheinbaren Fasern“ von „Spindelzellen“, die sich mit ihren „verjüngten Enden zu längeren Faserzügen“ an einander legen, gebildet werden, und fügt bei der Beschreibung des *Dist. hepaticum* noch hinzu, dass diese Spindelzellen mit „undentlichen Kernen“ versehen seien. WALTER (1) konnte nach Anwendung von Essigsäure in den „hellglänzenden bandartigen Fasern“ „manchmal“ Kerne erkennen, und nach STIEDA (3) sind „die Elemente der Musculatur langgestreckte Faserzellen von spindelförmiger Gestalt mit deutlichen Kernen“. Noch einige andere Autoren wollen Kerne gefunden haben, so KERBERT (15) bei *Dist. westermanni*, BLUMBERG (6) bei *Amphistomum conicum* HECKERT (34) bei *Dist. macrostomum*, v. LINSTOW (38) bei *Dist. cylin-*

*draceum*, während die übrigen Autoren Kerne überhaupt nicht erwähnen oder das Vorhandensein solcher geradezu bestreiten.

So ist SCHWALBE (4) geneigt, „die homogenen, langen, spindelförmigen Fasern für kernlos zu halten“, und ANTON SCHNEIDER (8) sagt, „das Element ist ein Säulchen fibrillärer Substanz“; . . . „Einen Kern kann man in oder an ihnen eng anliegend niemals sehen.“ Ebenso schreibt SOMMER (13) bei Beschreibung der Hautmuskellage von *Dist. hepaticum*: „Ihre“ [der Hautmuskellage] „Formbestandtheile sind wie bei den Parenchymmuskeln blasse, homogene, kernlose Faserzellen.“ Auch TASCHENBERG (10 u. 11), ZIEGLER (19), LOOS (24), JÄGERSKJÖLD (41) konnten nirgends Kerne entdecken; letzterer fand jedoch bei den Ringfasern auf Querschnitten „eine äussere, sich stärker färbende Substanz, die von der hellern innern scharf hervortritt“, während er an den Längsmuskeln diesen „Unterschied zwischen äusserer und innerer Substanz“ nie beobachtete, sondern diese zeigten an Querschnitten eine „fein punktirte Structur, als wären Längsfibrillen vorhanden“. Hiermit stimmen die Angaben von NOACK (47) bei *Dist. clavigerum* überein; nach ihm sind die Längs- und Diagonalmuskelfasern aus feinen Fibrillen oder Fäserchen gebildet; die Fasern resp. Fäserchen selbst sind blass, homogen, ohne Kern. Auch HASWELL (31) beschreibt bei *Temnocephala* die Muskelfaser als ein kernloses, fibrilläres Gebilde, an welchem man auf Querschnitten eine innere und äussere Schicht unterscheiden kann. BRANDES (42) spricht bei *Temnocephala* von „hohlen“ Muskelfasern, doch will er damit nur andeuten, „dass durch Anordnung der contractilen Substanz im Umkreise der ursprünglichen Zelle der Eindruck einer Röhre hervorgerufen wird“. LOOS (44) sagt von *Amphistomum subclavatum*: „die einzelnen Fasern erreichen die bedeutende Dicke von 0,010 mm, im hintern Saugnapfe sogar von 0,030 mm; dabei zeigen sie theilweise sehr deutlich, dass sie innen hohl, also sogenannte Röhrenmuskeln sind.“ Auch E. WALTER (77) ist stellenweise die „röhrenförmige Anlage“ der Muskeln aufgefallen, und nach WRIGHT u. MACALLUM (32) besteht die Faser von *Sphyranura* aus hyaliner Membran und Mark, während MONTICELLI (55) eine derartige Differenzirung bestreitet; er sagt nämlich: „Io non ho finora potuto constatare nulla di somigliante; le fibre in sezioni mi hanno presentato sempre aspetto uniforme ed omogeneo.“

Während also von den citirten Autoren die einen den muskulösen Elementen den Charakter der Zelle absprechen und sie als contractile kernlose Faser betrachten, sehen die andern jede Faser als aus einer oder gar mehreren kernhaltigen Zellen bestehend an. Obwohl nun die

contractile Faser für sich allein keine Zelle ist, da sie in der That kernlos ist und ihrem morphologischen Werthe nach also nur als Fibrille anzusehen ist, so kann man dem Element der Musculatur doch die Zellnatur nicht absprechen, da alle Muskelfasern noch im Zusammenhange stehen mit ihrer Bildungszelle, von der sie ja abgeschieden sind.

Wie oben schon erwähnt, bestehen die einzelnen Schichten der peripheren Muskeln aus langen Fasern, welche meist parallel zu einander verlaufen, jedoch auch hin und wieder in einander übergehen und häufig Anastomosen bilden. Bei den stärkern Fasern von *Dist. hepaticum* erkennt man auf Querschnitten deutlich eine Differenzirung in eine innere, hellere, homogene und eine äussere, fein granulirte Substanz (Fig. 40). An Methylenblaupräparaten und besonders schön an Schnitten, die nach der VAN GIESON'schen Methode (modificirt) gefärbt sind, lässt sich an Fasern, die man in der Längsrichtung betrachtet, eine feine Längsstreifung constatiren (Fig. 6, 40, 41 u. 42)<sup>1</sup>). Mit diesen Fasern stehen nun grosse Zellen — Muskelbildungszellen oder Myoblasten — durch mehr oder weniger lange und feine Protoplasmafortsätze in Verbindung.

Diese Myoblasten (Fig. 1—6) sind grosse, meistens mit mehreren Protoplasmafortsätzen versehene Zellen, mit grossem, bläschenförmigem Kern, worin ein Kernkörperchen meist deutlich zu erkennen ist. Ihre Gestalt und Grösse ist in den verschiedenen Muskelsystemen — Ring-, Längs-, Diagonalmuskeln — sehr verschieden, und bei den verschiedenen Trematodenarten ist auch die Grösse beträchtlichen Schwankungen unterworfen.

Bei der Ringmuskelschicht von *Cercariaeum* (Fig. 1 u. 15) sind es flaschenförmige Gebilde, deren dickes, kolbenförmiges Ende, welches auch den Kern umschliesst, nach dem Innern des Körpers sieht, während der halsartige Theil der Zelle der Körperoberfläche zugekehrt ist, so dass eine durch die Zelle gelegte Längsaxe mehr oder weniger senkrecht zur Körperoberfläche steht<sup>2</sup>). Die Protoplasmafortsätze sind alle gleich gerichtet und zwar der Oberfläche des Körpers

---

1) Die in einigen Zeichnungen (Fig. 1, 2, 4 u. 6) angedeutete körnige Structur der Faser ist durch das Fixiren des Methylenblaus mit Ammonium picronitricum entstanden.

2) Die in Fig. 1 dargestellten Myoblasten sind durch starkes Quetschen des Präparats aus der senkrechten mehr in eine in einem spitzen Winkel zur Oberfläche gerichteten Lage gerathen.

zugekehrt, wodurch ja die flaschenförmige Gestalt und die Richtung der Zellen bedingt ist.

Bei den Längsmuskeln (Fig. 2, 3 u. 4) ist die Gestalt der Myoblasten meist eine länglich-ovale, und durch die Anordnung der Protoplasmafortsätze nach zwei entgegengesetzten Richtungen erhalten sie mehr das Aussehen von Spindelzellen. Ihre Längsaxe ist der Körperoberfläche mehr parallel gerichtet und steht senkrecht zu der Richtung der Längsmuskeln, also parallel den Ringmuskeln. An Grösse sind sie den Myoblasten der Ringmuskeln meist bedeutend überlegen und stimmen hierin wie auch in der Gestalt ziemlich mit den Myoblasten der Diagonalmuskeln überein. Diese zeigen aber in so fern eine Abweichung, als sie senkrecht zur Richtung der Diagonalmuskeln gelagert sind (Fig. 5 u. 6).

Durch die Protoplasmafortsätze, welche den Durchmesser des Zellkörpers oft um ein Mehrfaches an Länge übertreffen, stehen die Myoblasten mit den Muskelfasern in Zusammenhang. Gewöhnlich geht an jede Faser nur ein Fortsatz, welcher sich mit einer conischen Anschwellung an dieselbe anheftet. Nicht selten treten jedoch auch an eine Faser zwei oder gar mehrere Fortsätze von demselben Myoblasten und bilden mit ihren Verzweigungen ein dem Flussdelta nicht unähnliches Netz von Protoplasmafäden (Fig. 6). Niemals habe ich aber gefunden, dass an eine Faser von zwei Myoblasten Fortsätze herantreten, oder dass auch nur ein Myoblast in das Gebiet eines andern übergreift. Es gehören vielmehr alle Fasern eines gewissen Bezirks zu einem Myoblasten und erweisen sich auch dadurch schon als zusammengehörig, dass zwischen ihnen gelegentlich zahlreiche Verbindungen vorkommen, während solche zwischen den dicht neben einander liegenden Fasern verschiedener Myoblasten vollständig fehlen (Fig. 6).

Mit jedem Myoblasten steht nun eine kleinere oder grössere Zahl von Fasern in Verbindung. Am kleinsten ist die Zahl bei den Diagonalmuskeln, wo durchschnittlich 3—4 Fasern zu einem Myoblasten gehören; bei den Längsmuskeln und besonders bei den Ringmuskeln steht ein Myoblast oft mit einer ganzen Reihe von Fasern in Verbindung; zählte ich doch bei einem Präparat von *Dist. cylindraceum* nicht weniger als 28 Fasern, die alle zu einem Myoblasten gehörten.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse bei den Parenchymmuskeln. Die Hauptmasse desselben durchzieht das Parenchym in dorsoventraler Richtung, also von der Rücken- zur Bauchfläche hin. Die im Innern des Körpers mehr oder weniger starke Stränge

bildenden Fasern lösen sich nach der Körperoberfläche hin in feine, nach allen Seiten divergirende Fibrillen auf, und diese endigen in der Grundsubstanz zwischen den Ringmuskeln, hart unter der Basalmembran (Fig. 39 u. 40).

Eine bemerkenswerthe Angabe über die Endigung der Dorsoventralmuskeln findet sich in einer neuern Arbeit von E. WALTER (77). Verfasser fand nämlich bei *Monostomum proteus*, dass die Dorsoventralmuskeln sich nicht, wie bisher allgemein angenommen wurde, „an der Innenfläche der Grenzmembran“ inseriren, sondern dass sie die „Grenzmembran in ihrer ganzen Dicke durchsetzen“. Obwohl es ihm nun niemals wieder gelungen ist, „deutlich den Uebergang der Parenchymmuskeln in die Cuticula zu verfolgen“, glaubt er doch, „dass diese Befestigungs- und Endigungsweise der Parenchymmuskelfibrillen ziemlich allgemein unter den Trematoden verbreitet ist“. Sowohl durch die Chromsilber- als auch durch die VAN GIESON'sche Methode habe ich gute Bilder von der Parenchymmusculatur bekommen, auf Grund deren ich mich der Ansicht WALTER's durchaus nicht anschliessen kann. Die einzelnen Fasern der Parenchymmuskeln — wie auch der vorhin beschriebenen peripheren Muskeln (Fig. 40 u. 41) — sind von einer eng anliegenden Parenchymnscheide umgeben, welche jede Faser bis zu ihrer Endigung begleitet, indem sie (die Parenchymnscheide) in die Basalmembran — die äusserste Schicht des Parenchyms — übergeht (Fig. 40). Auch M. KOWALEWSKI (72) spricht sich gegen die von WALTER vertretene Endigungsweise der Dorsoventralmuskeln bei den Trematoden aus und gelangt zu der Ueberzeugung, dass sie dicht unter der Basalmembran endigen; ebenso haben ZERNECKE (71) und BLOCHMANN (74) letztere Art der Endigung bei den Cestoden gefunden. Zwar sagt ZERNECKE, dass sich die Dorsoventralmuskeln in der „untersten (Stäbchen-)Schicht“ der Cuticula „mit fein verzweigten Endästchen inseriren“, doch geht aus einer Reihe seiner Abbildungen (fig. 1, 2, 3, 36, 37, 39 u. a.) mit der grössten Deutlichkeit hervor, dass diese „unterste (Stäbchen-)Schicht“ nichts anderes ist als die von BLOCHMANN (74) mit der Bezeichnung „Basalmembran“ belegte äussere Parenchymnschicht. Das aber, was WALTER (77) als Uebergänge der dorsoventralen Muskeln in die Cuticula angesehen hat, sind, wie BLOCHMANN bei Cestoden (74) bewiesen hat, die Fortsätze der in der Tiefe liegenden Epithelzellen (Subcuticularzellen oder -drüsen der Autoren), die die Basalmembran (die „Grenzmembran“ WALTER's) durchsetzen und in die Substanz der Cuticula — welche ja ein Product dieser Epithel-

zellen ist — übergehen. Bei den Trematoden hat KOWALEWSKI (72) ebenfalls diese Epithelfortsätze gefunden und als „Protoplasmabrücken“ beschrieben.

Ungefähr in der Mitte tragen nun diese Stränge oder Bündel einen Myoblasten, und zwar liegt er für gewöhnlich dem contractilen Theil, also der Faser unmittelbar an (Fig. 7 u. 8). Vereinzelt kommen jedoch auch hier, besonders bei *Dist. hepaticum*, Myoblasten vor, welche durch einen längern Protoplasmafortsatz mit der Faser in Verbindung stehen oder die, mit mehreren Fortsätzen versehen, ein Bild geben, wie wir es bei den Myoblasten der peripheren Muskeln gesehen haben (Fig. 9). Andererseits sind auch einzelne Fasern zu finden, welche in der Mitte eine gleichmässig nach allen Seiten hin vortretende, spindelförmige Anschwellung haben, so dass bei diesen der Myoblast entweder die Faser gleichmässig umgeben oder aber umgekehrt von der Faser umhüllt sein muss (Fig. 10).

Auch die Ringmuskeln vom Darmcanal von *Cercariaeum* zeigen ähnliche Verhältnisse wie die Dorsoventralmuskeln. Es liegt entweder der Myoblast der Faser unmittelbar an, oder er ist mit ihr durch einen kurzen, breiten Plasmafortsatz verbunden, und zwar gehört zu jedem Myoblast für gewöhnlich nur eine Faser (Fig. 11 u. 12). Bilder, wie sie Zeichnung 12 bei \* darstellt, gehören bei *Cercariaeum* zu den Ausnahmen.

Abweichend von der für *Cercariaeum* allgemein gültigen Form fand ich die Verhältnisse bei der Ringmusculatur des Darmcanals von *Dist. hepaticum*. Wie Fig. 13 zeigt, erinnert dieses Bild an die Ringmusculatur der peripheren Muskeln. Alle Protoplasmafortsätze sind nach einer Seite gerichtet, und es gehören auch mehrere Fasern zu dem einen Myoblasten.

Aehnlich verhält es sich mit den Ringmuskeln eines Hodencanälchens von *Dist. hepaticum*, wovon ich einmal eine hübsche Imprägnation nach der GOLGI'schen Methode erhielt und welches Bild ich in Fig. 14 zur Anschauung gebracht habe. Man sieht hier die breiten Faserzüge dicht neben einander liegen und, vielfach unter einander verbunden, fast eine continuirliche Schicht bilden, auf welcher nach aussen hin der Myoblast aufliegt, der an die einzelnen Fasern die Protoplasmafortsätze abgibt.

Es erübrigt, noch eine kurze Beschreibung der Musculatur der Saugnäpfe und des Pharynx zu geben. Ueber die Anordnung der Fasern nach den drei Richtungen im Raum, wie sie ja allgemein unter den Trematoden verbreitet ist, brauche ich keine weitem Worte

zu verlieren. Zwischen den Radiärmuskeln, sowohl der Saugnäpfe als auch des Pharynx, liegen nun die grossen Myoblasten der Saugnäpfe resp. Pharynxmusculation. Fig. 15 zeigt zwei Myoblasten in Verbindung mit den Ringmuskeln des Bauchsaugnapfes und Fig. 16 einen solchen der Radiärmuskelfasern des Mundsaugnapfes, während Fig. 17 u. 18 einige Myoblasten des Pharynx zur Anschauung bringen. Ihrer Gestalt nach stimmen sie mit den Myoblasten der peripheren Muskeln überein; im Mundsaugnäpf und im Pharynx sind sie symmetrisch gelagert, während sie im Bauchsaugnäpf nicht so regelmässig vertheilt sind. Zu jedem Myoblasten gehört eine verhältnissmässig grosse Zahl von Fasern, und wie besonders Fig. 17 u. 18 schön zeigen, bilden immer 2, 3 oder 4 Fasern ein kleines Bündel, welches mit einem Zellfortsatz, der sich an der Spitze in entsprechend viele Ausläufer theilt, in Verbindung steht.

Wie wir aus obigen Ausführungen ersehen, finden sich die Muskelbildungszellen oder Myoblasten bei allen Systemen, sowohl der Parenchym- als auch der peripheren Muskeln. Da sie nun in einzelnen Körpergegenden in beträchtlicher Anzahl vorkommen und, wie schon oben erwähnt, von beträchtlicher Grösse sind, müsste es ja Wunder nehmen, wenn diese Gebilde nicht schon von den ältern Autoren aufgefunden wären. Und in der That sind es gerade diese Zellen, welche unter der Bezeichnung „grosse Zellen“ schon seit langer Zeit zu den verschiedensten Deutungen Veranlassung gegeben haben. Zwar sind es in erster Linie die „grossen Zellen“ der Saugnäpfe, welche die Aufmerksamkeit der Autoren auf sich gelenkt haben, aber es finden sich auch bei recht vielen Angaben über ähnliche Gebilde im Körperparenchym.

Jedoch nur sehr wenige Forscher haben die Natur der „grossen Zellen“ richtig erkannt, und auch diese sprechen meist nur Vermuthungen aus. Einige Autoren haben allerdings die Myoblasten der Parenchymmuskeln gefunden, weil diese mit den Muskelfasern meistens in unmittelbarem Zusammenhang geblieben sind. So beschreibt ZIEGLER (19) als typische Form der Muskelstränge im Schwanz von *Bucephalus polymorphus* eine vorn verbreiterte und hinten mehrfach getheilte Fibrille, „an welcher etwas Protoplasma und, von diesem umschlossen, der Kern liegt“. Auch CHATIN (17) fand die Lagerung der Muskelzelle zur Fibrille so, „que la partie somatique de la cellule musculaire se trouve complètement rejetée sur la coté et paraît simplement appendice à la fibrille“. Ebenso hat MACÉ (14) beim Leberegel Parenchymmuskeln gesehen, die einen lateral ansitzenden, mit

einem Zellkern versehenen Protoplasmaklumpen besaßen. Aehnliche Beschreibungen geben uns MONTICELLI (55) und ZACHARIAS (69), jedoch hat letzterer, welcher übrigens auch die Methylenblaumethode in Anwendung gebracht hat, neben Muskelfäden mit ansitzendem Protoplasmatheil gelegentlich auch solche gefunden, die „mit ihrem Plasmatheil nur noch durch einen dünnen Fortsatz in Verbindung stehen“. Dass auch an den Fasern der peripheren Muskeln Myoblasten vorkommen — welche zwischen den Zellen der Subcuticularschicht liegen — haben nur WRIGHT u. MACALLUM (32) ohne Vorbehalt ausgesprochen, während LEUCKART (35), BRAUN (54) und NOACK (47) für einen Theil der „grossen Zellen“ in den Saugnäpfen im Pharynx und in der Nähe muskulöser Organe eine Betheiligung an der Bildung der Musculatur annehmen.

Recht gross ist die Zahl der Autoren, die den fraglichen Gebilden eine andere Deutung geben; während nun die meisten derselben geneigt sind, die grossen Zellen der Saugnäpfe und des Pharynx als Ganglienzellen aufzufassen, halten sie die entsprechenden Gebilde im Körperparenchym zumeist für Drüsenzellen. Daneben finden sich noch verschiedene andere Ansichten; sie wurden gehalten für Bindegewebszellen (LOOSS, 24)<sup>1)</sup>, Querschnitte von Gefässen (VILLOT), Renalzellen, und E. WALTER (77) kam, durch die „Mannigfaltigkeit in der Beschaffenheit des Habitus wie des Inhalts“ aufmerksam gemacht, „zu dem Ergebniss, dass die Gestaltmannigfaltigkeit darin begründet ist, dass diese Gebilde gar nicht etwa Dauerelemente besonderer Art, sondern Uebergangsstadien darstellen.“

Als Renalzellen wurden die grossen Zellen im Pharynx und in den Saugnäpfen von WRIGHT u. MACALLUM (32) angesprochen, und BRAUN (54) schliesst sich dieser Meinung an, wenn auch nur für einen Theil der grossen Zellen. Er sagt nämlich p. 464: „Endlich hätten wir noch jener grossen Zellen zu gedenken, welche man im Körper der Trematoden zerstreut zwischen den Organen, besonders aber in der Nähe der Muskeln und in den Saugnäpfen sowie im Pharynx findet. . . . Wir haben uns mit diesen Zellen schon oben p. 431, 440 und 449 beschäftigt und betonen hier nochmals, dass nach unserm Dafürhalten

1) Da in einer spätern Arbeit (Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms der Trematoden, in: Ber. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-Phys. Classe, 1893) Looss selbst zugegeben hat, dass ihm die bindegewebige Natur der grossen Zellen unwahrscheinlich geworden ist, glaube ich einer Widerlegung dieser frühern Ansicht von Looss ent-rathen zu können.

ein grosser Theil dieser multipolaren Zellen dem Excretionssystem angehört, andere „Pharyngealzellen“ von zweifelhafter Bedeutung sind und nur ein Theil vielleicht wirkliche Ganglienzellen sind“. Diese Ansicht ist bereits von LOOSS (59) und SCHUBERG (64) widerlegt, und ich kann mich diesen beiden Autoren in diesem Punkt nur anschliessen: Auch ich habe Flimmerzellen im Pharynx sowie in den Saugnäpfen bei lebenden Exemplaren nie gesehen, obwohl jene wegen der steten Bewegung des Wimperschopfes dem Beobachter sofort in die Augen fallen. Auch werden sie mit Methylenblau nicht gefärbt und ist schon deshalb bei Methylenblaupräparaten eine Verwechslung nicht gut möglich.

Zahlreicher sind jedoch die Autoren, welche die grossen Zellen für Drüsenzellen halten. So will WALTER (1) bei *Dist. hepaticum* „grosse kuglige Schläuche“, welche besonders im vordern Ende des Thieres dicht unter der Haut liegen, als „Hautdrüsen“ deuten, obwohl er Ausführungsgänge nicht gefunden hat. ZIEGLER (19) fand bei *Gasterostomum* in der unter den Längsmuskelfasern liegenden „feinfilzigen Gewebslage mit vielen Kernen“ . . . „da und dort eine fein granulirte, kernhaltige, grosse Zelle“, die er als Drüsenzelle ansieht. Auch LOOSS (24) beschreibt bei *Dist. palliatum* unter der Muskelbedeckung grosse blasse Zellen mit Kern und Kernkörperchen. „Nach der Körperoberfläche zu waren sie stets etwas in die Länge gezogen und zugespitzt. Ob wir es hier ebenfalls mit Drüsen oder mit Ganglienzellen zu thun haben, wage ich nicht zu entscheiden.“ HECKERT (34) fand unter der ganzen Körperoberfläche von *Dist. macrostomum* vertheilt Zellen mit grossem, bläschenförmigem Kern und stark hervortretendem Kernkörperchen, und da sich an ihnen nicht selten ein nach der Oberfläche hinführender, feiner Ausführungsgang mit Sicherheit nachweisen liess, so möchte er sie als Drüsenzellen in Anspruch nehmen. NOACK (47) beschreibt bei *Dist. clavigerum* unter Parenchym 16—25  $\mu$  grosse Zellen von birnförmiger, zuweilen auch unregelmässiger Gestalt, welche besonders nahe der Oberfläche und im vordern Körpertheile liegen und deren verjüngtes Ende nicht selten der Körperoberfläche zugekehrt ist. Er sagt dann weiter: „die Richtung des verschmälerten Endes nach aussen erweckt nun den Anschein, dass es sich um Drüsen handelt, welche durch die Cuticula nach aussen münden, doch habe ich nach dieser führende Gänge durchaus nicht nachweisen können, auch liegen die Zellen oft so tief im Parenchym, dass dieser Charakter befremden muss.“

JÄGERSKJÖLD (41) fand bei *Ogmogaster plicatus* auch birn- oder

spindelförmige Zellen, mit mehr oder weniger langen Ausläufern, die gegen die Körperoberfläche gerichtet sind und welche er „bis zu der unter der Grenzmembran gelegenen Schicht verfolgen“ konnte. Auch BRANDES (61) will in den Körperwülsten und dem Seitenwulst von *Fridericianella ovicola* zahlreiche Drüsen gefunden haben. „Die Ausmündung eines Canals oder Aehnliches in dem Seitenwulste konnte ich trotz eifrigen Suchens nicht entdecken.“

Wie aus den angeführten Citaten ersichtlich, haben fast alle Autoren flaschenförmige, mit einem oder mehreren der Oberfläche zugewandten Fortsätzen versehene Zellen gesehen und als Drüsenzellen gedeutet, da ihnen diese Deutung wegen der Uebereinstimmung in Gestalt und Richtung am meisten zusagte. Dass aber wirklich beweisende Momente für die Drüsennatur jener Gebilde von jenen Autoren angeführt worden seien, wird niemand behaupten wollen; im Gegentheil wird das wichtigste Criterium einer Drüsenzelle, der Ausführungsgang, bei fast allen vermisst. Zwar kommen Hautdrüsen bei den Trematoden vor und sind selbige von verschiedenen Forschern unzweifelhaft nachgewiesen, doch wird man wohl nicht fehl gehen, wenn man diejenigen Gebilde, an denen man einen Ausführungsgang mit unzweifelhafter Mündung an der Oberfläche der Cuticula nicht hat nachweisen können, nicht als Hautdrüsen betrachtet<sup>1)</sup>. Ich halte vielmehr einen grossen Theil<sup>2)</sup> dieser Gebilde für die Myoblasten der Ringmusculation, und das, was einige Autoren als Ausführungsgänge gedeutet haben, sind die zu den oberflächlich gelegenen Ringmuskelfasern hinziehenden Protoplasmafortsätze dieser tiefer liegenden Myoblasten. Wie meine S. 313 gegebene Beschreibung und in Fig. 1 gegebene Abbildung der Myoblasten der Ringmusculation deutlich zu erkennen geben, sind es vornehmlich diese, welche

1) BRAUN (54) sagt in der Einleitung zu dem Capitel „Hautdrüsen“ p. 595: „Nicht wenige Autoren sprechen sich für das Vorkommen von einzelligen oder mehrzelligen Hautdrüsen bei den Digenea aus, doch wenn man die Angaben näher prüft, so ergiebt sich, dass nur wenige Fälle übrig bleiben, in denen man die Bezeichnung von Hautdrüsen für die in der Tiefe des Parenchyms liegenden Bildungen zugeben kann.“

2) Wenn ich nicht alle derartigen Zellen als Myoblasten anspreche, so geschieht das, weil auch die von den Autoren vielfach unter dem Namen „Subcuticularzellen“, „Subcuticulardrüsen“ BRANDES (42) beschriebenen Gebilde, deren Natur als Epithelzellen, wie ich bereits S. 315 angegeben, von BLOCHMANN (74) nachgewiesen wurde, nicht selten zu einer Verwechslung mit Hautdrüsen Veranlassung gegeben haben.

den ältern Autoren zu der irrthümlichen Deutung als Drüsenzellen Veranlassung gegeben haben.

Andrerseits sind es besonders die Myoblasten der Längs- und Diagonalmuskeln und der des Pharynx und der Saugnäpfe, welche vielfach als Ganglienzellen aufgefasst sind. So hält STIEDA (3) die spindelförmigen Zellen in den Saugnäpfen von *Dist. hepaticum* für Nervenzellen, weil er einerseits keine Einmündung gesehen habe, andererseits aber auch die Richtung der Zellen, nämlich so, dass ihre Spitzen nicht zum Innenraum des Saugnapfes, sondern seitlich gerichtet sind, ihn zu dieser Ansicht geführt habe. LANG (12) findet im ganzen Körper von *Tristomum* zwischen den Muskeln, hauptsächlich den dorsoventralen, vor allem aber in den Saugnäpfen grosse auffallende Zellen, welche meist grösser als die gewöhnlichen Ganglienzellen sind, sonst aber dieselben Eigenthümlichkeiten zeigen. Nach längern Erörterungen kommt er zu folgendem Schlusse: „Wir glauben nun mit Sicherheit nachgewiesen zu haben, dass die im ganzen Körper von *Tristomum*, hauptsächlich aber da, wo die Musculatur stark entwickelt ist, zerstreuten grossen Zellen, die wir beschrieben haben, Nervenzellen sind. Ich halte sie für Apparate des Nervensystems, geeignet, die Thätigkeit bestimmter Gruppen von Muskelfasern zu leiten: für kleine, peripherische, motorische Nervencentra.“ Ganz ähnlich gebaute Zellen hat LANG (l. c.) auch in den musculösen Organen von *Dist. hepaticum* und *nigroflavum* gefunden und hält sie „in Anbetracht der offenbaren Homologie mit den bei *Tristomum* erwähnten Zellen“ ebenfalls für Ganglienzellen, obwohl es ihm nie mit Sicherheit gelungen ist, eine Verbindung mit Nervenfasern zu constatiren. Auch SOMMER (13) und KERBERT (15) halten jene grossen Zellen für Ganglienzellen, und ebenso ist JUEL (36) der Ansicht, dass die grossen Zellen, welche „sowohl bei *Dist. hepaticum* als auch bei *Apoblemma*-Arten nicht nur in den Saugnäpfen, sondern auch im ganzen Körper zerstreut vorkommen“, Ganglienzellen sind. Sehr schön beschreibt POIRIER (25) die grossen Zellen, die er sowohl in den Saugnäpfen und Pharynx wie auch im Körperparenchym unter der Musculatur gefunden hat. Nach Anführung verschiedener Einzelheiten bringt er seine Ansicht über die Natur jener Zellen in folgenden Worten zum Ausdruck: „En somme, l'aspect général de la cellule et de ses prolongements, ses relations avec les faisceaux musculaires écartent toute idée de nature glandulaire ou des renflements vasculaires et on ne peut les considérer que comme de grosses cellules nerveuses.“ Noch mehrere andere Autoren, wie CRETÉY (43), MONTICELLI (55), BRANDES (61), MONIEZ (28),

halten fragliche Zellen für Ganglienzellen, und Letzterer macht speciell darauf aufmerksam, dass sich die Zellfortsätze immer bis in die Muskellage verfolgen lassen.

Etwas unbestimmt ist die Stellung, welche LEUCKART (35) in seinem bekannten Parasitenwerke jenen Gebilden gegenüber einnimmt. In der ersten Auflage hatte er sie für Drüsenzellen gehalten, doch hat er diesen „Irrthum alsbald erkannt“, als er Gelegenheit hatte, „die Entwicklung der Cercarien zu beobachten“. Durch diese entwicklungsgeschichtlichen Studien gelangte er zu der Ansicht, sie als Muskelbildungszellen anzusprechen, worauf ich später noch zurückkommen werde. Jedoch auch diese Deutung scheint er später wieder aufzugeben zu haben, denn bei Beschreibung der Saugnäpfe von *Dist. hepaticum* (p. 191) sagt er: „Ob die daneben noch zwischen den Radiärfasern in ziemlich regelmässigen Intervallen eingestreuten Kerne mit dem ihnen anliegenden, körnerreichen Protoplasmamantel Ganglienzellen sind, wie mehrfach behauptet ist, und nicht etwa als Muskelkörperchen im Sinne M. SCHULTZE's gedeutet werden müssen, ist mir lange Zeit zweifelhaft gewesen, doch muss ich mich jetzt — wenigstens für viele dieser Gebilde — der ersten Ansicht anschliessen.“ Endlich bei Beschreibung des Nervensystems (p. 196) spricht LEUCKART von „grossen Ganglienzellen“, die „vereinzelt sogar durch den ganzen Körper verbreitet, aber an manchen Stellen, namentlich solchen, die reich an Muskeln sind, häufiger als an andern“ vorkommen. LOOSS (59) gedenkt in seiner Arbeit: „Die Distomen unserer Fische und Frösche“ auch der „grossen Zellen“ in den Saugnäpfen und im Pharynx; er schliesst seine Ausführungen darüber folgendermaassen: „Was die ‚grossen Zellen‘ bei unsern Würmern auch immerhin sein mögen, ich kann es zunächst nicht sagen; aber Terminalzellen der Excretionsgefässe sind sie sicher nicht.“ Dagegen hält er die im Körper, „besonders in der Nähe musculöser Organe und Elemente“ vorkommenden Zellen für periphere Ganglienzellen. Gleicher Ansicht ist auch OTTO (73); er „sah diese Zellen oft mit Parenchymmuskeln in Verbindung, besonders schön auch mit der Musculatur des Ductus ejaculatorius, zwischen deren Fasern sich feine Ausläufer verzweigten“.

Eingehend hat sich endlich in neuester Zeit SCHUBERG (64) mit der Natur der „grossen Zellen“ befasst. Da er bei seinen Untersuchungen auch die Methylenblaumethode angewandt hat, so erheischen sie besonderes Interesse. Die Resultate derselben decken sich in den Hauptpunkten nun vollkommen mit den meinigen: „Durch den ganzen Körper zerstreut“, in der Nähe des Darmes, „demselben an- oder auf-

liegend“, „in den Saugnäpfen und in den musculösen Organen (Pharynx, Cirrusbeutel)“ finden sich zellige Elemente, welche durch die Farblösung scharf tiefblau gefärbt werden. Es sind dies meist ziemlich grosse, verästelte Zellen (Fig. 1 u. 2) mit grossem, bläschenförmigem, einen Nucleolus enthaltenden Zellkern. Die Ausläufer dieser Zellen, welche als „feine blaue Fädchen“ erscheinen, treten an die Muskelfasern heran, „aber nicht, um einfach an ihnen zu endigen, sondern um mit einem die einzelnen Fasern umflechtenden Gespinst ähnlich feiner und gleichfalls blau gefärbter Fädchen sich zu verbinden“.

SCHUBERG hält nun jene grossen Zellen für Ganglienzellen und zwar aus folgenden Gründen: 1) stimmen diese Zellen mit den multipolaren Ganglienzellen in der Gestalt vollständig überein; 2) konnte er bei „einzelnen“ dieser grossen Zellen eine Verbindung mit Nerven nachweisen; 3) werden durch die Methylenblaumethode diese Zellen genau in derselben Weise gefärbt wie die „um die Gehirncommissur gruppirten Ganglienzellen“.

Während nun SCHUBERG die Ansichten verschiedener älterer Autoren, welche fragliche Zellen für Terminalzellen der Excretionsgefässe (Renalzellen) oder für Bindegewebszellen oder für Drüsenzellen halten, widerlegt, sagt er zur Widerlegung einer besonders in neuerer Zeit aufgetretenen Ansicht, wonach die fraglichen Zellen als Muskelbildungszellen oder Myoblasten aufzufassen sind, kein Wort, obwohl ihm diese Auffassung durchaus nicht unbekannt ist, denn er sagt p. 178: „Wie schon früher erwähnt, hat man sie auch noch als Muskelbildungszellen, Bindegewebszellen oder Drüsenzellen aufgefasst.“ Nun spricht aber der oben unter 3 angeführte Grund nicht nur nicht für die Auffassung der grossen Zellen als Ganglienzellen, sondern gegen diese und zu Gunsten der von SCHUBERG nicht widerlegten Auffassung als Muskelbildungszellen. SCHUBERG ist es bei seinen Methylenblaufärbungen gelungen, die „grossen Zellen“ und „die um die Gehirncommissur herum gruppirten Ganglienzellen, die nach ihrer Lage, wie nach ihren Bauverhältnissen allgemein und mit Recht als Ganglienzellen in Anspruch genommen werden, genau in der gleichen Weise“ zu färben. Er fährt dann weiter fort: „Allerdings erhält man auch bei diesen Elementen, deren nervöse Natur unzweifelhaft feststeht, niemals alle gefärbt, sondern man sieht ebenfalls, wie bei den peripheren Zellen, jeweils nur einzelne Elemente durch die Methode zur Darstellung gebracht.“ Dass in der Gehirncommissur Ganglienzellen vorkommen, wird Keiner bestreiten wollen, dass aber auch Muskelbildungszellen in der sehr muskelreichen vordern Körperpartie, also

auch in der Umgebung der Gehirncommissur vorhanden sein werden, lässt sich nicht allein mit aller Bestimmtheit annehmen, sondern ich habe solche auch häufig genug gefunden. Liegt da nicht der Gedanke nahe, die von SCHUBERG gesehene „einzelnen“ Elemente seien ebensolche Myoblasten gewesen wie die peripher gelegenen „grossen Zellen“?

Dazu kommt noch Folgendes: Ausser diesen Zellen hat er nur noch die Muskelfasern gefärbt erhalten, während „sich die fasrigen Bestandtheile des Gehirns wie der Nervenstämmen mit der Methylenblaumethode bis jetzt nicht färben liessen.“ Es haben also von den drei Factoren, Muskelfasern, grosse Zellen und Nerven, die beiden ersten auf Methylenblau gleichmässig reagirt. Dies berechtigt doch zu der Folgerung, dass diese beiden Factoren auch gleicher Natur, also beide musculöser Natur sind, oder mit andern Worten: die grossen Zellen sind die zu den Muskelfasern gehörigen Protoplasmakörper.

Mit diesen Ausführungen stimmen auch meine, vermittels der Methylenblaumethode erzielten Resultate vollständig überein. Während es SCHUBERG nicht gelungen ist, nervöse Elemente zu färben, habe ich, wie ich später noch ausführlicher besprechen werde, sehr schöne Bilder vom Nervensystem und von den Sinnesorganen vermittels der Methylenblaumethode erhalten. Die Blaufärbung der musculösen und der nervösen Elemente trat nun aber nie zu gleicher Zeit ein, sondern die Muskelfasern und die grossen Zellen, welche, wie bereits oben erwähnt, mit erstern durch Protoplasmafäden in Verbindung stehen, färbten sich gleichzeitig, während die Nerven und Sinneszellen sich bereits bedeutend früher imprägnirt hatten und meist schon dann, wenn die Muskeln ihre schönste Färbung hatten, wieder entfärbt waren. Wären die grossen Zellen nun nervöser Natur, also Ganglienzellen, so müssten sie sich doch auch gleichzeitig mit den andern nervösen Elementen färben und nicht, wie sowohl die Untersuchungen von SCHUBERG als auch von mir gezeigt haben, mit den musculösen.

Aber auch der zweite von SCHUBERG angeführte Grund, dem er eine „besondere Wichtigkeit für die Deutung der grossen Zellen“ beilegt, lässt sich sehr gut mit meiner Auffassung vereinigen. Dass die Muskeln innervirt werden müssen, liegt auf der Hand, und was liegt da näher als das, dass die Innervirung vermittels des Protoplasmakörpers, welcher ja die Muskelfaser erzeugt hat, zu Stande kommt. Auch ich habe eine solche Verbindung zwischen einer grossen Zelle und einem Nerven (Fig. 15) beobachtet, allerdings auch sehr selten,

wie ja auch SCUMBERG eine derartige Verbindung nur bei „einzelnen grossen Zellen“ nachweisen konnte. Eben diese Seltenheit aber beweist wieder die Zugehörigkeit der grossen Zellen zu den Muskelfasern, da die, die Verbindung zwischen diesen beiden Factoren herstellenden Protoplasmafortsätze immer imprägnirt sind, während die Verbindungen zwischen den grossen Zellen und den Nerven höchst selten gefärbt sind.

Dass endlich unsere Zellen in ihrer Gestalt mit dem sonst allgemeinen verbreiteten Typus multipolarer Ganglienzellen übereinstimmen, welches Verhalten auch wohl die meisten anderen Autoren veranlasst hat, sie für Ganglienzellen zu halten, will nicht allzu viel sagen; es hängt das eben mit ihrer ganzen Entwicklung und Function zusammen. Indem nämlich ein Myoblast nach und nach mehrere Muskelfasern abscheidet, mit welchen er aber vermittels seiner Protoplasmafortsätze im Zusammenhang bleibt, bekommt er das Aussehen einer multipolaren Zelle, und zwar wird das Bild um so ähnlicher, je mehr Fasern von dem Myoblasten erzeugt sind, je weiter dieselben von dem Zellkörper gelagert sind.

Zieht man ferner einen Vergleich zwischen den von den oben citirten Autoren gemachten Befunden und den meinigen, so lassen sich dieselben mit der Deutung der „grossen Zellen“ als Myoblasten sehr gut vereinigen, ja sie sprechen sogar sehr zu Gunsten derselben. Fast alle Autoren erwähnen das Vorkommen der fraglichen Zellen in der Nähe der Musculatur und speciell das massenhafte Vorhandensein derselben an solchen Stellen, wo die Musculatur besonders stark entwickelt ist. Und dieses Verhältniss zwischen den Muskelfasern und den Myoblasten ist sehr natürlich: da, wo sich viele Muskelfasern finden, müssen eben auch viele Myoblasten, die die Fasern doch erzeugt haben, vorhanden sein. Auch die meisten Autoren erwähnen die Thatsache, dass die Fortsätze der „grossen Zellen“ ihre Richtung zu der Musculatur nehmen, in der Nähe derselben oder zwischen den Muskelfasern sich verlieren oder selbst mit denselben in Verbindung treten.

Doch auch die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass jene grossen Zellen musculöser Natur sind. Schon früher erwähnte ich, dass LEUCKART durch seine entwicklungsgeschichtlichen Studien zu der Ansicht gelangte, dass die betreffenden Gebilde Bildungszellen der Musculatur, „gewissermaassen Muskelkörperchen im Sinne M. SCHULTZE's“ darstellen. LEUCKART äusserte sich zu dieser Frage dann weiter: „Im Entwicklungsleben unserer Trematoden, der Distomeen wenigstens,

giebt es eine Zeit, in der an Stelle der erwähnten Muskeln eine einfache Schicht grosser Zellen vorkommt, deren Plasma dann später die spätern Radiärfasern in sich ausscheidet. Unter solchen Umständen sind diese letztern denn auch keine Spindelzellen, obwohl sie vielfach eine sehr kräftige Bildung haben, sondern ihrem morphologischen Werth nach bloss Fibrillen.“

Zu den nämlichen Resultaten gelangt SCHWARZE (26) in seiner Arbeit: „Die postembryonale Entwicklung der Trematoden“. Nachdem eine Anzahl von Meristemzellen sich durch Abscheidung einer Grenzmembran von den übrigen Zellen abgegrenzt hat, werden in den erstern feine, radiär verlaufende Protoplasmaverdichtungen sichtbar. „Allmählich werden dieselben zu deutlichen, stark lichtbrechenden Fibrillen, welche die äussere und innere Fläche der Saugnäpfe mit einander verbinden“ (Radiärmuskeln). „Zwischen den Fibrillen bleiben Lückenräume, also Reste der ursprünglichen Bildungszellen, bestehen. In dem hyalinen Plasma, welches diese Lückenräume ausfüllt, bleiben auch die Kerne sichtbar, jedoch liegen sie nicht mehr unregelmässig zerstreut, sondern ordnen sich in einer concentrischen Lage, nahe der concaven Grenzfläche an.“

Diesen beiden Angaben, welche sich speciell mit der Entwicklung der fraglichen Elemente in den Saugnäpfen befassen, kann ich meine Befunde, die sich auf die Entwicklung der Musculatur im Körper erstrecken, anreihen. Um auch die Verhältnisse an Cercarien zu studiren, hatte ich Redien aus *Limnaeus stagnalis* und *Planorbis corneus* in Methylenblau eingelegt. Obwohl nun die Cercarien keineswegs ein günstiges Object abgaben, so erhielt ich nach langen Versuchen doch einige gute Bilder, die um so beachtenswerther sind, als sie eben an Exemplaren, die in den ersten Entwicklungsstadien standen, auftraten. Wie Fig. 24 zeigt, haben mehrere grosse, spindelförmige Zellen je eine Muskelfaser abgeschieden, und zwar sind in jedem Fall die Zelle und die zugehörige Muskelfaser so zu einander gelagert, dass sie das Bild einer lang ausgezogenen Spindelzelle abgeben. Fig. 25 führt uns ein etwas späteres Stadium der Entwicklung vor Augen. Jede einzelne Muskelfaser hat sich in vier feine Fibrillen gespalten, welche als vier feine gewellte Linien dicht neben einander liegen. Zu jeder einzelnen Fibrillengruppe gehört eine grosse Zelle, welche mit einem kurzen Hals versehen ist und so ein krugförmiges Aussehen erhält. Vermittels des Halses, der sich am Ende in einige ganz kurze Ausläufer spaltet, steht die Zelle mit den einzelnen Fibrillen einer Gruppe in Verbindung. Bei der weitem Ent-

wicklung und Grössenzunahme der Thierchen rücken die Fibrillen weiter aus einander; gleichzeitig vergrössert sich der Abstand zwischen dem Zellkörper und den Muskelfasern noch dadurch, dass durch die mächtige Entwicklung der sog. Subcuticularschicht die Muskelfasern sich von ihrer Mutterzelle, welche ihren ursprünglichen Platz im Parenchym beibehält, immer mehr entfernen müssen, um eben als Hautmuskeln, als welche sie ihren Platz unter der Cuticula haben, fungiren zu können. In Folge dessen verlängern sich die kurzen Ausläufer des Zellhalses, und wir erhalten so ein Bild, wie wir es bei Beschreibung der Ringmusculatur von *Cercariaeum* gesehen haben (Fig. 1) und wie ich es in Fig. 19, welche einige Diagonalfasern mit den zugehörigen Myoblasten von einer Cercarie darstellt, zur Anschauung gebracht habe.

Wenn von diesem, besonders den Ringmuskeln entsprechenden Bild das der Längsmuskeln in etwas abweicht, so findet dies wiederum in der Entwicklung seine schönste Erklärung. Da nämlich die Längsfasern unter den Ringfasern, also dem Körperparenchym, dem Sitz der Myoblasten bedeutend näher gelagert sind, brauchen sich die Zellfortsätze nicht in der Richtung zur Cuticula zu verlängern, sondern können sich seitwärts ausdehnen, und so entstehen Bilder, wie wir sie bei Besprechung der Längsmusculatur kennen gelernt haben. Endlich bei den Parenchymmuskeln, bei denen Entstehungs- und Wirkungsort der Muskelfasern vielfach zusammenfallen, sehen wir die Bildungszelle meist noch in unmittelbarer Berührung mit ihrer Faser. Einige derartige Bilder erhielt ich von der Längsmusculatur des Cercarienschwanzes (Fig. 20 u. 21). Die in Fig. 20 dargestellten Myoblasten sitzen mit breiter Basis den Muskelfasern an, während von den in Fig. 21 gezeichneten zwei nur noch durch einen kurzen, halsartigen Fortsatz mit ihrer Faser zusammenhängen.

Endlich will ich noch hinweisen auf die den Trematoden nahe stehenden Cestoden und Turbellarien, bei denen sich ganz ähnliche Verhältnisse vorfinden, wie die neuern Untersuchungen von ZERNECKE und JANDER — ersterer hat die Cestoden, letzterer die Turbellarien bearbeitet — ergeben haben.

ZERNECKE (71) fand bei Methylenblaupräparaten von *Taenia cucumerina* und *serrata*, *Triaenophorus*, *Cysticercus pisiformis* und *cellulosae* „in gewisser Entfernung unter der Oberfläche mehrfach verästelte Zellen, oft mit deutlichem Kern und Kernkörperchen, welche multipolaren Ganglienzellen sehr ähnlich sehen. Von einer Seite des fein granulirten Zellplasmas aus gehen ein oder mehrere plasmatische Fortsätze nach oben gegen die Cuticula hin und stehen hier mit den

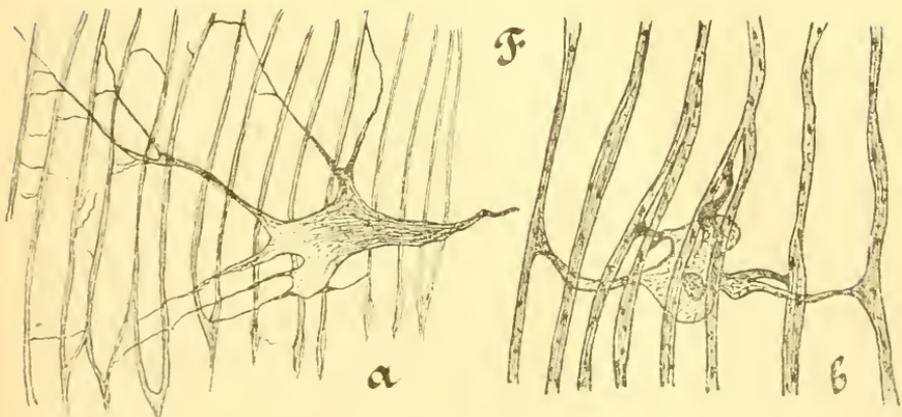
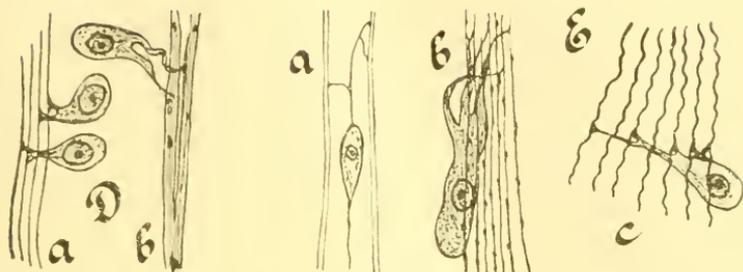
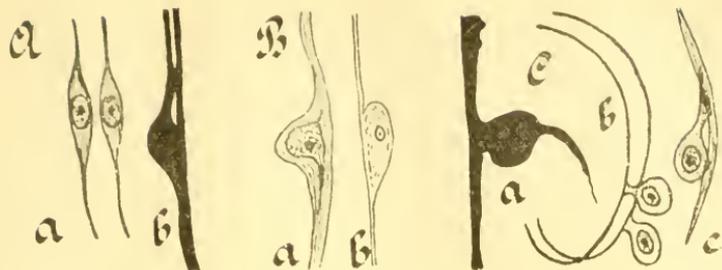
blau gefärbten Fasern der äussern Ring- bzw. Längsmusculatur in Verbindung“. Der Autor fährt dann fort: „Wie sich bald aus der weitem Betrachtung der Chromsilberpräparate ergeben wird, sind diese multipolaren Zellen die Myoblasten der äussern Ring- und Längsmusculatur, welche unter dem Epithel liegen geblieben sind, während der contractile Theil derselben, die eigentliche Muskelfaser, bis unter die Cuticula in die Höhe gerückt ist.“

Stimmt mit diesem Typus die Ring- und Längsmusculatur der Trematoden nicht vollständig überein? Zwar finden sich bei den Cestoden in der Regel Zellen mit nur 2 oder 3 Fortsätzen, die mit ebenso vielen Fasern in Verbindung stehen, doch ist dies ein ganz nebensächlicher Unterschied, der für die Beurtheilung des Ganzen nicht weiter in Betracht kommt.

Aber auch die Parenchymmuskeln der Trematoden gleichen denen der Cestoden vollständig. Auf Querschnitten erschien ZERNECKE bei schwacher Vergrösserung „die ganze Mittelschicht von grossen, meist spindelförmigen Zellen durchsetzt, die in dorsoventraler Richtung einander parallel angeordnet sind“. Bei stärkerer Vergrösserung fand er jedoch, „dass diese Zellen den Muskelfasern“ [Dorsoventralmuskeln] „seitlich angelagert sind“. Bei *Schistocephalus* endlich geht die Muskelzelle oft von der „spindligen in die kuglige Gestalt über und sitzt dann nicht selten nur noch an einer kleinen Stelle der Faser tangential an“.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den Turbellarien, wie BLOCHMANN und ich (68) bereits kurz angegeben haben. Hier hat aber der Myoblast, der durchweg eine spindelförmige Gestalt hat, nur eine Faser erzeugt, mit welcher er durch einen langen, dünnen Plasmafaden in Verbindung steht. Andererseits hat JANDER neben dieser regelmässigen Art der Verbindung auch solche Fälle beobachtet, in denen es den Eindruck macht, „als sässe der Myoblast ungestielt mit dem einen Ende seiner spindligen Gestalt an der contractilen Faser fest“.

Betrachten wir uns nun noch eine Zusammenstellung von Muskelfasern und den zugehörigen Myoblasten bei den Trematoden, wie sie die Abbildungen von ZACHARIAS (69), SCHUBERG (64) und mir zur Anschauung bringen, so ergibt sich eine Reihe von auf einander folgenden Stadien, anfangend mit Muskelfasern, deren Bildungszelle nach beiden Enden hin spindelförmig zu einer Faser ausgezogen ist, endend mit Myoblasten, die durch eine Anzahl von langen Protoplasmafortsätzen mit ihren Fasern in Verbindung stehen (vergl. nachstehende Textfigur).



Die Figg. A—F sind Copien von Abbildungen v. ZACHARIAS (69), SCHUBERG (64) und mir aus vorliegender Arbeit. Die Erklärung der meinen Abbildungen entnommenen Copie siehe in der Tafelerklärung am Schluss dieser Arbeit.

Fig. Aa nach Fig. 24, Ab nach Fig. 10; Fig. Ba nach Fig. 20, Bb nach ZACHARIAS (69), tab. 2, fig. 1b (Parenchymmuskel von *Aspidogaster conchicola* BAER). Fig. Ca nach Fig. 8, Cb nach Fig. 11, Cc nach Fig. 21. Fig. Da nach Fig. 19, Db nach Fig. 3. Fig. Ea nach ZACHARIAS (69), tab. 2, fig. 1c (Parenchymmuskeln von *Aspidogaster conchicola*), Eb nach Fig. 1, Ec nach Fig. 16. Fig. Fa nach SCHUBERG (64), tab. 10, fig. 1. (Längsmuskeln von der Dorsalseite von *Dist. lanceolatum*. SCHUBERG hält die grosse Zelle für eine periphere Ganglienzelle), Fb nach Fig. 4.

Ziehen wir aus alledem, was über die Natur der „grossen Zellen“ im Vorstehenden gesagt ist, ein Facit, so ergibt sich — da einerseits alle frühern Untersuchungsresultate sich mit unserer Ansicht ungewungen in Uebereinstimmung bringen lassen, andererseits aber sehr gewichtige Gründe zu Gunsten unserer Auffassung sprechen — dass wir die „grossen Zellen“ der Trematoden als Bildungszellen der Muskelfasern, als Myoblasten auffassen müssen.

Von der Innervirung der Muskelfasern habe ich sowohl durch die Methylenblau- als auch durch die GOLGI'sche Methode brauchbare Bilder bekommen. Gelang es mir auch nicht, viele gute Imprägnationen zu erhalten, so zeigen aber die wenigen Bilder mit der wünschenswerthesten Deutlichkeit, dass die Innervirung der Muskelfasern sowohl vermittelst der Myoblasten als auch direct zu Stande kommt, indem die Nervenfasern ohne Vermittlung von Myoblasten an die Faser herantritt. Im Uebrigen werde ich das Nähere hierüber bei Besprechung des Nervensystems berichten.

**Stachelmuskeln.** Im Anschluss hieran will ich ein Muskelsystem beschreiben, welches bis jetzt noch völlig unbekannt zu sein scheint, nämlich die Musculatur der Stacheln oder richtiger Schüppchen von *Dist. hepaticum*. Dass diese allerdings ziemlich subtilen, mit unseren jetzigen optischen Hilfsmitteln aber recht gut erkennbaren Verhältnisse bis jetzt völlig übersehen sind, muss um so mehr auffallen, als durch eine Bemerkung LEUCKART's, in welcher er einen Irrthum KÜCHENMEISTER's richtig stellt, auf diese Verhältnisse speciell hingewiesen wird. In der ersten Auflage seines Parasitenwerkes sagt LEUCKART, nachdem er die Stacheln beschrieben hat, auf p. 535, wie folgt: „Vergleicht man mit solchen Bildern die Darstellung, die KÜCHENMEISTER in seinem bekannten Parasitenwerk von der Musculatur des *Dist. hepaticum* gegeben hat, dann kann es nicht zweifelhaft sein, dass die von diesem Forscher beschriebenen ‚kurzen Fasern‘, die sich stellenweise ‚zu einem stumpfen Conus‘ vereinigten und bei Berührung mit Wasser nicht selten ‚vacuolenartig‘ aufblähten, durchaus damit zusammenfallen.“ Nimmt man zum Vergleich mit dieser Darstellung meine Zeichnung 42 zur Hand, so könnte man ja versucht sein, zu glauben, KÜCHENMEISTER habe schon die kurzen Faserbündel gesehen, die von unten an die Stacheln herantreten. Dass dem aber nicht so ist, geht aus der Beschreibung hervor, welche KÜCHENMEISTER (16) in der 2. Auflage seines Werkes von den Stacheln giebt; er er-

wähnt hier die „kurzen Fasern“ überhaupt nicht mehr, sondern acceptirt die Darstellung LEUCKART's.

Um über einige Unklarheiten an der Musculatur von *Dist. hepaticum* Aufschluss zu erhalten, hatte ich eine Serie von Längsschnitten mit Borax-Indigearmin gefärbt, wodurch sich bekanntlich die Musculatur durch ihre schöne grün-blaue Färbung besonders deutlich von ihrer Umgebung abhebt. Bei Durchsicht dieser Präparate machte mich Herr Prof. BLOCHMANN auf ein System von kleinen Muskelfasern, welche mit den Stacheln in Verbindung ständen, aufmerksam. Ich durchmusterte darauf hin auch meine übrigen Präparate, Serien von Längs-, Quer- und Flächenschnitten, welche theils mit Orange-G und Hämatoxylin, theils mit Eosin und Hämatoxylin gefärbt waren, und konnte an allen Serien das Vorhandensein jener Muskelfasern constatiren. Als ich später noch einige Serien nach der VAN GIESON'schen Methode (modificirt) färbte, fand ich dieselben auch hier, und da die Parenchymverhältnisse, speciell die Beziehungen desselben zur Musculatur an nach dieser Methode behandelten Präparaten besonders schön zu Tage treten, habe ich die Figg. 40, 41 u. 42 nach derartig gefärbten Schnitten gezeichnet.

Auf Längsschnitten sieht man, wie von dem hintern Winkel eines Stachels einige feine Muskelfasern (Fig. 40 *Stm*) nach hinten und in die Tiefe steigen, sich wieder heben und mit dem vordern Winkel des folgenden Stachels in Verbindung treten. Es wird dadurch die Ringmusculatur gleichsam in zwei Schichten getheilt; die Bündel der oberflächlich gelegenen Schicht liegen zwischen den untern Enden der Stacheln und auf den Stachelmuskeln, die Bündel der tiefern Schicht liegen gerade unter den Stacheln und sind durch die Stachelmuskeln von der obern Schicht getrennt (Fig. 40 *Rm*). So bei den Stacheln, welche am Kopfpapfen in der Region zwischen Mund und Bauchsaugnapf sich befinden. Weiter nach hinten hin nimmt bekanntlich die Stärke der Ringmusculatur ab, die Bündel ordnen sich in eine Schicht, und die Stacheln rücken mehr in die Tiefe, so dass sie mit ihrer Basis unmittelbar auf der Längsmuskelschicht ruhen. Hier verlaufen nun die Stachelmuskeln zwischen Ring- und Längsmuskelschicht in mehr gestreckter Linie. Man braucht sich also nur vorzustellen, dass die Bündel der tiefern Ringmuskelschicht der Kopfpapfenregion, welche unter den Stacheln verlaufen, geschwunden sind, und wir haben die Verhältnisse, wie sie in der zweiten Region vorwalten.

Auf Querschnitten sieht man von jedem Seitenwinkel eines Stachels ein Muskelbündel in die Tiefe steigen (Fig. 41). Ist der

Schnitt gerade mitten zwischen zwei Stachel-Querreihen gefallen, so sieht man nicht mehr den absteigenden Theil der Bündel, sondern man hat sie jetzt auf dem Querschnitt vor sich (Fig. 41 links). Dieses letztere Bild erhält man regelmässig auf Querschnitten aus der zweiten Region, wo die Stachelmuskeln, wie oben geschildert, in ziemlich gestreckter Richtung von Stachel zu Stachel verlaufen.

Wie schon bemerkt, sah ich auf Querschnitten von jedem Seitenwinkel eines Stachels ein Muskelbündel abgehen, und ich schloss daraus, dass von jedem Stachel vier Bündel abgehen müssten. Diese Schlussfolgerung erwies sich denn auch als richtig, wie ich mich an Flächenschnitten überzeugte (Fig. 42). Da die Stacheln in alternirenden Querreihen stehen, so bilden die Stachelmuskeln ein aus rhombischen Maschen bestehendes, regelmässiges Netzwerk, und die Richtung der einzelnen Züge deckt sich mit der der Diagonalmuskeln.

Die einzelnen Bündel bestehen durchschnittlich aus 4—8 feinen Fasern, welche alle neben einander liegen, so dass man richtiger von einem Muskelband sprechen würde. Die Länge der einzelnen Faser richtet sich nach der Entfernung der Stacheln unter sich, kann also, da diese recht dicht stehen, nie bedeutend sein, etwa 30—60  $\mu$ . Am besten entwickelt sind die Bündel auf der Dorsalseite in der Höhe des Pharynx, sie nehmen nach hinten bald an Stärke ab und sind unterhalb des Bauchsaugnapfes nicht mehr zu finden. Sie sind also auf eine relativ kleine Zone des Leberegels beschränkt, und dies mag auch wohl der Hauptgrund sein, weshalb sie bis jetzt noch völlig übersehen sind.

Die physiologische Bedeutung der Stachelmuskeln ist wohl ohne weiteres klar: sie ziehen eben bei ihrer Contraction die Stacheln mehr in das Innere des Körpers hinein. Dass aber durch dieses Einziehen der Stacheln die Bewegungsfähigkeit des Kopfpapfens nicht unbeträchtlich erhöht wird — da doch die gekrümmten, nach rückwärts gerichteten Stacheln, wenn sie frei zu Tage treten, wie Widerhaken wirken und so eine Bewegung nach mehreren Richtungen hemmen — bedarf wohl keiner weitem Ausführung.

### Nervensystem und Sinneszellen.

Man unterscheidet an dem Nervensystem der Trematoden einen Centraltheil — zwei durch eine Commissur verbundene Ganglien — welcher auf der Dorsalseite zwischen Mundsaugnapf und Pharynx gelegen ist, und das System der peripheren Nerven — alle von

ersterm abgehende Nerven und Nervenfasern bis zu ihrer peripheren Endigung.

Während nun der Centralheil schon den ältern Autoren bekannt war, verdanken wir unsere Kenntnisse von den peripheren Nerven den neuern Untersuchungen auf diesem Gebiete. Besonders durch die Arbeiten von LANG (12) und GAFFRON (21) wurde zum ersten Mal dargethan, dass den Trematoden ein reich entwickeltes Nervensystem zukomme. Zwar hatten beide Autoren ihre Beobachtungen nur an einzelnen Arten gemacht, und wenn speciell GAFFRON die von ihm bei *Dist. isostomum* beobachtete Anordnung des Nervensystems als typisch für alle Trematoden hinstellte, so mag er zu damaliger Zeit bei manchem Forscher einen gelinden Zweifel wachgerufen haben. Jedoch die spätern Untersuchungen und besonders die in neuester Zeit erschienenen Arbeiten von LOOSS (59) haben gezeigt, dass die Vermuthungen GAFFRON's durchaus zutreffend waren, ja dass vielfach das Nervensystem unserer Würmer sich noch complicirter gestaltet.

Haben nun alle diese Arbeiten auch zur Erforschung und Klärung dieser Verhältnisse sehr viel beigetragen, so dass wir uns, um mit LEUCKART zu sprechen, „für einzelne Species sogar einer sehr detaillirten Kenntniss des Nervensystems berühmen dürfen“, so sind sie doch fast ausnahmslos der Topographie und der Histologie des Nervensystems zu Gute gekommen, während über Nervenendigungen sehr wenig in die Oeffentlichkeit gedrungen ist. Mit Hilfe der GOLG'schen Chromsilbermethode und der EHRlich'schen Methylenblaumethode ist es mir nun gelungen, nicht nur über die Topographie des Nervensystems, sondern auch über jene dunklen Punkte, über Nervenendigungen und Sinneszellen Aufklärung zu erhalten.

Wie ich bereits oben erwähnte, waren es die Arbeiten von LANG (12) und GAFFRON (21) — erstere besonders in Bezug auf die monogenetischen, letztere in Bezug auf die digenetischen Trematoden — welche über die bis dahin ziemlich unbekanntem topographischen Verhältnisse des Nervensystems Aufschluss brachten. Zwar hatten vor GAFFRON schon WALTER (1), LEUCKART (2), LANG (12) und SOMMER (13) an einzelnen Distomeen Untersuchungen über das Nervensystem angestellt und wurde von ihnen das System durch Auffindung von drei Paar Längsnerven, einem vordern, einem seitlichen und einem hintern Paare, dem LANG noch das hintere dorsale Nervenpaar hinzufügte, nicht unwesentlich bereichert, doch gelang es keinem dieser Autoren, einen Nervenstamm bis zu seiner Verbindung mit den anderseitigen zu verfolgen, oder die zwischen den Längsstämmen befind-

lichen Commissuren aufzufinden. Diese schöne Entdeckung machte nun GAFFRON an dem Nervensystem von *Dist. isostomum*, und gleichzeitig erhöhte sich durch seine Untersuchung die Zahl der bekannten Nervenpaare auf sechs, nämlich drei vordere und drei hintere Paare. Letztere sind durch sechs Commissuren, von denen drei vor und drei hinter dem Bauchsaugnapf liegen, verbunden. Am hintern Körperende gehen die beiden „Bauchnerven“ und die beiden „Rückennerven“ in einander über, während die beiden „Seitennerven“ nicht mit einander verschmelzen.

Aehnliche Verhältnisse haben POIRIER (25), MONTICELLI (55), KNOCH (62), OTTO (73) und LOOSS (59 u. 70) bei den von ihnen untersuchten Trematoden gefunden, während die übrigen Autoren ein derartig complicirtes Verhalten des Nervenapparates nicht haben constatiren können. Nichts desto weniger sind wir berechtigt, die zuerst von GAFFRON gegebene und in neuerer Zeit von LOOSS noch vervollkommnete Darstellung als typisch für alle Trematoden anzusehen; denn einmal haben die oben genannten Autoren immerhin bei einer stattlichen Anzahl von Trematoden, die den verschiedensten Gattungen angehören, jene typische Anordnung des Nervensystems gefunden, andererseits fällt der negative Befund der übrigen Forscher nicht allzu sehr ins Gewicht, da sie meist nur an Schnittpräparaten untersucht haben, an welchen man eben die dünnen Nervenfasern nicht mehr erkennen und verfolgen kann.

Auch meine Untersuchungsergebnisse können die Richtigkeit der GAFFRON'schen und LOOSS'schen Darstellung nur bestätigen. Von den beiden Gehirnknoten, welche seitlich vom Mundsaugnapf und Pharynx liegen und durch eine kräftige, sich bogenförmig über den vordern Abschnitt des Pharynx ausspannende Commissur verbunden sind, gehen nach vorn und nach hinten vier Nervenpaare ab. Fig. 22 stellt das nach verschiedenen Methylenblaupräparaten combinirte und etwas schematisirte Nervensystem von *Cercariaeum* dar.

Beginne ich mit dem am meisten nach innen gelegenen Paar und lasse die übrigen in der Reihenfolge, wie sie von innen nach aussen hin vom Centralorgan abgehen, folgen, so steht an erster Stelle ein dünnes Nervenpaar, welches direct nach aufwärts in den Mundsaugnapf steigt, in der Tiefe desselben um die zum Pharynx führende Oeffnung einen Ring bildet, von welchem ein reich verzweigter Plexus durch den ganzen Saugnapf sich verbreitet (Fig. 22 *NM*). Diesem vordern Nervenpaar entspricht ein hinteres Paar, welches dem erstern gegenüber entspringt, seitlich vom Pharynx nach hinten

hin zieht und von unten in den Pharynx eintritt, in welchem es ebenfalls einen reichverzweigten Plexus bildet (Fig. 22 *NPh*). Meines Wissens haben nur LANG (12) und BRAUN (54) dieses letztere als selbständiges Nervenpaar unter dem Namen Pharynxnerven aufgeführt, und letzterer beschreibt in Folge dessen auch vier Paar hintere Nerven, während die übrigen Autoren dieses Nervenpaar nur als eine Commissur auffassen, wie z. B. LOOSS (59), der dasselbe bei *Dist. tereticolle* als „subösophageale Verbindung der Gehirnganglien“ beschreibt. Ganz constant fand ich in den beiden Pharynxnerven kurz vor ihrem Eintritt in den Pharynx je eine Ganglienzelle eingelagert (Fig. 22 *NPh*). Vielleicht sind diese identisch mit dem von SOMMER (13) beim *Dist. hepaticum* beschriebenen „untern Schlundganglion“, welches er durch zwei seitliche Commissuren (meine Pharynxnerven) mit den beiden Gehirnganglien in Verbindung treten lässt.

Als zweites Paar folgen zwei an der dorsalen Fläche der Gehirnknoten entspringende Nerven, welche dorsal vom Mundsaugnapf nach vorn verlaufen und sich in der vordern dorsalen Körperpartie verlieren (Fig. 22 *NDA*). Ihnen entsprechen wiederum zwei hintere Nerven, welche dorsal unter der Oberfläche nach hinten hinziehen und im hintern Körperende in einander übergehen (Fig. 22 *NDP*). Es sind das die unter dem Namen „Rückennerven“ bekannten dorsalen Längsstämme.

Das dritte vordere Nervenpaar entspringt am meisten ventral, tritt sofort in den Mundsaugnapf und löst sich in eine Anzahl von Fasern auf, welche mit in der Tiefe des Saugnapfes liegenden Sinneszellen, deren Endigungen sich an der innern (concaven) Fläche des Saugnapfes befinden, in Verbindung treten (Fig. 22 *NVA*). Das dritte hintere Nervenpaar ist das bei weitem am stärksten entwickelte, und diesem Umstande ist es zu danken, dass es schon recht frühzeitig entdeckt wurde. Wegen der seitlichen Lage der beiden Nerven wurden sie „Seitennerven“ benannt, welcher Name jedoch nach Auffindung der eigentlichen Seitennerven nicht mehr passend war und daher auch von GAFFRON durch die Bezeichnung „Bauchnerven“ ersetzt wurde (Fig. 22 *NVP*). Sie ziehen an der Bauchfläche des Thieres, dem Seitenrand etwas mehr genähert als die Rückennerven, nach hinten und vereinigen sich ebenso wie diese unmittelbar vor dem Excretionsporus.

Am weitesten nach aussen hin gehen endlich die „Seitennerven“ als viertes Nervenpaar vom Gehirn ab (Fig. 22 *NLP*). Sie machen nach ihrer Trennung von den Bauchnerven, mit welchen

sie an ihrer Ursprungsstelle zu einem Stamm vereinigt sein, einen Bogen nach seitwärts und ziehen alsdann auch nahe der Oberfläche im Seitenrand des Thieres nach hinten, geben die meisten Fasern an die vorletzte Ringcommissur ab, während die übrig bleibenden, aus nur wenigen Fasern bestehenden Stränge sich mit der letzten Commissur verbinden und so endigen. Kurz nach ihrem Ursprung geben die Seitennerven je einen Ast ab, welcher sich nach vorn umschlägt und sich in der Region vor dem Mundsaugnapf verliert (Fig. 22 *CL*). Den nach hinten ziehenden Seitennerven entsprechend gehen auch zwei Nerven nach vorn hin vom Gehirn ab und theilen sich bald in zwei Stämme, von denen der untere die mittlere, der obere die vordere Partie des Mundsaugnapfes mit Sinneszellen versorgt (Fig. 22 *NLA*).

Es herrscht also in dem Nervensystem von *Cercariaeum* eine sehr weit gehende Symmetrie vor. Nicht nur, dass die in die vordere und hintere Körperpartie eintretenden Nerven stets paarweise vom Centraltheil abgehen — ein Verhalten, welches man bei bilateral-symmetrischen Thieren als selbstverständlich ansieht —, sondern auch die von einem Gehirnknoten nach vorn und nach hinten abgehenden Nerven treten paarweise auf.

Während nun die vordern Nervenpaare nicht durch Commissuren verbunden sind, sondern sich schon bald nach ihrem Ursprung in einzelne Fasern auflösen, die mit Sinneszellen in Verbindung treten oder wie bei dem ersten Paar einen Plexus im Mundsaugnapf bilden, stehen die eigentlichen Längsnerven, das 2., 3. und 4. hintere Paar, durch ringförmige Quercommissuren in Verbindung. Diese Ringe bestehen natürlich aus sechs Theilstücken, entsprechend den einzelnen zwischen je zwei benachbarten Längsstämmen ausgespannten Querästen (Fig. 22 *CV*, *CVL*, *CDL*, *CD*). Oftmals stehen die von einem Längsstamme nach beiden Seiten hin abgehenden Queräste sich nicht genau gegenüber, wodurch das Bild des Ringes etwas beeinträchtigt werden kann. Ebenso ist in der Höhe des Bauchsaugnapfes der Charakter eines geschlossenen Ringes bei vier bis fünf Commissuren verloren gegangen, da hier die zwischen den beiden Bauchnerven ausgespannten Ventralcommissuren in den Saugnapf treten und sich dort verzweigen. Durchschnittlich folgen sich die Commissuren in Abständen von 22—23  $\mu$ , so dass bei einer Durchschnittslänge des *Cercariaeum* von 1,2 mm, von welcher man ca. 0,5 mm, die sich auf die vor der Gehirncommissur und nach der letzten Ringcommissur belegene Körperpartie vertheilen, in Abrechnung bringen muss, ca. 30 Commissuren vorhanden sein würden — eine Zahl, welche sich mit

den durch Zählung erhaltenen Werthen ziemlich deckt. Ich erwähne noch, dass directe Verbindungen zwischen Bauch- und Rückennerven nicht bestehen, eine Thatsache, welche auch bereits von GAFFRON (21) hervorgehoben worden ist.

Das soeben beschriebene Commissurensystem stellt aber keineswegs die letzte Verzweigung des Nervensystems von *Cercariaeum* dar. Es treten nämlich von den Nervenstämmen selbst und von den Commissuren wiederum feine Aestchen ab, welche letztere unter sich verbinden, auch unter einander Verbindungen eingehen, so dass ein förmliches Netzwerk von Nerven entsteht, welches, unmittelbar unter den peripheren Muskeln gelegen, den ganzen Körper des Thieres umgiebt (Fig. 23).

Sehr stark entwickelt ist dieser Plexus bei *Dist. hepaticum*; auf Längs- wie auf Querschnitten sieht man unter der Musculatur Nervenfasern hinziehen, ein Beweis, dass dieselben nach verschiedenen Richtungen hin verlaufen. Fig. 29 stellt einen Querschnitt von *Dist. hepaticum* dar; von jedem der drei Längsnerven, welche also im Querschnitt getroffen sind, gehen Fasern nach beiden Seiten hin bis zu dem nächsten Längsnerven und bilden auf diese Weise, ähnlich wie bei *Cercariaeum*, ein rings um den Körper verlaufendes Netzwerk.

Ein ganz eigenthümliches Verhalten zeigt nun das Nervensystem in den beiden Saugnäpfen. Da in denselben die Musculatur bekanntlich sehr stark entwickelt ist, andererseits auch, wie ich später noch ausführlicher beschreiben werde, die Sinneszellen und ihre Endigungen sich hier in grosser Zahl vorfinden, so lag von vorn herein die Annahme nahe, dass in ihnen zweierlei Nerven, motorische und sensible, vorhanden sein müssen. Und in der That findet man hier zwei Plexus, einen oberflächlichen, mit dem die Sinneszellen in Verbindung stehen und der demnach sensible Fasern enthält, und einen tiefern, in der Musculatur gelegenen Nervenplexus, der aus motorischen Fasern besteht. Da ich die sensiblen Nerven später noch eingehender behandeln werde, interessirt uns hier nur der motorische Plexus.

Von den beiden Bauchnerven gehen in der Höhe des Bauchsaugnäpfes nach innen hin, den Abgangsstellen der Commissuren entsprechend, mehrere Nervenäste ab und treten in den Bauchsaugnäpf ein. Hier bilden sie einen in der Tiefe liegenden Ring, von dem aus wiederum feine Aestchen und Fasern sich weiter nach innen begeben und ein reich verzweigtes Nervengeflecht herstellen (Fig. 22). Einige Male glaube ich nun auch beobachtet zu haben, dass einige der „grossen Zellen“, welche wir ja bei Beschreibung der Musculatur

als Myoblasten erkannt haben, durch eine feine Faser mit diesem Plexus in Verbindung standen. Es ist eben bei dem Gewirr von Fasern, wie man es bei einer guten Imprägnation sieht, und bei der bekannten schnellen Vergänglichkeit der Methylenblaupräparate sehr schwer, die einzelnen Fasern zu verfolgen.

Aehnlich liegen die Verhältnisse im Mundsaugnapf. Wie ich bereits bei Beschreibung der Längsnerven erwähnte, tritt ein Nervenpaar, von dem Centraltheil abgehend, direct von unten in den Saugnapf ein, bildet um die im Grunde desselben liegende, zum Pharynx führende Oeffnung einen Ring, von dem sich in derselben Weise, wie im Bauchsaugnapf, ein Netz von Fasern durch den ganzen Saugnapf verbreitet (Fig. 22 *NM*).

Entsprechend der stärkern Entwicklung der Saugnäpfe von *Dist. hepaticum* ist auch das Nervengeflecht in denselben mehr ausgebildet. Die Fasern durchziehen das Gesichtsfeld nach den verschiedensten Richtungen, jedoch nehmen die stärkern Aestchen gewöhnlich die Richtung der Meridionalfasern, während die von ihnen abgehenden Verzweigungen die Richtung der Radiärfasern einschlagen. In Fig. 28 habe ich ein Stück eines Längsschnitts vom Bauchsaugnapf zur Anschauung gebracht. Das in der Zeichnung in einer Ebene sich präsentirende Nervengeflecht liegt im Präparat zwar nicht vollständig in einer Ebene, sondern es stellt den Nerven gehalt eines Schnitts dar, welchen ich im vorliegenden Bild, durch Einstellen der Oberfläche des Schnitts und durch allmähliches Tiefergehen, in eine Ebene projicirt habe.

In der Literatur ist über das Verhalten des Nervensystems in den Saugnäpfen der digenetischen Trematoden so gut wie gar nichts bekannt gegeben. Dass von den Bauchnerven und den beiden oberhalb und unterhalb des Bauchsaugnapfes verlaufenden Ventralcommissuren einige Nerven in jenen eintreten ist von verschiedenen Forschern gesehen worden, wie auch das Eintreten einiger Nervenstämmchen in den Mundsaugnapf schon seit längerer Zeit bekannt ist. Ueber den weitem Verbleib der Nerven im Saugnapf habe ich nur eine Notiz von HECKERT (34) gefunden, auf welche ich später noch zurückkommen werde. Ausserdem hat noch LANG (12) bei *Tristomum molae*, einem monogenetischen Trematoden, eine Beschreibung von den Nervenverzweigungen im Bauchsaugnapf gegeben.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Nervenendigungen über, des dunkelsten Punktes in der Anatomie unserer Trematoden, und be-

ginnen wir mit der Beschreibung der Verhältnisse, wie sie bei den motorischen Nerven obwalten.

Von den ältern Autoren gelang es nur LANG (12), einen Zusammenhang von Nervenfasern und den „grossen Zellen“ im Saugnapf von *Tristomum molae* zu constatiren. „In einigen ihrer“ [der „grossen Zellen“] „2—5 Fortsätze lassen sich die Fasern verfolgen; diese erreichen die kleinen Nervenstämmchen und lassen sich nun von den Nervenfasern nicht mehr unterscheiden“. In neuester Zeit haben nun LOOSS (59), SCHUBERG (64) und ZACHARIAS (69) eine eben solche Verbindung zwischen den „grossen Zellen“ und Nervenfasern nachgewiesen. Ersterer, welcher seine Untersuchungen an lebenden Thieren ohne sonstige Färbemittel anstellte, sah nun „mitunter in überraschend schöner Weise“, wie einige Fortsätze jener Zellen „klar und deutlich in Nervenfasern, und diese in die grössern Nervenstämme“ übergangen, „während andere Zellenausläufer, im Anfang genau so deutlich wie jene, nach kurzer Zeit aufhören, ohne mit dem Nervensystem in Communication zu treten; in der Regel scheint von den Ausläufern jeder Zelle nur einer nach diesem sich zu begeben, während die andern zu benachbarten Zellen in Beziehung treten oder augenscheinlich frei im Parenchym sich verlieren“. Looss vermuthet nun, dass diese Zellenausläufer mit Muskelfasern in Verbindung stehen, aber es ist ihm nie gelungen, eine derartige Verbindung aufzufinden, obwohl er oft „dieses oder jenes Nervenfäserchen<sup>1)</sup> in directe Nähe einer Muskelfibrille herantreten und hier verschwinden“ sah.

Im Gegensatz hierzu konnte SCHUBERG (64), der zwar auch mit lebenden, aber mit Methylenblau gefärbten Thieren operirte, den Zusammenhang der „grossen Zellen“ mit den Muskelfasern oft constatiren, während er eine Verbindung dieser Zellen mit Nervenfasern nur einige Male mit Sicherheit beobachtete. Ebenso erging es ZACHARIAS (69), der in zahlreichen Fällen zum Plasmatheil der dorsoventralen Muskelfasern ein feines Fädchen treten sah, dem es aber erst spät gelang, „an einem sehr günstig tingirten lebenden Exemplar von *Aspidogaster* nachzuweisen, dass diese Fädchen Nervenfibriillen sind, denn ihr Zusammenhang mit einer oder der andern Längsnerven-Verzweigung war unzweifelhaft zu erkennen“. Auch fand er „Zellen, in denen er nichts anderes als die losgelösten Plasmatheile der betreffenden Fäden“ (nämlich Muskelfäden) „zu erkennen vermochte. . . durch äusserst

1) Da Looss vorliegende Zellen als periphere Ganglienzellen auffasst, kann er die Ausläufer derselben — um welche es sich hier handelt — als Nervenfäserchen bezeichnen.

feine Fibrillen mit letztern und mit Ausläufern der Längsnerven in Verbindung stehen, woraus er schliessen möchte, dass die ehemaligen Myoblasten jetzt zu einem integrierenden Theil der Nervenleitung, resp. zu einer Art Ganglienzellen geworden sind, welche die vom Nervensystem ausgehenden Impulse auf die contractile Substanz der Muskeln übertragen“.

Einer derartigen Erklärung bedarf aber die Innervirung der Muskelfasern gar nicht; es treten eben die Nerven durch einen feinen Fortsatz, der von den Myoblasten ausgeht, mit letztern in Verbindung, und diese (die Myoblasten) übertragen als solche, ohne ihre Natur als Muskelbildungszellen, d. h. als integrierender Bestandtheil der Muskelzelle — die aus dem Plasmatheil und der contractilen Faser besteht — aufzugeben, die vom Nervensystem ausgehenden Reize auf die Muskelfasern. Wir haben also in den an die Myoblasten (die „grossen Zellen“ der Autoren) herantretenden Nervenfädchen die letzten Verzweigungen des Nervensystems vor uns und zwar die Endigungen der motorischen Nerven, welche vermittels der Myoblasten die vom Centralnervensystem ausgehenden Impulse auf die Muskelfasern übertragen.

Hiermit stimmen auch die Ergebnisse meiner Untersuchungen überein. Fig. 15 zeigt, wie von zwei Myoblasten der Ringmusculatur ein feines Fädchen an den Bauchnerven herantritt und in der Richtung desselben weiterzieht. In Fig. 7, wie auch in den beiden Figg. 8 u. 9, die nach Chromsilberpräparaten gezeichnet sind, sieht man von den Myoblasten einiger Dorsoventralfasern kleine Fädchen abgehen, die man unzweifelhaft als Nervenfädchen erkennt.

Doch nicht nur vermittels der Myoblasten kommt die Innervirung der Muskeln zu Stande, sondern auch durch unmittelbares Herantreten von Nervenfasern an die Muskelfasern. In Fig. 39 habe ich eine derartige Innervirung zur Anschauung gebracht. Von einem Quernerven von *Dist. hepaticum* gehen drei Fasern ab, von denen zwei mit dorsoventralen Muskelfasern in Verbindung stehen, während man den dritten Nerv wegen der massigen Imprägnation der Muskeln nicht bis zu seiner Endigung verfolgen kann. Die Nervenfädchen scheinen mit einer kleinen Anschwellung an der Muskelfaser zu endigen, ein Verhalten, welches ZERNECKE auch bei der Innervirung der Musculatur von *Ligula* erwähnt.

Ziehen wir nun einen Vergleich zwischen den Trematoden und Cestoden, so finden wir auch hier wieder die weitgehendste Uebereinstimmung. Nach ZERNECKE (71) geschieht nämlich auch bei den

Cestoden „die Innervirung der Muskelfasern auf zweierlei Art, einmal vermittelt der Myoblasten, zweitens direct an der contractilen Substanz“. Bei der ersten Art der Innervirung geht nun nicht der Nerv an den Myoblasten heran, sondern es ist „gerade die SOMMER-LANDOISsche Zelle, welche Fortsätze gegen den Plexus ausschickt“. Ein ähnliches Verhalten glaube ich auch bei den Trematoden constatiren zu können. In Fig. 8 sieht man nämlich, wie der von den Myoblasten abgehende Fortsatz sich plötzlich verdünnt, so dass zwischen ihm und der fortlaufenden Faser ein förmlicher Absatz besteht, und Fig. 9 *N* zeigt uns, wie an einem kräftigen Zellfortsatz ein dünnes Fädchen seitlich herantritt.

Auch bei den Turbellarien geht von den Myoblasten ein Fortsatz in die Tiefe, von dem man — wie dies auch JANDER thut — wohl mit Bestimmtheit annehmen darf, dass er in einen Nervenstamm übergeht, obwohl eine derartige Verbindung bis jetzt noch nicht aufgefunden werden konnte.

War über die Innervirung der Trematodenmuskeln, also über die Endigungen der motorischen Nerven bis jetzt auch noch wenig bekannt, so ist die Auffindung derselben doch eigentlich etwas Selbstverständliches, da die vorhandenen Muskeln doch innervirt werden müssen. Anders verhält sich die Sache bei der zweiten Art von Nervenendigungen, nämlich bei den Sinneszellen, den Endigungen der sensiblen Nerven. Wer hätte denn einem so niedrig stehenden Thiere wie dem Leberegel oder dem *Cercariaeum*, welche dazu noch ihr ganzes Leben als Entoparasiten verbringen, einen solchen Reichtum an Sinneszellen zugetraut?

Zwar haben schon einige Forscher einzelne Hautpapillen gesehen und, da oft ein dünnes feines Fädchen in selbige eintrat, auch richtig als Tastorgane gedeutet, doch waren sie meist auf blossе Vermuthungen angewiesen, da es den meisten nicht gelungen ist, die kleinen Fädchen bis zu ihrem Eintritt in einen Nerven zu verfolgen. Andererseits sind auch einige Male die Sinneszellen ohne die zugehörigen Endbläschen gesehen worden, ohne dass jedoch von den betreffenden Autoren eine Deutung dieser Gebilde gegeben wurde. Merkwürdiger Weise haben nun gerade die ältesten Autoren recht gute Beschreibungen dieser Verhältnisse gegeben, während in den letzten Jahren auf diesem Gebiet kaum etwas Neues zu verzeichnen ist.

So giebt WALTER (1) eine sehr gute Beschreibung von den Sinneszellen im Mundsaugnapf von *Amphistomum subclavatum* (*Diplodiscus subclavatus* GOEZE). Er sagt nämlich: „Die vordern, mehr isolirt aus-

tretenden Fasern gehen am hintern Rand des Schlundkopfs in viele hier zerstreut liegende Ganglienzellen über, indem die vom seitlichen Schlundganglion kommenden Nervenfasern sich mit Faserausstrahlungen dieser vordern, meist multipolaren Ganglienzellen brückenartig vereinigen (s. Fig. 11 G). Die von diesen letztern nach vorn verlaufenden Nervenfasern dringen bis zum vordersten Mundende und verlieren sich hier in von der Cuticula gebildeten kleinen Papillen. Bei starker Vergrößerung glaubte ich sie in den Tastkörpern höherer Thiere analogen Gebilden endigen zu sehen.“ Man hat hier nur an die Stelle der „zerstreut liegenden Ganglienzellen“ den Ausdruck „Sinneszellen“ zu setzen, um eine vollständige Uebereinstimmung der WALTER'schen Beschreibung mit der meinigen herbeizuführen.

Auch BLUMBERG (6) entwirft ein ähnliches Bild; nach BRAUN (54), dem ich dieses Citat entnehme, hat derselbe „die feinsten Nervenfasern bei *Amphistomum conicum*, besonders deutlich an Präparaten, die mit Goldchlorid behandelt waren, zwischen den Muskeln hindurch zur Hautschicht und den Papillen derselben verfolgen können; hier endeten sie mit kleinen, rundlichen oder kolbenförmigen Verdickungen; in jede, den Mundrand besetzende Papille treten 6–9 Nervenfasern und enden in gleicher Weise“.

FISCHER (20) hat auf der Bauchseite von *Opisthotrema cochleare* erst mehr vereinzelt, gegen die Oeffnung des Cirrusbeutels immer dichter stehend, gegen 150 ringförmige Erhebungen gefunden, die er als „Reizpapillen“ oder „Tastpapillen“ deutet. „Ein jeder dieser Buckel erweist sich als eine verdickte Stelle der Cuticula. Im Mittelpunkt der kreisförmigen Basis tritt ein feines, helles Fädchen in die Erhebung ein und endigt hier mit einem blass erscheinenden Kölbchen von 0,004 mm Durchmesser.“ Eine Verbindung dieser Fädchen mit dem Nervensystem konnte er nicht ausfindig machen.

Auch WRIGHT u. MACALLUM (32) beschreiben bei *Sphyanura* 12–13  $\mu$  hohe conische Körperchen — „tactile organs“. Die Wand dieses „tactile cone“ wird durch die Cuticula gebildet, welche an der Spitze durchbohrt ist, um ein Tasthärchen von 13–14  $\mu$  Länge durchtreten zu lassen, an das sie oft eine feine Faser haben herantreten sehen, welche die Axe des Kegels durchsetzt. Sie konnten sich zwar nicht überzeugen, dass diese vom subcutanen Nervenplexus komme, halten aber diesen Ursprung für wahrscheinlich.

Von den jüngern Autoren fanden nur LOOSS (70) und OTTO (73), und zwar ersterer in der Umgebung der Mundöffnung von *Gastrodiscus aegypticus*, letzterer von *Gastrothylax gregarius* und *G. cumenifer*,

kleine, conische Papillen, die nach OTTO an ihrer Spitze eine trichterförmige Oeffnung tragen. Letzterem gelang es auch, feine Fasern, die sich von den vordern Nerven abzweigen, bis an die äussere trichterförmige Oeffnung der Papillen zu verfolgen. Am Ende fasert sich dieser Nerv pinselartig auf, „doch ragen die einzelnen Fibrillen nicht frei zur Oeffnung hinaus, sondern umlagern sich, wie es scheint, mit einer homogenen Masse, welche kappenartig auf der Spitze des Kegels sitzt“.

HECKERT (34) hat nun im Mundsaugnapf von *Dist. macrostomum* Sinneszellen gesehen, ohne jedoch die Endigungen derselben in der Cuticula zu finden. Nach ihm treten die Nervenbündel gewöhnlich seitlich etwas unterhalb der Mitte des Saugnapfes ein und verlaufen in schräger Richtung nach oben, indem sie sich in eine Anzahl feiner Aeste auflösen. „Die einzelnen Nervenfasern endigen, soweit ich es verfolgen konnte, in je einer sich dunkel färbenden Zelle, die alle in einer der innern Wand des Saugnapfes parallelen Zone angeordnet sind.“ Auch im gesammten Umkreis des Körpers hat er ähnliche Zellen gefunden, in deren unmittelbarer Nähe er auf Schnittpräparaten oft feine Nervenästchen endigen sah. LOOSS (59), welcher bei einer Anzahl von Distomeen ein sehr reich entwickeltes Nervensystem entdeckte, fand bei den Nervenstämmen und den weitem Verzweigungen bis zur Faser abwärts Ganglienzellen, die theils den Nerven anliegen, theils in den Nervensträngen gelagert sind. Besonders auffallend war ihm nun bei diesen Zellen die ausserordentliche Verschiedenheit in der Grösse, die er sich in keiner Weise zu erklären vermochte. Ich glaube nun nicht fehl zu gehen, wenn ich einen Theil dieser Zellen, und zwar die kleinen, als Sinneszellen deute; ein Vergleich meiner Zeichnung (Fig. 23) mit der von LOOSS gegebenen (fig. 55) legt eine derartige Annahme sehr nahe. Ebenso möchte ich die ovalen Zellen von 0,006 mm Grösse, die OTTO (73) bei allen Amphistomeen vereinzelt zwischen den Nervenfasern fand, als Sinneszellen in Anspruch nehmen.

Im Anschluss hieran will ich nun eine Beschreibung der Sinneszellen und ihrer Endigungen in den Tastpapillen geben, wie ich sie beim *Cercariaeum* und *Dist. hepaticum* in zahlreichen Präparaten beobachtet habe. Bereits bei Beschreibung der topographischen Verhältnisse des Nervensystems von *Cercariaeum* erwähnte ich, dass von den Gehirnganglien nach vorn hin vier Nervenpaare abgehen, von denen zwei Paare den vor der Gehirncommissur belegenen Körperabschnitt und speciell den Mundsaugnapf mit Sinneszellen versorgen. Gleich nach ihrem Eintritt in den Saugnapf lösen sich die recht

kräftigen Stämme in eine Anzahl von Fasern auf, die alle mit einer mehr oder weniger ovalen Zelle in Verbindung stehen. Vom entgegengesetzten Ende dieser Zellen geht wiederum eine feine Faser ab und verläuft meist ziemlich gestreckt zur innern Oberfläche des Saugnapfes, um hier in der Cuticula mit einem birnförmigen Bläschen zu endigen. Die Länge der Zellen beträgt durchschnittlich 5—7  $\mu$ , die Breite 2—4  $\mu$ ; sie färben sich mit Methylenblau intensiv dunkelblau, lassen aber meistens noch einen dunklern Kern im Innern erkennen (Fig. 22, 23 SZ u. 30).

Die Endbläschen dieser Sinneszellen haben eine birnförmige Gestalt; in das dünnere Ende tritt der von der Sinneszelle kommende Nervenfasern, während das dickere, kolbenförmige Ende der Oberfläche der Cuticula zugekehrt ist. Sie sind durchschnittlich 3  $\mu$  lang und 2  $\mu$  breit; gewöhnlich ist das ganze Gebilde intensiv dunkel blau gefärbt, so dass man von der innern Structur nichts zu erkennen vermag und es den Eindruck eines soliden Kölbchens macht. Ist aber die Färbung nicht so intensiv ausgefallen, so sieht man, wie die in das Endbläschen eingedrungene Faser dasselbe der Länge nach durchsetzt und an dem kolbenförmigen Ende mit einer nagelkopffähnlichen Platte endigt. Gewöhnlich erhebt sich über dem Endbläschen die Cuticula zu einem kleinen Hügel, in welchen dann das kolbenförmige Ende des Bläschens eingetreten ist (Fig. 30 u. 31).

Diese kleinen conischen Hügel — Tastpapillen — sieht man schön an frischen ungefärbten Thieren, die man unter dem Deckglase etwas quetscht, damit die Bewegung nicht zu sehr stört. Hat man nun bei starker Vergrößerung die Oberfläche des Thieres vorsichtig eingestellt, so blendet man mit der vorher geöffneten Irisblende ganz allmählich ab, und man wird dann einen Zeitpunkt treffen, wo man die kleinsten Fältchen und Unebenheiten auf der Cuticula in Folge der durch die Ablendung hervorgerufenen stärkern Lichtbrechung deutlich erkennen kann. Man sieht dann die Tastpapillen theils von der Seite, theils von oben, je nachdem sie beim Auflegen und Quetschen des Deckgläschens in schräger oder senkrechter Richtung zur Oberfläche desselben standen (Fig. 32). Bei den von oben gesehenen Papillen erkennt man in einem grössern Kreis einen kleinern, in dessen Mittelpunkt ein dunkles Pünktchen liegt. Dieses Pünktchen ist der Querschnitt von einem kurzen, dünnen Stiftdchen, welches dem Endbläschen aufsitzt und häufig noch ein kleines Stück aus der Tastpapille hervorragt, wie man sich überzeugen kann an Papillen, die am

Rande des Thieres gerade auf der Höhe der Umbiegungsstelle der Cuticula stehen (vergl. Fig. 30, 31 u. 32).

Derartig gebaute Sinneszellen mit Endbläschen und Tastpapillen trifft man bei *Cercariaeum* in grosser Anzahl über den ganzen Körper zerstreut an, am zahlreichsten natürlich in den Saugnäpfen und speciell im Mundsaugnapf, entsprechend der Hauptfunction desselben als Tastapparat (vergl. Fig. 22 u. 23 SZ).

Ausser den Sinneszellen, deren centrale Fortsätze sich zu den vordern Nerven begeben, finden sich im Mundsaugnapf noch solche, deren centrale Fortsätze direct in die Cerebralganglien eintreten. Diese Sinneszellen liegen mehr oberflächlich; ihre Endbläschen befinden sich auf der äussern Fläche des Saugnapfes bis zum Rande der Oeffnung hin (Fig. 22 SZ\*). Die Fortsätze, wie auch die Zellen selbst geben dann und wann feine Fädchen ab, welche sich mit benachbarten Zellen oder Fasern verbinden und so ein kleines Netzwerk bilden.

Im Bauchsaugnapf liegen die Verhältnisse ähnlich wie im Mundsaugnapf. Von den beiden Bauchnerven und den beiden Ventralcommissuren, die oberhalb und unterhalb des Saugnapfes ausgespannt sind, zweigen sich mehrere Nervenästchen ab, treten in den Saugnapf ein und bilden in ihm einen peripher gelegenen Nervenring. Von diesem Ring treten die einzelnen Fasern nach innen hin ab und stehen mit den Sinneszellen, die in derselben Weise wie im Mundsaugnapf endigen, in Verbindung. Bevor die Fasern in die Zellen übergehen, verbinden sie sich noch vielfach mit benachbarten Fasern; ebenso gehen von den Zellen noch feine Fasern ab und stellen eine Verbindung derselben unter sich und mit benachbarten Fasern her. Es entsteht auf diese Weise ein zierliches Netzwerk von feinen Nervenfäden, in welchem überall die Sinneszellen eingestreut liegen. Dadurch, dass von den Seiten der Zellen noch eine oder zwei Fasern abgehen, wird die ovale Gestalt derselben oft etwas beeinträchtigt und geht in eine mehr polygonale über (Fig. 22 u. 30).

Auch im Bauchsaugnapf trifft man Zellen an, welche direct in die Bauchnerven eintreten, ohne sich vorher mit andern Zellen oder dem Nervenplexus in Verbindung zu setzen. Ganz constant fand ich zwei Sinneszellen, die ausserhalb des Bauchsaugnapfes vorn und seitlich von ihm liegen und mit einer langen Faser in dem Bauchnervenpaar endigen. Die zugehörigen Endbläschen liegen an der äussern Oberfläche des Saugnapfes, vorn und etwas seitlich, nicht weit vom Rand der Oeffnung. Diese beiden Sinneszellen imprägnirten sich immer sehr

schnell und fielen auch durch die kräftige Entwicklung sowohl der Endbläschen als auch der Zellen selbst auf (vergl. Fig. 15 SZ u. 22).

Ueber die Sinneszellen im Körper ist weiter nichts Besonderes zu berichten; sie liegen theils den Längsnervenstämmen, Quercommisuren und Nervenverzweigungen direct auf, theils liegen sie frei im Parenchym und senden von hier aus einen centralen Fortsatz zu einem benachbarten Nerven (Fig. 23).

Noch will ich einiger Sinneszellen gedenken, die auch ziemlich constant vorzukommen scheinen; sie entspringen aus der hintern Vereinigungsstelle der beiden Bauchnerven mit einem gemeinsamen Stamm, der eine Strecke weit nach vorn verläuft und sich dann in zwei oder drei Fasern auflöst, die mit den betreffenden Zellen in Verbindung stehen (Fig. 22 SZ\*\*).

Obwohl ich nun bei *Dist. hepaticum* meine Untersuchungen nur an Schnitten, die nach der GOLGI'schen Methode imprägnirt waren, anstellen konnte, hatte ich doch die Genugthuung, auch hier ein ganz gleiches Verhalten der Sinneszellen wie beim *Cercariaeum* constatiren zu können<sup>1)</sup>. Sie gehen sowohl direct von den Längsstämmen (Fig. 33 u. 34) als auch vom Plexus ab (Fig. 34, 35 u. 29). Ihre Gestalt ist auch eine länglich-ovale, oft sogar spindelförmige, doch kommen auch hier mehr polygonale Zellen vor. Sie endigen mit einem länglichen, die ganze Cuticula durchsetzendem Bläschen, welches auch von der Faser durchzogen wird, bei dem GOLGI'schen Verfahren aber gewöhnlich vollständig schwarz imprägnirt ist. Besser lassen sich jedoch diese Endbläschen an Präparaten, die nach der VAN GIESON'schen Methode gefärbt sind, studiren. Die Figg. 36, 37 u. 38, die nach derartig gefärbten Schnitten angefertigt sind, lassen den Bau und die Lagerung derselben sehr gut erkennen. Sie sitzen mit ihrer Basis der Basalmembran unmittelbar auf und durchsetzen die Cuticula in ihrer ganzen Dicke. Da, wo das Endbläschen sich kolbenförmig verdickt, schwillt die im Innern befindliche Nervenfasern an und endet mit breiter Basis am obern Ende des Bläschens (Fig. 37 u. 38). Auch bei *Dist. hepaticum* wölbt sich die Cuticula über dem Endbläschen hügelartig

1) Auch M. KOWALEWSKI (72), welcher die GOLGI'sche Methode schon früher bei Trematoden angewandt hatte, berichtet, dass er, veranlasst durch die Mittheilung von BLOCHMANN (67), seine frühern Präparate nochmals durchgesehen und ähnliche Bilder wie die von BLOCHMANN beschriebenen gefunden habe. Der beigegebene Holzschnitt lässt jedoch die Verhältnisse sehr wenig klar hervortreten, so dass man sich kaum ein richtiges Bild davon machen kann.

vor und bildet auf diese Weise ähnliche Tastpapillen, wie wir sie beim *Cercariaeum* gefunden haben (Fig. 37). Ein dem Endbläschen aufsitzendes Stiftchen habe ich jedoch bei *Dist. hepaticum* nicht entdecken können, doch ist es ja auch leicht möglich, dass durch die vielen Manipulationen selbiges verloren gegangen ist.

Eben so wie bei *Cercariaeum* findet sich auch bei *Dist. hepaticum* eine grössere Ansammlung von Sinneszellen in den Saugnäpfen und in deren unmittelbarer Umgebung. Sie sind hier meist in Gruppen angeordnet, wie die Figg. 26 u. 27 zeigen, und wie aus den Figg. 36, 37 u. 38, welche einige Gruppen von Endbläschen darstellen, zu ersehen ist. Oft hat es sogar den Anschein, als sässen zwei oder drei Endbläschen mit ihrer Basis auf der Basalmembran zusammen, während ihre obern Enden etwas divergiren (Fig. 38, die beiden mittlern Endbläschen).

Ziehen wir auch hier wieder zum Vergleich die Cestoden heran und folgen wir der Beschreibung von ZERNECKE (71), die er von verschiedenen, vermittels der Methylenblau- und Chromsilbermethode gefärbten Cestoden giebt, so finden wir auch in Bezug auf die Sinneszellen wieder die weitgehendste Uebereinstimmung bei beiden Ordnungen. Auch bei den Cestoden fand ZERNECKE „spindelförmige Zellen“, von denen er zwei Fortsätze ausgehen sah, „einen langen, zarten Faden, der in die Höhe steigt, in die Cuticula eintritt und hier mit einer birnförmigen Anschwellung endet, der andere Fortsatz geht in die Tiefe und ist oft noch eine Strecke weit zu verfolgen. Diese Zellen sind, wie sich aus dem Zusammenhang ergeben wird, Sinneszellen“. Die in der Cuticula liegenden Endigungen sind „bläschenartige Hohlräume, von kugliger bis birnförmiger Gestalt, welche von Nervenfasern von unten nach oben senkrecht durchsetzt werden. An der obern Seite endet die Faser mit einer plattenartigen Verbreiterung“ (Fig. 46). Auch fand ZERNECKE nicht selten einen „auf dem Bläschen sitzenden, senkrecht zur Cuticula gerichteten Stift, welcher ungefähr halb so lang ist, als letzterer“, während Tastpapillen, wie ich sie bei *Cercariaeum* und *Dist. hepaticum* fand, von ihm nicht erwähnt werden.

Doch nicht nur bei den Cestoden, sondern auch bei andern wirbellosen Thieren, ja sogar bei den höchsten Wirbelthieren finden wir diese Sinneszellen wieder. Zwar weichen sie bei den verschiedenen Thierclassen in einzelnen Punkten von den von mir beschriebenen Sinneszellen der Trematoden ab, wie z. B. bei *Lumbricus*, wo sie, noch im Epithel gelegen, des peripheren Fortsatzes entbehren, doch stimmen sie im Princip überall überein. So fanden sie v. LENHOSSÉK (48) und

RETZIUS (49) beim *Lumbricus*, letzterer ausserdem noch bei Polychäten und Mollusken (50), ferner SAMASSA (56) bei *Helix pomatia* und VOM RATH (66) bei den Arthropoden. Bei den höhern Wirbelthieren sind sie in neuerer Zeit von vielen Autoren in der Geruchsschleimhaut, in den Geschmackspapillen wie auch im Gehörorgan beschrieben worden <sup>1)</sup>.

### Résumé.

Fasse ich am Schlusse meiner Arbeit die Resultate derselben noch einmal in wenigen Worten zusammen, so gelange ich zu folgendem Ergebniss:

1) Die Muskeln der Trematoden haben überall ihre Zellnatur noch deutlich bewahrt; die contractilen Elemente, die Muskelfasern, stehen mit ihren plasmatischen, kernhaltigen Zellen, den Muskelbildungszellen — den „grossen Zellen“ der Autoren — in directem Zusammenhang, und zwar liegen diese Zellen den Fasern zum Theil direct an, zum Theil sind sie durch plasmatische Ausläufer mit ihnen verbunden, so dass wir Uebergänge von der nematoiden Grundform bis zu den Muskeln der Annulaten vorfinden. Die Innervirung der Muskeln geschieht theils durch ihre Bildungszellen, Myoblasten, theils direct an ihrer contractilen Substanz, den Muskelfasern.

2) Der ganze Körper der Trematoden wird umgeben von einem unmittelbar unter den peripheren Muskeln gelegenen, reich verzweigten Nervenplexus. Die von diesem Plexus, wie auch von den Längsnervestämmen und den sie verbindenden Ringcommissuren ausgehenden letzten Nervenfäden stehen entweder mit der Musculatur in Verbindung — motorische Nerven — oder treten an spezifische Sinneszellen heran — sensible Nerven —; die Sinneszellen, welche in der Cuticula mit Endbläschen endigen, sind über den ganzen Körper verbreitet, in grösster Zahl in den Saugnäpfen.

Rostock, im October 1896 <sup>2)</sup>.

1) Da ZERNECKE in seiner Arbeit (71) eine ausführliche Uebersicht dieser Verhältnisse giebt, beschränke ich mich auf obige kurze Notiz.

2) Durch die Uebernahme einer Stelle wurde die Veröffentlichung vorliegender Arbeit, welche ich bereits im Herbst 1895 zum Abschluss gebracht hatte, in unliebsamer Weise verzögert. Inzwischen war die Arbeit von Herrn Prof. BLOCHMANN: „Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden“ erschienen, welche mich zu einer Nachuntersuchung der einschlägigen Verhältnisse an *Dist. hepaticum* veranlasste, in Folge deren ich eine kleine Aenderung im Text und eine Neuzeichnung der Figg. 36, 37, 38, 40, 41 und 42 vornahm.

### Verzeichniss der citirten und benutzten Literatur.

- 1) WALTER, G., Beiträge zur Anatomie und Histologie einzelner Trematoden, in: Arch. Naturg., 24. Jahrg., V. 1, 1858.
- 2) LEUCKART, R., Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herührenden Krankheiten, V. 1, 1863.
- 3) STIEDA, L., Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. I. Zur Anatomie des Distoma hepaticum, in: Arch. Anat. Phys., 1867.
- 4) SCHWALBE, G., Ueber den feinern Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere, in: Arch. Mikr. Anat., V. 5, 1869.
- 5) STIEDA, L., Ueber den Bau des Polystomum integerrimum, in: Arch. Anat. Phys., 1870.
- 6) BLUMBERG, C., Ueber den Bau des Amphistomum conicum, Inaug.-Diss., Dorpat 1871.
- 7) ZELLER, C., Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystoma integerrimum, in: Z. wiss. Zool., V. 22, 1872.
- 8) SCHNEIDER, A., Untersuchungen über Plathelminthen, in: 14. Bericht Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde, 1873; auch separ.
- 9) ZELLER, E., Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Polystomen, in: Z. wiss. Zool., V. 27, 1876.
- 10) TASCHENBERG, E. O., Beiträge zur Kenntniss ectoparasitischer mariner Trematoden, in: Abh. Naturf. Ges. Halle, V. 14, 1879; auch separ.
- 11) — Weitere Beiträge zur Kenntniss ectoparasitischer mariner Trematoden, in: Festschr. Naturf. Ges. Halle, 1879; auch separ.
- 12) LANG, A., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. II. Ueber das Nervensystem der Trematoden, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 2, 1880.
- 13) SOMMER, F., Zur Anatomie des Leberegels, Distomum hepaticum L., in: Z. wiss. Zool., V. 34, 1880.
- 14) MACE, E., Recherches anatomiques sur la „Grande Douve du Foie“ (Distomum hepaticum), Paris 1882.
- 15) KERBERT, C., Beitrag zur Kenntniss der Trematoden, in: Arch. Mikr. Anat., V. 19, 1881.

- 16) KÜCHENMEISTER, FR., und F. A. ZÜRN, Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vorkommenden Parasiten, 2. Aufl. 1881.
- 17) CHATIN, J., Structure des éléments musculaires chez les Distomiens, in: Bull. Soc. Philom. Paris, V. 6, 1882.
- 18) SCHAUINSLAND, H., Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden, in: Jena. Z. Naturw., V. 16, 1883.
- 19) ZIEGLER, H. E., Bucephalus und Gasterostomum, in: Z. wiss. Zool., V. 39, 1883.
- 20) FISCHER, P. M., Ueber den Bau von *Opisthotrema cochleare* n. gen. n. sp., ein Beitrag zur Kenntniss der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 40, 1884; auch Inaug.-Diss. Leipzig, 1883.
- 21) GAFFRON, E., Zum Nervensystem der Trematoden, in: Zool. Beitr. A. SCHNEIDER, V. 1, 1884.
- 22) SCHNEIDER, A., Neue Beiträge zur Kenntniss der Plathelminthen, *ibid.*
- 23) BIEHRINGER, J., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 7, 1884.
- 24) LOOSS, A., Beiträge zur Kenntniss der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 41, 1885.
- 25) POIRIER, J., Contribution à l'histoire des Trématodes, in: Arch. Zool. expér., (2.) V. 3, 1885.
- 26) SCHWARZE, W., Die postembryonale Entwicklung der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 43, 1886.
- 27) NIEMIEC, J., Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal, in: Rec. Zool. Suisse, V. 2, 1885.
- 28) MONIEZ, R., Description du *Distoma ingens* n. sp. et remarques sur quelques points de l'anatomie et de l'histologie comparées des Trématodes, in: Bull. Soc. Zool. France, V. 11, 1886.
- 29) LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, V. 1, Lief. 3, 2. Aufl. 1886.
- 30) SCHAUINSLAND, H., Ueber die Körperschichten und deren Entwicklung bei den Plattwürmern, in: SB. Ges. Morph. Phys. München, V. 2, 1886/87.
- 31) HASWELL, W. A., On *Temnocephala*, an aberrant monogenetic Trematode, in: Quart. Journ. Micr. Sc., (N. S.) V. 28, 1888.
- 32) WRIGHT, RAMSAY R., and A. B. MACALLUM, *Sphyrana Osleri*, a contribution to american helminthology, in: J. Morph., V. 1, 1887.
- 33) VOELTZKOW, A., *Aspidogaster conchicola*, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 8, 1888.
- 34) HECKERT, A., Untersuchungen über die Entwicklungs- und Lebensgeschichte des *Distomum macrostomum*, in: Bibl. Zool., 1889.
- 35) LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, V. 1, Lief. 4, 2. Aufl. Leipzig 1889.

- 36) JFEL, H. O., Beiträge zur Anatomie der Trematodengattung *Apo-blema* (Duj.), in: Bih. Svenska Vet.-Acad. Handlingar, V. 15, Stockholm 1889; auch Inaug.-Diss. Upsala 1889.
- 37) BRAUN, M., Einige Bemerkungen über die Körperbedeckung ectoparasitischer Trematoden, in: Ctrbl. Bakt., V. 7, 1890.
- 38) LINSTOW, v., Ueber den Bau und die Entwicklung des *Distomum cylindraceum* ZED., in: Arch. Mikr. Anat., V. 36, 1890.
- 39) CREUTZBURG, N., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung von *Distomum ovocaudatum* VULP., Inaug.-Diss. Leipzig, 1890.
- 40) DIECKHOFF, CHR., Beiträge zur Kenntniss der ectoparasitischen Trematoden, in: Arch. Naturg., 1891.
- 41) JÄGERSKJÖLD, L. A., Ueber den Bau des *Ogmogaster plicatus* CREPL., in: Svenska Vet.-Acad. Handlingar, V. 24, 1891.
- 42) BRANDES, G., Zum feineren Bau der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 53, 1892.
- 43) CRETÉ, C., Intorno la struttura delle ventose e di alcuni organi tattili nei Distomi, in: Rend. Accad. Lincei, 1892.
- 44) LOOSS, A., Ueber *Amphistomum subclavatum* RUD. und seine Entwicklung, in: Festschr. LEUCKART, 1892.
- 45) MONTICELLI, F. S., *Cotylogaster Michaelis* n. g. n. sp. e revisione degli *Aspidobothridae*, *ibid.*
- 46) SAINT-REMY, G., Sur le système nerveux des *Monocotylides*, in: CR. Acad. Paris, V. 113.
- 47) NOACK, E. J., Die Anatomie und Histologie des *Distomum clavigerum* RUD., Inaug.-Diss. Rostock, 1892.
- 48) LENHOSSEK, M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei *Lumbricus*, in: Arch. Mikr. Anat., V. 39, 1892.
- 49) RETZIUS, G., Das Nervensystem der *Lumbricinen*, in: Biol. Unters. (N. F.), V. 3, 1892.
- 50) — Das sensible Nervensystem der Polychäten und Mollusken, *ibid.*, V. 4, 1892.
- 51) LOOSS, A., Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden, in: Ber. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math. Phys. Klasse, 9. Jan. 1893.
- 52) BLOCHMANN, F., Ueber SOMMER's sog. „plasmatische Längsgefäße“ bei *Taenia saginata* G. und *Taenia solium* L., in: Ctrbl. Bakt., V. 12, 1893.
- 53) WILL, H., Anatomie von *Caryophyllaeus mutabilis* RUD., ein Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 56, 1893.
- 54) BRAUN, M., Würmer, in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, V. 4, Lief. 9—30, 1889—93.

- 55) MONTICELLI, F. S., Studii sui Trematodi endoparassiti. Primo contributo di osservazioni sui Distomidi. Jena 1893. Zool. Jahrb., Suppl. 3.
- 56) SAMASSA, P., Ueber die Nerven des augentragenden Fühlers von *Helix pomatia*, in: Zool. Jahrb., V. 7, Anat., 1893.
- 57) ROHDE, E., Muskel und Nerv, in: Zool. Beitr. SCHNEIDER, V. 3.
- 58) LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, V. 1, 2. Aufl., Lief. 5, 1894.
- 59) LOOSS, A., Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers, in: Bibl. Zool., Heft 16, 1894.
- 60) — Ueber den Bau von *Distomum heterophyes* und *Distomum fra-ternum*, 1894.
- 61) BRANDES, G., *Fridericianella ovicola* n. g. n. sp. ein neuer monogenetischer Trematod, in: Abh. Naturf. Ges. Halle, V. 20, 1894.
- 62) KNOCH, K., Topographie des Excretions-Apparates und Nervensystems von *Distomum lanceolatum*, Inaug.-Diss. Würzburg, 1894.
- 63) KATHARINER, L., Die Gattung *Gyrodactylus* v. NRDm, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 10, 1895.
- 64) SCHUBERG, A., Zur Histologie der Trematoden, *ibid.*
- 65) HESSE, R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894.
- 66) VOM RATH, O., Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilber-Methode, in: Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., V. 9, 1894.
- 67) BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., V. 15, 1895.
- 68) — und H. BETTENDORF, Ueber Musculatur und Sinneszellen der Trematoden, *ibid.*, V. 15, 1895. (Vorläuf. Mittheil. zu vorliegender Arbeit.)
- 69) ZACHARIAS, O., Beiträge zur Histologie von *Aspidogaster conchicola* BAER., in: Forschungsber. Biol. Stat. Plön, V. 3, 1895.
- 70) LOOSS, A., Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte, 1. partie, 1895.
- 71) ZERNECKE, E., Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., V. 8, Anat. 1895; auch Inaug.-Diss.
- 72) KOWALEWSKI, M., Studya helmintologiczne. II. Przyczynek do histologicznej budowy skóry niektórych przywo (Helminthologische Studien, II. Ein Beitrag zum histologischen Bau der Haut einiger Trematoden), in: Anz. Acad. Wiss. Krakau, 1895.
- 73) OTTO, R., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Amphistomeen, in: D. Z. Thiermed., V. 22; auch Inaug.-Diss. Leipzig, 1896.

- 74) BLOCHMANN, F., Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Vortrag, gehalten a. d. 6. Jahresvers. d. Deutsch. zoolog. Ges. zu Bonn, Hamburg 1896.
- 75) LÜHE, M., Das Nervensystem von Ligula in seinen Beziehungen zur Anordnung der Musculatur, in: Zool. Anz., V. 19, 1896.
- 76) SMIRNOW, A., Ueber freie Nervenendigung im Epithel des Regenwurms, Vorl. Mitth., in: Anat. Anz., V. 9, 1894.
- 77) WALTER, E., Untersuchungen über den Bau der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 56, 1893.

## Tafelerklärung.

## Tafel 28—32.

Die blau gefärbten Figuren sind nach Methylenblaupräparaten gezeichnet, die schwarz gefärbten und Figg. 33, 34, 35 u. 39 nach Chromsilberpräparaten, die Figg. 36, 37, 38, 40, 41, 42 nach in Sublimat fixirten und nach der modificirten VAN GIESON'schen Methode gefärbten Präparaten. Die Figg. 7, 15, 16, 19, 20, 21, 24, 25, 30, 31, 32 sind nach lebenden Thieren und zwar Figg. 7, 15, 16 u. 30 nach von Herrn Prof. BLOCHMANN entworfenen Zeichnungen angefertigt.

## Allgemeine Bezeichnungen.

<i>Ba</i> Basalmembran.	<i>NDP</i> Nervus dorsalis posterior, „Rückennerv“.
<i>BN</i> Bauchnerv.	<i>NLA</i> Nervus lateralis anterior.
<i>BS</i> Bauchsaugnapf.	<i>NLP</i> „ „ posterior, „Seitennerv“.
<i>CD</i> Commissura dorsalis.	<i>NVA</i> Nervus ventralis anterior.
<i>CDL</i> „ dorso-lateralis.	<i>NVP</i> „ „ posterior, „Bauchnerv“.
<i>CL</i> „ lateralis.	<i>NM</i> Mundsaugnapfnerv.
<i>CV</i> „ ventralis.	<i>NPh</i> Pharynxnerv.
<i>CVL</i> „ ventro-lateralis.	<i>NPl</i> Nervenplexus.
<i>Cu</i> Cuticula.	<i>Ph</i> Pharynx.
<i>Dm</i> Diagonalmuskeln.	<i>Rm</i> Ringmuskeln.
<i>DVm</i> Dorso-ventralmuskeln.	<i>RN</i> Rückennerv.
<i>Ebl</i> Endbläschen.	<i>SN</i> Seitennerv.
<i>GZ</i> Ganglienzelle.	<i>St</i> Stachel.
<i>Lm</i> Längsmuskeln.	<i>Stm</i> Stachelmuskeln.
<i>MB</i> Myoblast.	<i>SZ</i> Sinneszellen.
<i>MS</i> Mundsaugnapf.	
<i>N</i> Nerv.	
<i>NDg</i> Niederschlag.	
<i>NDA</i> Nervus dorsalis anterior.	

## Tafel 28.

Fig. 1. Ringmusculatur mit den zugehörigen Myoblasten von *Cercariaeum* aus *Helix hortensis*. 1000:1.

Fig. 2. Längsmuskeln mit Myoblast von *Cercariaeum*. 900:1.

Fig. 3. Längsmuskeln mit Myoblasten; einige Fasern spalten sich an den Enden. Von *Cercariaeum*. 900:1.

Fig. 4. Längsmuskeln mit Myoblast von *Dist. crystallinum*. 500:1.

Fig. 5. Diagonalmuskeln mit Myoblast von *Cercariaeum*, dorsal. 600:1.

Fig. 6. Diagonalmuskeln mit Myoblasten von *Dist. cylindraceum*. 300:1.

Fig. 7. Eine dorso-ventrale Muskelfaser mit Myoblast, von dem eine kurze Nervenfaser *N* abgeht. Die Zeichnung ist nach einem lebenden, stark unterm Deckglas gequetschten *Cercariaeum* angefertigt, daher liegen die dorsale und ventrale Insertion so nahe zusammen. 1000:1.

## Tafel 29.

Fig. 8. Eine dorso-ventrale Muskelfaser mit ansitzendem Myoblast, an den eine Faser (Nerv) herantritt. Von *Dist. hepaticum*. 300:1.

Fig. 9. Ein Myoblast mit mehreren Fortsätzen, die mit dorso-ventralen Muskelfasern in Verbindung stehen; an einen Fortsatz tritt eine Nervenfaser heran. *Dist. hepaticum*. 300:1.

Fig. 10. Dorso-ventrale Muskelfaser mit Myoblast. *Dist. hepat.* 300:1.

Fig. 11. Ringmuskeln mit Myoblasten vom rechten Darmschenkel von *Cercariaeum*. 450:1.

Fig. 12. Desgl. vom linken Darmschenkel. Bei \* steht ein Myoblast mit mehrern Fasern in Verbindung. 450:1.

Fig. 13. Ringmuskeln mit Myoblast vom Darm von *Dist. hepat.* 600:1.

Fig. 14. Ringmuskeln mit Myoblast von einem Hodencanälchen von *Dist. hepaticum*. 900:1.

Fig. 15. Bauchsaugnapf, Ringmusculation und die beiden Bauchnerven von *Cercariaeum*. Im Bauchsaugnapf (*BS*) Ringfasern mit Myoblasten. An die Myoblasten der Ringmuskeln des Körpers treten von dem linken Bauchnerven (*BN*) Fasern heran. Zwei Sinneszellen (*SZ*), deren periphere Fortsätze im Bauchsaugnapf mit zwei Endbläschen endigen, treten mit ihren centralen Fortsätzen direct in die Bauchnerven ein. 300:1.

Fig. 16. Mundsaugnapf mit Ringfasern und Radiärfasern, letztere mit einem Myoblast. *Cercariaeum*. 450:1.

Fig. 17. Längsmuskeln vom Pharynx, linke, dorsale Seite, mit Myoblast von *Cercariaeum*. 1000:1.

## Tafel 30.

Fig. 18. Längsmuskeln mit Myoblasten vom Pharynx, ventrale Seite. *Cercariaeum*. 900:1.

Fig. 19. Diagonalmuskeln mit Myoblasten von einer Cercarie, dors. 450:1.

Fig. 20. Längsmuskeln mit ansitzendem Myoblasten vom Cercarienschwanz. Entwicklungsstadien. 450:1.

Fig. 21. Wie Fig. 20.

Fig. 22. Nervensystem von *Cercariaeum*, nach verschiedenen Präparaten zusammengestellt, etwas schematisirt. In den Cerebralganglien (*GC*) und den Längsnerven sind die einliegenden Ganglienzellen nicht gezeichnet. In der Tiefe des Mund- und Bauchsaugnapfes ein motorischer Nervenplexus, ebenso im Pharynx. In der linken Hälfte des Mundsaugnapfes sind die tiefer liegenden Sinneszellen (*SZ*), in der rechten Hälfte die oberflächlich gelegenen (*SZ*\*) gezeichnet. In der linken Hälfte des Bauchsaugnapfes ist der oberflächlich gelegene sensible Nervenplexus mit den Sinneszellen dargestellt. Das Commissurensystem ist nur in der hintern Hälfte des Thieres eingetragen. *GÖ* = Geschlechtsöffnung, *EP* = Excretionsporus. *Cercariaeum*. 150:1.

Fig. 23. Eine Partie der beiden Rückennerven oberhalb des Bauchsaugnapfes mit Quercommissuren, Ganglienzellen (*GZ*) und Sinneszellen. Letztere steigen von dem tiefer liegenden Nervenplexus zur Oberfläche empor, welches in der Fig. durch die Schrägstellung der Sinneszellen und zugehörigen Endbläschen zur Anschauung gebracht werden soll. Die Fig. ist um 90° gedreht, so dass die linke Seite derselben dem vordern, die rechte dem hintern Körperende des Thieres zugewendet ist. *Cercariaeum*. 450:1.

#### Tafel 31.

Fig. 24. Ein sehr frühes Entwicklungsstadium einer Cercarie. Einige Zellen haben sich spindelförmig zu Muskelfasern (Ringmuskeln) ausgezogen. 450:1.

Fig. 25. Ein späteres Entwicklungsstadium einer Cercarie. Die einzelnen Muskelfasern haben sich in 3—4 Fibrillen gespalten. 450:1.

Fig. 26. Schnitt vom Bauchsaugnapf von *Dist. hepaticum*. Innerhalb und ausserhalb des Saugnapfes Sinneszellen. *iGdSn* = innere, *äGdSn* = äussere Grenze des Saugnapfes. 300:1.

Fig. 27. Eine Partie aus der nächsten Umgebung des Bauchsaugnapfes von *Dist. hepaticum*. Gruppe von Sinneszellen. 300:1.

Fig. 28. Partie eines Längsschnittes vom Bauchsaugnapf von *Dist. hepaticum*. Motorischer Nervenplexus. *äGdSn* = äussere, *iGdSn* = innere Grenze des Saugnapfes; die obere und untere Begrenzungslinie bezeichnet die Richtung der Radiärmuskeln. 300:1.

Fig. 29. Halber Querschnitt von *Dist. hepaticum* vor dem Bauchsaugnapf. Von den drei Längsstämmen gehen nach beiden Seiten hin Nervenfasern ab und bilden so einen rings um den Körper verlaufenden Plexus, von welchem überall die Sinneszellen ihre peripheren Fortsätze zur Oberfläche senden. 100:1.

Fig. 30. Drei Sinneszellen aus dem Mundsaugnapf von *Cercariaeum*. Bei a) wölbt sich die Cuticula über dem Endbläschen, welches mit einem Stiftchen versehen ist, hügelartig vor und bildet so eine Tastpapille; bei b) sieht man die nagelkopffartige Verbreiterung der Faser in dem Endbläschen; bei c) ist das Endbläschen ganz blau gefärbt. 1000:1.

## Tafel 32.

Fig. 31. Drei Endbläschen von *Cercariaeum* nach einem frischen, ungefärbten, unterm Deckglas gequetschten Präparat. Das mittlere Endbläschen steht gerade auf der Höhe der Umbiegungsstelle der Cuticula, daher sieht man die Tastpapille und das Stifchen, welches noch ein Stück aus der Papille hervorragt, schön von der Seite. 1200:1.

Fig. 32. Eine kleine Partie von der Oberfläche von *Cercariaeum* nach einem frischen ungefärbten Präparate bei starker Abblendung gezeichnet. Einige Tastpapillen theils von oben, theils etwas von der Seite. 1200:1.

Fig. 33. Eine Sinneszelle, welche direct vom Bauchnerven (*BN*) abgeht. Querschnitt von *Dist. hepaticum*. 300:1.

Fig. 34. Sinneszellen, welche sowohl direct vom Bauchnerven als auch vom Nervenplexus (*NPL*) abgehen. Querschnitt von *Dist. hepaticum*. 300:1.

Fig. 35. Nervenplexus mit Sinneszellen von *Dist. hepaticum*. 300:1.

Fig. 36. Kleine Partie eines Flächenschnittes von der Dorsalseite des Kopfzapfens von *Dist. hepaticum*, eine Endbläschengruppe darstellend. Die grössern Kreise sind die Querschnitte der Endbläschen; in diesen erkennt man wieder ganz kleine Kreise oder Punkte: Querschnitte der Nervenfasern oder deren verdickten Endes in dem Endbläschen. Vergl. Fig. 37 u. 38. 900:1.

Fig. 37. Kleine Partie der Oberfläche von *Dist. hepaticum*, ventral in der Nähe des Bauchsaugnapfes, eine Endbläschengruppe darstellend. Man erkennt sehr schön die Tastpapillen, in welche die Endbläschen mit ihrem verdickten kolbenförmigen Ende eingetreten sind. 900:1.

Fig. 38. Längsschnitt der Cuticula, am Bauchsaugnapf einige Endbläschen auf dem Längsschnitt zeigend. Die Endbläschen durchsetzen die Cuticula in ihrer ganzen Dicke und sitzen der Basalmembran unmittelbar auf. Da, wo das Endbläschen sich kolbenförmig verdickt, verdickt sich auch die Faser im Innern des Bläschens und endet mit breiter Basis am obern Ende desselben. Das erste Bläschen von links ist gerade in der Längsaxe getroffen, die beiden Endbläschen von rechts sind mehr oder weniger seitlich von der Längsaxe durchschnitten, in Folge dessen geben sie ein etwas anderes Bild ab. Die obere Grenze der Basalmembran ist durch einen dicken Strich (*Ba*) markirt. *Dist. hepaticum*. 900:1.

Fig. 39. Längsschnitt von *Dist. hepaticum*. Von einem Nerv gehen einige Fasern ab, treten an die dorso-ventralen Muskelfasern und endigen mit einer kleinen Anschwellung bei \* und \*\*; eine dritte Faser tritt auch an ein Muskelbündel heran, doch lässt sich die Endigung nicht feststellen. 450:1.

Fig. 40. Längsschnitt von *Dist. hepaticum*. Färbung nach der etwas modificirten VAN GIESON'schen Methode. Blau die Grundsubstanz des Parenchyms, welche unter der Cuticula eine Membran — Basalmembran (*Ba*) — bildet. Die Muskelfasern (roth) sind von Parenchymscheiden umgeben, die mit dem polygonalen Maschenwerk der übrigen

Grundsubstanz in Verbindung stehen. Von dem Stachel gehen nach vorn und nach hinten (in der Fig. nach links und rechts) je ein Bündel von feinen Muskelfasern — Stachelmuskeln (*Stm*) — ab und treten an den benachbarten Stachel heran. (In der Fig. ist die Stelle des ausgefallenen Stachels durch \* bezeichnet.) 600:1.

Fig. 41. Querschnitt von *Dist. hepaticum*; das Uebrige wie bei Fig. 40. Von beiden Seiten der Stacheln gehen die Stachelmuskeln (*Stm*) ab; links in der Fig. ein Bündel auf dem Querschnitt, die übrigen in der Längsansicht. 450:1.

Fig. 42. Flächenschnitt von *Dist. hepaticum*; Färbung wie bei Fig. 40; auf die Parenchymverhältnisse ist aber in der Zeichnung keine Rücksicht genommen. Der Schnitt ist etwas schräg gehalten und läuft nach oben hin aus. Die dem Innern des Thieres zugewandte Schnittfläche ist in der Fig. dem Beschauer zugekehrt, also als oberflächliche Schicht zur Darstellung gebracht. An jeden Stachel oder dessen Stelle (in Fig. durch ein \* bezeichnet) treten vier Bündel von Stachelmuskeln (*Stm*). 450:1.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

## Organisation einiger neuer oder wenig bekannter Regenwürmer von Westindien und Südamerika.

Von

Dr. W. Michaelsen in Hamburg.

---

Hierzu Tafel 33.

Die vorliegende kleine Abhandlung bringt in erster Linie die Resultate der Untersuchung an verschiedenen Objecten, die das Naturhistorische Museum zu Hamburg dem Botanischen Garten verdankt. Die Thiere wurden mit Pflanzen aus Westindien eingeführt. Herr Prof. ZACHARIAS hatte die Liebenswürdigkeit, den im Botanischen Garten thätigen Herren die Anweisung zum Sammeln aller eingeschleppten Thiere zukommen zu lassen. Der Eifer, mit dem die Herren REISSNER und MÜLLER dieser Anweisung Folge leisteten, versorgte mich mit einem Material, dessen hoher Werth am besten durch die unten folgenden Untersuchungsergebnisse demonstriert wird. Leider ist der Zustand des uns zugehenden exotischen Terricollen-Materials fast stets so schlecht, dass eine Klarstellung der feinern Organisationsverhältnisse, besonders des Blutgefäßsystems und der Nephridien, ausgeschlossen ist. Um so höher muss es geschätzt werden, wenn uns günstige Verhältnisse lebendes Material liefern, so dass nicht nur das Aussehen und das Gebahren der lebenden Thiere festgestellt, sondern auch zweckentsprechende Conservierungsmethoden zur Anwendung gebracht werden können.

Der Erörterung dieser eingeschleppten Thiere füge ich die Beschreibung einer von Herrn BREYMANN in Columbien gesammelten, dem Naturhistorischen Museum zu Hamburg durch Herrn Dr. R. SCHÜTT übermittelten, höchst interessanten *Criodrilus*-Art sowie die eines von Herrn WIENGREEN in Süd-Brasilien gesammelten riesigen Geoscolociden bei.

Ich gestatte mir, auch an dieser Stelle allen an der Beschaffung dieses Materials beteiligten Herren meinen herzlichen Dank auszusprechen.

*Tykonus peregrinus n. sp.*

(Fig. 1—12.)

Es sind bisher zwei Arten der interessanten Gattung *Tykonus* bekannt geworden, die Stammart *T. grandis* MCHLSN.<sup>1)</sup> von Brasilien und ROSA's *T. truncatus*<sup>2)</sup> von Paraguay. Das mehr oder weniger spärliche Material, nach dem diese Arten aufgestellt wurden, gestattete keine lückenlose Beschreibung der hauptsächlichsten Organisation derselben. Um so willkommener war mir das reiche lebende, mit Pflanzen aus Westindien eingeführte Material einer neuen dritten Art dieser Gattung.

Eine vergleichende Betrachtung der drei Arten zeigt, dass der hauptsächlichste Charakter der Gattung *Tykonus* in der Borstenanordnung, der Lage und Gestaltung der männlichen Ausführungsöffnungen, der Anordnung der vordern männlichen Geschlechtsorgane sowie in der Organisation des Darmes mit seinen Anhängen liegt. Ein weiterer Charakter der beiden seiner Zeit bekannten Arten, den ROSA unter gewissem Vorbehalt für die Diagnose der Gattung in Anspruch nahm — nämlich das Fehlen der Samentaschen — erweist sich nach der jetzigen erweiterten Kenntniss als nicht allgemein in dieser Gattung. *T. peregrinus* besitzt ein Paar wohl ausgebildete Samentaschen. Einen unglücklichen Griff that BEDDARD, als er mit dem damals noch allein stehenden *T. grandis* den *Anteus appuni* MCHLSN. (l. c. p. 218) in einer Gattung vereinte<sup>3)</sup>. Den Hauptgrund für diese Zusammenordnung gab wohl die vermeintliche Einzahl der Kalkdrüsenpaare bei *A. appuni*, ein Irrthum, den ich selbst zu verantworten habe. Durch nachträgliche Untersuchung an einigen Stücken, die besser conservirt waren als das Originalstück, konnte ich feststellen, dass *A. appuni* 3 Paar Kalkdrüsen besitzt, sich also in dieser Beziehung eng an andere *Anteus*-Arten (z. B. *A. callichaetus* MCHLSN.) anschliesst<sup>4)</sup>. Aber

1) MICHAELSEN, Terricolen der Berliner zoologischen Sammlung, II, in: Arch. Naturg., Jg. 1892, V. 1, p. 212.

2) ROSA, Contributo allo studio dei Terricoli neotropicali, in: Mem. Accad. R. Sc. Torino, Anno 1894—95, p. 132.

3) BEDDARD, A monograph of the order of Oligochaeta, 1895, p. 651.

4) MICHAELSEN, Zur Kenntniss der Oligochaeten, in: Abh. Naturw. Ver. Hamburg, V. 13, 1895, p. 19.

schon die übrigen Charaktere sollten wohl von dieser Zusammenfassung Abstand nehmen lassen. Abgesehen davon, dass jenes vermeintliche einzige Kalkdrüsenpaar bei *A. appuni* weiter vorn liegt als bei *Tykonus grandis*, sprechen andere Charaktere dagegen. Die Borsten sind bei *A. appuni* nicht wie bei *Tykonus grandis*, sondern wie bei andern *Anteus*-Arten angeordnet. Die männlichen Poren liegen nicht zwischen den ventralen Borstenpaarlinien, sondern auf denselben. Die Nephridialöffnungen liegen in den Linien der dorsalen Borstenpaare, nicht dicht oberhalb der ventralen. Die Gattung *Tykonus* steht, wie schon ROSA (l. c.) angab, der Gattung *Geoscolex* nahe, von der sie kaum durch einen andern Charakter als den der Borstenanordnung unterschieden ist.

*T. peregrinus* ist klein im Verhältniss zu den beiden andern bisher bekannten Arten dieser Gattung. Die Dimensionen sind verschieden, entsprechend der Conservierungsmethode. Die einfach in Alkohol conservirten Stücke sind im Maximum 40 mm lang und 1,4—1,8 mm dick. Stücke, die in kochender Sublimatlösung abgetödtet waren, zeigten eine viel schlankere Statur; sie sind im Maximum 45 mm lang und 1—1,5 mm dick. Die Zahl der Segmente schwankt zwischen 112 und 136.

Die Haut ist durchaus pigmentlos. Die lebenden Thiere sind in Folge dessen hell fleischfarben mit roth durchschimmernden Blutgefässen. Der Hinterkörper ist hellgrau, der Gürtel orange-gelb. Die conservirten Stücke sind rein weiss.

Der Kopf zeigt eine eigenthümliche Gestaltung. Der Kopfappen ist calottenförmig, ohne dorsalen Fortsatz. Der Kopfring schliesst sich nach hinten nicht eng an den Kopfring (das 1. Segment, bestimmt nach Maassgabe der Stellung der Ovarien an der Hinterwand des Dissepiments 12/13, der Eileiteröffnungen am 14. Segment und der Hoden im 11. Segment) an, sondern wird durch ein sich dazwischen schiebendes Pseudosegment vom Kopfring getrennt. Dieses Pseudosegment, welches einem Kopfringe (dem 1. Segment) täuschend ähnlich sieht, ist ventral etwas breiter und stärker gewölbt als lateral und dorsal. Von der Bauchseite betrachtet, scheint es eine ausgestülpte Partie der Schlundwandung zu sein. Das ganze Pseudosegment kann mitsammt dem Kopfappen in den Schlund zurückgezogen sein (in Alkohol conservirte Stücke). Bei einigen Stücken konnte man zu der irrthümlichen Ansicht kommen, es sei überhaupt kein Kopfappen vorhanden. Diese Thatsache zeigt wieder, wie vorsichtig man bei Untersuchung von spärlichem Material in der Beurtheilung derartig con-

tractiler Organe sein muss. (Um ein anderes derartiges Beispiel anzuführen, erinnere ich an *Onychochaeta windleyi* BEDDARD, einen Wurm, der nach der ersten Beschreibung eines Kopflappens entbehren soll, während er nach meiner Beobachtung an lebenden Thieren einen weit vorstreckbaren, rüsselartig verlängerten Kopflappen besitzt.) In seiner Structur unterscheidet sich das Pseudosegment deutlich von den eigentlichen Segmenten; es ist dünnwandig, durchscheinend und mit wenigen, opak erscheinenden, verdickten Ringstreifen versehen. Die Ringmuskelschicht ist im Verhältniss zu der der eigentlichen Körperwand rudimentär. Sie besteht nur aus einer einschichtigen Lage äusserst feiner Muskelfäden. Statt einer Längsmuskelschicht erkennt man an Längsschnitten ein System einzelner Muskeln, die von der Wandung des Pseudosegments in die Leibeshöhle hineintreten und sich weiter hinten an die Leibeswandung ansetzen. Sie dienen als Retractoren. Der Kopflappen ist opak wie die eigentliche Leibeswand.

Die beiden ersten Segmente sind nackt. Die Borsten beginnen mit dem 3. Segment. Sie stehen wie bei den übrigen Arten der Gattung *Tykonus* in engen Paaren, die zu je zwei einander jederseits sehr genähert sind. Der ventralmedianen Borstenabstand ist grösser als der dorsalmedianen. Während dieser letzte ungefähr  $\frac{1}{3}$  des ganzen Körperumfanges einnimmt, gleicht der erstere ungefähr  $\frac{2}{5}$  des ganzen Umfanges. Die lateralen Borstenabstände gehen ungefähr 4mal auf den ventralmedianen ( $aa = \frac{2}{5} u$ ,  $dd = \frac{1}{3} u$ ,  $bc = \frac{1}{10} u = \frac{1}{4} aa$ ). Die Borsten haben die normale Gestalt; sie sind ungefähr 0,17 mm lang und im Maximum 0,012 mm dick, wasserhell. Selbst bei sehr starker Vergrösserung liess sich in Wasser- und Alkoholpräparaten keine Ornamentirung erkennen. Geschlechtsborsten sind nicht vorhanden.

Die Nephridioporen liegen dicht hinter den Intersegmentalfurchen dicht über den Linien der untern Borstenpaare. Sie sind besonders am Mittelkörper deutlich erkennbar. Rückenporen sind nicht vorhanden.

Der Gürtel ist stark erhaben, sattelförmig, seitlich bis zu den ventralen Borstenpaarlinien hinunterreichend. Er lässt die Borsten und Intersegmentalfurchen deutlich erkennbar bleiben. Der Gürtel erstreckt sich ohne Ausnahme über die Segmente 15—22. Der Vorder- rand des 15. Segments zeigt, wenngleich er schon von der Verdickung betroffen ist, doch noch nicht die charakteristische Gürtelstructur. Ebenso ist es mit dem Hinterrande des 22. Segments.

Die männlichen Poren liegen auf grossen, breit knopfförmigen

oder nahezu saugscheibenförmig abgeschnürten Papillen ventral auf dem 19. Segment. Die Basis jener männlichen Papillen ist nach vorn, hinten und zur Seite erweitert und nimmt die 3 Segmente 18—20 in Anspruch. Auch die eigentliche Papille ragt nach vorn und nach hinten etwas über die Grenzen des 19. Segments hinaus. Die Papillen liegen eben innerhalb der ventralen Borstenpaarlinien. Ihre verbreiterte Basis ragt etwas über diese Linie hinaus nach oben. Nicht bei allen Exemplaren sind die männlichen Papillen derartig stark hervorgetreten. Besonders bei den Alkoholexemplaren sind sie fast flach.

Zwei deutliche Eileiteröffnungen liegen ziemlich weit von einander entfernt ventral in der Borstenzone des 14. Segments, jederseits ungefähr in der Mitte zwischen der ventralen Medianlinie und der untersten Borste ( $\text{♀-♀} = \frac{1}{2} \text{aa}$ ).

Ein Paar Samentaschenöffnungen finden sich auf der Intersegmentalfurche 8/9, etwas unterhalb der dorsalen Borstenpaarlinien. Sie sind von niedrigen, augenförmigen Drüsenwucherungen umgeben.

Das erste deutlich ausgebildete Dissepiment trennt die Segmente 6 und 7. Die Dissepimente 6/7—10/11 sind verdickt, besonders die mittleren derselben. Diese Dissepimentverdickung ist nicht durchweg continuirlich, sondern setzt sich im Bereich der Körperwandung aus einer Anzahl flacher Muskelbänder zusammen, die durch zwischenliegende dünnhäutige Partien getrennt sind. Gegen den Darm hin fließen diese einzelnen Muskelbänder zu einer gleichmässig dicken Muskelplatte zusammen. Da die ganzen Dissepimente trichterförmig nach hinten ausgezogen (in einander geschachtelt) sind, so erkennt man diese radiären Muskelbänder am besten an Querschnitten (Fig. 1), die ja auch die einzelnen Bänder quer treffen. Diese Structur ist am stärksten an den ersten der verdickten Dissepimente ausgeprägt, am Dissepiment 6/7 und 7/8, weniger stark am Dissepiment 8/9. Die Dissepimente 9/10 und 10/11 zeigen nur hart an der Leibeswand Andeutungen dieser Structur. Auch die rudimentären Dissepimente des Vorderkörpers (? 2/3—5/6) scheinen in ähnlicher Art partiell verdickt zu sein. Das Dissepiment 11/12 ist sehr zart und unvollständig. Die Dissepimente 11/12, 12/13 und 13/14 sind dorsal kaum merklich nach hinten verschoben.

Im Verlauf des Oesophagus ist Anfangs der intestinale Theil des ventralen Mesenteriums doppelt, während der hämale Theil (der am Bauchgefäß entlang streifende Saum) einfach bleibt. Weiter hinten wird die Verdopplung vollständig, und beide Blätter entspringen gesondert am Bauchgefäß (Fig. 6 *vm*). Der Raum zwischen den beiden

intestinalen Mesenterialblättern ist im 9. Segment sehr eng, nach vorn erweitert er sich langsam, nach hinten etwas schneller. Nach vorn liess sich das doppelte Mesenterium bis zum Uebergang in das Dissepiment 6/7 verfolgen, nach hinten bis an das Dissepiment 11/12. (Hier scheint es sich an die Wandung der beiden weit nach hinten reichenden Samensäcke anzulegen.) Die Dissepimente durchsetzen im Allgemeinen den Raum zwischen den beiden Mesenterialblättern nicht, sondern bilden als schwach in das Lumen einspringende Querleisten nur Verengungen desselben. Eine Ausnahme scheint das Dissepiment 8/9 zu sein. Wenn ich mich nicht täuschte, springt dieses durch den hier sehr engen Intermesenterialraum bis an die Darmwand vor. Es kommt bei *T. peregrinus* also nicht zur Bildung abgeschlossener segmentaler Cölmräume, wie BEDDARD sie bei seinem *Libyodrilus violaceus* fand<sup>1)</sup>, sondern es erstreckt sich unterhalb des Oesophagus im Verlaufe der Segmente 7—11 ein einfacher oder ein durch das Dissepiment 8/9 zweigetheilter intermesenterialer Cölmraum, dessen vorderer Theil mit der Leibeshöhle des 6. Segments communicirt, während sein hinterer Theil in die Leibeshöhle des 12. Segments übergeht. Wie wir weiter unten sehen werden, stehen zwei Subintestinalgefässe (Fig. 6 *sb*) in enger Beziehung zu diesem doppelten Mesenterium.

*T. peregrinus* lässt auch deutliche Spuren eines dorsalen Mesenteriums erkennen. Dasselbe ist zwischen Rückengefäss und Darmwand, bzw. zwischen Rückengefäss und Subintestinalblutraum (Fig. 6 *dm*) ausgepannt.

Der Darm zeigt folgende Gestaltungsverhältnisse. Der Schlund ist durch eine dorsale Aussackung ausgezeichnet. Das Epithel dieser Aussackung (Fig. 2 *ep*) besteht aus schmalen Cylinderzellen, die fast doppelt so lang sind wie die Cylinderzellen der eigentlichen Schlundwandung. Um diese dorsale Aussackung legt sich ein Schlundkopf von eigenartiger Structur herum. Seine Grundsubstanz (Fig. 2 *ag*) ist eine auf Schnitten entweder gleichmässig fein granulirte oder äusserst feinstreifige, sich in Pikrokarmine kaum färbende Masse, in der sich mit Sicherheit keine Kerne nachweisen liessen. Nur in einzelnen Fällen liessen sich zarte, mit einem Kern ausgestattete Gebilde in dieser Grundmasse erkennen; dies schienen aber selbständige Zellen zu sein, mit sehr kleinem Zellkörper, der in mehrere haarförmige Fäden ausläuft und dessen Centralraum fast ganz von dem Kern in

1) BEDDARD, On the structure of an earthworm allied to *Nemertodrilus* MICH., with observations on the post-embryonic development of certain organs, in: Quart. J. Microsc. Sc., (N. S.) V. 32, p. 551.

Anspruch genommen wird. Ein ziemlich dichtes Fasergerüst (Fig. 2 *fb*) durchsetzt diese Grundmasse. Dieses Fasergerüst hat ganz das Aussehen von fibrillärem Bindegewebe. Die Balken desselben bilden zahlreiche Anastomosen, so dass Querschnitte ein ziemlich engmaschiges Netz darbieten. Die Enden dieses Gerüsts laufen senkrecht gegen die Wandung des dorsalen Schlundsackes aus. Besonders in der Nähe dieser Enden legen sich zahlreiche Kerne fest an die Gerüstbalken an; nach innen zu werden diese Kerne seltener. Nach oben und nach hinten geht dieser Schlundkopf in ein Conglomerat von Speicheldrüsen über. Sowohl die feinfasrige Grundsubstanz wie das gröbere Fasergerüst verliert sich in den Speicheldrüsenmassen. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass die zartfasrige Grundsubstanz von den äusserst feinen, langen Ausführungsgängen der einzelnen Speicheldrüsen gebildet wird, so wie es HESSE von den Schlundkopfsträngen der Enchytraeiden nachgewiesen hat <sup>1)</sup>, während jenes grobe Fasergerüst als Stützapparat dient. Die einzelnen Speicheldrüsen sind sehr klein, grob granulirt und mit Kernen ausgestattet. Die Speicheldrüsen als Ganzes bilden eine in wenige, mehr oder weniger breite Lappen auslaufende Masse, deren Gestalt an ein wenig complicirtes Wirbelthiergehirn erinnert. Auffallend ist besonders die exacte Symmetrie in der Anordnung der Lappen; selbst die kleinern Buckel und Loben scheinen sich rechts- und linksseitig zu entsprechen. Nach hinten ragen die Speicheldrüsen fast bis zum Muskelmagen hin frei in die Leibeshöhle hinein. Ein System von Blutgefässen, deren Zusammenhang mit dem übrigen Blutgefässsystem unten erörtert werden soll, durchsetzt die Speicheldrüsen und tritt auch noch auf die obern Partien der basalen Grundmasse des Schlundkopfs über. Die Musculatur des Schlundkopfs entspringt an den basalen Rändern desselben und strahlt von hier aus nach der Leibeswandung hin. Besonders erwähnenswerth sind vielleicht zwei breite Muskelbänder, die, vom Hinterrand des Schlundkopfs ausgehend, die Speicheldrüsen in zwei symmetrischen Spalten durchsetzen und dorsal an der Intersegmentalfurche 6/7 an die Leibeswand herantreten. Im 6. Segment bildet sich der Oesophagus zu einem kräftigen, aber sehr kurzen, fast ringförmigen Muskelmagen um, der bei allen untersuchten Stücken etwas schief, mit dem obern Theil nach hinten geneigt stand. Die Höhe der muskulösen Wandung dieses Muskelmagens kommt ungefähr dessen Länge gleich. Der Umriss eines Längs-

1) HESSE, Ueber die Septaldrüsen der Oligochaeten, in: Zool. Anz., No. 456, 1894, p. 1.

schnittes durch den Muskelmagen sind zwei sich gegenüber stehende gleichschenklige Dreiecke mit stark abgerundeter Spitze und verhältnissmässig kurzer Basis. Der auf den Muskelmagen folgende Theil des Oesophagus ist Anfangs sehr umfangreich, verjüngt sich aber nach hinten. Im 10. Segment erreicht er die in den folgenden Segmenten gleich bleibende Enge. Der vordere, erweiterte Theil dieser Oesophagealpartie (von Segment 7—10) zeigt eine sehr charakteristische Faltenbildung. Diese Falten werden besonders von der ventralen Wand des Oesophagus, in geringerem Maasse von den lateralen Wänden gebildet. Sie verlaufen schräg nach hinten und gegen die Mediane und ergeben auf Horizontalschnitten ziemlich regelmässige Bilder. Die hinter einander liegenden Falten, die sich mehr oder weniger regelmässig paarweise zu einem spitzen Winkel (die Spitze desselben liegt über der ventralen Medianlinie) zusammenschliessen, schachteln sich bis zu einem gewissen Grade in einander ein. Die nach vorn und gegen die Mediane hin gerichtete Lamelle einer Falte wird aus Cylinderzellen gebildet, die fast doppelt so lang wie die Zellen der entgegengesetzten Lamelle sind. Zwischen den beiden zusammen eine Falte bildenden Lamellen liegt ein Blutraum, ein Theil des Darmblutsinus. Diese Falten gleichen in ihrer Structur einer Typhlosolis. Ein Paar Darmtaschen (Chylustaschen, Kalkdrüsen) münden im 11. Segment in den Oesophagus und erstrecken sich von hier aus bis ans Ende des 12. Segments nach hinten. Sie nehmen also 2 Segmente, das 11. und das 12., in Anspruch. Die Feststellung ihrer Lage war nicht ganz leicht, da das Dissepiment 11/12 unvollständig und sehr zart ist. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass auch bei *T. truncatus* und *T. grandis* die Darmtaschen dem 11. und 12. Segment angehören. Für *T. truncatus* lässt ROSA es zweifelhaft, ob diese Taschen im 11. oder im 12. Segment liegen. Die innige Beziehung derselben zu den letzten Intestinalherzen — diese liegen bei *T. truncatus* im 11. Segment, wie bei *T. peregrinus* — setzt es ausser Zweifel, dass diese Taschen wenigstens in Bezug auf ihre Ausmündung mit denen des vorliegenden Thieres übereinstimmen. Was *T. grandis* anbetrifft, so fürchte ich, dass ein Versehen bei der Orientirung der innern Organe geschehen ist. (Wahrscheinlich habe ich ein Dissepiment, das sich bei dem schlechten Erhaltungszustand des einzigen Untersuchungs-exemplares in 2 Platten gespalten haben kann — etwas derartiges kommt wohl vor — doppelt gezählt. Einen Vorwurf wird mir nur der aus diesem Versehen machen, der sich nie bei der Untersuchung schlecht conservirten Terricolen-Materials abgemüht hat.) Ich glaube

meine frühern Angaben über *T. grandis* dahin corrigiren zu müssen, dass die unpaarige Samenkapsel im 11. Segment liegt. Die frühere Angabe „ventral-median verschmolzene, breite Samensäcke im 12. Segment“ würde, so weit es die ventralmediane Verschmelzung betrifft, eine bei den Terricolen durchaus ungewöhnliche Anordnung repräsentiren, während die empfohlene Correctur diese Art nicht nur mit *T. peregrinus* und *T. truncatus*, sondern auch mit vielen andern Terricolen in Uebereinstimmung bringen würde. Dem entsprechend würden auch die beiden letzten Herzen (deren demnach im Ganzen nicht 6, sondern nur 5 Paar vorhanden wären) im 11. Segment liegen und das Darmtaschenpaar in Segment 11 oder in den beiden nur unvollständig von einander getrennten Segmenten 11 und 12. Auch in den Verhältnissen der Dissepimente würde diese Correctur eine bessere Uebereinstimmung verursachen. Auf Angaben über andere Organe, zumal über die Anordnung der äussern Geschlechtsorgane, hat jenes Versehen wohl keinen Einfluss gehabt; doch erscheint mir eine Nachprüfung dieser Verhältnisse nöthig. Die Chylustaschen des *T. peregrinus* haben eine sehr charakteristische Gestaltung und Structur (Fig. 3). Vorn im 11. Segment entspringt dorsal-median aus dem Oesophagus ein cylindrischer Canal (Fig. 7 *dt*), der sich bald gabelt. Die beiden kurzen, zur Seite gehenden Gabeläste treten in je eine eiförmige, nach hinten und unten gerichtete, sich seitlich an den Oesophagus anlegende und bis an das Dissepiment 12/13 nach hinten reichende Chylustasche ein. Der unpaarige, gemeinsame Stiel der Chylustaschen hat einen regelmässig kreisförmigen Querschnitt und ein enges, im Querschnitt sternförmiges Lumen. Er wird hauptsächlich von einem ziemlich hohen, feinen Cylinderepithel (Fig. 7 *dt*) gebildet. Auch der Darmblutsinus und die Muskelschichten des Oesophagus treten auf ihn über. Nach dem Eintritt in die Chylustaschen verzweigen sich die Gabeläste und gehen in ein System feiner Schläuche über, die die Hauptmasse der Chylustaschen bilden. Das Lumen dieser Schläuche ist Anfangs einfach (Fig. 3 *sa*), bald aber wird es durch Faltenbildung an den Schlauchwänden complicirt und giebt auf Schnitten labyrinthische Bilder (Fig. 3 *se*). Die Schläuche sind ziemlich eng an einander gelegt und verschlungen. Die Zwischenräume zwischen ihnen und besonders auch gewisse Partien zwischen ihnen und der äussern, durch das Peritoneum (Fig. 3 *ch*) gebildeten Wand der Chylustaschen werden vom Blutgefässsystem in Anspruch genommen (Fig. 3 *bs*). Der Zusammenhang dieser Bluträume mit dem übrigen Blutgefässsystem soll unten besprochen werden. Krystallinische Kalkmassen (Fig. 3 *kk*) finden sich

in dem Stiel der Chylustaschen, in den beiden Gabelästen dieses Stieles sowie im Oesophagus nahe der Einmündung des Chylustaschenstieles. In den Taschen selbst habe ich keine Kalkkörner finden können; doch ist es wohl zweifellos, dass hier die Bildungsstätte derselben zu suchen ist. Der Oesophagus ist vom 7. Segment an dicht mit Chloragogenzellen besetzt. Diese Chloragogenzellen sind im 7. Segment bleich, gelblich. Nach hinten zu nimmt ihr Farbstoffgehalt allmählich zu. An den hintern Partien des Oesophagus (in den Segmenten 11—14) sind sie intensiv braun (individuelle Eigenheit?). Am Ende des 14. Segments geht der Oesophagus in den Magendarm über. An der Uebergangsstelle bildet das Epithel des Oesophagusendes eine ziemlich breite Ringfalte, die nach hinten in das Lumen des Magendarms einspringt und einen ventilartigen Verschluss desselben zu Wege bringt. Der Magendarm ist Anfangs nicht dicker als der Oesophagus, erweitert sich aber schnell, so dass er schon im 18. Segment seinen sich dann gleich bleibenden Umfang erreicht. Eine umfangreiche, wellige Typhlosolis (Fig. 4 u. 8 *ty*) ragt von der dorsalen Medianlinie in das Lumen des Magendarms hinein. Diese Typhlosolis beginnt mit dem 15. Segment. Ihr ziemlich niedriges Epithel umhüllt ein breites Lumen, welches von Blut erfüllt ist. Ein System zarter Muskelbündel durchzieht den Blutraum der Typhlosolis in dorso-ventraler Richtung. Diese Muskelbündel entspringen als ziemlich dicke Stränge dorsal. Nach unten zu zertheilen sie sich und gehen als zartes Strahlenbündel an die ventrale Wand der Typhlosolis. Auch seitliche Strahlen gehen von diesen Bündeln ab nach den Seitenwänden der Typhlosolis, aber in geringerer Zahl. Der Magendarm ist mit niedrigen Chloragogenzellen besetzt (Fig. 4 u. 8 *ch*).

Auch das Blutgefäßsystem zeigt interessante Eigenheiten. Der Darmblutsinus (Fig. 4, 6, 7 u. 8 *bs*) erstreckt sich über den Magendarm und den Oesophagus bis in das 6. Segment (den Hinterrand des Muskelmagens) nach vorn. Er erfüllt die Zwischenräume zwischen den Muskelschichten und dem Epithel der Darmwand sowie den weiten Hohlraum der Typhlosolis. Er geht auch über den unpaarigen Stiel auf die beiden Darmdivertikel über (Fig. 3 *bs*) und umspült die Schläuche, aus welchen jene Divertikel zusammengesetzt sind. Ein eigentliches, langgestrecktes Supraintestinalgefäß ist nicht vorhanden, wohl aber ein kleiner Blutraum, der einem Supraintestinalgefäß anderer Terricolen homolog ist, das Rudiment eines solchen oder das Gegentheil eines Rudiments, die erste Anlage eines Supra-

intestinalgefässes. Dieser *Supraintestinalblutraum* (Fig. 6 u. 7 *sp*) erhebt sich an der Hinterseite des unpaarigen Darmdivertikelstieles (vorn im 11. Segment) aus dem Darmblutsinus und erstreckt sich von hier aus oberhalb des Darms und unterhalb des Rückengefässes bis an den Anfang des 10. Segments, wo er, mit dem Darmblutsinus zusammenfliessend, wieder in die Darmwand zurück sinkt. Dass wir es hier thatsächlich mit dem Homologen eines *Supraintestinalgefässes* zu thun haben, geht mit Sicherheit daraus hervor, dass die unteren Wurzeln der *Intestinalherzen* (Fig. 6 *va*) des 11. und 10. Segments aus diesem *Blutraum* entspringen, während die oberen Wurzeln derselben (Fig. 6 *da*) aus dem Rückengefäss hervorgehen. Das Rückengefäss (Fig. 4, 5, 6, 7 u. 8 *rg*) ist einfach, vom 14. bis etwa zum 22. Segment segmental ampullenartig angeschwollen (Fig. 5), intersegmental eingeschnürt. Die Anschwellungen sind im 14. und 15. Segment besonders gross, fast kuglig; nach hinten zu nehmen sie ab. Die vordern, grossen, ampullenartigen Erweiterungen (die der Segmente 14—16) tragen jederseits eine ziemlich umfangreiche Aussackung (Fig. 4 *as*), an deren Grund ein feineres Gefäss entspringt, welches, sich an die Darmwand anlehnend, nach unten geht und seitlich in den Darmblutsinus eintritt (Fig. 4 *sd*). Nach hinten zu werden die Aussackungen der Rückengefässampullen kleiner, und jene *Seitendarmgefässe* entspringen schliesslich direct aus dem Rückengefäss. Dass jene seitlichen Aussackungen der Rückengefässampullen noch zum Rückengefäss und nicht schon zu den *Seitendarmgefässen* gehören, erkennt man daran, dass der Ursprung jener Gefässe, wie der anderer Gefässe, durch ventilartige Zellenwucherungen (Fig. 4 *vz*) markirt ist. Das Rückengefäss steht auch in directer Verbindung mit dem Blutsinus des Magendarms und zwar durch lochartige Durchbohrungen der sich in der Mitte jedes Segments fest an einander legenden Wandungen des Rückengefässes und des Blutsinus (Fig. 8. u. 9). Auch diese in der Mitte der Segmente in der Medianebene liegenden lochartigen Communicationen sind durch solche sehr charakteristisch gefärbten, ventilartigen Zellenwucherungen deutlicher gemacht (Fig. 8 u. 9 *vz*). Dicht hinter jedem Dissepiment entspringt ein Paar feiner Gefässe aus dem Rückengefäss des Magendarms. Diese Gefässe (Fig. 5 *rh*) durchbohren sofort das betreffende Dissepiment und gehen an der Vorderseite desselben an die Leibeswand. Sie gehen an dieser letztern entlang nach unten. Ich verfolgte sie bis in die Gegend der Nephridien. Hier scheinen sie in das vom Bauchgefäss kommende Nephridialgefäss überzugehen. Ich konnte den Verlauf dieser Gefässe nicht

mit vollkommener Sicherheit feststellen. Zwei Paar stark angeschwollene Intestinalherzen (Fig. 6 *ih*) finden sich in den Segmenten 11 und 10. Diese Intestinalherzen haben, wie schon oben erwähnt, zwei dorsale Wurzeln, von denen je eine (die obere, Fig. 8 *da*) aus dem Rückengefäss und je eine (die untere, Fig. 8 *va*) aus dem Supraintestinalblutraum entspringt. Die untere Wurzel der Intestinalherzen des 11. Segments entspringt also von der Vorderseite der Divertikelbasis. Ventral münden die Intestinalherzen in das Bauchgefäss ein. Drei Paar ebenfalls ziemlich stark angeschwollene Lateralherzen verbinden das Rückengefäss mit dem Bauchgefäss in den Segmenten 9, 8 und 7. Mit dem Ursprung der vordersten Lateralherzen findet das Rückengefäss sein Ende. Subintestinalgefässe (Fig. 6 *sb*) sind vorhanden. Dieselben zeigen eine interessante Beziehung zu den Chylustaschen. Im 13. Segment entspringt jederseits ein Blutgefäss aus dem Rückengefäss. Dieses Blutgefäss theilt sich sofort in zwei Aeste, die hart neben einander nach unten verlaufen, sich an den breiten, nach hinten gerichteten Pol der Chylustasche anlegen und dann in dieselbe eintreten. Sie erweitern sich hier zu einem gemeinsamen, lacunenartigen Blutraum, der mit dem Blutsinus der Chylustaschen zusammenhängt oder vielmehr ein Theil desselben ist. Aus dieser lacunenartigen Erweiterung tritt andererseits ein Blutgefäss aus, welches als Subintestinalgefäss bezeichnet werden muss. Die beiden Subintestinalgefässe ziehen sich an der Unterseite der Chylustaschen hin nach vorn. Hart an der Innenseite der Intestinalherzen vorbei streichend, verlaufen sie dann unterhalb des Oesophagus, sich einander nähernd. Im 9. Segment kommen sich die Subintestinalgefässe sehr nahe, und hier sind sie auch durch ein kurzes Quergefäss, die einzige nachweisbare Commissur zwischen ihnen, mit einander verbunden. Weiter nach vorn divergiren sie wieder. Ich habe ihren Verlauf bis in das 6. Segment hinein verfolgen können. An der Vorderseite des Muskelmagens scheinen sie in die Höhe zu steigen. Die Subintestinalgefässe sind fest an das im Bereich des Oesophagus doppelte Mesenterium angelegt, ob an die Aussenseite oder an die Innenseite desselben, liess sich nicht immer deutlich erkennen. Die Convergenz und die Divergenz der Subintestinalgefässe entspricht der Verengung bezw. der Verbreiterung des Intermesenterialraumes. Das Bauchgefäss ist einfach und entsendet, wie schon oben erwähnt, in jedem Segment ein Paar Seitengefässe nach den Nephridien hin. Im 2. Segment gabelt sich das Bauchgefäss, und die beiden Gabeläste steigen nach vorn schräg an der Leibeswand in die Höhe. Ein Subneuralge-

fäss ist nicht vorhanden. Der Zusammenhang des Gefässsystems der Speicheldrüsen mit den Gefässen der Oesophagealregion ist mir nicht ganz klar geworden. Verfolgt man die in den Speicheldrüsenlappen verlaufenden Gefässe nach hinten, so sieht man sie aus den hintern Polen der einzelnen Lappen austreten, sich vereinen (zum Theil oder alle an einer Seite?) und wieder verästeln. Einer dieser Aeste scheint identisch mit dem Subintestinalgefäss zu sein, einen andern glaubte ich bis zum Eintritt ins Bauchgefäss verfolgen zu können, noch andere, jederseits mindestens zwei, ziehen sich dicht oberhalb des Muskelmagens nach hinten. Die innersten dieser letztern vereinen sich median zu einem unpaarigen Gefäss. Den weitem Verlauf dieser Gefässe habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. Da das Rückengefäss, wie ich genau erkennen konnte, mit der Gabelung in die beiden vordersten Lateralherzen glatt endet, so kann hier nicht der Ursprung dieser Gefässe gesucht werden. Ich glaube erkannt zu haben, dass sie sich dicht hinter dem Muskelmagen in die Oesophaguswandung einsenken und in den Blutsinus des Oesophagus übergehen. Man könnte füglich das mittlere, unpaarige dieser dorsalen Muskelmagengefässe als vorderes Supraintestinalgefäss bezeichnen. Zu erwähnen ist hier noch ein Paar Gefässe, welche sich durch die weit nach hinten reichenden Samensäcke hinziehen. Sie sind fest an die Innenseite der Wandung angelegt und zwar an der Seite der Samensäcke, die dem Darm zugewendet ist. Sie scheinen vorn aus der Basis der Subintestinalgefässe, dicht hinter deren Austritt aus den Chylustaschen zu entspringen.

Von einem integumentalen Blutgefässplexus ist keine Spur zu finden. Bei der Deutlichkeit, mit der sich die Blutgefässe im Allgemeinen verfolgen liessen, kann ich nicht annehmen, dass mir sämtliche integumentalen Gefässe entgangen sein sollten. Ich habe sowohl den dorsalen wie den ventralen Commissuralgefässast mehrfach bis zur Höhe der Nephridien verfolgt, ohne eine Abzweigung zu erkennen, die als Ursprung eines integumentalen Blutgefässplexus angesehen werden könnte. Die spärlichen nephridialen Zweige, die unten näher besprochen werden sollen, scheinen die einzigen Abzweigungen der Commissuralgefässe zu sein.

Das Blut erscheint nach der Behandlung der Thiere mit kochender Sublimatlösung als gleichmässig geronnene, fein granulirte, sich in Pikrokarmine gelblich-roth färbende Masse. Abgesehen von den Muskelfäden, die den Blutraum der Typhlosolis durchziehen, sind zweierlei Körperchen innerhalb der Bluträume vorhanden. Die einen

sind sesshaft und bilden kleine, ziemlich compacte Zellengruppen, die von den Wandungen in das Lumen der Bluträume hineinragen. Es sind jene schon oben erwähnten Ventile (Fig. 4—9 *vs*). Sie finden sich jedesmal am Eingang in eines der contractilen Blutgefässe sowie an gewissen Stellen innerhalb derselben. Sie finden sich an der Ursprungsstelle der Gefässe aus dem Rückengefäss, an den lochartigen Communicationen zwischen Rückengefäss und Darmblutsinus, an den intersegmentalen Einschnürungen des Rückengefässes und schliesslich an den Enden der Intestinal- und Lateralherzen, nicht nur an den dorsalen (Einmündung in das Supraintestinalgefäss und in das Rückengefäss), sondern auch an den ventralen (Einmündung in das Bauchgefäss). Diese ventilartigen Körperchen bestehen aus kleinen, rundlichen und birnförmigen Zellen, deren Körper sich in Pikrokarmine gar nicht oder kaum sichtlich färbt, während der Kern eine dunkelrothe Färbung annimmt. Der grösste Durchmesser dieser Zellen beträgt kaum 0,005 mm. Ihrem ganzen Aussehen nach erinnern diese Körper an die Herzkörper der Enchytraeiden-Gattung *Mesenchytraeus*. Ausser diesen festen Zellengruppen kommen im Blut freie Blutkörperchen (Fig. 3 u. 4 *bk*) vor, kleine, ellipsoidische Zellen mit einem maximalen Durchmesser von etwa 0,01 mm. Diese Blutkörperchen heben sich durch die Farblosigkeit ihres Leibes von dem mit Pikrokarmine gefärbten Blut scharf ab. Sie besitzen einen bleichen, fast farblosen, aber doch deutlich erkennbaren Kern mit dunkel gefärbtem Kernkörperchen. Diese Blutkörperchen können sporadisch in allen Bluträumen vorkommen, selbst in den feinsten Blutgefässen, deren normaler Durchmesser geringer ist als der der Blutkörperchen (sie verursachen in diesen Fällen eine locale Erweiterung des Blutgefässes). Sie finden sich besonders zahlreich in den Bluträumen der Chylustaschen, in zweiter Linie in den Blutgefässen der Speicheldrüsen, seltener im Blutsinus des Magendarms und der Typhlosolis sowie im Rückengefäss, sehr selten in den Intestinal- und Lateralherzen und im Bauchgefäss.

Die Nephridien zeigen am Mittelkörper folgende Gestaltung: Der feine Stiel eines vor dem Dissepiment liegenden Flimmertrichters (Fig. 10 *tr*) führt, das Dissepiment durchbohrend, in eine postseptale Schleifencanalmasse. Diese besteht aus einer wenig umfangreichen Centralmasse (Fig. 10 *cm*), die nach aussen in zwei verschieden lange, dünne Stränge ausläuft. Der kürzere dieser beiden Stränge (Fig. 10 *ks*) wird ganz vom „engen Canal“ — „narrow tube“ nach BENHAM<sup>1)</sup> ge-

1) BENHAM, The nephridium of Lumbricus, and its blood-supply; with remarks on the nephridia in other Chaetopoda, in: Quart. J. Microsc. Sc., (N. S.) V. 32, p. 293.

gebildet, während der längere Strang (Fig. 10 *ls*) ausser einem System enger Canäle (Fig. 11 *ek*) einen rücklaufenden „mittlern Canal“ (Fig. 11 *mk*) — „middle tube“ nach BENHAM — enthält. Dieser rücklaufende mittlere Canal geht, die Centralmasse durchsetzend, in den „weiten Canal“ (Fig. 10 *wk*) — „wide tube“ nach BENHAM — über. Dieser weite Canal ist frei. Sein Umfang ist nicht ganz gleichmässig, ebenso wenig sein Lumen. Die Erweiterungen seines Lumens entsprechen nicht genau der Verdickung des ganzen Canals, da dessen Wandung verschieden dick ist. Der weite Canal macht einige unregelmässige Krümmungen und Windungen und tritt dann in eine umfangreiche, länglich-eiförmige Endblase — entsprechend dem „muscular duct“ von *Lumbricus* nach BENHAM — ein. Diese Endblase (Fig. 10 *eb*), an deren Vorderrand sich die oben erwähnten Schleifencanalmassen fest anlegen, ist sehr dünnwandig und von einem Netzwerk feinsten Muskelfäden umspannt. Einige circular verlaufende Muskelfäden treten etwas deutlicher hervor. Die Ausmündung der Endblase (Fig. 10 *am*) liegt dicht hinter dem der ventralen Medianlinie zugekehrten Pol, gerade unterhalb der Einmündung des weiten Canals. Das ganze Nephridium ist von einem peritonealen Zellenbelag (Fig. 10 u. 11 *pt*) überdeckt. Dieser Zellenbelag ist es, der die feinen Schleifencanäle zu einer Schleifencanalmasse zusammenkittet. Besonders am äussern Pol der nephridialen Endblase sowie an den hier liegenden Enden der Schleifencanalstränge erheben sich die einzelnen Zellen dieses peritonealen Belags zu bedeutenderer Höhe. Sie sind hier birnförmig und geben dem äussern Pol des Nephridiums ein etwas zottiges Aussehen. Zur feinern Structur der Nephridien sei noch erwähnt, dass einige durch Querschnitte vom längern Schleifencanalstrang (Fig. 11) gewonnene Bilder dafür sprechen, dass der „enge Canal“ nicht einfach ist, sondern sich durch Spaltung verdoppeln kann. Ich habe zwar nie eine Verzweigung direct beobachtet; doch lässt sich dieses Verhältniss daraus ersehen, dass ein solcher Querschnitt den Canal nicht immer in gerader Zahl (2 oder 4), sondern stellenweise in ungerader Zahl (3) trifft. Während sich die erstern Zahlen durch einfache oder zweifache Schleifenbildung des Canals erklären lassen, kann die ungerade Zahl nur auf Spaltung eines Canals beruhen. Die Blutversorgung der Nephridien ist auf das Minimum reducirt. Das betreffende, vom Bauchgefäss kommende Seitengefäss legt sich an die Endblase an, umschlingt dieselbe halb, eine geringe Einschnürung derselben hervorrufend, und tritt, nachdem es sich zwischen Endblase und Schleifencanalmasse hindurchgezwängt hat,

wieder vom Nephridium ab (? um in das vom Rückengefäss herkommende Seitengefäss überzugehen). In einem einzigen Fall sah ich ein äusserst feines Gefäss sich von diesem Nephridialgefäss (Fig. 10 *ub*) abzweigen, in andern Fällen erkannte ich ein zartes Blutgefäss, das sich an den Schleifencanalsträngen entlang zog (siehe Fig. 10) — wahrscheinlich identisch mit jener Abzweigung —; das aber ist auch alles, was von einem nephridialen Blutgefässplexus übrig geblieben zu sein scheint. Nach vorn zu scheint sich die Gestaltung der Nephridien zu ändern; wenigstens schien mir an Schnittserien die Endblase mehr das Aussehen eines einfachen muskulösen Schlauches anzunehmen. Die vorliegenden Präparate genügten nicht zu einem eingehendern Studium dieser Verhältnisse. Das erste Nephridium scheint dem 4. Segment, der erste nephridiale Flimmertrichter dem 3. Segment anzugehören.

Die männlichen Geschlechtsorgane sind einzeln oder in je einem einzigen Paar ausgebildet. Eine unpaarige, quer gestellte, cylindrische Samenkapsel liegt unterhalb des Darms im 11. Segment. Die zarte Wandung dieser Samenkapsel legt sich vorn an das Dissepiment 10/11 an. Die seitlichen Theile der unpaarigen Samenkapsel ziehen sich nach hinten in zwei lange Samensäcke aus. Diese Samensäcke erstrecken sich jederseits vom Darm, die verschiedenen Dissepimente durchbrechend, weit nach hinten, bei einem Exemplar bis ins 26. Segment. Die Samensäcke sind intersegmental mehr oder weniger stark eingeschnürt und zeigen vorn meist eine starke Verstauchung, scheinbar hervorgerufen durch den Druck des umfangreichen Samentrichters. In den vordern äussern Ecken der Samenkapsel liegen zwei umfangreiche Hoden, vorn mit der Wandung der Samenkapsel verwachsen. Hinter den Hoden liegen zwei sehr grosse, stark gefaltete Samentrichter, die sich auch noch weit in die Samensäcke hinein erstrecken. Sie reichen ungefähr bis an die Höhe des 15. Segments nach hinten. Die übrig bleibenden Räume der Samenkapsel und der Samensäcke sind prall erfüllt von Samenmassen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Dass sich auch ein Blutgefäss in den Samensäcken nach hinten zieht, ist schon oben angegeben worden. An der Grenze der Segmente 11 und 12 tritt jederseits ein aus den Samentrichtern hervorgehender Samenleiter aus der Samenkapsel heraus. Dieser Samenleiter ist verhältnissmässig dick (0,035 mm). Er beschreibt dicht hinter seinem Ursprung einige kurze Schlingen und Windungen und erstreckt sich dann gerade nach hinten durch die Leibeshöhle hindurch, an den Enden frei, in der Mitte an die Leibes-

wand angelegt, bis in das 19. Segment. Hier biegt er ziemlich scharf um, um in die betreffende männliche Papille (Fig. 12) einzutreten. Wenngleich die männlichen Papillen ein geringes Lumen besitzen, so können sie doch nicht als Bursa bezeichnet werden; denn die Samenleiter treten durch dieses Lumen hindurch in die äussere Partie der Papillen hinein. Dieses Lumen steht also nicht mit dem Lumen der Samenleiter in Communication, sondern muss als abgetrennter Cölo-  
raum angesehen werden. Die männlichen Papillen sind der Hauptsache nach drüsiger Natur. Sie sind aussen von einem Cylinderepithel (Fig. 12 *ep*) überkleidet, dessen einzelne Zellen etwas schmaler und distal stärker granuliert sind als die der gewöhnlichen Hypodermis. Zwischen diese Epithelzellen drängen sich die feinen Ausführungsgänge der meist schlank birnförmigen Drüsenzellen (Fig. 12 *dz*), die den Innenraum der Papillen einnehmen. Diese Drüsenzellen sind grob granuliert. Sie reichen bis an die Ringmuskelschicht (Fig. 12 *rm*); doch schliessen sie sich nicht fest an dieselbe an, so dass kleine Lücken, die oben erwähnten Cölo-  
räume (Fig. 12 *cb*), zwischen ihnen und der Muskelschicht bleiben.

Zwei Ovarien hängen unterhalb des Darmes vom Dissepiment 12/13 in das 13. Segment hinein. Die Basis der Ovarien ist ziemlich compact. Die entwickelteren Eizellen hängen perlschnurartig an einander und bilden büschelige Anhänge an der basalen Masse. Die grössten Eizellen sind ungefähr 0,04 mm dick. Sie sind von ziemlich zarten, mit Kernen ausgestatteten Häutchen umhüllt. Den Ovarien gegenüber ragt jederseits ein verhältnissmässig dickwandiger Eitrichter vom Dissepiment 13/14 in das 13. Segment hinein. Die Eitrichter gehen, das Dissepiment 13/14 durchbohrend, in dicke, musc-  
löse, etwas geschlängelte Eileiter über, die auf den oben erwähnten Oeffnungen zwischen den ventralen Borstenpaaren des 14. Segments ausmünden.

Zwei Samentaschen finden sich im 9. Segment, an dessen Vorderrande, dicht unter den Linien der dorsalen Borstenpaare, sie ausmünden. Die Samentaschen bestehen aus einem eiförmigen, prall mit Sperma gefüllten, etwa 0,4 mm langen Samenraum und einem schlanken, etwa 1,4 mm laugen und 0,05 mm dicken Ausführungsgang. Der Ausführungsgang ist schwach geschlängelt. Die Hypodermis ist in der Umgegend der Samentaschenöffnungen etwas modificirt. Es haben sich durch partielle Verlängerung der Hypodermiszellen quer verlaufende, mit wellenförmigem Kamm versehene Verdickungsstreifen gebildet.

Fundnotiz: Mit Pflanzen aus Westindien in den Hamburgischen Botanischen Garten eingeführt.

*Tykonus wiengreeni* n. sp.

Die obige Beschreibung des *Tykonus peregrinus* mit den sich daran schliessenden Erörterungen war bereits fertig gestellt, als mir ein gut conservirtes Exemplar einer andern *Tykonus*-Art zugestellt wurde. Diese Art steht dem *T. grandis* ziemlich nahe, unterscheidet sich jedoch von demselben in einigen wesentlichen Punkten. Ich nenne sie *Tykonus wiengreeni*.

Das Stück ist ungefähr 350 mm lang, vorn (am 9. Segment) 21 mm, hinter dem Gürtel 16 mm und am Hinterende 13 mm dick. Die Zahl der Segmente beträgt 281.

Der Körper ist vorn drehrund, am Hinterende schwach abgeplattet. Die Gestalt des Kopfes ist nicht genau festzustellen. Das letzte Segment ist nur wenig schmaler als das vorletzte.

Das Thier ist vorn einfach grau; am Mittel- und Hinterkörper zeigt der Rücken sowie die Flanken eine schwach violett getönte braune Färbung.

Die Borsten, sowohl die ventralen wie die dorsalen Paare, beginnen mit dem 5. Segment. Sie sind Anfangs sehr zart, nehmen aber vom Gürtel an allmählich an Grösse zu. Am Hinterende sind sie verhältnissmässig gross. Die Borsten stehen jederseits in zwei engen, einander genäherten Paaren. Die dorsalmediane Borstendistanz ist am ganzen Körper etwas grösser als der halbe Körperumfang. Die ventralmediane Borstendistanz ist vorn nur wenig (etwa um die Hälfte) grösser als die lateralen Borstendistanzen ( $aa = \frac{3}{2} bc$ ), vergrössert sich aber hinter dem Gürtel, so dass sie mehr als doppelt so gross wie die lateralen Borstendistanzen wird ( $aa > 2 bc$ ). Am Hinterende verringert sie sich wieder etwas ( $aa = 2 bc$ ). Die Distanz zwischen den beiden Borsten eines Paares ist vorn sehr klein, hinten dagegen etwas grösser, doch erreicht sie nie die Hälfte der lateralen Borstendistanzen ( $ab = cd < \frac{1}{2} bc$ ). Die Borsten sind zart ornamentirt. Ihr äusseres Ende ist von eng an einander gerückten unregelmässig halbringligen, schwach zackigen Riefen besetzt. Die Halbringel umfassen theils die Bauchseite, theils die Rückenseite der Borste. Die Enden der Halbringel liegen sämmtlich auf zwei regelmässigen Längslinien auf den Flanken der Borste.

Die Nephridioporen liegen jederseits zwischen den beiden

Borstenpaarlinien, etwas näher den ventralen als den dorsalen. Rückeporen sind nicht vorhanden.

Der Gürtel ist stark erhaben, sattelförmig und lässt die Borsten und Intersegmentalfurchen unverändert deutlich. Er erstreckt sich über die 9 Segmente 15—23. Seitlich reicht er eben über die dorsalen Borstenpaarlinien hinaus. Zwei männliche Poren, von kleinen, quer gestellten, augenförmigen Drüsenhöfen umgeben, liegen auf der Intersegmentalfurche 18/19 in den Linien der ventralen Borstenpaare. Andre Geschlechtsporen sind nicht erkennbar.

Die 5 Dissepimente 6/7 bis 10/11 sind stark verdickt, die folgenden dagegen sind ungemein zart. Die verdickten Dissepimente zeigen eine von vorn nach hinten zunehmende Verschiebung ihres dorsalen Ansatzes von den normalen Stellen. Während das Dissepiment 6/7 auch dorsal der Intersegmentalfurche 6/7 gegenüber ange setzt ist, rücken die dorsalen Partien der folgenden Dissepimente mehr und mehr von den betreffenden Intersegmentalfurchen nach hinten, im Maximum um eines ganzen Segments Länge. Das Dissepiment 10/11 steht nur ventral der Intersegmentalfurche 10/11 gegenüber; dorsal setzt es sich in der Höhe der Intersegmentalfurche 11/12 an die Leibeswand an. Auch die folgenden, zarten Dissepimente scheinen noch einer ähnlichen Verschiebung unterworfen zu sein; doch liess sich das nicht mit Sicherheit feststellen.

Das Blutgefässsystem ist durch 5 Paar herztartig erweiterte Gefässchlingen in den Segmenten 7—11 ausgezeichnet. Erwähnenswerth ist, dass das dissepimentale und integumentale Gefässnetz wohl ausgebildet erscheint.

Der Oesophagus modificirt sich im 6. Segment zu einem sehr kräftigen, fast kugligen Muskelmagen. Im 12. Segment erkennt man ein Paar ziemlich umfangreiche laterale Chylustaschen (Kalkdrüsen). Das blinde Ende derselben ist nach hinten gerichtet. Ihre Basis ragt nach vorn in das 11. Segment hinein. Hier münden sie getrennt von einander in den Oesophagus ein. Ein Paar im 12. (?) Segment aus dem Rückengefäss entspringende Gefässe treten an den nach hinten gerichteten Pol der Chylustaschen heran, um sich innerhalb derselben zu verzweigen. Der Magendarm trägt eine umfangreiche Typhlosolis, die sich wie die von *T. grandis* durch scheibenförmige Verbreiterungen, eine in jedem Segment, auszeichnet.

Eine quer gestellte, unpaarige Samenkapsel liegt im 11. Segment unter dem Oesophagus. Nach hinten setzt sich diese Samenkapsel jederseits in einen Samensack fort. Die basalen Partien

dieser Samensäcke sind umfangreiche, fast kuglige Taschen, die im 12. Segment unter dem Oesophagus liegen und median an einander stossen. Aus diesen basalen Partien tritt je eine breit bandförmige Samensackpartie aus, die sich in unregelmässiger Krümmung an den Darm anlegt.

Die Ränder dieser Samensackbänder sind an der Innenseite etwas wulstig verdickt, so dass eine vertiefte Längsrinne entsteht. In dieser Längsrinne verlaufen zwei Blutgefässe parallel mit einander in der ganzen Länge der Samensäcke. Die Samensäcke ragen nicht weit nach hinten, sondern beschränken sich auf das 12. (? und das 13.) Segment.

Ueber den männlichen Poren steht je ein umfangreicher muskulöser Bulbus, der ziemlich frei in die Leibeshöhle hinein ragt und die Länge mehrerer Segmente in Anspruch nimmt.

Ovarien und Eileiter glaube ich an den normalen Stellen erkannt zu haben.

Fundnotiz: Brasilien, Neu-Freiburg, FR. WIENGREEN leg.

### *Onychochaeta windlei* BEDDARD.

(Fig. 15.)

Die oberflächliche Betrachtung der lebenden Thiere liess nicht vermuthen, dass Exemplare der *Onychochaeta windlei* BEDD. vorlagen; doch blieb bei näherer Untersuchung kein Zweifel hierüber. *O. windlei* soll nach BEDDARD durch das Fehlen eines Kopflappens oder Rüssels charakterisirt sein; selbst bei näherem Nachsuchen fand BEDDARD nichts desgleichen. Die mir vorliegenden Thiere waren auffallend wegen eines weit vorstreckbaren Rüssels. Es mag gewagt erscheinen, trotz dieses Widerspruchs zwischen den Angaben BEDDARD's und meiner eigenen Beobachtung diese Thiere der BEDDARD'schen Art zuzuordnen. Wer aber selbst erfahren hat, wie schwer häufig das Vorhandensein eines Rüssels bei Geoscolecinen festzustellen ist, wird mir beipflichten, wenn ich der Beobachtung an nur conservirtem Material kein grosses Gewicht in Bezug auf diesen Umstand beimesse. Der Rüssel entspringt bei meinen Thieren weit hinten an der dorsalen Schlundwand. Vollkommen eingezogen (bei allen einfach in Alkohol abgetödteten Stücken), ist von aussen keine Spur desselben erkennbar. Selbst beim Auseinanderfalten der Mundränder bleibt er noch verborgen; denn sein vorderes Ende liegt ziemlich weit hinten im Schlund. Nur in einzelnen Fällen gelang es durch plötzliches Uebergiessen von kochender Sublimatlösung in günstigem Momente die Thiere so abzutöden, dass der Rüssel ein wenig aus der Mundhöhle hervorragte. Der Ursprung des

Rüssels liegt natürlich noch weiter hinten (bei einem untersuchten Exemplar an der dorsalen Schlundwand in der Höhe des 3. Segments); auch ist seine Gestalt im eingezogenen Zustand nicht mehr schlank schlauchförmig, sondern plump zungenförmig. Es erscheint mir hier nach zweifelhaft, ob man diesen Rüssel als Homologon des Kopflappens anderer Terricolen ansehen darf. Er macht eher den Eindruck einer zungenartigen Hervortreibung der Schlundwand. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass auch die kopflappenartigen Bildungen anderer Geoscoleccinen derartige hervorgestülpte Schlundorgane sind. Ich denke hierbei in erster Linie an den oben geschilderten *Tykonus peregrinus*, bei dem der sogenannte Kopflappen von der normal ausgebildeten Leibeswand durch ein Pseudosegment getrennt ist, welches ganz das Aussehen einer hervorgestülpten Schlundpartie hat und das auch mitsammt dem fraglichen Kopflappen in den Schlund zurückgezogen werden kann. (Ein Zweifel an der Kopflappennatur des Rüssels der Geoscoleccinen ist, wenn ich nicht irre, auch schon von anderer Seite ausgesprochen worden.) Was mich hauptsächlich veranlasst, die vorliegenden Thiere der *O. windlei* zuzuordnen, ist die genaue Uebereinstimmung mit den Angaben BEDDARD's<sup>1)</sup> in Bezug auf die Anordnung und die höchst merkwürdige Gestalt der Borsten, die Organisation des Darmes, der Nephridien, der Herzen und die Lage der Samensäcke. Die meisten dieser Punkte brauchen nicht weiter erörtert zu werden; nur auf einige Organisationsverhältnisse möchte ich etwas näher eingehen.

Die lebenden Thiere sind vorn gelblich roth, am Mittelkörper schmutzig fleischfarben, hinten mehr grau (in Folge des durchschimmernden Darminhaltes). Das Schwanzende zeigt einen schwach schwefelgelben Farbenton. Sie sind sehr beweglich und kriechen, sich in schnellem Rhythmus streckend und zusammenziehend, eilig zwischen den Erdschollen, in denen sie gefunden worden, umher. Dabei werfen sie unaufhörlich den Rüssel hervor (bei einem 60 mm langen Thier etwa 4 mm weit) und prüfen, ihn nach allen Richtungen hinbiegend, tastend ihren Weg, um ihn dann eben so schnell wieder einzuziehen. Die Art, wie der Rüssel hervorgeschneilt wurde, erinnerte mich lebhaft an ein bekanntes Spielzeug, jenen aus festem Seidenpapier her-

1) BEDDARD, On the structure of a species of earthworm belonging to the genus *Diachaeta*, in: Quart. J. Microsc. Sc. (N. S.) V. 31, p. 159. — BEDDARD, A monograph of the order of *Oligochaeta*, 1895, p. 649. (Eine dritte Arbeit BEDDARD's, in der über *O. windlei* berichtet wird — in: P. R. Phys. Soc., 1890, p. 259 — blieb mir unzugänglich.)

gestellten langen Schlauch, der durch schnelles Aufblasen gegen einen zu überraschenden Freund hin vorgeschneilt wird. Die conservirten Thiere sind farblos, weiss oder grau.

Von äussern Charakteren sei noch erwähnt, dass das erste Segment bei eingezogenem Rüssel sehr kurz, bei ausgestrecktem Rüssel dagegen verhältnissmässig lang erscheint, dass die ersten eigentlichen Nephridioporen dicht hinter der Intersegmentalfurche  $\frac{2}{3}$  liegen und dass sich eine ziemlich undeutliche Längsfurche jederseits vom ersten Nephridioporus nach vorn zieht.

Die äussern Geschlechtscharaktere konnten an einigen geschlechtsreifen, von Herrn Prof. SIEVERS in Venezuela gesammelten Stücken untersucht werden. (Die zur Beobachtung gelangten lebenden Stücke waren sämmtlich unreif.)

Der Gürtel ist stark erhaben, drüsig, opak-weiss. Er erstreckt sich über die Segmente 15—23. Auch der Vorderrand des 24. Segments war dorsal noch etwas modificirt, doch nicht so stark wie die eigentlichen Gürtelsegmente. Die Intersegmentalfurchen sind in der Gürtelregion unverändert deutlich. An den Segmenten 15—19 ist der Gürtel ringförmig ausgebildet, an den Segmenten 20—23 nur dorsal und lateral. An den Segmenten 20, 21 und 22 liegen jederseits an der Grenze des Gürtels schwach erhabene, quer ovale Pubertätspapillen. Diese waren besonders deutlich an einigen Exemplaren, die noch keinen Gürtel besaßen, zu erkennen auch an einem der von Westindien stammenden Thiere.

In der Structur der Leibeswand ist ausser der von BEDDARD geschilderten Specialisirung gewisser Partien der Ringmuskelschicht noch eine andere Eigenheit bemerkenswerth. Am Vorderkörper hebt sich die in grader Richtung verlaufende Längsmuskelschicht segmental von der der hohen Wölbung der Segmente folgenden Ringmuskelschicht ab. Der so zwischen den beiden Muskelschichten entstehende Spaltraum wird von einem zarten Bindegewebe eingenommen, welches als dünne, in allen Richtungen, hauptsächlich aber in den Längsrichtungen sich schneidende, unregelmässige Lamellen den ganzen Raum in eine grosse Zahl kleiner Kammern theilt. Zahlreiche von den Hauptschichten losgelöste Muskelfäden festigen die Wandungen dieser Kämmerchen. In den beiden ersten Segmenten hat sich die Längsmuskelschicht ganz in solche getrennten Fäden aufgelöst und setzt sich nicht an der äussern Leibeswand, sondern an die Wandung des ausstülpbaren Schlundes an. Sie dient hier als Schlundretractor. Fast der ganze Raum zwischen Schlundwand und äusserer Körperwand ist in diesen beiden ersten Segmenten von diesem Kammersystem ein-

genommen. Die allgemeine Körperhöhle ist hier auf zwei schmale, bandförmige Partien reducirt, die sich jederseits vom Schlund nach vorn hin ziehen.

In diesen beiden Cölomschläuchen verläuft der Ausmündungsgang der Peptonephridien. Dieser Ausführungsgang bricht nicht nach aussen durch, sondern mündet dicht vor dem vordern Ende der Cölomschläuche nach innen, in den Schlund ein. Bei vollkommen ausgestülptem Schlunde aber würden diese Peptonephridioporen auch von aussen sichtbar werden. Die Ausmündungen der beiden Peptonephridien unterscheiden sich von denen der eigentlichen Nephridien durch das Fehlen des von BEDDARD (in: Quart. J. Microsc. Sc., V. 31, tab. 20, fig. 14) abgebildeten muskulösen Sphincters.

Was die Organisation des Darmes anbetrifft, so ist den BEDDARD'schen Angaben noch hinzuzufügen, dass der Magendarm mit einer Typhlosolis ausgestattet ist. Dieselbe beginnt jedoch nicht direct hinter dem Anfang des Magendarms, sondern eine Anzahl Segmente (etwa 10?) weiter hinten. Der vordere Theil des Magendarms ist dafür mit tiefen Einschnürungen ausgestattet, die nur diaphragmaartige Communicationen zwischen den einzelnen, durch die Einschnürungen gebildeten Darnkammerchen lassen. Die Einschnürungen lassen sich auch noch im Anfang der Typhlosolisregion erkennen; nach hinten zu scheinen sie undeutlicher zu werden.

Am Blutgefässsystem ist vor allem auffallend die Structur der umfangreichen, paarweise in den Segmenten 10 und 11 liegenden Herzen. BEDDARD giebt an (l. c. p. 168): „The interior of each vessel was distended with a coagulated mass of blood, which, however, did not consist of a uniform yellow-coloured clott; but, as shown in the accompanying figure (tab. 20, fig. 13), contained scattered through the blood certain curious structures, concerning the nature of which I feel rather doubtful.“ Ich meinerseits halte diese fraglichen Bildungen für Muskelfäden, die das Lumen des Herzens von Wand zu Wand durchziehen und eine kräftige Contraction der sonst nur mit spärlicher Musculatur ausgestatteten colossalen Herzen ermöglichen. Es sind schlanke, sich in Pikrokarmine gut färbende Fäden, denen stellenweise ein Kern angelagert ist. Sie gleichen durchaus den oben erwähnten Muskelfäden in der Typhlosolis von *Tykonus peregrinus* (vergl. Fig 4 *ty*), auch darin, dass sich die dickern Fäden häufig in mehrere feinere spalten. Die Anordnung dieser Muskelfäden ist durchaus nicht regellos, wie Fig. 15, ein Längsschnitt durch ein Herz von *O. windlei*, erkennen lässt. Sofort ersichtlich ist, dass ein ziemlich

umfangreicher axialer Raum ganz frei von Muskelfäden bleibt (Fig. 15 *gl*). Die Grenze dieses axialen Raumes wird durch zahlreiche in der Längsrichtung verlaufende Muskelfäden markirt (Fig. 15 *lm*). Diese Längsmuskeln bilden ungefähr einen Cylindermantel, der das Herz in der Längsrichtung, concentrisch zur Wandung durchsetzt. Von diesen Längsmuskeln strahlt eine zweite Gruppe senkrecht auf die Wandung des Herzens hin, die Gruppe der Radiärmuskeln (Fig. 15 *rm*). Eine dritte Gruppe (Fig. 15 *sm*) erscheint auf Querschnitten durch das Herz in der Art von Secanten zwischen zwei auf demselben Querschnitt liegenden Punkten der Wandung ausgespannt. Die beiden Endpunkte einer solchen Secante liegen aber nicht weiter als etwa  $\frac{1}{3}$  Herzumfang auseinander — mit andern Worten — auch diese Secanten bleiben ausserhalb des muskelfreien Axenraums. Durch Längsschnitte werden diese Secantialmuskeln mehr oder weniger genau quer getroffen.

Das Blutgefässsystem der *O. windlei* zeigt noch eine andere Eigenthümlichkeit. Bei allen durch Schnittserien zur Untersuchung gekommenen 5 Stücken fand sich hinter den beiden Paaren von Riesenherzen noch eine weitere unpaarige, herzartig angeschwollene Gefässchlinge. Dieselbe liegt im 12. Segment und verbindet das Rückengefäss mit dem Subneuralgefäss. Leider konnte ich nicht in allen Fällen die Orientirung der Schnitte feststellen, also auch nicht erkennen, ob diese erweiterte Gefässchlinge der rechten oder der linken Körperseite angehörte. In 2 von den 5 Fällen war sie rechtsseitig. Ob hierin eine Constanz besteht, muss dahin gestellt bleiben. Dieses Neuralherz des 12. Segments ist annähernd  $\frac{1}{3}$  so dick wie die Riesenherzen, also ungefähr so dick wie gewöhnlich die Herzen der Terricolen. Es unterscheidet sich von den Riesenherzen auch noch dadurch, dass jegliche Spur jener oben geschilderten, das Lumen der Herzen durchziehenden Muskeln fehlt.

Ein Subneuralgefäss konnte ich nur vom 12. Segment an erkennen. Es scheint demnach mit dem Uebergang in das unpaarige Neuralherz zu endigen.

Von den Geschlechtsorganen konnte ich bei der Unreifeit der gut conservirten Stücke nur das eine feststellen, dass die betreffenden Stücke in Bezug auf die Anordnung der Samensäcke den Angaben BEDDARD's entsprechen.

Fundnotizen: 1) Mit Pflanzen aus Westindien in den Hamburgischen Botanischen Garten eingeführt.

2) Puerto Cabello, Venezuela, Prof. SIEVERS leg.

Weitere Verbreitung: Bermudas, teste BEDDARD.

*Criodrilus breymanni* n. sp.

(Fig. 13 u. 14.)

Von dieser interessanten Art liegen mir zwei Exemplare vor, ein geschlechtsreifes, dem leider das Hinterende fehlt, und ein vollständiges unreifes. Während das geschlechtsreife Stück intact blieb, wurde das Vorderende des unreifen Exemplars zwecks Untersuchung der inneren Organisation in eine Schnittserie zerlegt.

Das geschlechtsreife Stück ist  $3-3\frac{1}{2}$  mm dick und bis zum 15. Segment 10 mm lang. Das unreife Stück hat ebenfalls eine maximale Dicke von  $3\frac{1}{2}$  mm. Seine Länge beträgt 70 mm, die Zahl seiner Segmente 310.

Der ziemlich grosse Kopflappen ist regelmässig gerundet, kuppelförmig. Er ist ganz mit dem Buccalsegment verwachsen. Das Buccalsegment zeigt dorsal drei ziemlich undeutliche Ringelfurchen.

Die Segmente sind einfach. Das Vorderende bis etwa zum 8. Segment ist drehrund. Weiter nach hinten wird der Körper vierkantig, Anfangs noch abgerundet, bald aber ziemlich scharfkantig. Gegen das Hinterende verjüngt sich der Körper ziemlich schnell. Die Segmente des Mittel- und des Hinterkörpers sind ungemein kurz. Der After ist ein keilförmiger Schlitz, der dorsal vom Hinterende her bis etwa zum sechstletzten Segment nach vorn vorspringt (ähnlich wie bei der Gattung *Alma*).

Die Borsten stehen zu vier ziemlich engen Paaren in den einzelnen Segmenten. Die Entfernungen zwischen den Paaren eines Segments sind, mit Ausnahme der um ein Geringes grössern dorsalmedianen Borstendistanz, gleich gross. Die Borsten sind ornamentirt, am freien, schwach hakenförmig gebogenen Ende mit zahlreichen, ziemlich dicht gestellten, kurzen, zackigen Querstrichelchen versehen. Häufig hat es den Anschein, als seien diese Querstrichelchen in zwei sich kreuzenden, verschieden steilen Spiralen angeordnet; doch waren diese Spiralen nicht ganz deutlich zu erkennen.

Die Nephridioporen (äusserlich nicht erkennbar) scheinen vor den äussern Borsten der ventralen Paare zu liegen. Rückensporen sind nicht vorhanden.

Das auffallendste Merkmal dieser Art liegt in den äussern Geschlechtscharakteren. Der geschlechtsreife Wurm trägt seitlich zwei grosse kuppelförmige Wülste, deren Höhe fast der halben Körperbreite gleichkommt und deren Basis sich über die drei Segmente 15,

16 und 17 erstreckt. Die Kuppen dieser Wülste liegen auf der Höhe des 16. Segments. Nach unten reichen die Wülste bis an die Linien der ventralen Borstenpaare und gehen hier in eine die ganze Ventralseite der Segmente 15—17 in Anspruch nehmende gürtelartige Hautverdickung über. Nach oben zu erstrecken sie sich bis über die seitlichen Mittellinien hinaus, erreichen jedoch nicht die Linien der dorsalen Borstenpaare. Auch gegen den Rücken zu gehen die Wülste in eine gürtelartige Hautverdickung über. Dieselbe nimmt seitlich die Segmente 15—17 ein; doch erstreckt sie sich in deutlicher Ausbildung nur wenig über die Linien der dorsalen Borstenpaare hinaus. In geringem Maasse ist aber auch die Haut des Rückens modificirt, besonders die des mittlern der drei Segmente, die des 16. Die vordere Grenze der lateral-dorsalen Hautverdickung weicht etwas zurück, so dass das 15. Segment seitlich nur direct neben dem Wulst in ganzer Länge eingenommen wird. Die Rückenseite des 15. Segments ist kaum merklich modificirt. Die Oberfläche der Wülste ist von scharf geschnittenen, eng gewellten Runzeln dicht bedeckt. Die Runzeln verlaufen, abgesehen von jener secundären wellenförmigen Schlängelung, ziemlich regelmässig circular um den Wulst herum. Die gürtelartigen Hautverdickungen, und zwar sowohl die dorsal-laterale wie die ventrale, sind durch mehrere, zum Theil sehr scharfe Ringelfurchen ähnliche Querfurchen ausgezeichnet. Die ventralen Borstenpaare des 15. Segments sind ausgefallen; im übrigen sind die Borsten an den Geschlechtssegmenten unverändert deutlich erkennbar.

Die Stelle der ventralen Borstenpaare des 15. Segments ist durch je einen stark erhabenen breiten Wulst bedeckt, der einen tiefen Querspalz, zweifellos den Ort der männlichen Poren, trägt.

Zwei etwas dunklere Punkte eben innerhalb der innern ventralen Borsten und dicht vor der Borstenzone des 14. Segments tragen die Eileiterporen.

Die innere Organisation ist lediglich an dem jüngern, unreifen Exemplar untersucht worden.

Die Rückenseite des Pharynx sowie die musculösen Bänder, die sich lateral und dorsal vom Pharynx zur Leibeswand hinziehen, sind mit Speicheldrüsen-Conglomeraten besetzt. Die Wandung des Oesophagus ist in den Segmenten 5 und 6 stark musculös verdickt. Wir haben es hier wohl mit dem Rudiment eines Muskelmagens zu thun. Von einem regelrecht ausgebildeten Muskelmagen unterscheidet sich diese musculöse Oesophaguspartie nicht nur dadurch, dass sie nicht scharf abgesetzt ist, sondern auch da-

durch, dass sie in der Längenrichtung geknickt erscheint. Vom 7. bis zum 14. Segment ist der Oesophagus eng und mit faltenreichem Epithel versehen. In den Segmenten 15—17 nimmt er etwas an Umfang zu, um sich dann am Anfang des 18. Segments plötzlich zu einer grossen Kammer zu erweitern. Diese Kammer, die mit stark verdickter Ringmuskulatur ausgestattet ist, nimmt die Segmente 18 und 19 ein, durch deren Scheidewand sie nur schwach eingeschnürt wird. Während die vordere musculöse Verdickung (in den Segmenten 5 und 6) als Homologon des Muskelmagens der Geoscolecinen (*Callidrilus*, *Glyphidrilus*, *Kynotus*, *Microchaeta* etc.) angesehen werden mag, weist diese hintere musculöse Verdickung wie bei den verwandten Formen (*Criodrilus*, *Alma*, *Bimastos*) auf den Muskelmagen der Lumbricinen hin. *Criodrilus breymanni* bildet also in dieser Beziehung einen interessanten Uebergang von den Geoscoleniden zu den Lumbricinen. Auf die zweite musculöse Verdickung folgt der dünnwandige, durch die Dissepimente stark eingeschnürte Magendarm, der (wenigstens vorn) mit einer deutlichen Typhlosolis ausgestattet ist.

Das erste deutliche Dissepiment trennt die Segmente 4 und 5. Nach hinten nehmen die Dissepimente langsam an Dicke zu. Vom Dissepiment 11/12 an verringert sich ihre Dicke ebenso langsam. Erst mit dem Dissepiment 19/20 wird die Feinheit erreicht, wie sie für die Dissepimente des Mittelkörpers charakteristisch ist. Einen bedeutenden Grad erreicht die Verdickung überhaupt nicht.

Das Rückengefäss ist einfach. Im Vorderkörper (? Segment 8—17) enthält das Rückengefäss eigenthümliche Körper, die an die Herzkörper gewisser Enchytraeiden (*Mesenchytraeus*, *Stercutus*) und anderer Chaetopoden (*Terebellides*, *Pectinaria*) erinnern. Es sind compacte, plump birnförmige Körperchen, die zu zweien in jedem Segment von der Wandung des Gefässes in das Lumen desselben hineinragen. Ihre Ansatzstelle liegt ventral, dicht vor der dissepimentalen Einschnürung, in den ersten der betreffenden Segmente etwas weiter nach vorn. Ob diese Körperchen mit irgend welchem Organsystem ausserhalb des Rückengefässes zusammenhängen, liess sich nicht feststellen. Sie dienen wahrscheinlich als Ventile (Herzklappen). Das Rückengefäss ist in den Segmenten 7—11 durch Gefässschlingen mit dem Bauchgefäss verbunden. Es ist ein subneurales Blutgefäss vorhanden. Dasselbe steht (wenn ich mich in der Verfolgung der Gefässe nicht geirrt habe) durch je ein Paar Gefässe in den einzelnen Segmenten mit dem Rückengefäss in Verbindung. Diese Verbindungsgefässe entspringen dicht vor den Dissepimenten aus dem Rückenge-

fäss, durchbohren die Dissepimente und treten dicht hinter den Dissepimenten in das subneurale Gefäss ein.

Zwei Paar Hoden, grosse birnförmige Zellenconglomerate, hängen ventral von den Dissepimenten 9/10 und 10/11 in die Segmente 10 und 11 hinein. Ihnen gegenüber vor den Dissepimenten 10/11 und 11/12 liegen zwei Paar bei dem untersuchten Stück noch nicht fertig gebildete Samentrichter. Jeder Samentrichter geht nach hinten in einen Samenleiter über. Die beiden Samenleiter einer Seite verlaufen dicht neben einander und verschmelzen erst dicht vor der gemeinsamen Ausmündungsstelle. Sie sind mit Ausnahme ihres vordern Endes in die Muskelschicht der Leibeswand eingesenkt. Am 15. Segment münden die Samenleiter aus. Die ventralen Borstensäcke des 15. Segments sind verdickt, wohl in Vorbereitung der hier später sich bildenden wulstigen Wucherungen. An der Hinterseite der Dissepimente 10/11 bis 13/14 (in den Segmenten 11, 12, 13 und 14) hängt je ein Paar sackförmiger Wucherungen, deren verschieden deutlich erkennbarer Innenraum durch einen deutlichen, das betreffende Dissepiment durchbohrenden Porus mit dem vorhergehenden Segment communicirt. Ich halte diese Wucherungen für unausgebildete Samentaschen.

Ein Paar grosse Ovarien hängen von dem ventralen Rande des Dissepiments 12/13 in das 13. Segment hinein. Ihnen gegenüber liegen zwei nicht ganz fertig gebildete Eitrichter, die durch kurze Eileiter auf dem 14. Segment vor der Borstenzone, innerhalb der Linien der ventralen Borstenpaare ausmünden.

Von Samentaschen ist keine Spur zu erkennen.

Fundnotiz: Palmyra, Columbien; BREYMANN leg.

---

## Figurenerklärung.

## Tafel 33.

Fig. 1—12. *Tykonus peregrinus nov. spec.*

Fig. 1. Schnitt durch einen Theil des Dissepiments 6/7, die verdickten Muskelbänder quer treffend.  $1\frac{6}{1}^0$ .

Fig. 2. Schnitt durch die Wandung der dorsalen Schlundtasche und des basalen Theils des Schlundkopfes.  $3\frac{2}{1}^0$ . *ag* Fasersubstanz, Ausführungsgänge der Speicheldrüsen; *ep* Cylinderepithel der dorsalen Schlundtasche; *fb* knorpeliges Stützgewebe, fibrilläres Bindegewebe.

Fig. 3. Theil eines Querschnitts durch eine Kalkdrüse (Chylustasche).  $1\frac{0}{1}^0$ . *bk* Blutkörperchen; *bs* Darmblutsinus; *ch* peritonealer Chloragogenzellenbelag; *sa* Anfangstheil der Chylustaschen-Schläuche, mit dem Darmlumen communicirend; *se* Endtheil derselben.

Fig. 4. Querschnitt durch den dorsalen Theil des Magendarms mit dem Rückengefäß, im 16. Segment.  $9\frac{0}{1}^0$ . *as* Seitliche Aussackung der Rückengefäßampulle; *bk* Blutkörperchen; *bs* Darmblutsinus; *ch* peritonealer Chloragogenzellenbelag; *de* Darmepithel; *rg* Rückengefäß; *sd* Seitendarmgefäß; *ty* Typhlosolis; *vz* Ventilzellen.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Verengung zwischen zwei Rückengefäßampullen.  $9\frac{0}{1}^0$ . *ch* Peritonealer Chloragogenzellenbelag; *rg* Rückengefäß; *rh* Commissuralgefäß; *rm* Ringmusculatur des Rückengefäßes.

Fig. 6. Querschnitt durch den Oesophagus mit seinem Blutgefäßsystem im 10. Segment (nach einigen auf einander folgenden Schnitten combinirt, entsprechend der Linie „\*—\*“ in Fig. 7).  $8\frac{0}{1}^0$ . *bd* Darmblutsinus; *ch* peritonealer Chloragogenzellenbelag; *da* oberer Ast der dorsalen Intestinalherzwurzel; *de* Darmepithel; *dm* Darmmusculatur; *dms* dorsales Mesenterium; *ih* Intestinalherz; *mm* Muskelstrang am ventralen Mesenterium; *rg* Rückengefäß; *sb* Subintestinalgefäß; *sp* Supraintestinalblutraum; *va* unterer Ast der dorsalen Intestinalherzwurzel; *vg* Bauchgefäß; *vms* ventrales Mesenterium; *vz* Ventilzellen; \*—\* = Schnittrichtung der Fig. 7.

Fig. 7. Medianer Sagittalschnitt durch die dorsale Wand des Oesophagus mit ihrem Blutgefäßsystem in den Segmenten 10 und 11 (entsprechend der Linie „\*—\*“ in Fig. 6).  $8\frac{0}{1}^0$ . *bs* Darmblutsinus; *ch* peritonealer Chloragogenzellenbelag; *de* Darmepithel; *ds*  $1^0/_{11}$  Dissepiment  $1^0/_{11}$ ; *dt* unpaariger Stiel der Chylustaschen; *kk* Kalkkörner; *rg* Rückengefäß; *sp* Supraintestinalblutraum; *vz* Ventilzellen; \*—\* = Schnittrichtung der Fig. 6.

Fig. 8. Querschnitt durch den obern Theil des Magendarms und den untern Theil des Rückengefäßes in Segment 17 (entsprechend der Linie „\*—\*“ in Fig. 9).  $1\frac{6}{1}^0$ . *bs* Darmblutsinus; *ch* peritonealer Chloragogenzellenbelag; *de* Darmepithel; *rg* Rückengefäß; *rm* Ringmusculatur des Rückengefäßes; *ty* Typhlosolis; *vz* Ventalzellen; \*—\* = Schnitt- richtung der Fig. 9.

Fig. 9. Horizontaler Schnitt durch die Basis des Rückengefäßes in Segment 17 (entsprechend der Linie „\*—\*“ in Fig. 8).  $1\frac{6}{1}^0$ . *ch* peritonealer Chloragogenzellenbelag; *km* lochartige Communication zwischen Rückengefäß und Darmblutsinus; *rg* Wandung des Rückengefäßes; *rm* Ringmusculatur des Rückengefäßes; *vz* Ventalzellen; \*—\* = Schnitt- richtung der Fig. 8.

Fig. 10. Nephridium aus dem Mittelkörper.  $1\frac{0}{1}^0$ . *am* Ausmündung des Nephridiums; *cm* Centralschleifenanalmasse; *eb* muskulöse Endblase; *ks* kürzerer Schleifenanalstrang; *ls* längerer Schleifenanalstrang; *nb* Nephridialgefäß; *pt* peritonealer Belag; *tr* Flimmertrichter; *wk* weiter Canal des Nephridiums.

Fig. 11. Querschnitt durch den längern Schleifenanalstrang eines Nephridiums aus dem Mittelkörper.  $3\frac{0}{1}^0$ . *ek* enger Canal; *mk* mittlerer Canal; *pt* peritonealer Belag.

Fig. 12. Längsschnitt durch eine männliche Papille.  $2\frac{0}{1}^0$ . *cl* Cölomräume zwischen Drüsenschicht und Ringmusculatur; *ds*  $1\frac{8}{19}^0$  u.  $1\frac{9}{20}^0$  Dissepiment  $1\frac{8}{19}$  u.  $1\frac{9}{20}$ ; *dz* Drüsenschicht der männlichen Papille; *ep* äusseres Epithel der Leibeswand; *lm* Längsmuskelschicht derselben; *rm* Ringmuskelschicht derselben; *sl* Samenleiter; ♂ = männlicher Porus.

Fig. 13—14. *Criodrilus breymanni* nov. spec.

Fig. 13. Vorderende eines geschlechtsreifen Thieres von der Bauchseite.  $\frac{3}{1}$ .

Fig. 14. Vorderende eines geschlechtsreifen Thieres schräg von der Seite.  $\frac{3}{1}$ .

Fig. 15. *Onychochaeta windlei* BEDDARD.

Fig. 15. Längsschnitt durch ein Herz aus dem 11. Segment.  $5\frac{5}{1}$ . *gl* Axiales Lumen des Herzens; *gw* Wandung des Herzens; *lm* längsverlaufende Herzmuskeln; *rm* radiär verlaufende Herzmuskeln; *sm* secantial verlaufende Herzmuskeln.

# I. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen.

Von

Dr. August Brauer in Marburg.

---

Hierzu Tafel 34—37 und 26 Figuren im Text.

Ein längerer Aufenthalt auf den Seychellen vom April 1895 bis Mitte Januar 1896 gab mir Gelegenheit, ziemlich reichliches Material für eine Untersuchung der Entwicklung und der Anatomie von Gymnophionen zu sammeln. Es liegen bereits mehrere Arbeiten über diese Thiere vor, aber es bedarf wohl kaum einer weitem Begründung, dass unsere Kenntniss dieser interessanten Formen noch immer eine äusserst lückenhafte ist. Besonders gilt dies von der Entwicklungsgeschichte. Ausser den Untersuchungen von P. und F. SARASIN (87) über *Ichthyophis glutinosus*, welchen wir die erste eingehendere Kenntniss des Entwicklungsganges dieser Thiere verdanken, und der Arbeit SEMON's (93) über die Entwicklung des Urogenitalsystems derselben Art, welche aber erst mit ziemlich alten Stadien beginnt, sind nur vereinzelte kurze Notizen über ältere Larven vorhanden.

Die Thatsache, dass die bisher beobachteten Gattungen in Bezug auf ihre Entwicklung sehr grosse Verschiedenheiten zeigen, hatte mir die Hoffnung gegeben, dass die auf den Seychellen lebenden Formen in dieser Hinsicht mit *Ichthyophis* nicht übereinstimmen würden. Dies ist aber nicht der Fall. Im Allgemeinen zeigen die beiden Arten, von denen ich Embryonen sammeln konnte, dieselben Verhältnisse, im Einzelnen freilich treten Abweichungen in grösserer Menge auf, wie die spätern Beiträge zeigen werden. Diese Uebereinstimmung

dürfte in so fern wieder zu schätzen sein, als dadurch diese Beiträge, welche die Entwicklung der wichtigsten Organe von ihren Anfängen bis zu ihrem ausgebildeten Zustand darstellen sollen, die Untersuchungen der beiden SARASIN und der andern Autoren, welche *Ichthyophis* behandeln, besser ergänzen werden.

Auf den Seychellen sind 3 Arten von Gymnophionen gefunden worden, *Cryptopsophis multiplicatus* BOUL., *Hypogeophis rostratus* (CUV.) und *H. alternans* STEJN. Die erstere Art scheint sehr selten zu sein, da ich sie nicht erhalten habe. Die beiden *Hypogeophis*-Arten leben wie *Ichthyophis* in feuchter Erde. Sie finden sich auf fast allen grössern Inseln. Mein Material ist fast nur auf der Hauptinsel Mahé gesammelt worden. Hier sind sie an sumpfigen Stellen besonders in den Küstengebieten ziemlich häufig. Sie wurden bis zu 1 Fuss tief in der Erde gefunden, manchmal auch unter altem Holz oder unter Steinen. In den höher liegenden Theilen der Insel habe ich sie hin und wieder in der Humusschicht oder in morschen Baumstämmen in den alten Wäldern gefunden; da aber die lockere, tiefe Erde ihnen ermöglichte, zu schnell zu verschwinden, ist es mir in keinem Fall gelungen, sie hier zu fangen. Auf der Insel Silhouette habe ich *H. rostratus* in Bächen lebend angetroffen, und es war unter den Negern diese Lebensweise wohl bekannt. Dies war mir um so überraschender, als P. und F. SARASIN von *Ichthyophis* berichten, dass von den Thieren, welche sie in einer Grube hielten, Nachts oft einige in das in derselben befindliche Wasserbecken gefallen und ertrunken seien. Auf Mahé habe ich niemals gehört, dass die „vers de terre“, wie hier die Blindwühlen genannt wurden, im Wasser der Flüsse angetroffen sind. Es mag sein, dass die Ursache für diese abweichende Lebensweise darin zu suchen ist, dass auf Silhouette die Bäche in dem grössten Theil ihres Laufes unterirdisch unter Granitblöcken verlaufen und dass daher die höher als der Wasserspiegel liegende Erde nicht genügend feucht für die Thiere ist. Auch mag es der Fall sein, dass sie nur in der Trockenzeit, Mai bis September, ins Wasser sich begeben, in der andern Saison aber auf dem Land leben. Die Neger berichteten, dass die Thiere Nachts auf das Ufer gehen, um hier nach Nahrung zu suchen. Ob die Entwicklung dieser Thiere durch diese Lebensweise modificirt ist, konnte ich in Folge meines kurzen Aufenthalts auf der Insel nicht entscheiden. Die wenigen, welche ich erhielt, enthielten keine Eier.

Beim Sammeln des Materials waren mir natürlich die Erfahrungen, welche die beiden SARASIN auf Ceylon gemacht hatten, von grossem

Werth Zu einer Züchtung der Thiere in einem grossen, hierzu hergerichteten Raum fehlten mir leider die Mittel. Die Versuche, sie in Kisten, welche ich nahe einem Bach in die Erde gegraben und mit mehrfachen Lagen von Gaze überdeckt hatte, zur Ablage der Eier zu bringen, schlugen sämmtlich fehl. Zuerst entwischten mir die Thiere in den ersten Tagen, nachdem ich sie in die Kisten gepackt hatte, durch Löcher, die sie in die Gaze gefressen hatten. Eine eifrige Nachforschung liess in der nächsten Umgebung nur sehr wenige wieder auffinden, dagegen traf ich sie zahlreich später am andern Ufer des Baches an, und ich glaube, da sie in der weitem Umgebung wieder fehlten, dass diese die entwischten Thiere waren; sie müssen also den Bach durchschwommen haben. Aber auch nachdem ich ein Entweichen unmöglich gemacht hatte, gelang es nicht, die Thiere zur Ablage der Eier zu bringen; offenbar waren die Verhältnisse in den Kisten, Feuchtigkeit, Nahrung u. a., nicht die zusagenden. Darauf versuchte ich mit meinem Diener an Stellen, welche reich an Blindwühlen sein sollten, nachzugraben und mir das Material selbst zu suchen, doch musste ich diesen Versuch wegen zu geringer Ausbeute aufgeben, und so blieb mir nichts anderes übrig, als in derselben Weise wie die beiden SARASIN vorzugehen, also mir das Material sammeln zu lassen. Aber auch jetzt ging die Sache nur langsam vorwärts, obwohl ich Ausgaben nicht scheute, theils weil die Thiere wirklich nicht sehr häufig waren, theils weil die Neger zum eifrigen Sammeln nicht zu bringen waren. Erwachsene Thiere erhielt ich in genügender Menge, Eierhaufen aber im Verhältniss nur wenige. Dazu kam, dass viele Haufen als unbrauchbar fortgeworfen werden mussten, indem dieselben mir nicht sofort, nachdem sie gefunden waren, gebracht oder nicht genügend mit feuchter Erde bedeckt und deshalb gestorben waren. Besonders waren es die jüngern Stadien, welche den Mangel der Feuchtigkeit nicht lange ertrugen. Es würde mir wohl kaum unter diesen Verhältnissen gelungen sein, eine genügende Menge und eine ziemlich vollständige Reihe von gut conservirten Entwicklungsstadien zu erhalten, wenn nicht im Gegensatz zu *Ichthyophis*, dessen Fortpflanzung auf eine bestimmte Jahreszeit beschränkt zu sein scheint, die beiden *Hypogeophis*-Arten das ganze Jahr hindurch sich fortpflanzten. Ich habe hauptsächlich vom Mai bis zum Juli gesammelt, aber ich habe auch noch im August und September Embryonen verschiedenen Alters erhalten, und ein dortiger Ansiedler berichtete mir, dass er auch im Februar Eierhaufen gefunden habe. Es ist möglich, dass dies nur für die Hauptinsel Mahé gilt, indem diese Insel in Bezug auf Nieder-

schläge wegen der hohen Gebirge und der starken Bewaldung mehr begünstigt ist, für sie eine völlig regenlose Periode wie für die meisten andern Inseln der Seychellen-Gruppe nicht existirt. Nebenbei sei erwähnt, dass auch Phryniden, die übrigens nicht vivipar sind, sondern die Eier unter dem Bauch tragen, Scorpione, Frösche, Eidechsen u. a. zwei oder mehrere Male im Jahre in der Fortpflanzung gefunden wurden.

Die Form der Eier im Ovar, ihre Abrundung in den Eileitern, ihre Ablage in Schnüren, die zu einem runden Haufen vereinigt werden, die Art der Hüllen ist dieselbe wie bei *Ichthyophis*, auch die Brutpflege findet in derselben Weise statt, indem die Mutter sich um den Eihaufen rollt. Der Zweck derselben scheint mir aber nur der zu sein, den Eiern genügende Feuchtigkeit zu geben; ich glaube aber nicht, dass, wie die beiden SARASIN vermuthen, von Seiten der Mutter auch eine Ernährung stattfindet. Die verschiedene Grösse und das verschiedene Gewicht jüngerer und älterer Embryonen scheint mir nur eine Folge des Wachstums und der Aufnahme von Flüssigkeit zu sein. Ein Unterschied in der äussern Entwicklung der *Hypogeophis* von der des *Ichthyophis* ist derjenige, dass die Embryonen ihre ganze Entwicklung unter den Eihüllen durchlaufen und nicht die letzte Zeit im Wasser leben. Näheres wird später berichtet werden.

Leider ist es mir auch nicht gelungen, genügendes Material zum Studium der Furchung zu erlangen; ich habe allerdings auch nicht eifrig genug danach gesucht. Die wenigen Eier, welche ich in den Eileitern gefunden habe, waren schon in der Furchung weit vorgeschritten. Mit Sicherheit glaube ich angeben zu können, dass die Eier, wie P. und F. SARASIN es auch für *Ichthyophis* vermuthen, erst nach dem Ende der Furchung abgelegt werden.

Von den jüngern Embryonen liess sich leider nur die äussere schleimige Hülle, nicht aber die Dotterhaut ohne starke Verletzung abpräpariren. Ich versuchte durch Anstechen der Eier ein Eindringen der Flüssigkeiten zu erleichtern; der Erfolg ist aber naturgemäss bei so grossen Eiern ein verschiedener. Zum Fixiren benutzte ich 0,5-proc. Chromsäure, Chromosmiumessigsäure und Sublimat. Im Ganzen lieferten mir alle diese Flüssigkeiten günstige Resultate; Ungleichheiten kommen natürlich vor, da man unter solchen Verhältnissen, unter denen ich mich befand, wohl niemals so peinlich und mit so grosser Geduld und Sorgfalt arbeitet wie in der Heimath oder in Instituten. Im Allgemeinen haben mir Chromsäure und Chromosmiumessigsäure günstigere Bilder geliefert als Sublimat. Letzteres ist aber für gewisse Zwecke

sehr vorthellhaft, z. B. das Abpräpariren der Embryonen vom Dotter geht weit leichter, und mit Sublimat behandelte und mit Alaunkarmin gefärbte liefern sehr gute Uebersichtsbilder, auch färbt sich auf Schnitten der Dotter nicht so intensiv, und die Uebersicht ist deshalb leichter als bei den mit den andern Mitteln conservirten Embryonen. Die Abgrenzung der Zellen und Schichten und die histologische Structur ist durch Sublimat nicht so gut erhalten wie durch die Chromsäure und Chromosmiumessigsäure.

Dieser erste Beitrag wird nur die Darstellung der Entwicklung der beiden *Hypogeophis*-Arten von der Ablage der Eier bis zum Schluss der Medullarrinne und des Blastoporus bringen, also hauptsächlich die Bildung der Keimblätter, des Mesoderms, der Chorda, des Medullarrohrs und das Schicksal des Blastoporus. Die Differenzirung des Mesoderms, welche zum Theil schon in dieser Periode beginnt, werde ich dagegen im nächsten Beitrag schildern, da sie sich besser im Zusammenhang mit der Bildung der aus dieser Schicht hervorgehenden Organe darstellen lässt.

---

Entsprechend der verschiedenen Grösse der beiden Arten sind auch die Eier verschieden gross. Im Durchschnitt misst das Ei von *H. rostratus* 7—8 mm, das von *H. alternans* 4—5 mm, doch sind die Schwankungen ziemlich beträchtliche. Auch die Zahl der Eier eines Haufens ist sehr verschieden, ich habe einige erhalten, welche nur 6 enthielten, andere, in welchen sich 30 und mehr befanden. Auch die Keimscheiben der beiden Arten weichen in der Grösse und andern unwichtigen Punkten von einander etwas ab, aber wesentliche, den Verlauf der Entwicklung betreffende Unterschiede sind mir wenigstens für die in diesem Beitrag behandelte Periode nicht entgegengetreten, so dass ich, um nicht durch zu viele Wiederholungen die Darstellung unübersichtlich und lang zu machen, beide Arten gemeinsam behandeln kann. Wo es nothwendig ist, wird es besonders hervorgehoben werden, welcher Art der Embryo zugehört; auf den Tafeln und ebenso in der Figurenerklärung sind beide Arten überall auseinander gehalten<sup>1)</sup>.

---

1) Die meisten Figuren, welche Schnitte wiedergeben, zeigen Stadien von *H. alternans*; daraus ist nicht zu schliessen, dass ich von *H. rostratus* nur wenige Embryonen erhalten habe. Ich habe deshalb vornehmlich Stadien der erstern Art für die Zeichnungen ausgewählt, weil sie kleiner sind, die der andern Art zu viel Platz beanspruchen würden.

Diese Behandlung empfiehlt sich auch deshalb, weil dadurch die Möglichkeit gegeben ist, eine ziemlich lückenlose Serie von Stadien im Zusammenhang beschreiben zu können, was bei einer getrennten Besprechung der beiden Arten nicht geschehen kann, da es mir leider nicht gelungen ist, von jeder Art alle Stadien zu gewinnen, sondern bei dieser hier, bei jener dort eine Lücke vorhanden ist.

Die Figuren stellen keineswegs alle die erhaltenen Stadien dar, sondern mein Material aus dieser Periode umfasst mehr als 100 Embryonen. Wie auch P. u. F. SARASIN berichten, sind nicht alle Eier desselben Haufens in der Entwicklung gleich weit vorgeschritten, wenn auch die Verschiedenheit des Alters immer nur gering war; so grosse Abweichungen, wie die in ihren figg. 10—16 abgebildeten Embryonen zeigen, die einem und demselben Haufen entnommen sind, habe ich nicht gefunden. Diese Unterschiede fallen naturgemäss bei jüngern Stadien, auf denen die Veränderungen der Oberfläche rascher einander folgen als auf ältern, mehr auf.

Die Figuren der Taf. 34 und 35 sind alle nach conservirten Embryonen gezeichnet; im Leben tritt die Keimscheibe sehr wenig hervor und lässt von ihren Veränderungen nichts Sicheres erkennen.

### Die Entwicklung der äusseren Körperform.

Taf. 34 u. 35, Fig. 1—40.

Die jüngsten Stadien, welche ich erhalten habe und welche in Bezug auf das Alter ziemlich nahe denjenigen stehen, die sich noch in den Eileitern befanden, also erst kurze Zeit abgelegt sein konnten, zeigen eine runde Scheibe, welche etwa  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$  der Eioberfläche einnahm und bei den mit Chromsäure behandelten Eiern durch ihre hellere Färbung von dem dunkelbraunen Dotter sich abzeichnete. Sie war auf allen Seiten zwar umgrenzbar, aber sie war nicht durch eine scharfe Linie oder Furche oder durch eine Verdickung der Ränder von den benachbarten Theilen des Dotters abgesetzt.

Das nächst ältere Stadium zeigt Fig. 1. Die Form der Scheibe ist noch ziemlich dieselbe, nur auf der einen Seite ist dieselbe nicht mehr abgerundet, sondern erscheint wie abgestutzt. Während an den übrigen Seiten die Ränder der Scheibe wie vorher allmählich in den Dotter sich verwischen, ist dieser Rand scharf abgegrenzt, und zwar ist derselbe, wie man bei richtiger Beleuchtung erkennt, etwas verdickt und erscheint aufgewulstet, und zwischen ihm und dem Dotter ist eine leichte, etwas gebogene Einfurchung erkennbar, welche senkrecht in den Dotter sich senkt. Bei einem andern Embryo von dem-

selben Alter war der betreffende Rand etwas zackig, weiter bildete die Furche nicht eine gerade, quer verlaufende Linie, sondern war in der Mitte etwas gegen die Scheibe eingeknickt. Eine genaue Betrachtung liess weiter erkennen, dass die Furche in der Mitte etwas tiefer und der Rand hier etwas stärker verdickt war als nach den Seiten zu. Bei einem dritten Embryo war dieses Verhältniss so auffallend, dass an den Seiten die Furche nicht hervortrat, sondern hier die Keimscheibe wie an den übrigen Seiten ohne scharfe Abgrenzung in den Dotter überging, während in der Mitte eine scharfe dreieckige Vertiefung vorhanden war. Die Vermuthung, dass dieses Stadium jünger sei als die zuerst geschilderten, erwies sich durch die Untersuchung der Schnitte als nicht begründet. Es handelte sich nur um eine Variation; solche begegnen einem in dieser ersten Periode noch häufiger. Sie haben, wie ich glaube, nicht in einer verschieden guten Conservirung ihre Ursache.

Die Bedeutung dieser ersten Veränderung ist die, dass an der erwähnten Seite ein Umschlag der obern Zellen der Keimscheibe stattfindet, und zwar ist derselbe zuerst senkrecht abwärts gegen den Dotter gerichtet, später ändert sich die Wachstumsrichtung, indem dieser Theil unter die Keimscheibe nach vorn wächst. Es ist der Beginn der Bildung des Blastoporus, der verdickte Rand oder Umschlagsrand ist die vordere Blastoporuslippe, aber nicht allein, sondern er umfasst bereits auch, wie wir sehen werden, wenigstens zu einem grossen Theil, die andern Ränder des Blastoporus. Mit diesem Stadium ist auch eine Orientirung der Keimscheibe ermöglicht, indem der Umschlagsrand den hintern Theil des Embryos bezeichnet und damit auch Vorn, Rechts und Links gegeben sind.

Wie bemerkt wurde, ist die Furche etwas in der Mitte eingeknickt oder eingebogen. Diese Einbuchtung wird bedeutender (Fig. 2—6, 13—17), und die seitlichen Theile treten dadurch wie zwei Flügel vor, zugleich aber bleibt ihre Entfernung von einander nicht die frühere, sondern sie nähern sich mit ihren Enden einander, oder man kann diese Veränderung auch kurz so darstellen, dass der hintere Rand der Keimscheibe sich nach hinten zusammenkrümmt und mehr und mehr hufeisenartige Form annimmt. Die Ursache dieser Veränderung dürfte in einem verschieden raschen und verschieden gerichteten Wachstum der Keimscheibe zu suchen sein. Dieselbe wächst nach hinten ventralwärts vor, in der Mitte des hintern Randes wird aber dieses Vorwachsen durch den hier erfolgenden Umschlag der Zellen nach unten und vorn gehemmt oder verzögert. Seitlich findet zwar

auch ein Umschlag statt, aber wie die geringere Tiefe der Furche und die geringe Aufwulstung der Ränder erkennen lässt, verläuft dieser Process nicht so rasch wie das Vorwärtswachsen. Da keine seitliche Ausbreitung stattfindet, so muss eine Einkrümmung der seitlichen Partien des Umschlagsrandes erfolgen.

Indem die Enden der Schenkel des Hufeisens sich mehr und mehr nähern, wird der Blastoporus auch seitlich begrenzt. Gleichzeitig mit dieser Einkrümmung gewinnt die Furche an grösserer Tiefe und Deutlichkeit; sie ist an der vordern Blastoporuslippe am schärfsten ausgeprägt, und hier lässt sich jetzt erkennen, dass sie in eine unter der Keimscheibe liegende Höhle, den Urdarm führt, seitlich wird die Furche flacher. Eine hintere Lippe ist noch nicht vorhanden, doch wie die Figg. 7, 8, 18 zeigen, wird der Blastoporus auch hier schon begrenzt dadurch, dass die Furche sich zu einer Ringfurche geschlossen hat, während die aufgewulsteten Blastoporuswände noch nicht zur Vereinigung gekommen sind. Die Furche ist im hintern Abschnitt nur sehr seicht und stellt sich meist nur als eine feine scharfe Linie dar. Durch sie ist ein kleines Feld vom Dotter abgesetzt, welches aber die gleiche Färbung wie dieser beibehält; es ragt etwas über die Oberfläche des andern Dotters hervor. Es ist der Dotterpfropf.

Wie ein Vergleich der Figg. 1—8, welche Embryonen von *H. rostratus*, und der Figg. 13—18, welche solche von *H. alternans* darstellen, lehrt, ist die Keimscheibe und ebenso der Blastoporus in allen Stadien seiner Bildung in Bezug auf die Grösse bei beiden Arten ganz auffallend verschieden; im Uebrigen verlaufen die Prozesse in derselben Weise. Sehr klein erscheint der Blastoporus bei dem Embryo, welcher in Fig. 17 abgebildet ist. Ich habe dasselbe Bild zwar verschiedene Male angetroffen, aber es ist möglich, dass in Folge der Conservirung eine Schrumpfung zu Stande gekommen ist. Bei zwei andern Embryonen von *H. rostratus*, von welchen der eine in der Fig. 5 wiedergegeben ist, zeigte der sich einkrümmende Umschlagsrand sehr starke Falten, welche man dem intensiven Wachstum beim Umschlag des Randes nach unten und der Einkrümmung wird zuschreiben können.

Sehr bald nachdem die Querfurche sich gebildet hatte und der hintere Rand sich einzukrümmen begann, sind andere Veränderungen auf der Keimscheibe zu erkennen. Vom hintern Rand aus beginnt sich nach vorn zu ein heller erscheinendes Feld auszubreiten; es hat gewöhnlich die Form eines Rechtecks (Fig. 3 u. 18), dessen vordere Seite abgerundet ist, in andern Fällen war es mehr dreieckig (Fig. 4).

Manchmal, selbst auf ältern Stadien (Fig. 14—17), war es nicht zu sehen oder trat schwächer hervor. Hier ist sicher die Conservirung die Ursache, denn wie die Schnitte lehrten, war der Vorgang, welcher das helle Feld in die Erscheinung treten lässt, nämlich das Vorwachsen der umgeschlagenen Schicht, auch hier gleich weit vorgeschritten. Dieses helle Feld verliert dann etwas an Breite, gewinnt aber an Länge (Fig. 5—8, 19). Kurz darauf macht sich auf demselben eine Anfangs sehr seichte mediane Furche bemerkbar (Fig. 3, 4, 5, 19). Sie steht im Anfang ihres Auftretens nicht mit dem Blastoporus in einer Verbindung, sondern ist von ihm durch die verdickte vordere Lippe desselben getrennt. Sie wird bald tiefer und deutlicher und theilt das helle Feld, das gegen früher in die Länge gewachsen ist, in zwei Hälften, welche, da sie verdickt erscheinen und so über die Oberfläche der übrigen Theile der Keimscheibe sich erheben, als zwei Längswülste sich darstellen (Fig. 5, 8, 19). Die Furche ist die Rückenrinne, und die seitlich sie begrenzenden Wülste sind die Rückenwülste. Anfangs gehen letztere im vordern wie im hintern Theil noch in einander über, bald aber dehnt sich die Rückenrinne über die vordere Blastoporuslippe aus und tritt in Verbindung mit dem Blastoporus, und weiter setzt sie sich ebenfalls auch nach vorn bis zum vordern Rand des hellen Feldes fort und theilt jetzt auch hier die Rückenwülste vollständig von einander (Fig. 6, 19—21).

Das helle Feld breitet sich alsdann noch weiter über die Keimscheibe aus und zwar seitlich von den Rückenwülsten und bildet einen neuen runden Hof, der auch den Blastoporus umwächst. Ebenso wie sein erstes Auftreten bedingt wurde durch das Vorwachsen der umgeschlagenen, unter der Keimscheibe nach vorn sich ausbreitenden Schicht, so zeigt auch diese Verbreiterung an, dass der Umschlag auch an den seitlichen und hintern Rändern des Blastoporus grössere Ausdehnung gewinnt. Meist war er hinter der hintern Lippe des Blastoporus, welche sich inzwischen durch das vollständige Zusammenwachsen der beiden Schenkel des Hufeisens gebildet hat und sich durch eine, wenn auch nur schwache, Verdickung ihres Randes auch äusserlich abhebt (Fig. 9, 10, 19, 22), nicht oder nur in sehr geringer Breite zu erkennen (Fig. 10, 11, 19, 20), nur vereinzelt zeigte es auf diesen frühen Stadien bedeutendere Ausdehnung (Fig. 9, 21, 22). Da die Bilder nicht den Eindruck machten, als ob sie durch die Conservirung gelitten hätten, so dürften diese Verschiedenheiten wohl einem verschiedenen raschen Wachsthum bei verschiedenen Embryonen zuzuschreiben sein. Dagegen verdienen die in Fig. 7 u. 8 wiedergegebenen

Embryonen, bei welchen das helle Feld nicht einmal die seitlichen Ränder des Blastoporus umschliesst und die Keimscheibe bedeutend geringern Umfang hat als bei den andern derselben Art, eine andere Beurtheilung; hier traten die Randpartien nur nicht hervor, die Verhältnisse waren aber in Wirklichkeit, wie die Untersuchung der Schnitte lehrte, dieselben wie bei den übrigen.

Das helle Feld liegt, wie die Figuren zeigen, excentrisch auf der Keimscheibe, ja es ragt zu einem Theil über dieselbe ventralwärts hinaus.

Leider ist nicht mit Sicherheit aus der Vergleichung der verschiedenen Stadien darüber eine Entscheidung zu treffen, ob eine Verlagerung des Blastoporus vom Ort seiner Bildung stattfindet oder nicht. Es lassen sich die vorhandenen Verschiedenheiten ebenso wohl durch eine Ausdehnung der Keimscheibe nach vorn, durch ein Auswachsen der Rückenwülste in derselben Richtung und demnach durch ein Verbleiben des Blastoporus am Ort seiner Anlage erklären als auch dadurch, dass letzterer ventralwärts wandert und demnach die Verlängerung der Rückenwülste auf einem Wachsthum ihrer hintern Enden beruht. Indessen ist es mir wahrscheinlicher, dass thatsächlich eine Verlagerung des Blastoporus stattfindet. Denn die Grösse der Keimscheibe bleibt annähernd dieselbe, dagegen scheint die vordere Blastoporuslippe sich von der Stelle, wo sie zuerst lag, zu entfernen, und weiter scheint die ganze Blastoporusbildung, wie schon oben angedeutet wurde, nur durch ein Vorwachsen der Keimscheibe nach hinten zu erklären zu sein. Dieser Vorgang dürfte aber mit der Bildung der hintern Lippe sein Ende finden. Auch wenn diese Annahme die richtige wäre, so dürfte die Verlagerung des Blastoporus doch nur eine sehr geringe sein, nicht eine so bedeutende, wie ROUX und O. HERTWIG für das Froschei annehmen, und ebenso dürfte sich für die Conerescenztheorie und Urmundtheorie keine günstige Thatsache finden lassen. Es erscheint mir nicht möglich, die Rückenfurche als die Naht aufzufassen, in welcher sich die früher hier liegenden Blastoporusränder geschlossen haben; sie ist nicht durch den allmählichen Schluss des Blastoporus von vorn nach hinten entstanden, sondern ihre Anlage ist völlig unabhängig und getrennt vom Blastoporus, und sie tritt erst secundär mit ihm durch eine verbindende Furche, die die vordere Lippe durchschneidet, in Verbindung. Wie die Beschreibung der Schnitte zeigen wird, steht die Bildung der Rückenrinne und der Rückenwülste mit der Differenzirung der Mesoderms in engem Zusammenhang.

Ein Process, welcher schon mit dem Auftreten der Querfurche am hintern Rande der Keimscheibe begonnen hat und welcher rasch fortschreitet, ist äusserlich nicht zu verfolgen, wenn er sich auch auf der Oberfläche abspielt. Es ist die Umwachsung des Dotters durch die animalen Zellen, und zwar beginnt dieser Process von den seitlichen und vordern Rändern der Keimscheibe aus und breitet sich von hier aus schnell über den ganzen Dotter aus. Da diese umwachsenden Zellen sehr niedrig sind, so heben sie sich nicht durch eine verschiedene Färbung vom Dotter ab.

Nachdem die Rückenwülste ausgebildet sind und die Rückenrinne sich bis in den Blastoporus fortgesetzt hat, beginnt der letztere seine Form und seine Grösse zu ändern. Anfangs ist er besonders bei den Embryonen von *H. rostratus* sehr weit und allseitig abgerundet, er hat meist elliptische Form. Die kurze Axe fällt mit der Mediane der Keimscheibe zusammen (Fig. 7—9, 18—21). Alsdann wachsen seine Ränder mehr und mehr zusammen, verdicken sich und verengern den Blastoporus, zugleich verliert seine vordere Lippe die gebogene Form und bildet jetzt eine, dort wo die Rückenrinne in den Blastoporus mündet, also in der Mitte, scharf nach vorn eingeknickte Linie, die hintere Lippe bleibt abgerundet. Der Dotterpfropf verliert an Grösse und beginnt in die Tiefe mehr und mehr zurückzuweichen. Auch diese Vorgänge verlaufen nicht gleich rasch bei allen Embryonen selbst derselben Art, indem manchmal selbst auf ältern Stadien, z. B. Fig. 25, der Blastoporus noch sehr weit offen gefunden wurde.

Andere Veränderungen, die bald folgen, beziehen sich auf die Anlage der Medullarwülste und der Medullarrinne. Ihnen geht vorher eine Verflachung der Rückenwülste und ein Verstreichen der Rückenrinne, welches sich auf Oberflächenbildern weniger gut verfolgen lässt als auf Schnitten. Zuerst verflacht sich die Rinne im vordersten Abschnitt — zeitliche Variationen sind hier häufiger — dadurch kommen die Rückenwülste, welche über den vordern Rand des halben Feldes hinausreichen, vorn wieder zur Vereinigung (Fig. 25, 26). Leider fehlen mir hier einige Uebergangsstadien. Es scheint, als ob dieser vordere Abschnitt sich verbreitert und in ihm zuerst eine breitere, rundliche Abflachung eintritt, die durch Erhebung der Ränder abgegrenzt wird. In Folge dessen grenzt sich eine vordere Partie, der Kopftheil (Fig. 27), vom übrigen, dem Rumpftheil, ab. Alsdann flacht sich noch die Mitte des letztern ab, und die Rückenrinne ist nur noch als feine Linie erkennbar, die sich aber noch in den Kopftheil fortsetzt (Fig. 27, 28). Die Rückenwülste sind breiter und flacher ge-

worden, setzen sich aber seitlich von der übrigen Keimscheibe durch ihre scharfen Ränder ab; sie werden jetzt besser als Medullarwülste bezeichnet. Der Uebergang vom Kopf zum Rumpftheil ist durch eine schärfere Einschnürung deutlicher geworden. Zugleich beginnen die Ränder der Wülste sich zu erheben und über der Rinne einander entgegenzuwachsen. In der Mitte lässt sich eine Rinne wieder unterscheiden, die aber nicht in den Kopftheil sich fortsetzt. Sie gewinnt Anfangs an Schärfe und Tiefe, dann aber, je mehr die Wülste sich über ihr zusammenkrümmen, gleicht sie sich wieder aus, der Boden des sich bildenden Medullarrohrs wird abgerundet (Fig. 29, 33). Die hintere Verbindung der Rückenrinne mit dem Blastoporus ist geblieben und kann jetzt als *Canalis neurentericus* bezeichnet werden.

Die zusammenwachsenden Medullarwülste kommen zuerst an der Einschnürungsstelle, welche den Kopf vom Rumpftheil trennt, zur Vereinigung (Fig. 29—34). Von hier schreitet der Schluss des Rohres weiter nach vorn und nach hinten fort (Fig. 25—40), doch eilt wieder der hinterste Abschnitt des Rumpftheils dem mittlern voraus, so dass letzterer am längsten offen bleibt. Doch kommen auch hier, wie Fig. 38 lehrt, Variationen vor.

Nur bei wenigen Embryonen war es mir möglich, die Begrenzung der Keimscheibe und des hellen Feldes genau auf diesen Stadien zu bestimmen. Bei einigen (Fig. 28—30, 37) waren die Verhältnisse fast dieselben wie früher, bei andern (Fig. 36, 38) hatte das helle Feld an Ausdehnung besonders in der Länge gewonnen und ovale Form angenommen.

Die am Schwanzende sich abspielenden Veränderungen, welche zur Schwanzanlage, zur Verdrängung des Dotterpfropfs und zum Schluss des Blastoporus bis auf den hintersten Theil, welcher direct in den After übergeht, führen, lassen sich genauer auf Schnitten verfolgen. Auf den Oberflächenbildern erkennt man nur, dass die seitlichen Ränder des Blastoporus sich stark verdicken, gegen einander wachsen und über dem Blastoporus zur Vereinigung gekommen. Der Blastoporus wird enger und enger und nimmt die Form eines Spaltes an, welcher sich dann von vorn nach hinten schliesst, so dass zuerst der *Canalis neurentericus* von der Aussenwelt abgeschlossen wird. Manche Oberflächenbilder scheinen einen völligen Schluss des Blastoporus zu zeigen, in Wirklichkeit wird der zum After werdende hinterste Theil nur von der Schwanzanlage etwas verdeckt. Die letzte Fig. 40 zeigt bereits den Beginn der Bildung der Gehirnabschnitte, doch werden wir hierauf erst in einem der nächsten Beiträge näher eingehen.

Es mögen jetzt noch kurz die Figuren, welche P. und F. SARASIN aus dieser Periode der Entwicklung von *Ichthyophis* gegeben haben, besprochen und mit den meinigen verglichen werden.

Es handelt sich um 7 Embryonen, von denen 6 einem und demselben Eihaufen entnommen sind. Im Allgemeinen stimmen die Figuren ziemlich mit den meinigen überein, so dass die Entwicklung der äussern Form von *Ichthyophis* bis zu dem hier behandelten Zeitpunkt nicht wesentlich verschieden von den beiden *Hypogeophis*-Arten zu verlaufen scheint. Die erste Figur (tab. 2, fig. 10) stellt eine unregelmässig geformte Keimscheibe dar; da ich niemals solche Formen angetroffen habe, sondern die Keimscheibe stets allseitig abgerundet war, so möchte ich glauben, dass die Conservirung keine gute war. Auch die zweite Figur dürfte zum Theil in einem schlechten Hervortreten der Theile der Keimscheibe ihre Erklärung finden. Der eingekrümmte hintere Rand, die Anlage des Blastoporus, bietet dasselbe Bild wie etwa meine Fig. 14, dagegen ist die Anlage der Rückenwülste als zwei kleine Erhebungen vom hintern Rand aus verschieden. Auch ihre fig. 12 weicht in der Form des Blastoporus, der als querer Spalt gezeichnet ist, von meinen Beobachtungen ab. Die nächsten in fig. 13—15 abgebildeten Embryonen zeigen fast ganz dieselben Oberflächenbilder wie die von mir in Fig. 11, 12, 23—25 wiedergegebenen; nur habe ich die Verbindung der Rückenrinne mit dem Blastoporus auf diesen Stadien stets angetroffen, auch war eine Einschnürung der Rückenwülste, welche dadurch Leierform erhalten, und welche die Forscher als die Anlage des Kopf- und Rumpfteils deuten, so früh bei *Hypogeophis* nicht zu finden. Ihre fig. 16 zeigt in Bezug auf die Bildung des Kopftheils wieder abweichende Verhältnisse; dass dieselbe als die Anlage der Gehirnabschnitte zu deuten ist, erscheint mir zweifelhaft. Doch muss ich mich auf diese vergleichenden Bemerkungen beschränken, da möglicher Weise diese Abweichungen nicht einer nicht genügenden Conservirung, sondern dem Umstand, dass es sich um verschiedene Arten handelt, zuzuschreiben sind.

In Bezug auf die den folgenden Capiteln beigegebenen Textfiguren möchte ich die Bemerkung vorausschicken, dass, wenn auch die Methode es bedingt, dass sie etwas schematisirt werden mussten, doch keine einzige Figur ein sich nicht genau an das Präparat haltendes construirtes Schema ist. Alle bis auf die Textfiguren E, H, O, P, X und AA sind in den Umrissen mit dem Zeichenapparat bei schwacher

Vergrößerung entworfen, und es sind dann bei stärkerer Vergrößerung die Einzelheiten eingetragen. Wo es möglich war, sind auch die Zellgrenzen, Kerne und Dotterkerne mit dem Zeichenapparat eingezeichnet. Ich habe diese Methode gewählt, weil sonst die Anzahl der Tafeln zu gross wurde und weil die meisten Figuren nur bei schwacher Vergrößerung gezeichnet werden konnten, um sie ganz zu geben. Sie sollen hauptsächlich nur als Uebersichtsbilder dienen. Wenn histologische Einzelheiten wichtig waren und die Deutung der Vorgänge von solchen abhing, habe ich bei stärkerer Vergrößerung genau ausgeführte Zeichnungen auf den Tafeln gegeben.

### Die Bildung des Ektoderms, Entoderms und Mesoderms.

Taf. 35, 36, 37, Fig. 57—60; Textfigur A—S.

Die wenigen gut conservirten Eier von *H. alternans*, welche ich in den Eileitern gefunden habe, waren ungefähr von demselben Alter und zeigten ein ähnliches Bild wie das von P. und F. SARASIN in fig. 29, tab. 3 wiedergegebene. Es waren bereits alte Furchungsstadien, welche kurz vor der Ablage sich befanden. Das kuglige Ei (Fig. A) ist von meist ovalen Dotterkörnern dicht erfüllt, deren Grösse eine verschiedene ist. Auf der einen Seite des Eies liegen die Furchungszellen in mehreren Schichten über einander, doch ist die Scheibe nicht überall gleich dick. Ob hierdurch bereits vorderer und hinterer Theil derselben gekennzeichnet ist oder ob die verschiedene Dicke keine Bedeutung hat, kann ich nicht sagen. Die Furchungszellen sind, wie Fig. 41, welche einen Theil der Scheibe bei stärkerer Vergrößerung wiedergibt, zeigt, rundlich oder gegen einander abgeplattet. Sie lassen hin und wieder zwischen sich Lücken frei, welche man einer Furchungshöhle gleich setzen könnte; eine so deutlich ausgeprägte, wie sie P. und F. SARASIN zeichnen, habe ich nicht gefunden. Die meisten Zellen liegen ungeordnet, nur die peripheren zeigen den Beginn zu einer epithelialen Anordnung. Von dem übrigen Dotter heben sie sich auch bei schwacher Vergrößerung hauptsächlich dadurch ab, dass die auch in ihnen vorhandenen Dotterkörner bedeutend kleiner sind; nur in einigen Zellen finden sich grössere. Am Rand werden die Zellen grösser und haben grössere Dotterkörner (Fig. A), wie es auch die beiden SARASIN angeben. Im ganzen übrigen Dotter lassen sich abgegrenzte Zellen mit Sicherheit nicht erkennen, nur zuweilen scheinen durch eine regelmässigeren Anordnung der Dotterkörner oder durch Protoplasmastränge Zellgrenzen vorgetäuscht zu werden.

Aber Kerne sind auch im übrigen Dotter vorhanden und zwar nicht nur, wie P. und F. SARASIN angeben, in den den Furchungszellen anliegenden Partien, sondern auch central und selbst an der andern Seite des Eies. Sie sind allerdings wegen der vielen Dotterkörner schwer aufzufinden, zumal ihre Zahl verhältnissmässig sehr gering ist. Wenn Zellen um sie abgegrenzt sind, dann müssen dieselben sehr gross sein. Zuweilen weisen Ansammlungen von kleinern Dotterkörnern auf das Vorhandensein von Kernen hin (Fig. A).

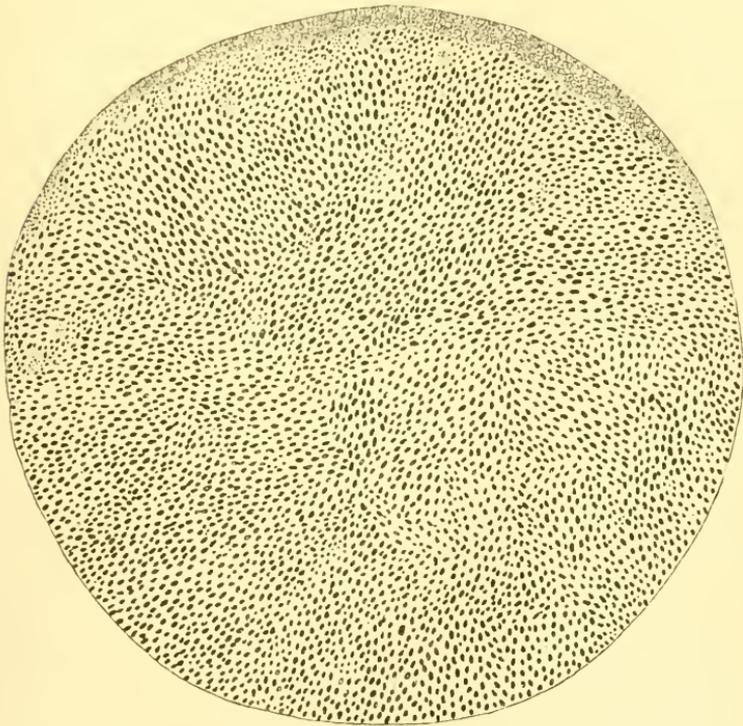


Fig. A. Schnitt durch ein Ei von *H. alternans*. Vergr. 24.

Wenn ich auch keine frühern Stadien der Furchung erhalten habe, so lässt dieses beschriebene doch kaum einen andern Schluss zu als denjenigen, welchen die beiden SARASIN gezogen haben, dass die Furchung eine partielle ist, und man wird dann die im übrigen Dotter liegenden Zellen oder Kerne auch wie bei andern meroblastischen Eiern nach den Angaben der meisten Autoren als solche auffassen müssen,

welche sich von den andern Furchungszellen abgesondert haben und in den Dotter eingesunken oder eingewandert sind.

Wenn auch das in Fig. B wiedergegebene Stadium, welches in einem abgelegten Eierhaufen gefunden wurde, der Art *H. rostratus* angehört, so schliesst es sich doch in allen wesentlichen Punkten so eng an das vorher beschriebene an, dass man wohl auch für diese Art annehmen kann, dass die Eier auf demselben Stadium abgelegt werden wie diejenigen von *H. alternans* und dass die vorhandenen Unterschiede als Fortschritte in der Entwicklung gedeutet werden können.

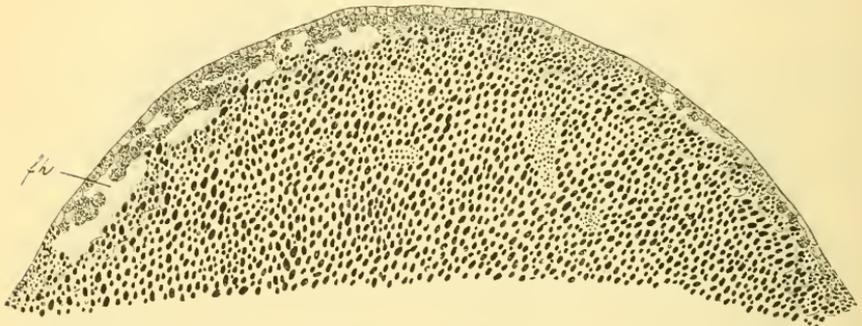


Fig. B. Keimscheibe eines Embryos von *H. rostratus*. Vergr. 24. *fh* Furchungshöhle.

Diese Unterschiede sind hauptsächlich folgende. Einmal sind die peripher liegenden Furchungszellen regelmässiger in einer Schicht angeordnet; es sind cubische Zellen, die meist wie auch bei der andern Art durch die Kleinheit der Dotterkörner ausgezeichnet sind. Der Unterschied fällt hier noch mehr auf, weil die im Dotter liegenden Körner zum grössten Theil bedeutend grösser sind als bei *H. alternans*. Nur die Randzellen besitzen grössere Dotterkörner. Unter der peripheren Schicht findet man andere Furchungszellen, welche frei liegen und dann kuglig sind, oder zusammengedrängt und dann gegen einander abgeplattet sind. Die Dicke der Scheibe hat abgenommen, dafür sind die Lücken (*fh*) zwischen den Zellen umfangreicher geworden, und man kann sie jetzt genauer als Theile einer Furchungshöhle bezeichnen. Bei genauerer Prüfung der peripheren Schicht (Fig. 42) ergibt sich, dass nicht überall die äussere Schicht so regelmässig gebaut ist, dass an verschiedenen Stellen vielmehr die Zellen weniger geordnet liegen und andere zwischen sie eingekeilt sind, mit einem mehr oder

weniger grossen Theil noch unterhalb der Schicht liegen. Man kann dies entweder so deuten, als ob die subepithelial liegenden Zellen noch im Begriff sind, sich in die äusserste Schicht einzuschieben, also alle Furchungszellen in einer Schicht sich anordnen werden, oder aber als ob diese Zellen aus dem Verband der Schicht sich loslösen und in die Tiefe rücken. Letztere Möglichkeit gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass — und dies ist ein weiterer Unterschied gegen das zuerst betrachtete Stadium — jetzt auch in den peripheren, den Boden der Furchungshöhle bildenden Theilen des Dotters deutlich abgegrenzte Zellen in grösserer Zahl vorhanden sind. Sie sind zwar grösser als die andern Furchungszellen und stärker mit Dotter beladen, und es läge vielleicht näher, sie von den schon früher im Dotter gefundenen Kernen durch Theilung abzuleiten, doch könnten jene Unterschiede auch in der Weise sich erklären lassen, dass sie beim Einsinken oder Einwandern in den Dotter aufgenommen haben und gewachsen sind. Da indessen alle Zellen von Furchungszellen herzuleiten sind, so dürfte die Entscheidung, ob die eine oder andere Auffassung die richtige ist, für die Beurtheilung des Werthes der im Dotter liegenden Zellen ohne wesentliche Bedeutung sein. Eine sichere Beurtheilung und Bezeichnung ist erst vom nächsten Stadium an ermöglicht. Am besten wird man die Unterschiede, welche die besprochenen Embryonen gegen die frühern zeigen, zusammenfassen, wenn man sagt, dass die Furchungszellen zum Theil in einer Schicht sich anordnen und die Furchung jetzt auch in die tiefer liegenden Theile des Eies sich fortsetzt.

Die beschriebenen Embryonen geben weder durch das Oberflächenbild noch durch das mikroskopische irgend welche sichere Anhaltspunkte dafür, in welcher Weise man die Keimscheibe orientiren soll. Dies wird erst ermöglicht von dem Augenblick an, in welchem die erste Andeutung der queren Furche am hintern Rande sichtbar wird. Die Schnitte ergeben noch ein weiteres Merkmal. Wie die bei schwacher Vergrösserung gezeichnete Fig. C zeigt, ist die äussere Zellenschicht, welche jetzt überall zu einem regelmässigen Epithel ausgebildet ist, nicht mehr aus nur cubischen Elementen zusammengesetzt, sondern am hintern Rande sind die Zellen höher, cylindrisch geworden, nach vorn und auch seitlich gehen sie allmählich in cubische und zuletzt in platte Zellen über. Die Schicht ist mit Ausnahme einer unten erwähnten Stelle überall noch einschichtig. Ein weiterer wichtiger Unterschied gegen früher liegt darin, dass sich jetzt mit Sicherheit zwei verschiedenwerthige Zellarten unterscheiden lassen, nämlich die die obere

Schicht bildenden von den unter ihr liegenden. Die letztern (*vz*) haben an Zahl bedeutend zugenommen, sie liegen ohne bestimmte Anordnung, theils frei in der Furchungshöhle (*fh*), theils sind sie von den obern Zellen durch ihre verschiedene Grösse, Form und durch den Reichthum an meist grössern Dotterkörnern leicht zu unterscheiden.

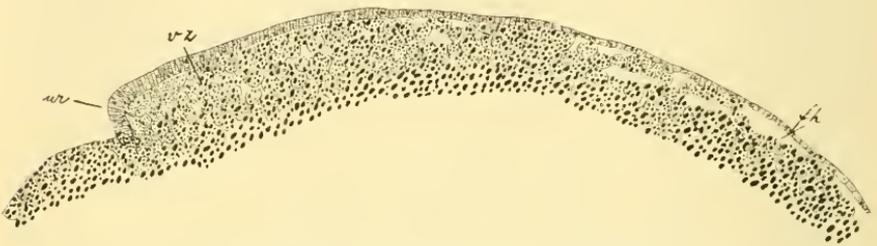


Fig. C. Beginn des Umschlags. Keimscheibe von *H. rostratus*. Verg. 24. *ur* Umschlagsrand, *vz* vegetative Zellen, *fh* Furchungshöhle.

Zwar trifft man zuweilen bei einigen auch in den obern Zellen hin und wieder grössere Körner, im Allgemeinen aber ist deren verschiedene Grösse als Unterscheidungsmerkmal wohl zu verwenden (Fig. 43). Nirgends sind Anzeichen mehr vorhanden dafür, dass einige von ihnen sich der obern Schicht einfügen werden oder dass umgekehrt obere Zellen aus dem Verband sich lösen und die untern vermehren. Die übrigen, den Boden der Furchungshöhle bildenden Dotterzellen sind zum Theil zwar grösser, zum Theil auch sind sie mit grössern Dotterkörnern erfüllt, es lassen sich aber alle Uebergänge zu den in der Furchungshöhle liegenden auffinden, so dass man sie den andern gleichwerthig erachten muss; es scheint mir auch sicher, dass von ihnen Zellen sich ablösen und den übrigen sich anfügen. Die Zellen der obern Schicht mögen als animale, die subepithelial nebst den im übrigen Dotter liegenden als vegetative bezeichnet werden.

Vorn und seitlich haben die animalen Zellen bereits begonnen die vegetativen zu umwachsen. Für andere Amphibien wird von einigen Autoren, z. B. HOUSSAY (90), ROBINSON u. ASHETON (91), angenommen, dass am Umwachsungsrand vegetative Zellen successive zu Deckzellen sich umwandeln, dass also die Deckschicht nicht nur von animalen Zellen gebildet würde. Der Unterschied der Form und Grösse der beiden Zellen am Umwachsungsrand lässt für *Hypogeophis* keinen Zweifel zu, dass hier an diesem Vorgang nur animale Zellen theiligt sind.

Die grösste Veränderung, welche dieses Stadium sowohl im Oberflächenbild wie auf Schnitten bietet, ist die Ausbildung der Querfurche. Wie im vorigen Capitel schon erwähnt wurde, ist sie in der Mitte am schärfsten ausgeprägt und am schwächsten in den seitlich liegenden Abschnitten. Dasselbe lehren auch die Schnitte. Es ist wohl anzunehmen, dass das Bild, welches die Furche seitlich zeigt, die Verhältnisse giebt, welche im ersten Beginn dieselbe auch in der Mitte gezeigt hat. An den Seiten ist sie nur durch eine sanfte Einbiegung gekennzeichnet; je mehr man der Mitte sich nähert, wird sie schärfer, und in der Mitte selbst ist die obere Schicht unter rechtem Winkel eingeknickt gegen den Dotter. Die abfallende Wand (Fig. 43 *ur*) ist von Cylinderzellen, welche zum Theil mehrschichtig liegen, gebildet. Dieser Umstand und ihr Zusammenhang mit den animalen Zellen und ihre Abgrenzung gegen die vegetativen Zellen lässt schliessen, dass der Umschlag durch Wachstum der animalen Zellen bedingt ist. Weiter findet auch der aus der Betrachtung des Oberflächenbildes schon gewonnene Schluss, dass der Umschlag am hintern Rand der Keimscheibe erfolgt, d. h. an der Grenze, wo animale an die vegetativen stossen, bestätigt, indem die hinter dem Umschlagsrand liegenden Zellen in der Form und Grösse ganz mit den andern vegetativen Zellen übereinstimmen.

Der Umschlag der animalen Zellen muss nothwendiger Weise ein Zusammenschieben der nahe dem Umschlagsrand liegenden Zellen und weiter auch eine Verdrängung der zwischen ihnen vorhandenen Lücken zur Folge haben; die Furchungshöhle ist im vordern Theil aber noch vorhanden. Es tritt dies noch stärker hervor, wenn die umgeschlagene Schicht in eine Wachstumsrichtung nach vorn übergeht, wie die Fig. 44 zeigt. Es bildet sich unter der Mitte des hintern Randes der Keimscheibe (*ur*) ein kleiner Blindsack aus, dessen dorsale Wand von animalen, dessen ventrale von vegetativen Zellen gebildet wird. Die dorsale Wand ist Anfangs noch von vegetativen Zellen (*vz*) bedeckt und durch sie von der obern Schicht der animalen Zellen (*az*) getrennt. Dieses Verhältniss ändert sich aber im weitem Verlauf der Entwicklung. Das nächste Stadium von *H. alternans* (Fig. 45), welches ich erhalten habe, ist zwar bedeutend älter als das vorige, aber es lässt doch ohne Schwierigkeit die inzwischen eingetretenen Veränderungen erkennen. Es zeigt vor allem, dass der Blindsack bedeutend an Ausdehnung gewonnen hat und zwar sehr wahrscheinlich dadurch, dass die umgeschlagene Schicht (*az*) gegen vorn vorgewachsen ist. Es lässt sich zwar die vorderste Grenze nicht scharf bestimmen,

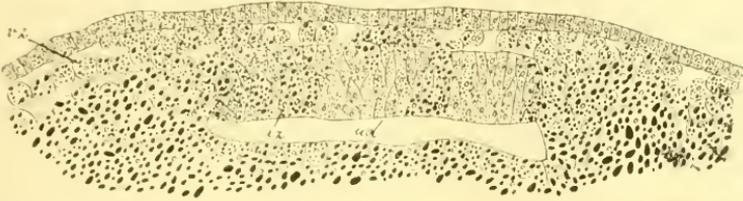
da hier die Zellen in enger Berührung liegen und durch ihre Form nicht deutlich unterschieden sind; nur dadurch, dass am Grund des Blindsacks eine von gröbern Dotterkörnern erfüllte Zellenmasse liegt und so weit auch der Blindsack reicht, lässt sich vermuthen, dass bis hier die durch den Umschlag gebildete Schicht vorgewachsen ist. Wenn somit auch nach diesem Bild die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen werden kann, dass vielleicht vegetative Zellen (*vz*) am Vorwachsen der dorsalen Wand des Blindsacks betheilt gewesen sind, so möchte ich doch dies für nicht wahrscheinlich halten, weil einmal die vegetativen Zellen keine Veränderung gegen früher zeigen, weiter die Zellen der dorsalen Wand in der Grösse und in der Menge und Grösse der Dotterkörner mit den andern animalen übereinstimmen und mit diesen am Umschlagsrand continuirlich zusammenhängen und endlich zahlreiche Spindeln — in der Figur konnten sie wegen der geringen Vergrößerung nicht eingezeichnet werden — auf eine starke Vermehrung hindeuten. Ich werde später noch auf diesen Punkt zurückkommen. Die Furchungshöhle ist in dem hintern Abschnitt bis auf einige Spalten (*fh*) vollständig geschwunden.

Ob durch den Umschlag auch die hinter demselben liegenden vegetativen Zellen mit ins Innere gedrängt sind oder ob die den Boden des Blindsacks bekleidenden Zellen (*vz*<sup>1</sup>) durch Vermehrung der schon früher hier liegenden entstanden sind, muss ich dahingestellt sein lassen. Die Bildung des schmalen Spalts, welcher die Höhle des Blindsacks darstellt, würde auch, ohne dass ersteres der Fall wäre, verständlich sein.

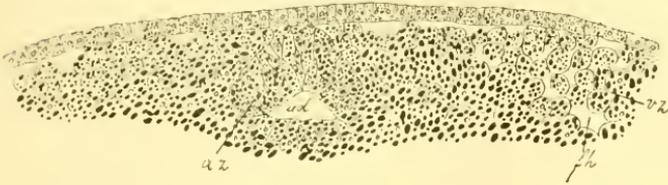
Zur Ergänzung der Fig. 45 möge noch eine Querschnittsserie durch ein ungefähr gleich altes Stadium von *H. alternans* beschrieben werden. Das Oberflächenbild gleicht dem der Fig. 14. Verfolgt man die Serie, vom Umschlagsrand ausgehend, nach vorn, so sieht man zunächst die obern animalen Zellen continuirlich ohne jegliche Abgrenzung mit den tiefer liegenden, welche die dorsale Decke des Eingangs in den Blindsack bilden, zusammenhängen. Das Lumen des Blindsacks ist breit und niedrig, der Boden wird von vegetativen Zellen gebildet. Einige Schnitte weiter nach vorn trennen sich die obern animalen Zellen von den untern, und zugleich beginnt das Lumen der Höhle sich zu verengern. Während am Umschlagsrand selbst die Zellen cylindrisch sind, werden die der obern Schicht, je weiter man nach vorn die Serie durchmustert, niedriger (Fig. D a—d), dagegen behalten die Zellen der dorsalen Decke des Blindsacks (*az*) ihre Form bei. In Folge dessen und weiter in Folge des im Allgemeinen ge-

ringern Dottergehalts lässt sich dieselbe von den sie umgebenden vegetativen Zellen (*vz*) ziemlich scharf abgrenzen, so dass ein Uebergang dieser Zellen in diejenigen der dorsalen Decke des Blindsacks nicht wahrscheinlich ist. Da die letztere noch nicht, wie es die Fig. 45 zeigt und wie es auf spätern Stadien stets der Fall ist, dem Boden

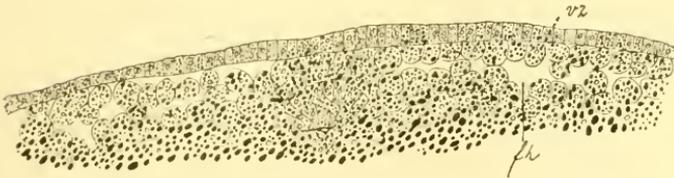
a.



b.



c.



d.

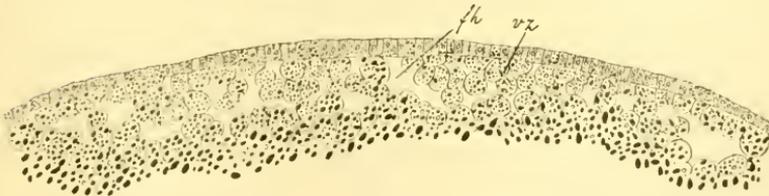


Fig. D a—d. Querschnitte durch die Keimscheibe von *H. alternans*. Vergr. 48.  
*vz* vegetative Zellen, *fh* Furchungshöhle, *az* animale Zellen, *ud* Lumen des Blindsacks,

der obern animalen Schicht eng angelagert ist, so ist zwischen beiden ein Spalt vorhanden, welcher der Furchungshöhle (*fh*) zugehört. In ihm und seitlich liegen meist frei vegetative kuglige Zellen (*vz*). Der Boden der Furchungshöhle wird vom Dotter gebildet, in dessen peripheren und ebenso den den Blindsack umgrenzenden Theilen man Zellgrenzen unterscheiden kann, in dessen tiefern Theilen dagegen nicht mehr mit Sicherheit. Geht man weiter nach vorn in der Serie, so ändert sich das Bild hauptsächlich darin, dass das Lumen des Blindsacks und damit auch seine dorsale Wand an Breite mehr und mehr verliert (Fig. D b, c); bald trifft man nur noch einen minimalen Rest (Fig. D c), und auf dem nächsten Schnitt ist dieser ebenfalls verschwunden, und man findet nur dieselbe Dottermasse wie vorher zu den Seiten und ventral desselben. Zugleich wird die Furchungshöhle und die Zahl der frei in ihr liegenden vegetativen Zellen bedeutender, und besonders in den seitlichen Theilen bemerkt man, dass sie sich regelmässiger am Boden der animalen Zellen anordnen. Das Bild, welches die Fig. D d zeigt, findet sich dann noch auf einer grossen Anzahl von weiter nach vorn liegenden Schnitten, wie der in Fig. 45 abgebildete Längsschnitt erwarten lässt. Die Grösse und Form des Blindsacks geht aus der aus den Schnitten construirten Fig. E hervor.

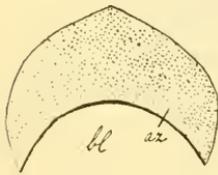


Fig. E. Dorsale Wand des hintern Blindsacks eines Embryos von *H. rostratus*. Vergr. 24. *bl* Blastoporus, *az* animale Zellen.

Als das wichtigste Resultat, welches die bisherigen Beobachtungen über die Entwicklung von *Hypogeophis* ergeben haben, ist hervorzuheben, dass durch den Umschlag der animalen Zellen am hintern Rand der Keimscheibe nach unten und durch ihr Vorwuchern nach vorn unter der obern animalen Schicht ein blindsackartiger Raum gebildet ist und so jetzt zwei Räume zu unterscheiden sind, der Blindsack und die Furchungshöhle. Beide sind von einander getrennt, sie sind verschieden in Bezug auf ihre Entstehung, ihre Grösse und ihre Begrenzung. Die Furchungshöhle ist breit, allseitig geschlossen, dorsal zum Theil von der animalen obern Schicht, zum Theil von vegetativen Zellen begrenzt, der Blindsack mündet am Blastoporus breit aus und verengt sich nach vorn, seine dorsale Decke besteht aus animalen Zellen. Nur der Boden beider Höhlen wird von vegetativen Zellen gebildet.

Das nächstfolgende Stadium (Fig. F), welches ich erhalten habe, scheint auf den ersten Blick so verändert, dass man glauben möchte,

es sei eine grosse Lücke vorhanden, dies ist indessen nicht richtig. Die grosse Veränderung des Bildes wird hauptsächlich dadurch veranlasst, dass jene beiden Höhlen, der Blindsack und die Furchungshöhle, sich zu einem Raum vereinigen. Da die Oberflächenbilder aus dieser Zeit keine Lücke zeigen, so dürfte der Schluss berechtigt sein, dass diese Verschmelzung ziemlich rasch erfolgen und weiter auch die Vereinigungsstelle ziemlich rasch eine Erweiterung erfahren muss. Diese Verschmelzung der Räume wird weniger durch eine Auflösung oder durch einen scharfen Bruch erfolgen, sondern durch Auseinanderweichen der vegetativen Zellen, durch Bildung von Spalten, in ähnlicher Weise, wie die Furchungshöhle durch Spaltenbildung an Ausdehnung gewann. Sicher erfolgt die Vereinigung zuerst in der Mitte, dort, wo der Grund des Blindsacks an die Furchungshöhle grenzte. Etwas vorher oder gleichzeitig haben sich die früher ungeordnet oder nur an einzelnen Stellen sich am Boden der obern animalen Schicht regelmässiger sich anordnenden vegetativen Zellen (*vz*) zum Theil epithelartig zusammengeslossen. Auf einem medianen Längsschnitt, wie ihn die Fig. F darstellt, wird somit die dorsale Decke dieser einen Höhle jetzt gebildet hinten von cylindrischen Zellen (*az*), die zum Theil in mehreren Schichten über einander liegen und welche am Umschlagsrand continuirlich in die animalen Zellen übergehen. Weiter nach vorn zu wird die Decke niedriger, die Zellen sind weniger hoch, aber breiter, sie liegen unregelmässiger, oft in zwei

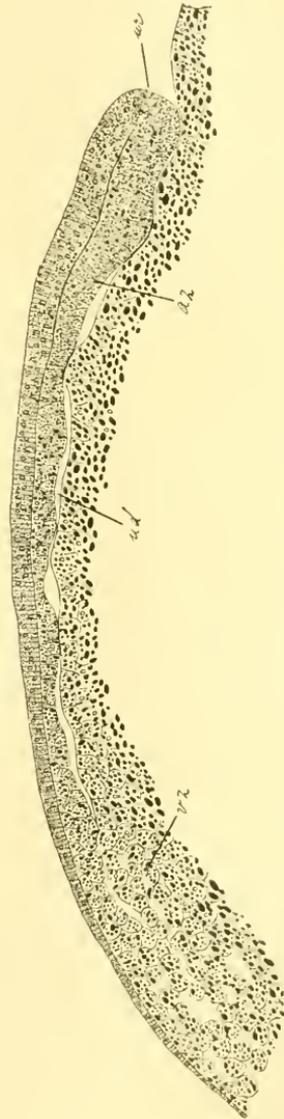


Fig. F. Medianer Längsschnitt durch die Keimscheibe von *H. alternans*. Vergr. 48. *ur* Umschlagsrand, *az* Urdarmhöhle, *vz* animale Zellen, *vz* vegetative Zellen.

Schichten über einander, an andern Stellen nur in einer; noch weiter nach vorn verliert sich die Regelmässigkeit mehr und mehr, indem die Zellen (*vz*) kuglig werden, lose neben einander gelagert sind, dotterreicher werden, auch die Höhle nicht so scharf Decke und Boden erkennen lässt, sondern in Form von Spalten vorhanden ist, kurz hier die Zellen und der Raum einen Charakter zeigt wie auf frühern Stadien.

Auf diesem Schnitt ist nicht genau zu bestimmen, wo die Vereinigungsstelle der beiden Räume liegt, wo also die Zellen der Decke des frühern Blindsacks an die der Furchungshöhle stossen, da weder eine scharfe Abgrenzung durch die Form der Zellen, noch durch die verschiedene Grösse der Dotterkörner gegeben ist, und man könnte nach diesem Bild zu der Ansicht kommen, dass die gegebene Deutung, dass die Decke des einen Raums aus zwei genetisch verschiedenwerthigen Zellen bestehe, eine irrige sei, dass das Bild vielmehr so zu deuten sei, dass die durch Umschlag gebildeten Zellen weiter nach vorn vorgewuchert sind, etwa so weit, wie die Decke ein regelmässiges Epithel zeigt, dass die vegetativen Zellen dagegen nach vorn verdrängt sind und jene hier liegende ungeordnete Masse bilden. Indessen muss einmal darauf hingewiesen werden, dass ein so weites Vorwuchern der Decke des Blindsacks nicht rasch sich abspielen kann und deshalb, da grosse Lücken keinesfalls im Material vorhanden sind, sich müsste verfolgen lassen. Weiter aber ergeben sich andere wichtigere Gründe gegen jene Ansicht, wenn man die Schnittserie seitlich verfolgt. Zunächst erkennt man dann, dass die Vereinigungsstelle der beiden Räume nur schmal ist, indem im hintern Theil wieder eine Scheidewand auftritt, welche den einen Raum in zwei trennt, und hier (Fig. 46) ist an der cylindrischen Form der Zellen *az* deutlich zu erkennen, wie weit die Decke des frühern Blindsacks reicht, nämlich bis zum Grund der hintern Höhle, und weiter, dass die die Decke des vordern Raums bildenden Zellen *vz* in den Dotter übergehen und hier auch durch die Form und den Dottergehalt als vegetative Zellen von den animalen zu unterscheiden sind. Hier ist das Bild dasselbe wie dasjenige, das die medianen Schnitte durch Keimscheiben, auf denen die Ränder noch getrennt waren, zeigten, nur dass die vegetativen Zellen an der Decke regelmässiger Anordnung zeigen. Endlich geht aus diesen Schnitten hervor, dass der eine Raum vorn bedeutend breiter ist als hinten und dass diese Verbreiterung ungefähr beginnt, wo früher die Scheidewand gelegen war. Diese plötzliche Verbreiterung spricht ebenfalls gegen die Ansicht, dass auch die Decke der vordern Abtheilung ihren Ursprung einem Vorwachsen der Decke der hintern verdankt. Andere Be-

obachtungen, welche später gegeben werden, werden noch mehr die von mir gegebene Deutung des Bildes, welches das besprochene Stadium zeigt, als die richtige erkennen lassen.

Querschnitte durch die Keimscheibe eines etwas ältern Stadiums von *H. alternans* zeigen die Verhältnisse der beiden Abtheilungen des einen Raums noch besser als Längsschnitte. Ein Schnitt (Fig. G a), welcher etwas vor dem Umschlagsrand die Keimscheibe getroffen hat, lehrt, dass die obere animale Schicht aus hohen, cylinderförmigen Zellen besteht, die seitlich allmählich niedriger werden, und dass in der Mitte eine leichte Einsenkung vorhanden ist, welche die erste Anlage der Rückenfurche oder Rückenrinne darstellt. Die Dotterkörner sind nicht eingezeichnet, sie sind ebenso reichlich vorhanden und ebenso gross wie in der unter ihr liegenden Schicht (*az*), welche die Decke der nur niedrigen Höhle (*ud*) bildet. Diese ist ebenfalls aus hohen cylindrischen Zellen (*az*) zusammengesetzt, die in der Mitte mehrschichtig, seitlich einschichtig gelagert sind. In Bezug auf die Grösse der Dotterkörner weichen diese Zellen sehr ab von denen, welche den Boden der Höhle einnehmen. Auf der einen Seite sind sie von den letztern scharf abgegrenzt, auf der andern weniger. Jedenfalls bildet in diesem Abschnitt die Decke einen einheitlichen Charakter. Dieser verliert sich aber, wenn man die Serie weiter nach vorn vorgehend verfolgt, indem die Schicht der Cylinderzellen mehr und mehr schmaler wird und, da die Breite des Raums und seiner Decke ungefähr dieselbe bleibt, nicht mehr die ganze Decke bildet. In den seitlichen Partien treten andere Zellen auf, deren Schichten um so breiter werden, je schmaler die den mittlern Theil einnehmende Cylinderzellenschicht wurde. Diese seitlichen Zellen (Fig. G b *vz*) gehen continuirlich in die Bodenzellen über und müssen ihrer Form und ihrem Dottergehalt nach als vegetative Zellen gedeutet werden. Zugleich hat auch die obere animale Schicht an Höhe verloren, und ebenso ist die Einsenkung verschwunden. Je weiter man nach vorn die Schnitte betrachtet, um so mehr ändert sich das Bild in der Weise, dass die Cylinderzellenschicht sich verschmälert, die seitlich ihr anliegenden vegetativen Zellen der Mitte mehr zurücken; bald ist es nicht mehr möglich, eine genaue Abgrenzung beider zu erkennen, die ganze Decke wird nur von vegetativen Zellen (Fig. G c *vz*) eingenommen, die zuerst cubisch und regelmässiger liegen, dann aber im vordersten Theil des Raums ein ähnliches Bild zeigen wie die vorderste Partie eines Längsschnitts. Dieser vordere Theil des Raums, der nur von vegetativen Zellen bedeckt wird, ist bedeutend umfangreicher und breiter als der hintere

Theil, dessen Decke von den Cylinderzellen ganz oder zum Theil gebildet wird. Die nebenstehende Fig. H zeigt eine Reconstruction der dorsalen Decke des einen Raums aus der Schnittserie, von welcher die



Fig. G a--c. Querschnitte durch eine Keimscheibe von *H. alternans*. Vergr. 48. az animale Zellen, vz vegetative Zellen, ud Urdarmhöhle.

besprochenen Schnitte entnommen sind. Die punktirte Partie stellt den von den Cylinderzellen (*az*), die an dem sich einkrümmenden Umschlagsrand in die obern animalen Zellen übergehen, eingenommenen Theil der Decke dar, die schraffirte den von den vegetativen Zellen

(*vz*) bedeckten Raum. Ein Vergleich mit der Fig. E lehrt, dass der hintere Abschnitt der Decke die Form wenig geändert hat, an Grösse dagegen zugenommen hat. Die seitliche Einschnürung des Raums, welche correspondirt ungefähr mit dem vordern Ende der Cylinderzellenschicht, dürfte die Stelle anzeigen, an welcher die Vereinigung der beiden Räume erfolgt ist.

Der einheitliche Raum möge von jetzt an als Urdarmhöhle bezeichnet werden. Sie ist hervorgegangen aus der Vereinigung von zwei Räumen, der Furchungshöhle und dem durch den Umschlag der animalen Zellen gebildeten Blindsack, und ihre Decke ist demnach hinsichtlich ihres Ursprungs nicht einheitlich, vorn besteht sie aus vegetativen, hinten aus animalen Zellen.

Der Boden wird nur von vegetativen Zellen gebildet. Hinten steht sie durch den breiten Blastoporus, der nur vorn und zum Theil auch schon seitlich durch Wände begrenzt ist, mit der Aussenwelt in Verbindung, vorn ist sie noch nicht von einer regelmässigen Wand von Zellen abgegrenzt. Der kürzere hintere Abschnitt ist bedeutend schmaler als der längere vordere.

Die Veränderungen, welche die Schnitte durch die in der Entwicklung folgenden, ältern Stadien zeigen, beziehen sich im Wesentlichen auf eine Vergrösserung der Urdarmhöhle und eine schärfere Ausbildung ihrer Wandungen. Drei Längsschnitte einer Serie durch einen Embryo, der dieser Zeit angehört, mögen zur Erläuterung dienen (Fig. J a—c). Die obere Schicht besteht wie vorher im hintern Abschnitt aus Cylinderzellen, die gegen früher in Folge häufiger Theilung nur schmaler geworden sind. Nach dem vordern Rand der Keimscheibe zu flachen sie sich allmählich ab, werden cubisch und gehen schliesslich in ein Plattenepithel über, welches jetzt bereits fast das ganze Ei überzieht; nur eine kleine Stelle ventral vom Blastoporus ist noch unbedeckt. Der Umschlagsrand hat sich stärker eingekrümmt,

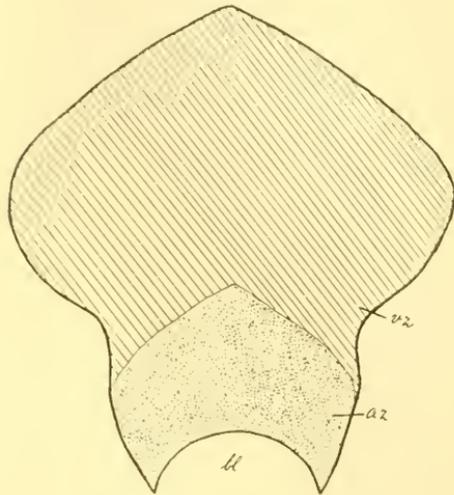


Fig. H. Dorsale Urdarmwand eines Embryos von *H. alternans*. Vergr. 24. az animale Zellen, vz vegetative Zellen, bl Blastoporus.

Fig. J a.

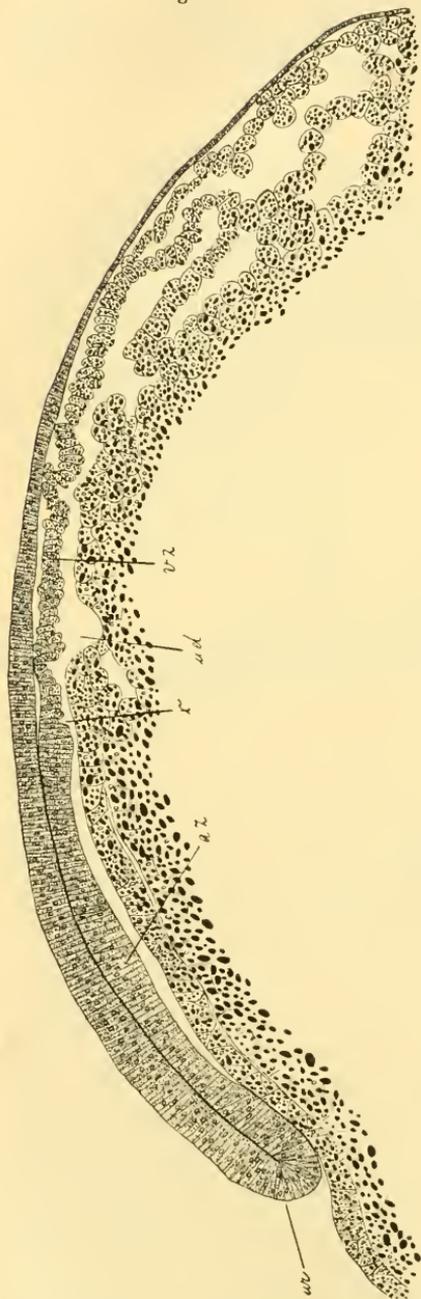


Fig. J b



Fig. J a—c. Drei Längsschnitte durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 48.  
 ur Umschlagsrand, ud Urdarmhöhle, az animale Zellen, vz vegetative Zellen, x Be-  
 rührungsstelle der animalen und vegetativen Zellen der dorsalen Urdarmwand.

und seine Enden beginnen einander entgegen zu wachsen (Fig. 18), eine Vereinigung ist aber noch nicht eingetreten und damit auch noch nicht

Fig. J c.



eine hintere Lippe ausgebildet. Ebenso lässt sich noch kein Dotterpfropf als eine über die Oberfläche des übrigen Dotters sich erhebende Masse erkennen. Während die obere Schicht der animalen Zellen in allen übrigen Theilen einschichtig ist, wird sie am Umschlagsrand (*w*), in dessen ganzer Ausdehnung sie in den hintern Abschnitt der dorsalen Urdarmwand übergeht, mehrschichtig, geht aber in kurzer Entfernung davon wieder in ein einschichtiges Epithel über (Fig. J); auch der hintere Abschnitt der Urdarmdecke besteht aus einschichtig gelagerten hohen Cylinderzellen (*az*). Wie weit dieser Abschnitt nach vorn reicht, lässt sich hier sehr deutlich bestimmen, indem die Schicht plötzlich abbricht und die Zellen bedeutend niedriger werden (*x*). Wie die Fig. 47 *x*, welche diese Stelle stärker vergrößert und genauer wiedergibt, erkennen lässt, sind die ersten Zellen (*vz*) zwar ebenfalls cylindrisch, aber niedriger, alsbald aber verlieren sie ihre Höhe noch mehr, weiter wird die Lagerung ungleichmässiger, indem die Schicht Faltungen zeigt, die bei andern Embryonen noch schärfer ausgeprägt sind als bei den dargestellten und einige Zellen

aus dem Verband etwas sich herauschieben. Noch weiter nach vorn tritt dies immer deutlicher hervor, zum Theil werden die Zellen fast

kuglig (Fig. J *vs*). Auch der Dottergehalt und die Grösse der Körner ist verschieden, doch treten diese Unterschiede weniger hervor an der Berührungsstelle der beiden Abschnitte der Urdarmwand und beim Vergleich einzelner Zellen unter einander, indem in manchen Zellen auch des hintern Abschnitts gleich grosse Körner vorhanden sind wie in denen des vordern Abschnitts, wohl aber, wenn man Partien mit einander vergleicht, welche etwas entfernt von der Berührungsstelle liegen, und weiter auch bei der Betrachtung des ganzen Bildes. Eine vordere Begrenzung der Urdarmhöhle ist noch nicht mit Sicherheit vorzunehmen. Wohl findet man hier eine Wand, doch liegen vor derselben wieder Räume, welche ebenso auf allen Seiten begrenzt sind wie der grössere, und wie die spätern Stadien lehren werden, muss man annehmen, dass die Erweiterung der Urdarmhöhle noch nicht beendet ist und dass jene am weitesten vorn, scheinbar ausserhalb der Urdarmhöhle liegenden vegetativen Zellen ebenfalls noch in den Verband der dorsalen und vordern Wand eintreten. Auch der hintere, durch den Umschlag der animalen Zellen entstandene Abschnitt ist grösser geworden, also nach der Verschmelzung der beiden Räume nach vorn vorgewachsen. Dieses Vorwachsen kann geschehen, entweder indem die vordersten Zellen sich über oder unter die hintersten vegetativen schieben oder indem sie letztere nach vorn verdrängen. Thatsächlich findet das letztere statt, und dieses Zusammendrängen der vegetativen Zellen giebt sich in den Faltungen kund. Nur einmal habe ich gefunden, dass der hintere Abschnitt der Decke eine Faltung zeigt, sonst war es stets der vordere, und dies ist verständlich, weil der erstere fester gefügt ist, letzterer dagegen eine lockere Anordnung seiner Zellen zeigt und deshalb dem Vorwachsen des erstern keinen grössern Widerstand entgegenzusetzen wird.

Der Boden der Urdarmhöhle wird nur von vegetativen Zellen gebildet, aber wie die Fig. J a—c zeigen, treten scharf abgegrenzte Zellen nur in den peripheren Theilen hervor, zum Theil bilden sie, wie besonders in dem hintern Abschnitt, ein ziemlich regelmässiges Epithel auf dem Dotter und unterscheiden sich auch deutlich von den tiefer und im vordern Theil liegenden durch die verschiedene Grösse der Dotterkörner. In den tiefern Theilen sind nur hin und wieder Zellgrenzen zu erkennen, und zwar sind die Zellen umfangreicher. Im vordersten Abschnitt liegen die peripheren Zellen des Bodens lockerer, und es scheint, als ob hier sich dieselben noch loslösen und sich den die Decke der Furchungshöhle bildenden oder den in ihr liegenden anfügen. Da auch die Form, Grösse und der Dottergehalt mit ihnen

übereinstimmen, so ist eine Unterscheidung der vegetativen Zellen etwa in vegetative und Dotterzellen nicht möglich.

Zeigen die medianen Schnitte (Fig. J a) schon deutlich, wo die beiden Abschnitte der dorsalen Urdarmwand an einander stossen, so tritt diese Abgrenzung auf den durch die seitlichen Theile der Keimscheibe geführten Schnitten (Fig. J b, c) noch schärfer hervor. Die Schichten trennen sich hier völlig von einander, indem die der vegetativen Zellen sich an der Berührungsstelle aus der Decke löst, gegen den Boden der Urdarmhöhle zieht und in denselben continuirlich übergeht. Die Fig. J b zeigt mithin ein ähnliches Bild wie mediane Schnitte auf früheren Stadien, auf welchen zwei Räume, ein vorderer und ein hinterer, vorhanden sind, welche durch eine Scheidewand aus vegetativen Zellen getrennt sind. Die Herkunft der Scheidewand ist im Hinblick auf die verschiedene Entstehungsweise und die verschiedene Weite der Urdarmhöhle verständlich. Noch weiter seitlich verlieren beide Räume an Ausdehnung, dagegen schiebt sich zwischen sie eine immer breiter werdende, wenig in Zellen abgegrenzte Dottermasse (Fig. J c). Zugleich erkennt man bei einem Vergleich der drei Textfiguren, wie der hintere Abschnitt der Decke der Urdarmhöhle an Länge verliert, je weiter man seitlich in der Serie vorgeht. Die Gestalt dieses Abschnitts ist demnach noch die frühere, wie sie die Fig. H zeigt, nur hat er nach allen Seiten sich vergrössert.

Die soeben dargelegten Veränderungen dauern noch kurze Zeit fort, also die Urdarmhöhle erweitert sich noch mehr, besonders nach vorn, die Decke bildet sich auch im vordern Theil regelmässiger aus, indem die vegetativen Zellen die lockere Aneinanderlagerung mehr und mehr aufgeben und die unregelmässigen Räume verschwinden. Weiter wird auch die Umwachsung des Eies durch die animalen Zellen vollendet, und ebenso schliesst sich hinten der Umschlagsrand zur hinteren Lippe des Blastoporus zusammen, und die Dottermasse quillt aus dem letztern hervor und bildet den Dotterpfropf. Die Rückenrinne und Rückenwülste treten schärfer hervor. Wichtig ist, zu betonen, dass die dorsale Urdarmwand einschichtig bleibt, dass nur der verschiedene histologische Charakter ihrer Zellen ihre Zusammensetzung aus zwei genetisch verschiedenwerthigen Abschnitten verräth.

Dies ändert sich aber mit dem nächsten Stadium, welches betrachtet werden soll und welches einen grossen Fortschritt in der Entwicklung anzeigt.

In den Textfiguren, welche zur Erläuterung dieser und der folgenden Veränderungen dienen sollen, habe ich in den animalen Zellen

sowohl in der obern Schicht wie in dem am Umschlagsrand mit ihr zusammenhängenden hintern Abschnitt der dorsalen Urdarmwand die in ihnen vorhandenen Dotterkörner fortgelassen; es ist dies nicht geschehen, um dadurch meine Ansicht über die Entstehung der Urdarmdecke auch in den Figuren zum Ausdruck zu bringen, sondern nur um dieselben übersichtlicher zu machen. Die Abgrenzung der Abschnitte der Urdarmwand gegen einander ist von diesem Stadium ab eine so scharfe, dass ein Irrthum hierüber nicht aufkommen kann. Es wird aber in der Darstellung genügend hervorgehoben werden, wie der Dottergehalt in den verschiedenen Zellen ist, und ausserdem habe ich auf den Tafeln Figuren zur Ergänzung gegeben, welche auch die Verschiedenheit der Dottermenge und der Grösse der Körner richtig wiedergeben.

Es möge zunächst eine Serie von Längsschnitten durch einen Embryo von *H. alternans* betrachtet werden (Fig. K a—d). Was dieses Stadium zunächst von dem früher betrachteten unterscheidet, ist, dass eine hintere Blastoporuslippe (*hl*) vorhanden und durch einen grossen Dotterpfropf, der zum Blastoporus herausquillt, getrennt ist. Die median geführten Schnitte (Fig. K a) zeigen im Uebrigen keine wesentlichen Unterschiede; vor allem ist hier die Urdarmdecke noch überall einschichtig. Im Einzelnen aber ist hervorzuheben, dass der hintere Abschnitt derselben (*ms*) nur aus einem einschichtigen Cylinderepithel besteht, dass auch am Umschlagsrand (*vl*) die Zellen nur in einer Schicht liegen. Es war dasselbe zwar auch früher der Fall, aber es ist hier deshalb zu betonen, weil diese mittlere Partie hierdurch jetzt wesentlich von den seitlichen abweicht. Wie die Fig. K b—d zeigen, sind hier die Zellen (*ms*) mehrschichtig gelagert ausser in der Nähe des Umschlagsrands und sind polyedrisch, nicht cylinderförmig. Auf diese Differenzirung der Zellen des hintern Abschnitts werden wir aber später noch genauer einzugehen haben, da sie mit der Bildung der Chorda in einem Zusammenhang steht.

Ein Vergleich der drei Figg. K a—c zeigt wieder die seitwärts allmählich abnehmende Ausdehnung des hintern Abschnitts. Der in Fig. K d abgebildete Schnitt zeigt sie zwar wieder bedeutend grösser, doch ist hier nur noch ein Theil der vordern Lippe getroffen, die grösste Partie gehört der Seitenwand des Blastoporus an. Schon die Fig. K c zeigt eine Annäherung der vordern und hintern Lippe und ein Kleinerwerden des Dotterpfropfs, einige Schnitte weiter seitlich kommen dann beide Lippen zur Verschmelzung und bilden die Seitenwand. Auch hier und ebenso an der hintern Lippe ist wie am ganzen

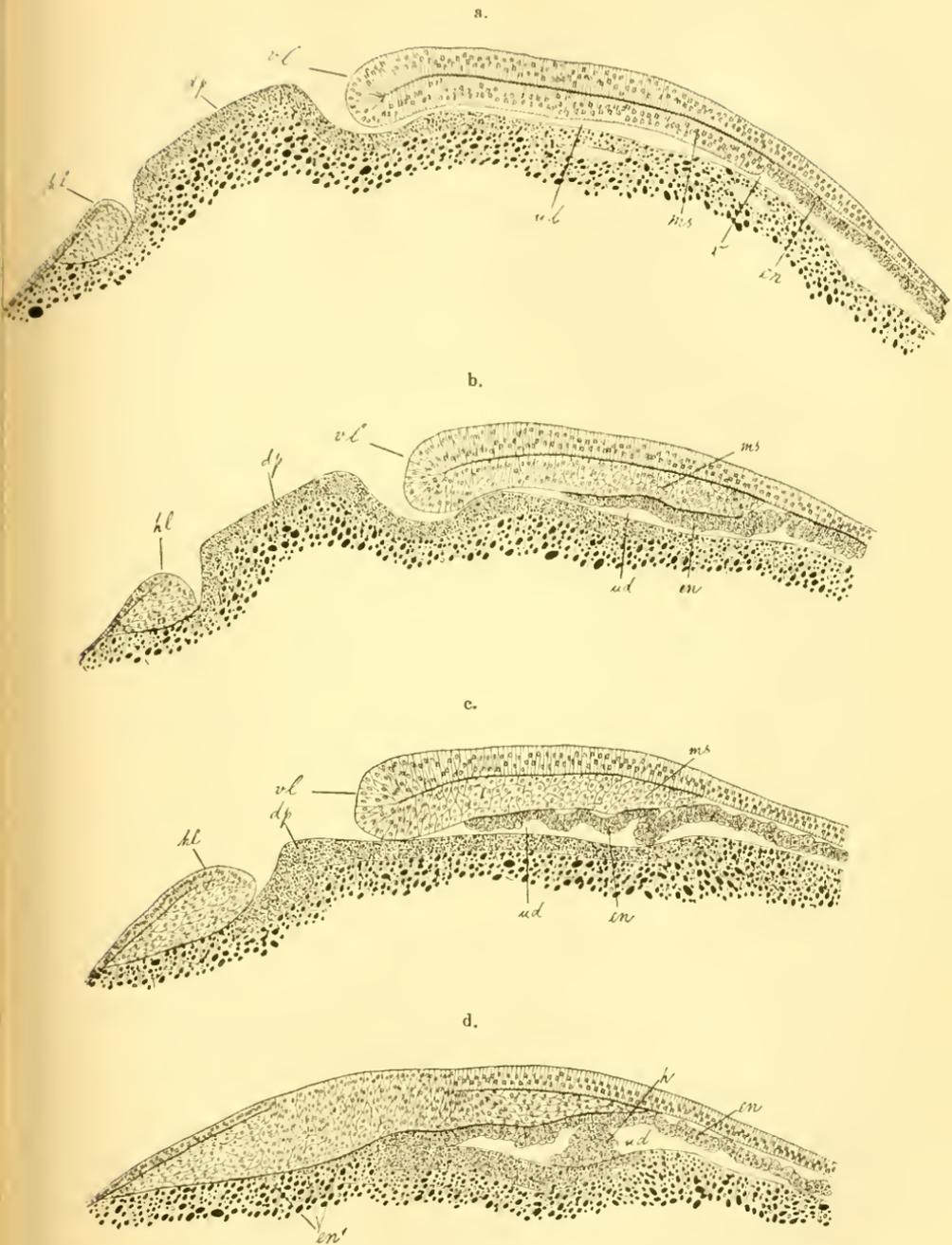


Fig. K a—d. Vier Längsschnitte durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 48. dp Dotterpfropf, en Entoderm, ms Mesoderm, z Berührungsstelle vom Entoderm und Mesoderm, hl hintere Lippe des Blastoporus, vl vordere Lippe, ud Urdarmhöhle, h Haufen von vegetativen Zellen.

Rand des Blastoporus ein continuirlicher Uebergang der obern animalen Zellen in die tiefer und unter ihnen liegenden vorhanden. Wenn man von der Mitte der hintern Lippe ausgeht und allmählich seitwärts und über die Seitenwand nach der Mitte der vordern Lippe vorschreitet, so erkennt man, wie der Umschlag an Grösse allmählich gewinnt, an der hintern Lippe am schwächsten, in der Mitte der vordern am stärksten ist. Diese Verschiedenheit ist aus der Entstehungsweise der verschiedenen Theile der Blastoporuswand verständlich, da ja die hintere Lippe durch die Verschmelzung der am seitlichsten liegenden Theile des Umschlagsrands entstanden ist und hier der Umschlag am spätesten eingetreten war. Ein anderer Unterschied der hintern und vordern Lippe liegt darin, dass die Zellen des erstern sowohl in der obern wie in der untern Schicht dotterreicher sind als diejenigen des letztern. Dieser Unterschied kann aber kein Grund sein, eine andere Entstehungsweise anzunehmen, er ist vielmehr dadurch bedingt, dass die Zellen der vordern Lippe in Folge der starken Vermehrung ihren Dotter mehr verbraucht haben als die der hintern. Je mehr man sich von der hintern Lippe entfernt und der vordern sich nähert, um so geringer wird der Dottergehalt entsprechend der grössern Ausdehnung des Umschlags. Eine Annahme, dass die untern Zellen der hintern Lippe etwa aus vegetativen Zellen hervorgegangen sein möchten, wäre unmöglich, weil einmal die erstern continuirlich mit den obern animalen zusammenhängen und weil weiter gerade unter ihnen im Dotter nur wenig abgegrenzte oder grosse Zellen liegen, welche mit sehr groben Dotterkörnern erfüllt sind.

Interessantere Veränderungen gegen früher bietet der vordere Abschnitt der dorsalen Urdarmwand. Im mittlern Streifen (Fig. K a) sind die Zellen zwar kleiner geworden, aber sie liegen noch wie früher in einer und derselben Schicht mit den Zellen des hintern Abschnitts, stossen also an diese direct an. Dieses Verhältniss bleibt für 22 Schnitte von 8  $\mu$  Dicke dasselbe, die Partie also, in der die dorsale Urdarmwand in der ganzen Länge einschichtig wie früher ist, ist noch ziemlich breit. Seitwärts tritt dann aber eine Aenderung ein. Man trifft hier unter den Zellen des hintern Abschnitts zunächst vereinzelt einige Zellen, ihnen dicht anliegend, ihre Zahl mehrt sich auf den nächsten Schnitten, und sie schliessen sich zu einer Schicht zusammen, die dann etwas weiter seitwärts (Fig. K b *en*) continuirlich in den vordern Abschnitt übergeht, d. h. also die vegetativen Zellen haben sich in den seitlich liegenden Theilen an den Stellen, an welchen sie an die animalen des hintern Abschnitts stiessen, aus der Decke getrennt und

sind nach hinten unter den animalen vorgewuchert, haben den hintern Abschnitt der Urdarmdecke zu unterwachsen begonnen. Auf frühern Stadien sah man ebenfalls auf Längsschnitten durch die Seitentheile des Urdarms die vegetativen Zellen von der Decke sich trennen, aber dieses Bild war durch die Gestalt und Entstehung des Urdarms bedingt, dagegen auf diesem Stadium beginnt die Trennung bedeutend mehr der Mitte zu, und weiter gehen die vordersten Zellen nicht in die vegetativen Zellen des Bodens des Urdarms über, sondern enden frei in einiger Entfernung vor dem Blastoporus. So lange der Blastoporus noch getroffen ist, trifft man keine wesentliche Veränderung, es wäre nur zu erwähnen, dass der hintere Rand der unterwachsenden Schicht hier etwas näher dem Blastoporus rückt und die Schicht mehr gefaltet erscheint, an einzelnen Stellen auch mehrschichtig ist (Fig. K c en). Erst wenn die Schmitte das Zusammentreffen der vordern und hintern Lippe zeigen (Fig. K d), gehen die vegetativen Zellen in die Zellen des Bodens continuirlich über. Wie man durch den Vergleich der Figg. K a—d erkennen kann, liegt diese Stelle auf derselben Höhe wie die vordere Lippe, d. h. der von vegetativen Zellen bedeckte Theil des Urdarms reicht auch an den Seiten noch nicht über dieselbe nach hinten hinaus. Vielleicht sind die drei Zellen (Fig. K d en<sup>1</sup>), welche unter den animalen Zellen liegen, als weiter vorwachsende Zellen der vegetativen Schicht zu deuten. Der Zellenhaufen *h* rührt daher, dass hier die etwas vorspringende Seitenwand des Urdarms angeschnitten ist.

Auf den dargestellten hintern Partien der Schnitte zeigen die vegetativen Zellen der Decke und des Bodens zwar grosse Unterschiede in Bezug auf Grösse und Form, aber je weiter nach vorn, um so mehr treten dieselben Verhältnisse wie früher wieder auf, diese Unterschiede schwinden mehr und mehr, und im vordersten Theil kann man für viele Zellen nicht entscheiden, ob man Zellen, welche von denen der Decke oder von solchen des Bodens herzuleiten sind, vor sich hat. Die unregelmässigen Lücken sind meist im vordern Theil geschwunden, und es lässt sich auch vorn der Urdarm bestimmter umgrenzen. Vor ihm liegt eine grössere allseitige Höhle, sie ist der Rest der Furchungshöhle, welcher nicht in die Urdarmhöhle mit übergegangen ist. Wie die Textfiguren zeigen, ist auch der Dotterpfropf von einer sich durch die kleinern Dotterkörner, die geringere Grösse und die regelmässige epithelartige Anordnung der Zellen auszeichnenden Schicht bedeckt.

Die besprochenen Veränderungen lassen sich noch klarer auf Querschnitten verfolgen, sie können auch zur Ergänzung und zur

Stütze des aus den Längsschnitten gewonnenen Bildes dienen. Das Stadium, welches die Figg. L—N darstellen, ist fast von demselben Alter und auch derselben Art.

Verfolgt man die Serie von hinten nach vorn, so zeigt sich zunächst, so lange der Blastoporus getroffen ist, das Verhältniss der

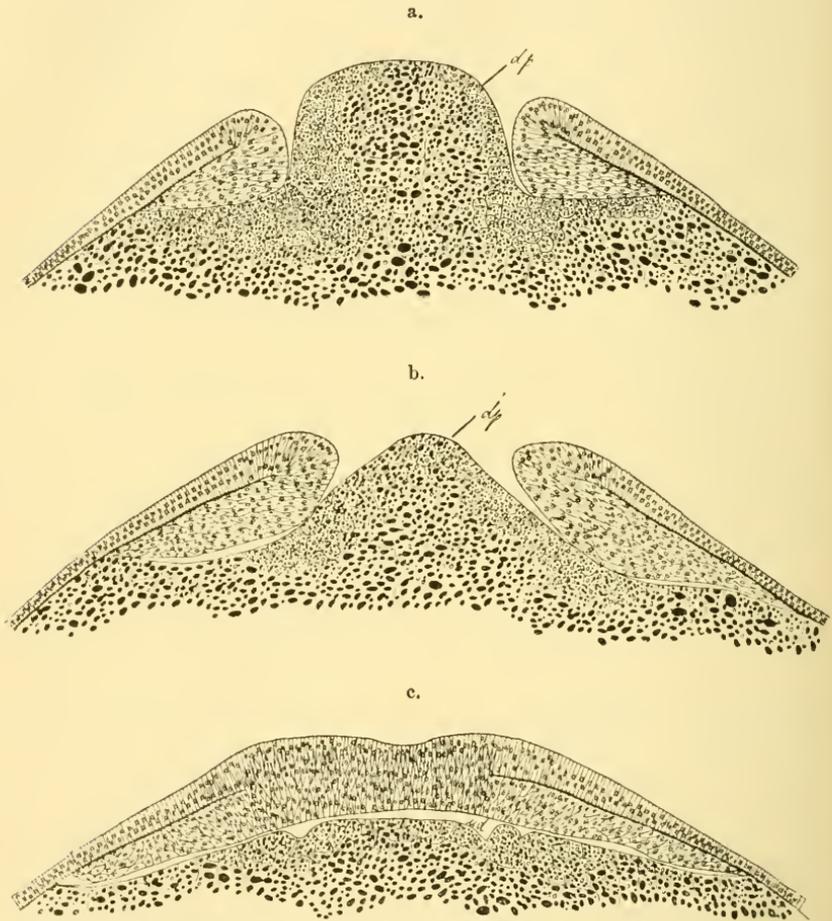


Fig. L a—c. Drei Querschnitte durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 48. *dp* Dotterpfropf, *ud* Urdarmhöhle.

verschiedenen Wandungen des Blastoporus zu einander, wie es schon durch das Studium der Längsschnitte ermittelt ist. Die zwei Figuren, welche 2 Schnitte aus diesem Bezirk darstellen (Fig. L a—b), lehren

einmal die Zunahme des Umschlags von vorn nach hinten, auch in den Seitenwandungen, weiter den Uebergang der untern Schicht in die obere am Umschlagsrand und ihre scharfe Abgrenzung gegen die vegetativen Zellen. Es liegen hier denselben zwar kleinere vegetative Zellen dicht an, indessen zeigen sie nirgends Verhältnisse, welche einen Uebergang der einen Zelle in die andere vermuthen liessen. In den hintern Theilen des Blastoporus ist zwischen den untern animalen Zellen und dem Dotter noch kein Spalt vorhanden, erst wenn man der vordern Lippe näher kommt, tritt ein solcher auf. An der hintern Lippe und ebenso in den Seitenwänden sind die untern Zellen nicht cylindrisch und einschichtig gelagert, wie an der vordern Lippe, sondern mehrschichtig, spindelförmig oder polyedrisch, und ihre Schicht wird, je entfernter sie vom Rand liegen, niedriger.

Ein Schnitt durch die vordere Lippe des Blastoporus (Fig. L c) zeigt in der Mitte den continuirlichen Zusammenhang der obern und untern animalen Zellen; in der Mitte der obern Schicht ist weiter eine leichte Einsenkung zu sehen, dieselbe ist aber nicht, wie man vermuthen könnte, die Fortsetzung der Rückenrinne in den Blastoporus, sondern ist nur dadurch bedingt, dass der Umschlagsrand in der Mitte stärker sich abwärts senkt als die seitlichen Theile. Wie der weiter vorn liegende Schnitt (Fig. M a) zeigt, ist hier die Einsenkung nicht vorhanden, die Rückenrinne selbst, welche erst schwach ausgebildet ist, ist erst auf den nächsten Schnitten zu sehen (Fig. M b). Das Wichtigste, was die drei Figg. L a—c zeigen, ist, dass die Decke des Urdarms (*ud*) bis etwas über die vordere Lippe hinaus nur von animalen Zellen gebildet wird, dass vegetative Zellen nur am Boden desselben zu finden sind. Bis hierher haben wir also noch dasselbe Verhältniss wie auf den frühern Stadien. Aber einige Schnitte weiter nach vorn von der dorsalen Lippe treten jederseits der Mitte vegetative Zellen unter den animalen Zellen auf (Fig. M a *en*), und da sie mit den vegetativen Zellen des Bodens zusammenhängen, so wird auch seitlich der Urdarm abgegrenzt, und zwar, wie ein Vergleich der Fig. L c mit der M a lehrt, wird seine Breite enger, er erweitert sich dann aber sehr bald wieder (Fig. M b). In den hintersten Abschnitten liegen diese vegetativen Zellen der Decke mehrschichtig, oder ihre Schicht ist gefaltet, und nur nach der Mitte zu wird sie einschichtig (Fig. M b, c *en*). Ihre Form ist unregelmässig, bald cylindrisch, cubisch oder auch rundlich, in der Mitte sind sie kleiner, nach den Seiten zu werden sie grösser und sind hier auch durch die Form nicht von den nächst anliegenden Zellen des Bodens verschieden. Jederseits

findet man auf allen Schnitten, dass der Boden von kleinern, regelmässig angeordneten Zellen bedeckt wird; die Mitte dagegen ist von grossen, zum Theil wenig scharf abgrenzbaren, mit grossen Dotterkörnern erfüllten Zellen zusammengesetzt. Von den untern animalen Zellen sind die vegetativen leicht zu unterscheiden, einmal durch den

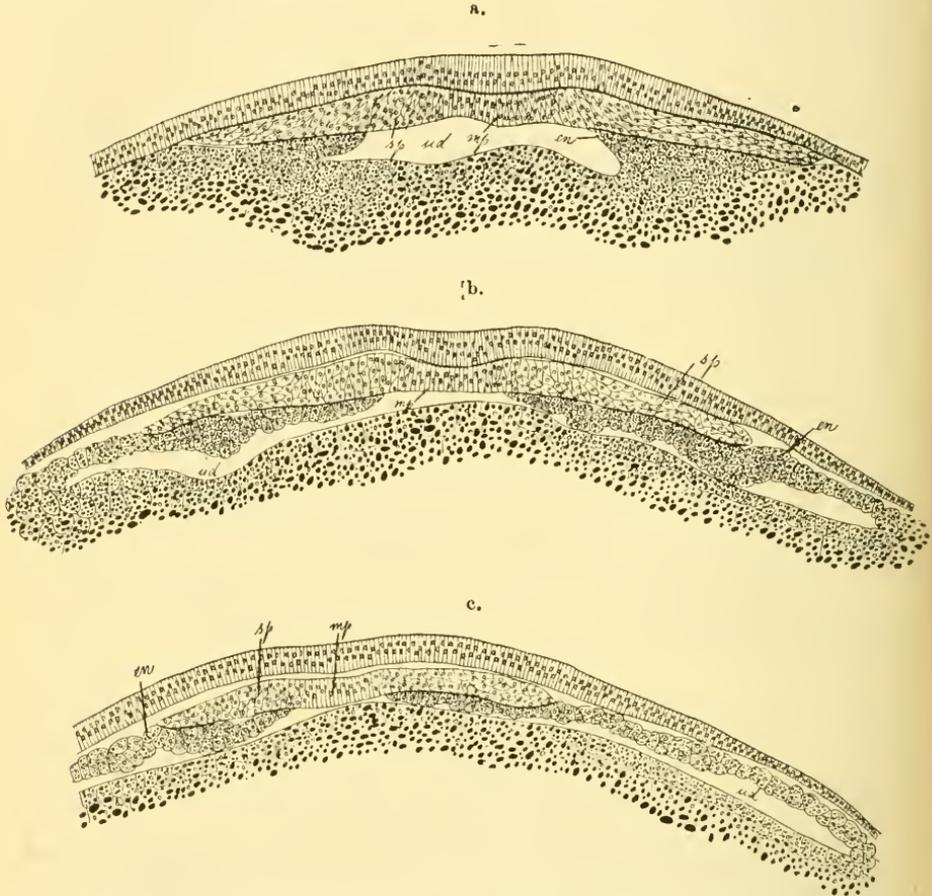


Fig M a—c. Drei Querschnitte durch den Embryo der Fig. I. Vergr. 48. *en* Entoderm, *mp* Mittelplatte, *sp* Seitenplatten des Mesoderms, *ud* Urdarmhöhle.

verschiedenen Dottergehalt, dann aber besonders durch die Form, indem die erstern in der Mitte hoch cylindrisch, seitwärts polyedrisch sind. Die Platte der animalen Zellen ist in der Mitte einschichtig (*mp*), seitwärts wird sie erst mehrschichtig, wird dann aber wieder niedriger und zuletzt wieder einschichtig (*sp*). Weiter ergibt ein Vergleich der von hinten nach vorn in mehr oder weniger grossen

Abständen sich folgenden Schnitte (Fig. L c, M a—c, N a—e), dass die Platte nach vorn zu allmählich an Breite verliert. Während in der hintersten Region die Platte noch über die seitlichen Grenzen des

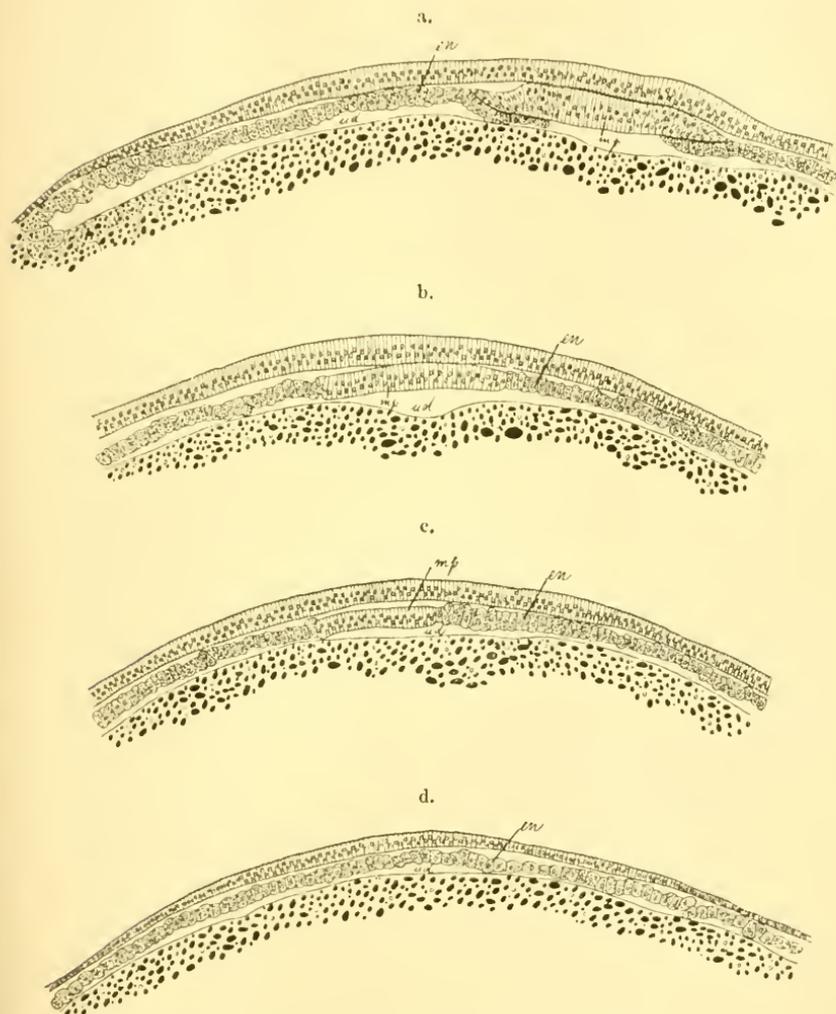


Fig. N a—d. Vier Querschnitte durch den Embryo der Fig. L. Vergr. 48. *en* Entoderm, *mp* Mittelplatte, *sp* Seitenplatten des Mesoderms, *ud* Urdarmhöhle.

Urdarms und damit auch über die der vegetativen Zellen hinausragte, wird weiter vorn das Verhältniss umgekehrt, indem die Platte an Breite verliert, der Urdarm und seine Decke aus vegetativen Zellen

aber gewinnt. Die Decke wird daher seitlich wieder einschichtig, und die vegetativen Zellen liegen hier dem Boden der obern animalen Schicht direct unter. Die Decke ist mithin in der Mitte und seitlich einschichtig, dort aber von animalen Zellen, hier von vegetativen Zellen begrenzt, in den Zwischenpartien ist sie zweischichtig dadurch, dass die vegetativen Zellen die animalen von beiden Seiten unterwachsen haben. Diese unterwachsenen Theile müssen mit der allmählichen Abnahme der Breite der animalen Schicht ebenfalls schmaler werden, bald werden sie so schmal, dass sie nur (oder, wie auf dem abgebildeten Stadium der Fall ist, etwas früher) noch die von der Unterwachsung noch frei gebliebene Mitte einnehmen, und alsdann (Fig. N b) wird die ganze Decke wieder einschichtig. Noch eine kurze Strecke weiter nach vorn lassen sich die animalen Cylinderzellen verfolgen (Fig. N c), dann aber verschwinden sie, und man trifft nur vegetative Zellen in der dorsalen Wand bis zum vordersten Ende des Urdarms (Fig. N d).

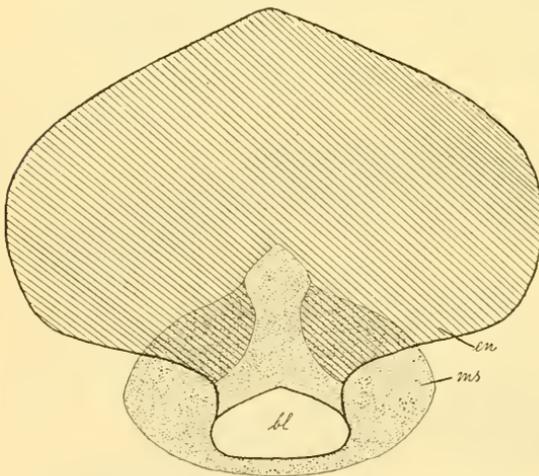


Fig. O. Dorsale Urdarmwand des Embryos der Fig. L. Vergr. 24. *bl* Blastoporus, *ms* Mesoderm, *en* Entoderm.

animalen Zellen gebildeten (*ms*) noch dieselbe wie früher, nur hat dieselbe an Ausdehnung gewonnen und auch den Blastoporus (*bl*) umfasst in Folge der erfolgten Bildung der hintern Lippe. Der Urdarm hat an Breite gewonnen, und zwar ist es vornehmlich der vordere, aus vegetativen Zellen zusammengesetzte Theil (*en*). Die bemerkenswertheste Veränderung ist aber diejenige, dass dieser Theil nach hinten

Die Betrachtung der Querschnitte ergibt mithin dasselbe Bild, welches aus den Längsschnitten gewonnen wurde. Eine Reconstruction der dorsalen Urdarmwand aus der Querschnittserie wird vielleicht diese neuen Veränderungen noch klarer zeigen (Fig. O). Die beiden Abschnitte derselben sind noch scharf zu unterscheiden, besonders ist die Gestalt des hintern von den animalen

sich ausgedehnt hat einmal durch Erweiterung der Urdarmhöhle und dann durch Unterwachsung des hintern Abschnitts. Diese Unterwachsung schreitet von den Seiten gegen die Mitte und nach hinten zu vor und hat bereits fast die vordere Blastoporuslippe erreicht. Ein etwas älteres Stadium, Fig. P, zeigt, dass die letztere bereits erreicht ist und dass zugleich auch der Urdarm selbst nach hinten sich erweitert hat. Zugleich sind auch Veränderungen, welche die übrigen Theile betreffen, bemerkenswerth. So lehrt die Fig. Q, welche einen medianen Längsschnitt durch ein noch älteres Stadium

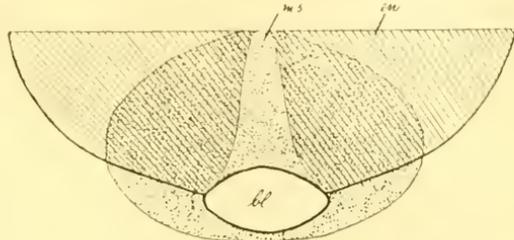


Fig. P. Hinterer Abschnitt der dorsalen Urdarmwand eines Embryos von *H. alternans*. Vergr. 24. *bl* Blastoporus, *ms* Mesoderm, *en* Entoderm.

wiedergiebt, dass der Umschlagsrand eine starke Umrollung erfahren hat. Sie ist nur in dem mittlern Theil, soweit die untere animale Platte einschichtig ist und aus Cylinderzellen besteht, vorhanden, seitlich dagegen findet sie sich nicht (Fig. R a). Wie die hier zahlreichen Kernspindeln vermuthen lassen, ist sie durch eine starke Vermehrung der Zellen veranlasst. Die untere animale Platte reicht nach vorn jetzt bis zum vordern Rand der Rückenwülste, hier stösst sie direct in derselben Schicht an die vegetativen Zellen des vordern Theils der dorsalen Urdarmwand (*x*). In den medianen Partien ist also noch keine Unterwachsung eingetreten. Wie schon erwähnt, sind die animalen Zellen der untern (*ms*) wie der obern Schicht einschichtig gelagert und sind cylindrisch, sie sind gegen früher etwas niedriger geworden. Die vegetativen Zellen der vordern Platte (*en*) sind hinten, wo sie an die animalen stossen, etwas höher, werden, je weiter nach vorn man sie verfolgt, niedriger, breiter und grösser, und auch ihr Dottergehalt nimmt allmählich zu. Die vordere Wand des Urdarms, welcher gegen früher eine bedeutende Erweiterung erfahren hat, wird noch immer von grossen kugligen, wenig eng an einander gefügten Zellen gebildet. Vor der Wand liegt der Rest der Furchungshöhle, welcher mit frei liegenden vegetativen Zellen erfüllt ist.

Wenn man die Serie seitwärts (Fig. R a) verfolgt, so bemerkt man, dass vegetative Zellen (*en*) früher unter der untern animalen Platte auftreten als vorher, dass also die Unterwachsung auch gegen die

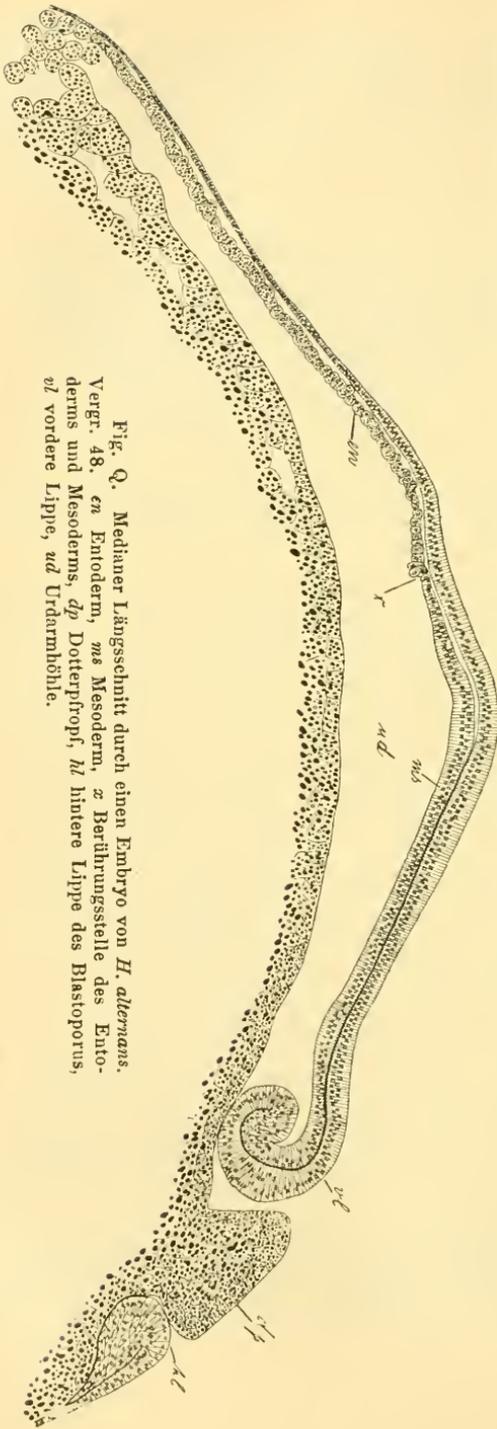


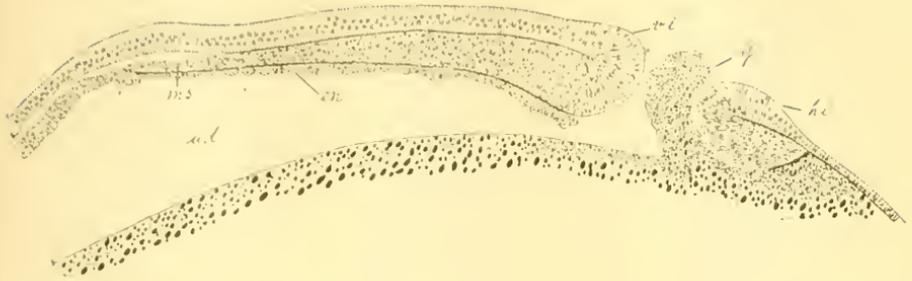
Fig. Q. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 48. *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *x* Berührungsstelle des Entodermis und Mesodermis, *dp* Dotterpfropf, *h* hintere Lippe des Blastoporus, *v* vordere Lippe, *u* Urdarmhöhle.

Mitte etwas vorgeschritten ist. Sie reichen jetzt bis zu den Linien, an welchen die animale Platte in die mehrschichtigen, aus polyedrischen Zellen zusammengesetzten Seitentheile übergeht. Diese Seitenplatten (*ms*) sind am Umschlagsrand am dicksten, nehmen nach vorn zu allmählich ab.

Die unterwachsende Schicht hat den Blatoporus (Fig. R a *en*) bereits fast erreicht. Noch weiter seitlich aber, wo die vordere und hintere Lippe zur Seitenwand sich vereinigen (Fig. R b), ist sie über die Grenze der vordern Lippe nach hinten bereits hinausgewachsen und geht jetzt bereits in die vegetativen Zellen des Bodens über, während es auf jüngern Stadien erst in einiger Entfernung von dieser Stelle geschah; man bemerkt aber weiter, dass vegetative Zellen auch bereits als solider Streifen unter den hintern Theil der Seitenwand gewuchert sind und hier ebenfalls dem Boden der untern animalen Zellen sich angelagert haben (*en'*), dass sie also auch hier gegen die Mitte vorzuwuchern beginnen.

In Uebereinstimmung mit diesen Beobachtungen

a.



b.

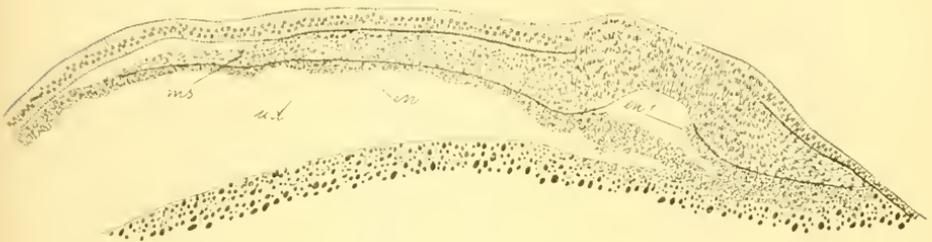


Fig. R a—b. Zwei Längsschnitte durch den Embryo der Fig. Q. Vergr. 48. *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *dp* Dotterpfropf, *hl* hintere Lippe, *vl* vordere Lippe, *ud* Urdarmhöhle.

findet man jetzt auch auf Querschnitten durch den Blastoporus (Fig. S a), dass die hintern Fortsetzungen des Urdarms von vegetativen Zellen (*en*) bedeckt sind, die ebenfalls bis zu den Umschlagsrändern der animalen Schicht reichen. Nach vorn zu rücken sie zugleich mit den Seitenrändern des Blastoporus einander näher. Die Fig. S b, welche bereits einen Schnitt durch die vordere Lippe darstellt, zeigt jetzt auch die Fortsetzung der Rückenrinne in den Blastoporus als eine scharfe Einsenkung. Die in den Urdarm vorspringende Partie ist durch die Umrollung des Umschlagsrandes bedingt. Weiter nach vorn sind die Verhältnisse im Wesentlichen dieselben, wie sie die Querschnitte durch das zuletzt betrachtete jüngere Stadium zeigten; der mittlere Theil der untern animalen Platte ist noch immer frei von vegetativen Zellen, doch ist der Abstand der von beiden Seiten vorwachsenden geringer geworden.

Hiermit möge vorläufig die Darstellung der Unterwachsung der animalen Zellen und der Ausbreitung der vegetativen beendet werden. Die noch folgenden Veränderungen lassen sich besser mit andern, welche die Bildung der Chorda und den Schluss des Blastoporus be-

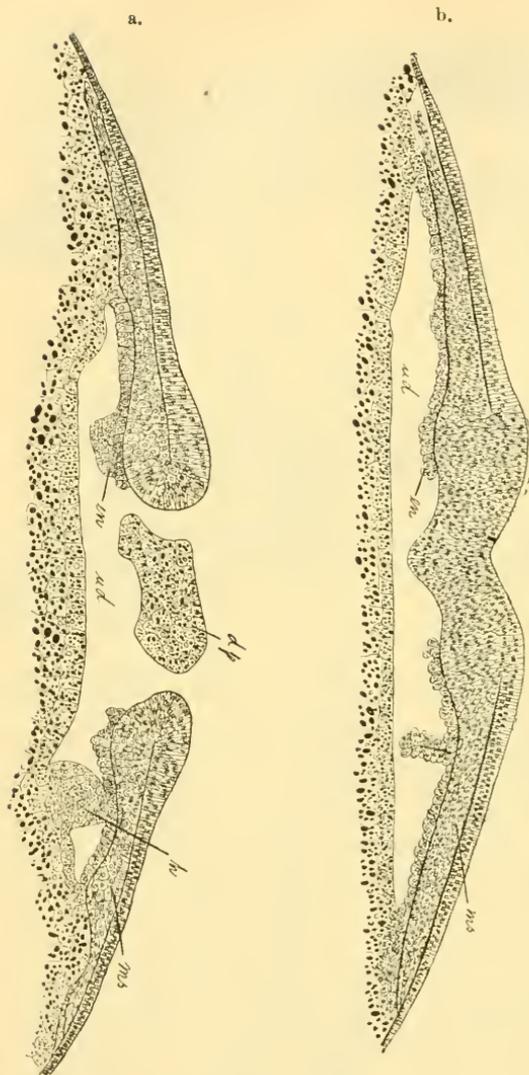


Fig. S a—b. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 48. *dp* Dotterpfropf, *ms* Meso-derm, *en* Entoderm, *ud* Urdarmhöhle, *h* Haufen von vegetativen Zellen.

treffen und welche in den nächsten Capiteln betrachtet werden sollen, besprechen.

Ehe die Resultate, die das Studium der Längs- und Querschnitte durch Embryonen dieser Periode gegeben hat, zusammengefasst werden, mögen noch zur Ergänzung einige genauer ausgeführte Figuren, welche besonders die Abgrenzung der beiden Abschnitte der Urdarmdecke und weiter den Process der Unterwachsung betreffen, kurz besprochen werden.

Es wurde schon früher hervorgehoben, dass die Abgrenzung der beiden Abschnitte der dorsalen Urdarmwand manchmal keine scharfe ist, in den meisten Fällen, besonders auf ältern Stadien, aber so deutlich ausgeprägt, dass ein Zweifel darüber nicht

aufkommen kann, ob eine Zelle dem vordern oder hintern Abschnitt angehört. Es ist möglich, dass eine verschieden gute Conservirung die Ursache hierfür ist, es ist aber auch möglich, dass mitunter die Zellen der Abschnitte an der Berührungsstelle gleiche Form

und Grösse haben und hierdurch die Grenze nicht auf den Schnitten klar hervortritt. Vergleicht man etwas von dieser Stelle entfernt liegende Zellen, so ist die Verschiedenheit stets sehr auffallend. Wie dem aber auch sei, jedenfalls darf man wohl aus der scharfen Abgrenzung, die die meisten Embryonen zeigen, schliessen, dass sie auch dort, wo sie äusserlich nicht hervortritt, vorhanden ist, dass die Deutung, dass die Urdarmdecke aus zwei Abschnitten verschiedenen Ursprungs besteht, nicht beeinflusst wird. Für ein jüngeres Stadium, auf welchem die Unterwachsung noch nicht begonnen hatte, habe ich bereits eine Figur (Fig. 47) besprochen. Die beiden Figg. 50 u. 51 zeigen die betreffende Stelle von medianen Längsschnitten älterer Stadien und zwar von *H. alternans*. Auf Fig. 51 giebt sich die Berührungsstelle dadurch deutlich zu erkennen, dass die hohe Cylinderzellenschicht (*az*) des hintern animalen Abschnitts plötzlich abbricht (*x*) und hier Zellen (*vz*) auftreten, welche zwar auch cylindrisch, aber bedeutend niedriger sind, und weiter dadurch, dass die erstere Schicht einen enger geschlossenen, gleichmässigen Verband der Zellen zeigt, während die letztere gefaltet ist, ihre Zellen sich über einander schieben oder über den Rand der Schicht sich vorbuchten. Ein Merkmal, das sonst zu treffen ist, ist hier weniger auffallend, wenn auch vorhanden, nämlich der verschiedene Dotterreichthum und die verschiedene Grösse der Dotterkörner. Auf der Fig. 50 ist ausser durch die Form und Lagerung der Zellen auch hierdurch noch die Grenze der beiden Abschnitte ausgeprägt. Man findet zwar vereinzelt gleich grosse Dotterkörner auch in den animalen sowohl der untern wie der obern Schicht, aber die vegetativen sind gleichmässiger von solchen erfüllt, so dass ihr Beginn besonders im Gesamtbild deutlich hervortritt. Der Dottergehalt wächst, je weiter man nach vorn die vegetativen Zellen verfolgt.

Zur Stütze der Darstellung, dass einmal die die hintere Partie der Urdarmdecke unterwachsenden Zellen nicht von den animalen sich abspalten, sondern dass sie sich von den vegetativen Zellen des vordern Abschnitts herleiten, und weiter, dass sie am Blastoporus nicht in die animalen Zellen übergehen und dass der Process in einer einfachen Unterwachsung besteht, keine Faltenbildung oder dergleichen vorliegt, habe ich auf Taf. 37 u. 38 in den Figg. 48, 49, 51—60 noch einige Stellen von Längs- und Querschnitten in stärkerer Vergrösserung wiedergegeben.

Die Fig. 57 ist einem jüngern Stadium von *H. rostratus*, auf welchem noch nicht die hintere Blastoporuslippe gebildet war und noch nicht der Dotterpfropf sich vorwölbt, entnommen. Die animalen

Zellen sind in der obern Schicht cylindrisch, einschichtig, in der untern mehrschichtig gelagert, am Umschlagsrand (*ur*) gehen sie continuirlich in einander über; in Bezug auf den Dottergehalt stimmen beide völlig mit einander überein. Von ihnen scharf zu unterscheiden sind die unter ihnen liegenden vegetativen Zellen (*en*), einmal durch die Form und Grösse, indem sie cubisch und grösser sind, und dann durch den hier sehr ausgeprägten Unterschied des Dotterreichthums. Vom Umschlagsrand sind sie noch weit entfernt. Etwas weiter vorgewachsen zeigt sie das in Fig. 58 dargestellte ältere Stadium; auch hier ist das vordere Ende (*en*) scharf abgesetzt. Im Dotterpfropf (*dp*) wie im Boden der Urdarmhöhle (*ud*) sind Zellen deutlich abgegrenzt, unterscheiden sich aber von denen der Decke durch die grossen Dotterkörner. Auch auf noch ältern Stadien (Fig. 59), auf welchen die vegetativen Zellen (*en*) bereits den Blastoporus erreicht haben, ist nirgends ein Uebergang derselben in die animalen Zellen zu erkennen, sondern sie sind durch die erwähnten Unterschiede von ihnen scharf abgegrenzt. Da der Schnitt ein seitlicher ist, so ist der Dotterpfropf (*dp*), welcher sich bereits in die Tiefe zurückzuziehen beginnt und bedeutend kleiner geworden ist, nur noch angeschnitten und die hintere Lippe der vordern genähert. Unter der erstern sieht man ebenfalls vegetative Zellen (*en*) in die Urdarmhöhle etwas vorragen, auf den nächsten, seitwärts liegenden Schnitten vereinigen sich dieselben mit denen, welche unter der vordern Lippe liegen. Einen solchen Schnitt von einem wieder etwas ältern Stadium zeigt die Fig. 60. Die beiden Lippen (*vl*, *hl*) beginnen sich zur Seitenwand zu vereinigen, und unter diesem Verbindungsstreifen, aber überall scharf abgesetzt, ziehen die vegetativen Zellen (*en*) von der Decke zum Boden des Urdarms. Wie man sieht, hat sich dessen von vegetativen Zellen bedeckter Theil bereits über die vordere Lippe nach hinten ausgedehnt. Die Mehrschichtigkeit der Zellen wird hier dadurch bedingt, dass bereits die Seitenwand des Urdarms etwas angeschnitten ist. Auf den verschiedenen Figuren kann man zwar auch unter den animalen Zellen vereinzelt einige antreffen, z. B. Fig. 58, 60, welche grössere Dotterkörner haben, sie finden sich aber auch in der obern Schicht auf allen Stadien; eine Entstehung der vegetativen aus animalen, oder umgekehrt, wird dadurch aber nicht wahrscheinlich gemacht. Was weiter diese Längsschnitte zeigen, ist, dass die unterwachsenden Zellen durchweg in einer Schicht angeordnet sind, dass nirgends etwas von einer regelmässigen Zweischichtigkeit, welche auf einen Faltungsprocess schliessen liessen, zu sehen ist.

Zu denselben Resultaten führt auch die Betrachtung von Querschnitten. Die Figg. 48 u. 49 stellen den mittlern und seitlichen Theil eines und desselben Schnittes dar, der durch einen Embryo von *H. rostratus* etwas vor der vordern Lippe geführt ist und die Rückenrinne getroffen hat. Die obere animale Schicht besteht in der Mitte (Fig. 48) aus sehr hohen Cylinderzellen, seitlich (Fig. 49) nimmt die Höhe allmählich ab, dagegen nimmt die Grösse der Dotterkörner allmählich zu. Die untere animale Schicht ist bereits in einen mittlern (*mp*) und zwei Seitentheile (*sp*) gesondert, der erstere besteht ebenfalls aus einem einschichtigen Cylinderepithel, die letztern dagegen aus mehrschichtig gelagerten, kleinern, polyedrischen Zellen, die in den seitlichen dünnern Enden länglicher werden (Fig. 49 *sp*). Auch in ihnen nimmt der Dottergehalt von der Mitte nach den Seiten allmählich zu. Die mittlere Partie ist noch nicht unterwachsen, und, wie man sieht, reichen die vegetativen Zellen (*en*) noch nicht bis zu dem Punkt, wo der mittlere in die Seitentheile übergeht. Die unterwachsenden vegetativen Zellen zeigen dieselben Eigenschaften, welche bei der Betrachtung der Längsschnitte hervorgehoben wurden; sie sind einschichtig gelagert, in der Mitte (Fig. 48) niedriger, seitwärts nehmen sie an Höhe und Grösse allmählich zu (Fig. 49) und sind von der Seitenwand des Urdarms schon nicht von den Zellen des Bodens weder in Bezug auf die Grösse noch auf den Dottergehalt verschieden. Wenn auch dort, wo die untere animale Schicht aufhört und die vegetativen Zellen dem Boden der obern animalen Schicht sich unterlagern, die Urdarmdecke also einschichtig wird (Fig. 49), in den animalen Zellen die Dotterkörner grösser sind und sie hierdurch einige Aehnlichkeit mit vegetativen zeigen, so lässt doch die Form und Lage der Zellen deutlich erkennen, dass die vegetative Platte scharf abgesetzt an ihnen vorbeistreicht, dass keine Faltung, kein Zusammenhang der einen Zellen mit den andern stattfindet.

Endlich möge noch die Stelle etwas näher betrachtet werden, an welcher die untere animale Schicht fast ihr vorderes Ende erreicht und sich in die vegetative einlagert. Die Figg. 52—56 sind derselben Querschnittsserie durch einen Embryo von *H. alternans*, welcher auch die in den Fig. S a, b dargestellten Schnitte zugehören, entnommen. Die Schnitte folgen in geringen Abständen von hinten nach vorn auf einander. Der erste (Fig. 52) zeigt noch die animale Schicht, die auch hier noch in einen mittlern (*mp*) und zwei Seitentheile (*sp*) gesondert ist, von vegetativen Zellen (*en*) unterwachsen. Auf den nächsten Schnitten (Fig. 53) nimmt scheinbar die unterwachsende Schicht an

Breite ab, in Wirklichkeit ist es aber die animale, und allmählich kommt es so weit, dass sie nur noch so breit ist wie der Abstand der gegen die Mitte vorwachsenden vegetativen Zellen. Bald trifft man nur noch 3 (Fig. 54 *en*), dann 2 Zellen (Fig. 55 *en*), schliesslich (Fig. 56) keine vegetative Zelle unter derselben. Wie aber die letzte Fig. 56 erkennen lässt, lässt sich, obwohl animale und vegetative Zellen in einer Schicht neben einander liegen und obwohl der Dottergehalt nicht verschieden ist, doch auch hier die Grenze (*x*) beider bestimmen, da die einen (*sp*) mehrschichtig, die andern (*en*) einschichtig liegen und die Form verschieden ist.

Als das wichtigste Resultat, welches die zuletzt dargestellten Beobachtungen gegeben haben, ist zu bezeichnen, dass die nach der Verschmelzung der beiden Höhlen, des hintern Blindsacks und der Furchungshöhle, vorhandene scheinbar einheitliche Urdarmdecke nicht in allen Theilen die definitive ist, sondern dass der hintere durch Umschlag der obern animalen Schicht gebildete von dem vordern unterwachsen wird, und zwar geht die Unterwachsung von vorn nach hinten und von den Seiten nach der Mitte zu. Ein mittlerer Streifen bleibt vorläufig noch frei. Nach der Darstellung kann wohl kaum ein Zweifel darüber aufkommen, dass diese Unterwachsung nicht durch eine Abspaltung von Zellen der untern animalen Schicht oder durch eine Faltenbildung, an der beide oder nur der vordere Abschnitt betheiligt wäre, erfolgt, sondern dadurch, dass die vegetativen dort, wo sie mit den animalen in Berührung treten, welche Stellen meist auch auf den Schnitten deutlich hervortreten, aus dem Verband sich trennen und die animalen unterwuchern. Da die untere animale Schicht zu dieser Zeit bereits weit ausgebildet ist, so ist die Deutung, dass sie zwischen die vegetative und obere animale Schicht einwuchert, also keine Unterwachsung derselben durch die vegetativen erfolgt, völlig ausgeschlossen. Eine Anwendung der Cölomtheorie in irgend welcher Form ist hier unmöglich.

Durch die Unterwachsung erhält die Urdarmhöhle eine Decke, welche nur aus vegetativen Zellen besteht. Die animalen werden bis auf den genannten mittlern Streifen von ihrer Begrenzung ausgeschlossen. In Folge dieses Processes ist jetzt auch eine bestimmtere Bezeichnung der Schichten ermöglicht. Die vegetativen Zellen, welche die dorsale Wand des Urdarms bilden, stellen das Entoderm dar. Ob vegetative Zellen des Bodens einen Antheil an der Bildung der Wand haben, ist wegen des continuirlichen Uebergangs und wegen des übereinstimmenden Baues der Zellen nicht zu entscheiden. Für spätere

Stadien haben bereits P. und F. SARASIN gezeigt, dass nur die vegetativen Zellen der Decke das definitive Darmepithel bilden. Die obere animale Schicht kann als Ektoderm, die untere als Mesoderm unterschieden werden. Diese Bezeichnung ist zwar in so fern noch nicht ganz berechtigt, als beide am Umschlagsrand noch continuirlich in einander übergehen und es desshalb noch nicht auszuschliessen ist, ob noch Ektodermzellen zu Mesodermzellen werden, aber die Namen mögen der grössern Klarheit der Darstellung wegen schon jetzt angewandt werden. Geht man auf die Anfangsstadien zurück, so ergibt sich, dass das Entoderm nur aus dem am Ende der Furchung in der Furchungshöhle und am Boden derselben liegenden Zellen hervorgeht, dagegen nicht durch einen Umschlag oder eine Einstülpung entsteht, dass dagegen das Mesoderm ein Derivat der animalen Zellen ist, und zwar in allen Theilen, sowohl vorn wie seitwärts und hinten am Blastoporus. Es bildet eine ununterbrochen zusammenhängende Schicht vom Anfang an. Eine Unterscheidung in ein gastrales und peristomales Mesoderm hat deshalb in Bezug auf die Entstehungsweise keine Berechtigung, hat nur topographischen Werth.

### Die Bildung der Chorda.

Taf. 37, Fig. 61—66.

Im vorigen Capitel wurde bereits auf die Differenzirung der Mesodermplatte hingewiesen, sie steht mit der Anlage der Chorda in engstem Zusammenhang.

Bevor die Unterwachsung des Mesoderms durch das Entoderm begonnen hatte, war die Mesodermplatte (vergl. Fig. D u. G) hinsichtlich ihrer Zusammensetzung in ihrer ganzen Breite fast völlig gleichmässig gestaltet. Besonders tritt dies auf Querschnitten hervor, welche den nahe vor dem Blastoporus gelegenen Theil getroffen haben, weil hier die Platte die ganze Decke der Urdarmhöhle bildete. Sie ist nur aus Cylinderzellen zusammengesetzt und lässt weder durch eine verschiedene Dicke noch durch irgend welche Einkrümmung oder Vorwölbung eine Unterscheidung von Abschnitten zu. Dies ist erst möglich von dem Zeitpunkt an, wann die Unterwachsung des Mesoderms begonnen hat. Alsdann (Fig. 48, 61) tritt in den seitlichen Theilen derselben eine stärkere Vermehrung der Zellen ein, welche eine grössere Verdickung und weiter auch eine grössere Ausbreitung zur Folge hat. Zugleich verlieren die Zellen ihre Cylinderform, werden polyedrisch, kleiner und lagern sich in mehreren Schichten über einander. Ein die Mitte einnehmender Abschnitt nimmt dagegen an

diesem Process keinen Antheil, hier bleiben die Zellen cylindrisch und sind nur in einer Schicht angeordnet. Wenn auch noch keine scharfe Abgrenzung des mittlern von den seitlichen Theilen vorhanden ist, so kann man doch die erstere als die Mittelplatte (*mp*) von den letztern, den Seitenplatten (*sp*) des vor dem Blastoporus gelegenen Mesoderms, unterscheiden. Diese Unterscheidung wird auch noch durch andere Merkmale ermöglicht. Einmal bemerkt man, dass die Enden der beiden von den Seiten gegen die Mitte vorwachsenden Entodermplatten bald dort liegen, wo die Mittelplatte in die Seitenplatten übergeht; weiter werden durch die Verdickung der Seitenplatten die über ihnen liegenden Theile der obern animalen Schicht zu zwei Wülsten, den Rückenwülsten (*rw*), emporgewölbt, dagegen erfährt die zwischen ihnen befindliche Partie eine Einsenkung, die Rückenrinne (*rr*), und sie hat wieder zur Folge, dass die Mittelplatte des Mesoderms etwas gegen das Lumen der Urdarmhöhle vorgebuchtet wird. Die Rückenrinne als die Naht aufzufassen, in der sich der Blastoporus von vorn nach hinten allmählich geschlossen hätte, ist nach diesen Beobachtungen nicht berechtigt.

Wie aus der frühern Darstellung sich ergibt, beginnt die Mittelplatte als directe Fortsetzung der obern animalen Schicht am Umschlagsrand und setzt sich unter der Decke derselben nach vorn bis etwa zum vordern Rand der Rückenwülste fort. In Folge der Gestalt der Mesodermplatte ist sie hinten von breitem Mesodermmassen begrenzt, vorn dagegen nur von geringen. Die Sonderung des Mesoderms in Mittel- und Seitenplatten beginnt etwas vor dem Blastoporus, ist unter den Rückenwülsten und der Rückenrinne am stärksten, im vordersten Abschnitt am schwächsten.

Diese Sonderung hat eine solche des Mesoderms in das gastrale Mesoderm und die Chordaanlage zur Folge. Da die Frage, ob letztere aus dem Mesoderm oder dem Entoderm entsteht, trotz der zahlreichen Untersuchungen noch immer nicht erledigt ist, so möge etwas näher darauf eingegangen werden. Bei *Hypogeophis* lassen sich die Verhältnisse sehr klar verfolgen, so dass ein Zweifel über ihre Herkunft nicht möglich ist.

Auf Querschnitten lassen sich die Vorgänge naturgemäss besser verfolgen als auf Längsschnitten. Die zur Erläuterung dienenden Figg. 62—66 sind Serien durch Embryonen von *H. alternans* entnommen. Auf einem Stadium, welches nicht wesentlich älter ist als das zuletzt besprochene, trifft man im hintersten Abschnitt noch dieselben Verhältnisse an, d. h. die Mittelplatte geht continuirlich in die Seiten-

platten über. Weiter vorn dagegen, wo die Mesodermplatte schmaler und ihre Seitenplatten dünner werden, bemerkt man (Fig. 62) schon bei schwacher Vergrößerung, dass die Mittelplatte (*mp*) gegenüber den letztern (*sp*) eine grössere Selbständigkeit erworben hat. Die Anwendung stärkerer Vergrößerungen lehrt, dass sie zwar noch mit denselben zusammenhängt, dass aber der Uebergang weniger allmählich geworden ist, indem neben den Cylinderzellen nicht wie früher mehrschichtig liegende Zellen derselben Form liegen, sondern sofort polyedrische kleine, und es lässt sich dadurch schon jetzt sicher bestimmen, welche Zelle zur Mittelplatte gehört, welche zu den Seitenplatten. Das Entoderm (*en*) zeigt bei diesem Embryo zwar in Bezug auf den Dottergehalt in diesen Partien des Schnitts keine hervortretende Verschiedenheit vom Mesoderm, aber durch die Lage und Form der Zellen ist seine Grenze gegen das letztere wie bei andern Embryonen scharf bestimmbar.

Weiter nach vorn verschwindet der Unterschied von Mittel- und Seitenplatten mehr und mehr, und zuletzt zeigen nur die Cylinderzellen an, wie weit die Mesodermplatte reicht.

An dieses Stadium kann direct die Betrachtung einiger Querschnitte eines ältern, das der Fig. 29 entspricht, welches also schon den Beginn der Bildung des Medullarrohrs zeigt, angeschlossen werden. Ich habe zwar noch Zwischenstadien, indessen findet man diejenigen Fortschritte in der Bildung der Chorda, welche diese zeigen, auch noch auf diesem ältern Stadium, wenn man von hinten nach vorn die Serie durchmustert. Vom Blastoporus ausgehend trifft man die Mesodermplatte noch so, wie sie zuletzt besprochen wurde, weiter nach vorn folgen successive immer ältere Stadien der Chordaanlage bis zu ihrer fertigen Ausbildung; ganz vorn dagegen, in der Gegend der Vorderhirnanlage, ist der Process wieder verzögert. Bei der Darstellung der Chordabildung müssen auch die gleichzeitig erfolgenden Veränderungen der Seitenplatten und des Entoderms mit berücksichtigt werden; die Bildung des Medullarrohrs, welche auf diesen Stadien beginnt, soll im nächsten Capitel besonders betrachtet werden.

In den Seitenplatten (*sp*) beginnen die in mehreren Schichten liegenden Zellen in den der Mittelplatte benachbarten Theilen cylindrisch zu werden und in zwei Schichten sich regelmässig anzuordnen (Fig. 64–66), und bald bemerkt man auch einen Spalt zwischen ihnen, die Anlage der Urwirbel hat also begonnen. Gleichzeitig fängt die Mittelplatte (Fig. 63 *ch*) an sich nach unten einzukrümmen. Durch diese Vorgänge tritt nicht nur eine schärfere Abgrenzung der Mittel-

und Seitenplatten gegen einander ein, indem ihre sich berührenden Zellen eine ganz verschiedene Lagerung einnehmen, sondern es wird auch die völlige Trennung eingeleitet. Dagegen verwischt sich die früher scharfe Grenze zwischen der Mittelplatte und dem Entoderm (*en*). Wie schon erwähnt wurde, ist die erstere gerade so breit wie der Zwischenraum zwischen den gegen die Mitte vorwachsenden Entodermplatten. Bei der Einkrümmung der Mittelplatte müssen die am meisten seitlich liegenden Zellen derselben in den Zwischenraum einrücken (Fig. 63, 64) und direct sich den Entodermzellen anlegen, und zwar geschieht dies so eng, dass keine Lücke bleibt. Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich wegen der verschiedenen Lagerung und Form die dem Entoderm (*en*) und der Mittelplatte (*ch*) zugehörigen Zellen zwar aus einander halten, aber bei schwächerer scheint es, als ob das Mesoderm in zwei gesonderten Platten vorhanden wäre, das Entoderm dagegen als eine continuirlich zusammenhängende Platte die dorsale Wand des Urdarms bilde und in die Lücke zwischen den Mesodermplatten zur Abschnürung der Chorda sich umwölbe, als ob also die Mittelplatte und damit auch die Chorda vom Entoderm entstehe. Diese scheinbare Einlagerung der Mittelplatte in das Entoderm ist in der Serie nur eine kurze Strecke zu verfolgen, dann krümmt sich die Platte stärker zusammen (Fig. 65 *ch*), und dadurch tritt wieder eine schärfere Trennung derselben vom Entoderm (*en*) ein. Dessen Enden wachsen weiter gegen die Mitte vor, je mehr die erstere sich einkrümmt. Weiter vorn ist der Vorgang mehr fortgeschritten, die Rinne in der Chordaanlage schliesst sich gegen den Urdarm; da aber ihre Zellen sich eng zusammen schieben, so verschwindet das Lumen ganz, und die Anlage ist ein völlig solider Strang (Fig. 66 *ch*). Im Bereich des Kopfabchnitts ist die Chordabildung verzögert, und abgesehen davon, dass die Seitenplatten nicht so mächtig sind und dass ihre Zellen bereits sich zu differenziren beginnen, gleichen die Bilder ungefähr denen, welche man im hintersten Abschnitt trifft oder auf den ersten Anfangsstadien der Chordabildung. Aeltere Stadien zeigen die weitere Ausbildung der Chorda in allen Theilen und weiter eine Unterwachsung durch das Entoderm, so dass dieses also den Urdarm überall vor dem Blastoporus vollständig bedeckt.

Diese Darstellung hat gezeigt, dass die Chorda aus der von mir als Mesoderm bezeichneten Schicht sich bildet. Für den grössten Theil kann ein Zweifel über die Richtigkeit dieses Resultats nicht aufkommen, weil die Mittelplatte, aus welcher sich die Chorda differenzirt, in ununterbrochenem Zusammenhang mit den Seitenplatten steht,

ebenso wie diese durch den Umschlag der animalen Zellen am Blastoporus entstanden ist. Die Beziehungen zum Entoderm sind nur secundäre, durch die Einkrümmung der Chordaanlage verursacht. Für den vordersten Abschnitt könnte man versucht sein, eine entodermale Entstehung für möglich zu halten, da hier die Mesodermplatte in einer und derselben Schicht mit dem Entoderm liegt, indessen erscheint mir diese Ansicht nicht berechtigt. Denn einmal war in den meisten Fällen eine deutliche Abgrenzung der Mesoderm- von den Entodermzellen durch die Form der Zellen gegeben, weiter zeigt sich, dass auch hier das Entoderm sich nicht dort aus dem Verband der einen Schicht löst und das Mesoderm zu unterwachsen beginnt, wo die seitlichen Grenzen der Chordaanlage liegen, sondern auch hier in einiger Entfernung, so dass auch hier eine Mittelplatte und zwei Seitenplatten des Mesoderms zu unterscheiden sind, endlich stehen die vordern Abschnitte des Mesoderms in continuirlichem Zusammenhang mit den übrigen. Die späte Ausbildung der Chorda in diesem Theil dürfte mit der ebenfalls verspäteten und verschiedenen Differenzirung der Seitenplatten im Zusammenhang stehen. Die Annahme, dass die Chorda vorn aus dem Entoderm sich bilde, muss mithin auch diejenige zur Folge haben, dass auch das Mesoderm hier aus dem Entoderm entsteht, nicht von den animalen Zellen. Eine derartige Ansicht ist aber völlig unwahrscheinlich.

Die weitere Ausbildung der Chorda sowie die weitere Differenzirung des Mesoderms werde ich in einem spätern Beitrage darstellen, da diese zum Theil mit der Anlage anderer Organe zusammenhängen.

### Die Bildung des Medullarrohrs.

Taf. 37, Fig. 63, 66, Fig. T.

Die Zellen, welche die Rückenrinne und Rückenwülste zusammensetzen, gehen zwar zum grössten Theil in die Medullarrinne und -wülste über, da aber noch andere Zellen hinzutreten und ausserdem vorher derartige Umlagerungen der Rückenwülste und -rinne stattfinden, dass das Oberflächen- und das mikroskopische Bild ein ganz verändertes wird und beide Prozesse auf ganz verschiedene Weise verlaufen, so erscheint die Trennung der beiden Bildungen in der Darstellung und durch besondere Bezeichnungen gerechtfertigt.

Die frühere Beschreibung hat gezeigt, dass die Bildung der Rückenrinne und -wülste ihre Ursache hat in der ungleichen Verdickung der Mesodermplatte und in der hierdurch erfolgenden Theilung in eine Mittel- und zwei Seitenplatten. Diejenigen Veränderungen, welche zur

Anlage des Medullarrohrs führen, bestehen zunächst in einem fast völligen Verstreichen der Rückenfurche; nur eine leichte Einsenkung deutet ihr Vorhandensein an. Die seitlich der Rinne liegenden Theile des Ektoderms sondern sich schärfer vom übrigen ab. Während die Rückenwülste allmählich in das seitliche Ektoderm übergangen, ist jetzt die mittlere Partie durch eine stärkere und an den Seiten unter rechtem Winkel abfallende Erhebung vom letztern getrennt. Die Anlage des Medullarrohrs ist, wenn man von der sehr seichten, kaum auffallenden Rinne in der Mitte absieht, eine breite Platte, die in allen Theilen gleich hoch ist. Auch nach vorn, wo früher die Rinne ebenfalls die Rückenwülste theilte, trennt ein breiter ungetheilter querer Wulst die Anlage vom übrigen Ektoderm. Hinten dagegen hat sich die Rückenrinne erhalten, ihr letzter Theil, welcher in die vordere Lippe des Blastoporus eingesenkt ist, geht direct in den Canalis neuroentericus über. Diese Medullarplatte ist aus Cylinderzellen (Fig. 63) zusammengesetzt, die nur mit kleinen Dotterkörnern erfüllt sind, die ausserhalb derselben liegenden Ektodermzellen sind viel niedriger und je weiter von ihr entfernt, um so dotterreicher.

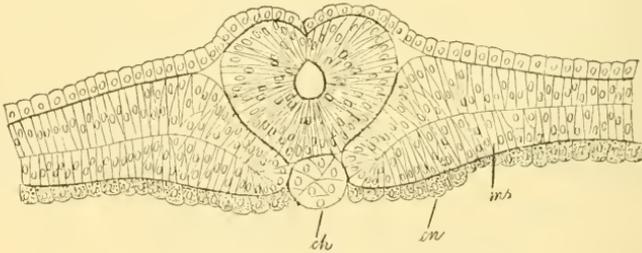


Fig. T. Querschnitt durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 104. *ch* Chorda, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm.

Als dann tritt in der Mitte eine Einknickung der Platte ein (Fig. 63–65 *mr*), die beiden Hälften stossen unter einem stumpfen Winkel zusammen, dann wird die Einkrümmung der Ränder stärker, sie wachsen einander entgegen, und zugleich verliert sich die scharfe Rinne am Boden der sich einkrümmenden Platte, derselbe wird gerundet (Fig. 66 *mr*), seine Zellen pressen sich auf die Chorda. Mit dieser Auffaltung der Medullarwülste, wie die seitlichen Partien der Platte bezeichnet werden können, werden auch die angrenzenden Ektodermzellen, welche mit jenen zusammenhängen, aufwärts geführt und dadurch kommt es, dass nur wenig später, nachdem die Ränder der

Wülste bis zur Berührung sich eingekrümmt haben, auch jene Zellen sich in der Mitte über dem Rohr treffen. Es tritt dann eine Trennung der Wülste von den letztern ein, jene wachsen zum Dache des Rohrs zusammen, diese bilden über demselben eine Deckschicht (Fig. T). Wie die Oberflächenbilder schon gelehrt haben, erfolgt der Schluss zum Medullarrohr an verschiedenen Stellen des Embryos ungleichzeitig, am frühesten an der durch eine Einschnürung gekennzeichneten Uebergangsstelle des Kopftheils in den Rumpftheil und weiter im hintern Abschnitt in geringer Entfernung von dem Blastoporus, am spätesten im mittlern und hintersten Abschnitt. Die Verhältnisse, welche der letztere zeigt, werden im folgenden Capitel dargestellt werden.

### Der Schluss des Blastoporus und die Bildung des Afters.

Fig. U—AA.

Auf dem Stadium, auf welchem die Darstellung der Veränderungen am Blastoporus abgebrochen wurde, war derselbe in Folge der Ausbildung einer hintern Lippe allseitig scharf begrenzt, in allen Theilen seiner Wand ging das Ektoderm continuirlich in das Mesoderm über. Die Oeffnung war noch breit und durch einen grossen Dotterpfropf ausgefüllt. Das Entoderm hatte bereits über die vordere Lippe hinaus das Mesoderm unterwachsen, und damit hatte sich auch die Urdarmhöhle weiter nach hinten ausgedehnt. Die Rückenrinne endlich setzte sich über die vordere Lippe als eine tiefe Einsenkung bis zum Blastoporus fort, und ihr Boden ging hier in die Mittelplatte des Mesoderms über.

Die spätern Vorgänge, an welchen alle drei Schichten mehr oder weniger betheiligt sind, haben den Schluss des Blastoporus, die Bildung des Canalis neurentericus und des Afters zur Folge. Zunächst wird eine Verengung des Blastoporus eingeleitet dadurch, dass die Massen, welche die vordern und die seitlich anstossenden Theile der Seitenwände bilden, in Folge einer starken Vermehrung eine Verdickung erfahren und gegen die Mitte des Blastoporus vorwachsen. Früher war die vordere Lippe in allen Theilen gleichmässig stark ausgebildet, jetzt aber verdicken sich die Seitentheile bedeutend (Fig. U, V) stärker. Diese verdickten Massen treten jetzt auch auf den Oberflächenbildern als zwei starke längliche Wülste hervor (vgl. Fig. 28—39). Die durch diese Vermehrung bedingte Verengung des Blastoporus beginnt zuerst im vordersten Abschnitt, aber nicht nur von den Seiten her, sondern auch, wie ein Vergleich des Abstands der vordern (*w*) von der hintern Lippe (*h*) in den Figg. U a, b mit denjenigen auf

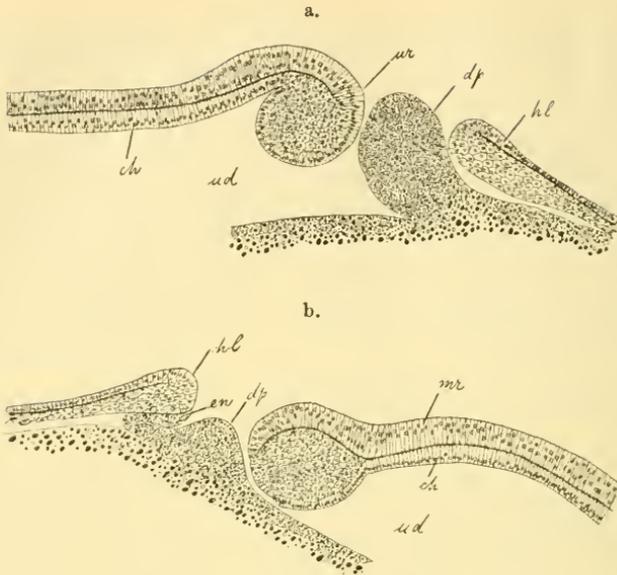


Fig. U a—b. Zwei mediane Längsschnitte durch Embryonen von *H. alternans*. Vergr. 48. *ch* Chordaanlage, *dp* Dotterpfropf, *mr* Medullarrohr, *en* Entoderm, *hl* hintere Lippe des Blastoporus, *ur* vordere Lippe, *ud* Urdarmhöhle.

der Fig. Q lehrt, auch von vorn nach hinten, da ein Vorwachsen der hintern Lippe nach vorn wohl nicht anzunehmen ist, zumal hier eine stärkere Vermehrung der Zellen nicht eintritt. In Folge dieser Verengung zieht sich der Dotterpfropf (*dp*) mehr und mehr in die Tiefe zurück. Die Fig. U a zeigt bereits eine bedeutende Verkleinerung desselben gegen früher, auf dem ältern Stadium der Fig. U b bildet er nur noch eine kleine Erhebung, und auf der Fig. Y a ist nur noch ein schwacher Rest desselben zu erkennen. Weiter macht sich zu dieser Zeit ein anderer Vorgang bemerkbar, nämlich die Trennung des Ektoderms vom Mesoderm und der Chordaanlage (*ch*) vom übrigen Mesoderm an der vordern Lippe. Während auf Fig. U a noch alle drei Schichten mit einander continuirlich zusammenhängen, zeigen die Figg. U b, V bereits den Beginn der Trennung. Zwar ist zwischen ihnen noch keine scharfe Grenze wie in den weiter vorn liegenden Abschnitten ausgebildet, aber die Form und die Lagerung der Zellen und weiter auch eine dunklere Färbung der Ektodermzellen (*mr*) deuten an, dass eine solche Abgrenzung eingeleitet ist. Gleichzeitig mit dem Fortschreiten der Verengung des Blastoporus breitet sich das Entoderm allseitig weiter aus. Die Chorda ist noch nicht unter-

wachsen, dagegen sehen wir, dass unter der hintern Lippe (Fig. U b) das Entoderm (*en*) bereits zu einer zusammenhängenden Decke sich vereinigt hat, und ebenso zeigt der seitliche Schnitt (Fig. V) die weitere Ausbreitung derselben nach hinten und die Ausdehnung der Urdarmhöhle an. Im Mesoderm haben sich im vordern Abschnitt bereits 3 Urwirbel ausgebildet, und endlich im Ektoderm finden die Umlagerungen statt, welche zur Anlage des Medullarrohrs führen. So zeigt die Fig. V den Kopftheil angeschnitten, und in den übrigen Theilen hat die Rinne bereits begonnen zum Rohre sich zusammen zu krümmen. Mit dem Auftreten dieser Anlage erhält der hinterste Abschnitt der ehemaligen Rückenrinne, welcher die vordere Lippe des Blastoporus durchbohrt und erhalten bleibt, eine andere Bedeutung, er stellt jetzt eine Verbindung des Medullarrohrs mit dem Urdarm dar, durch den noch offenen Blastoporus mit der Aussenwelt communicirend; es ist der Canalis neurentericus. Ein medianer Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium, auf dem das Rohr bereits in der ganzen Länge geschlossen ist, zeigt diese Verhältnisse am Blastoporus (Fig. W), den

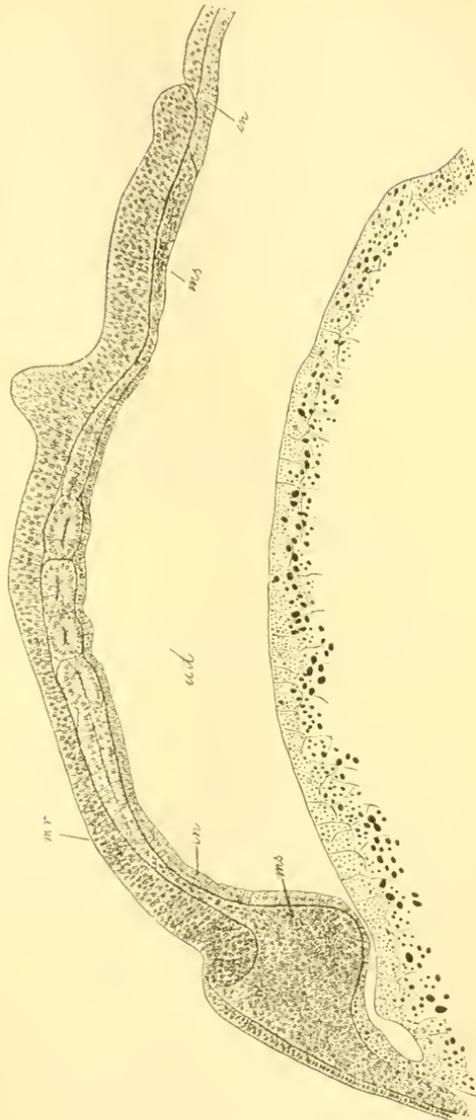


Fig. V. Längsschnitt durch den Embryo der Fig. U b. Vergr. 48. *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *mr* Medullarrohr, *ud* Urdarmhöhle.

Canal (*cn*), den noch weiten Blastoporus (*bl*), die geringe Entwicklung der hintern Lippe (*hl*), die Ausbreitung des Mesoderms unter derselben ventralwärts, die Trennung des Bodens des Medullarrohrs (*mr*) von der Chorda (*ch*) und die theilweise, im vordern Abschnitt beendete Unterwachsung derselben durch das Entoderm (*en*). Es muss indessen bemerkt werden, dass in Bezug auf den zeitlichen Verlauf der Vorgänge Variationen vorkommen, nicht nur bei Embryonen beider Arten, sondern auch bei solchen einer und derselben Art. So war bei andern, bei welchen das Medullarrohr noch nicht ganz geschlossen war, die Verengung des Blastoporus schon weiter vorgeschritten, doch sind die Unterschiede von keiner grossen Bedeutung.

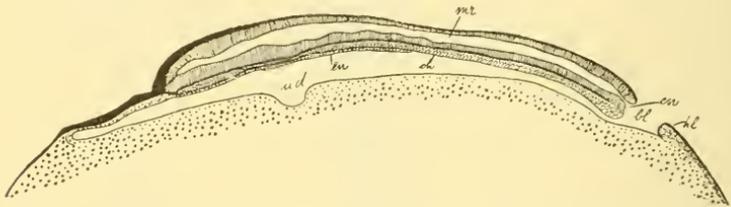


Fig. W. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 24. *bl* Blastoporus, *hl* hintere Lippe, *ch* Chorda, *en* Entoderm, *mr* Medullarrohr, *cn* Canalis neurentericus, *ud* Urdarmhöhle.

Der Schluss des Blastoporus erfolgt, wie gesagt, von vorn nach hinten durch allmähliches Zusammenwachsen der beiden Längswülste. Die nebenstehenden Figg. X a—d zeigen den Verlauf des Vorgangs. In einem Falle (Fig. X b) war die Verengung in der Mitte weiter vorgeschritten als vorn, und dadurch wurde der Blastoporus in zwei Abschnitte gesondert, in einen vordern und hintern. In den erstern mündet der Canalis neurentericus, der hintere wird, wie gezeigt werden wird, zum grössten Theil zum After.

Die Figg. Y a, b zeigen ein Stadium, auf welchem im vordern Abschnitt die beiden Wülste bereits bis zur Berührung einander entgegengewachsen sind. Ektoderm und Mesoderm gehen noch am Rande continuirlich in einander über, eine Trennung tritt erst ein, wenn die Wände mit einander verschmelzen, indem dann das Ektoderm der einen Seite mit dem Ektoderm der andern und ebenso die beiden Mesodermmassen zu einer einzigen grossen Zellenmasse sich vereinigen. Etwas weiter vorn (Fig. Y b) trifft man die sich einkrümmende Medullarrinne (*mr*), und, wie man erkennt, senkt sich die Anlage in das Mesoderm (*ms*) ein, zieht dann abwärts, die Mesodermmasse trennend und

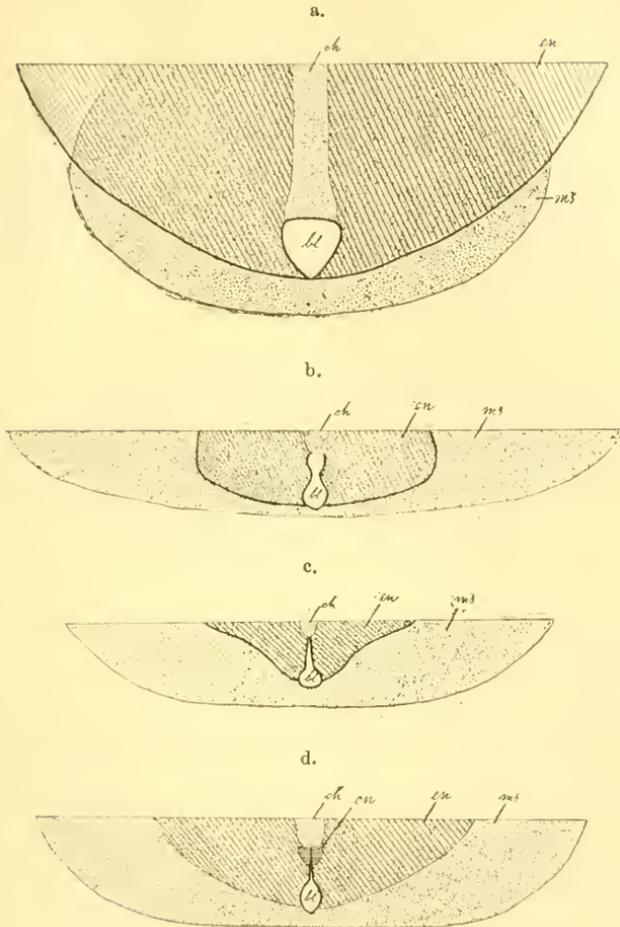


Fig. X a—d. Der hintere Abschnitt der dorsalen Urdarmwand von Embryonen von *H. alternans*. Vergr. 24. *ms* Mesoderm, *ch* Chorda, *en* Entoderm, *cn* Canalis neurentericus, *bl* Blastoporus.

mündet im Canalis neurentericus in den Urdarm. Die äussere Communication durch Vermittlung des Blastoporus wird bald durch den Schluss des Rohrs und weiter durch den Schluss des vordersten Abschnitts des Blastoporus verschlossen, dagegen bleibt die Oeffnung des Rohrs in dem Urdarm noch lange erhalten. In den Figg. X d und AA, welche den vordern Theil des Blastoporus bereits geschlossen zeigen, ist diese Oeffnung (*cn*) durch wagerechte Striche angedeutet. Der vor ihr liegende fein punktirte Theil stellt die Chordaanlage dar (*ch*).

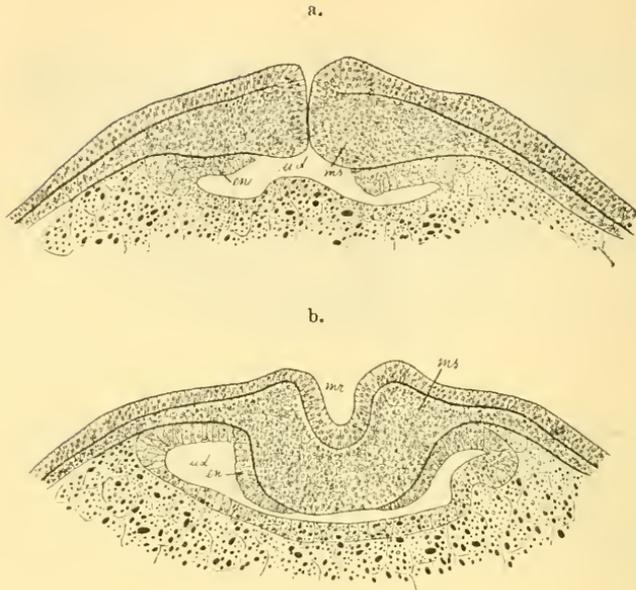


Fig. Y a—b. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 48.  
*ms* Mesoderm, *en* Entoderm, *mr* Medullarrohr, *ud* Urdarmhöhle.

Der hintere Theil des Blastoporus behält seine Breite ziemlich bei, und man bemerkt im Ektoderm der hintern Lippe in der Mitte eine leichte Einsenkung. Verfolgt man eine Querschnittserie durch ein solches Stadium von hinten nach vorn, so trifft man die in den Figg. Z a—e dargestellten Verhältnisse im Bereich des Blastoporus. Ein Schnitt durch die hintere Lippe (Fig. Z a) zeigt einmal die erwähnte Einsenkung, weiter die Trennung des Ektoderms vom Mesoderm (*ms*), dessen Zellen sich seitlich auszubreiten beginnen. Das Mesoderm ist in zwei Hälften gesondert durch eine Entodermplatte (*en*), die an das Ektoderm stösst. Eine scharfe Linie setzt diese Platte ab von dem übrigen Dotter und lässt Decke und Boden des auf den nächsten weiter vorn gelegenen Schnitten auftretenden Urdarms unterscheiden. Auf Fig. Z b ist der Urdarm (*ud*) bereits getroffen, durch den noch vorhandenen hintern Abschnitt des Blastoporus öffnet er sich nach aussen. Das Ektoderm, welches sich etwas eingesenkt hat, ist mit dem Entoderm (*en*) verbunden. Die Zellen des letztern haben nur wenig Dotterkörner, sie sind zu einem regelmässigen Cyli-  
 nderepithel angeordnet und unterscheiden sich dadurch jetzt wesentlich von den den Boden des Urdarms bildenden oder an andern Stellen liegenden

übrigen vegetativen Zellen, und es können jetzt die letztern als Dotterzellen bezeichnet werden. Sie nehmen an der Bildung des Darmepithels keinen Antheil. Weiter nach vorn (Fig. Z c) verschwindet die äussere Oeffnung wieder, die Ektodermzellen vereinigen sich zu einer Deckschicht, die Mesodermmassen (*ms*) zu einem nach vorn an Dicke zunehmenden Wulst (Fig. Z d), aus welchem später das hintere Ende des Embryos durch Wucherung nach hinten sich bildet, und auch das Entoderm (*en*) bildet eine zusammenhängende Decke. Eine Anzahl Schnitte hindurch verändert sich das Bild wenig, nur der Mesodermwulst wächst, und dann bemerkt man im Entoderm in der Mitte wieder eine Ein-senkung (Fig. Z d *en*), welche entweder den

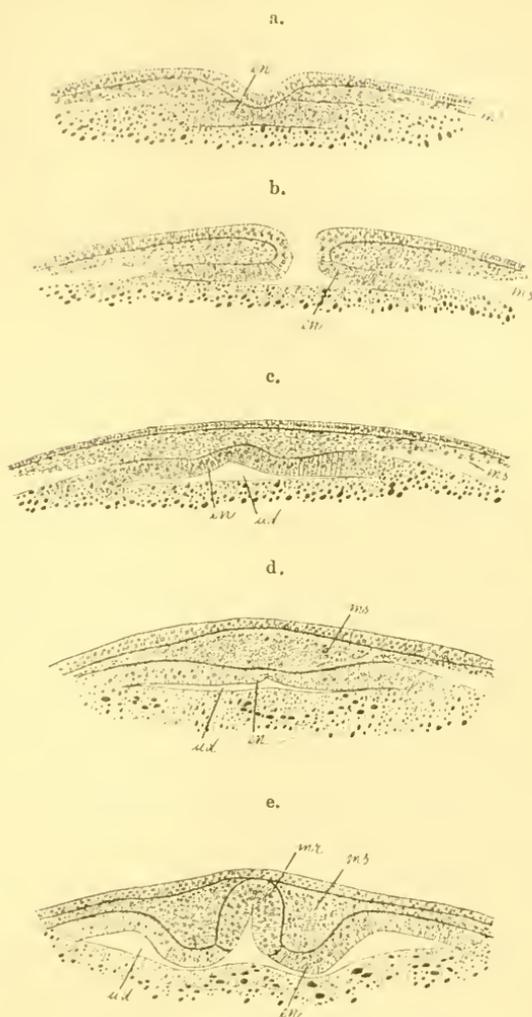


Fig. Z a—e. Querschnitte durch einen Embryo von *H. alternans*. Vergr. 48. *en* Entoderm, *ud* Urdarmhöhle, *ms* Mesoderm, *mr* Medullarrohr.

erst eben erfolgten Verschluss andeutet oder aber eine neue Trennung. Letztere tritt auf den nächsten Schnitten ein und zwar in der noch immer vorhandenen Einmündung des Medullarrohres (*mr*) in den Urdarm. Während dorsal dasselbe jetzt geschlossen und von einer ektodermalen Deckschicht überzogen ist, ist es unten noch offen. Der Canal erhält sich noch sehr lange; so zeigten z. B. das Stadium, von welchem die Fig. AA

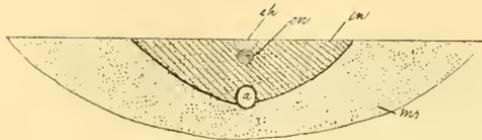


Fig. AA. Hinterer Abschnitt der dorsalen Urdarmwand eines Embryos von *H. alternans*. Vergr. 24. *ch* Chorda, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *a* After, *cn* Canalis neurentericus.

eine Reconstruction der Urdarmwand in der Umgebung des Blastoporus giebt, schon die Anlage der drei Hirnabschnitte, aber auch noch die Communication des Medullarrohrs mit dem Urdarm (*cn*). Erst auf den spätern Stadien findet man auch diese Oeffnung geschlossen und das Entoderm hier ebenfalls nicht mehr unterbrochen. Der hinterste Theil des Blastoporus (*a*) bleibt aber erhalten, er geht direct in den After über.

### Zusammenfassung der Resultate.

Nachdem in den vorhergehenden Capiteln die Beschreibung der Entwicklung der beiden Arten *H. rostratus* und *alternans* vom Ende der Furchung bis zum Schluss des Medullarrohrs und des Blastoporus gegeben worden ist, mögen die Resultate jetzt noch kurz zusammengefasst und mit den Beobachtungen, welche in Bezug auf diese Vorgänge bei andern Amphibien und andern Wirbelthieren gemacht worden sind, verglichen werden.

Ein älteres Furchungsstadium, welches ich allein von der Furchung erhalten habe, liess die Beobachtung von P. u. F. SARASIN, dass die Furchung meroblastisch verlaufe, bestätigen. Die eine Seite des Eies war nur mit Furchungszellen, welche mehrschichtig gelagert waren, bedeckt; ausserdem fanden sich aber auch Kerne, um welche Zellgrenzen nur in den peripheren Theilen zu erkennen waren, in den übrigen Theilen des Eies. Sie wurden von Furchungszellen abgeleitet, welche in den Dotter eingewandert sind. Der Haufen der Furchungszellen liess zwar periphere und eine subepithelial liegende Schicht erkennen, doch waren beide nicht scharf abzugrenzen. Eine Furchungshöhle war nur in Form von Lücken zwischen den tiefer liegenden Zellen vorhanden.

In dem nächst folgenden Stadium, welches nicht mehr in den Eileitern, sondern in einem abgelegten Eihaufen gefunden wurde, war eine Sonderung der Furchungszellen in der Weise eingetreten, dass die einen sich in einem einschichtigen Epithel oberflächlich angeordnet hatten, andere dagegen unter ihnen in der grösser gewordenen Furchungshöhle zerstreut lagen. Die ersteren wurden als die animalen, die letztern und ebenso die im Dotter liegenden Zellen als vegetative

bezeichnet. Die animalen Zellen ordneten sich dann immer regelmässiger an und nahmen an der künftigen hintern Seite des Embryos Cylinderform an. Während vorher die Keimscheibe rundlich erschien, wurde der hintere Rand jetzt gerade, hier entstand eine breite, quere Furche, deren Tiefe in der Mitte am grössten war, nach den Seiten allmählich abnahm. An diesem hintern Rand erfolgte ein Umschlag der animalen Zellen zuerst senkrecht nach unten, dann nach vorn. Der Rand konnte daher als Umschlagsrand bezeichnet werden. Indem die durch den Umschlag gebildete untere animale Schicht unter der obern nach vorn vorwucherte und zwischen ihr und dem Dotter ein Spalt sich bildete, entstand am hintern Ende des Embryos ein Blindsack, dessen obere Wand von der untern animalen Schicht, dessen Boden aber vom Dotter oder von vegetativen Zellen gebildet wurde. Auf diesem Stadium waren somit zwei Räume vorhanden, ein vorderer grösserer, allseitig abgeschlossener, die Furchungshöhle, und ein hinterer kleinerer, welcher am Blastoporus nach aussen sich öffnete; beide Räume waren getrennt durch eine Wand, welche aus den durch den Umschlag nach vorn zusammengedrängten vegetativen Zellen zusammengesetzt war. Die in der Furchungshöhle liegenden vegetativen Zellen begannen sich und zwar zuerst in den hintern Abschnitten ebenfalls zu einer Decke zusammenzulegen, dann erfolgte durch Spaltenbildung in der Scheidewand ein Durchbruch des hintern in den vordern Raum, und die Decke eines jeden fügten sich zu einer gemeinsamen Wand des jetzt einen grossen Raumes, welcher als Urdarmhöhle bezeichnet werden kann, zusammen. Im vordersten Abschnitt wurde ein Abschluss derselben durch eine geschlossene Wand erst später erreicht; hier bleiben die vegetativen Zellen lange Zeit ungeordnet und fügen sich allmählich der dorsalen Urdarmwand im Verlauf ihrer fortschreitenden Ausdehnung nach vorn ein. Hinten öffnete sich der Urdarm in den weiten Blastoporus.

Die Decke des Urdarms erschien zwar einheitlich, und manchmal war nicht genau zu bestimmen, wo beide Schichten, welche in ihre Bildung eingegangen waren, an einander stiessen, auf den meisten Präparaten war indessen die Grenze durch die verschiedene histologische Structur der Zellen, durch einen plötzlichen Uebergang oder durch einen verschiedenen Reichthum an Dotterkörnern und verschiedene Grösse derselben scharf erkennbar, und daraus liess sich der Schluss ziehen, dass die Schichten stets getrennt blieben, dass nicht Zellen der einen denen der andern sich anfügten. Indem die Durchbruchsstelle sich erweiterte, wurde auch die Trennung der Urdarmhöhle in eine

hintere schmälere und kürzere Abtheilung und in eine vordere breitere und längere mehr und mehr verwischt.

Die Ansicht, dass die Schichten, welche die dorsale Urdarmwand bildeten, auch trotz der engen Aneinanderlagerung getrennt blieben, wurde gestützt durch den weitem Verlauf der Entwicklung. In der Berührungslinie derselben löste sich nämlich, ausser in der Mitte, die vordere vegetative Schicht aus dem Verband und begann die hintere zu unterwachsen. Diese Unterwachsung erfolgte von vorn nach hinten und langsamer auch von den Seiten gegen die Mitte. Von diesem Stadium ab war eine genauere Bezeichnung der Schichten ermöglicht. Die vegetativen Zellen konnten als Entoderm bezeichnet werden, denn sie allein bilden das definitive Epithel des Darmes. Ob von den Dotterzellen einige Antheil an der Bildung desselben haben, konnte für die frühen Stadien, so lange die Decke des Urdarms noch nicht fertig gebildet war, nicht mit Sicherheit entschieden werden, weil an den Seiten die Zellen der Decke und des Bodens in einander übergingen; für spätere Stadien ist dagegen eine Betheiligung der Dotterzellen mit Sicherheit auszuschliessen. Die obere animale Schicht hing zwar noch continuirlich am Umschlagsrand mit der untern zusammen, aber von dieser Wucherungszone abgesehen, konnte die erstere als Ektoderm von der letztern als Mesoderm unterschieden werden.

Bereits vor dem Beginn der Unterwachsung zeigte der Umschlagsrand eine Einkrümmung seiner Ränder nach hinten, wodurch eine vordere Lippe des Blastoporus und zwei seitliche Wände gebildet wurden. Eine hintere Lippe kam erst später nach der völligen Einkrümmung und Verschmelzung der beiden äussersten Enden des Umschlagsrands zu Stande. Das Ektoderm ging am ganzen Blastoporusrand in Mesoderm über, das letztere bildete also eine einheitliche Anlage, die vor der Unterwachsung durch das Entoderm einen Theil der dorsalen Urdarmwand bildete. Der vor dem Blastoporus gelegene Abschnitt sonderte sich gleichzeitig mit dem Beginn der Unterwachsung in zwei Theile, in eine aus einem einschichtigen Cyliinderepithel bestehende Mittelplatte, welche die Anlage der Chorda bildete, und in zwei aus mehrschichtig gelagerten polyedrischen Zellen zusammengesetzte Seitenplatten, welche das gastrale Mesoderm lieferten. Indem die Mittelplatte sich einkrümmte, erfolgte ihre Trennung von den Seitenplatten, und gleichzeitig begann das Entoderm die erstere zu unterwachsen, und die Urdarmdecke wurde zuletzt auch in den mittlern Partien geschlossen. Die Bildung der Chorda erfolgte ungleichzeitig, indem die mittlern Abschnitte den vordersten und hintersten vorauseilten.

Zugleich mit diesen Vorgängen legte sich auch das Medullarrohr an, indem eine Medullarplatte sich ansbildete, die durch eine An-faltung der Seitenränder in Medullarwülste und Medullarrinne sich sonderte und schliesslich zum Rohr sich zusammenkrümmte. Am hintersten Ende communicirte dasselbe durch den *Canalis neurentericus* mit dem Urdarm und stand durch den *Blastoporus* Anfangs noch im Zusammenhang mit der Aussenwelt.

Der Schluss des *Blastoporus* erfolgte von vorn nach hinten, indem die durch Vermehrung der Zellen zu zwei Längswülsten verdickten Ränder desselben einander entgegen wuchsen und sich vereinigten. Durch den Schluss des vordern Abschnitts wurde die äussere Verbindung des *Canalis neurentericus* verschlossen, die innere dagegen, die in den Urdarm führte, blieb noch lange Zeit bis zum Stadium, auf welchem die drei Hirnblasen bereits vorhanden waren, offen. Der hinterste Abschnitt des *Blastoporus* blieb offen und wurde direct zum After.

In der vorstehenden kurzen Zusammenfassung der Resultate der Untersuchung ist auch meine Auffassung der Vorgänge enthalten; dieselbe weicht zwar von der herrschenden sehr ab, sie ist aber nicht neu, sondern bereits mehr oder weniger ähnlich in den Arbeiten GOETTE's ('75, '73, '90), O. SCHULTZE's ('87, '88) und besonders LWOFF's ('94) zu finden. Namentlich den Ausführungen des Letztern kann ich mich in den wichtigsten Punkten, soweit sie die Bildung der drei Schichten und der Chorda betreffen, ganz anschliessen.

Ehe ich die Beobachtungen mit denen vergleiche, welche in Bezug auf diese Vorgänge bei andern Wirbelthieren gewonnen sind, möge vorausgeschickt werden, dass ich nicht alle Angaben über diese erste Periode der Entwicklung berücksichtigen werde. Ich thue es etwa nicht, weil ich den Werth entgegenstehender Angaben zu gering anschlage, sondern einmal, weil zusammenfassende Uebersichten in verschiedenen Arbeiten, besonders in der MEHNERT's ('92), KEIBEL's ('94) und im Referate von BORN ('92) und STRAHL ('95) gegeben sind, und dann, weil die Beobachtungen derart noch von einander abweichen für fast jede Gruppe, dass man fast eine jede mögliche Ansicht durch Beobachtungen anderer stützen, aber auch widerlegen kann. Ich greife nur diejenigen heraus, welche zeigen können, dass die von mir vertretene Auffassung doch nicht so vereinzelt dasteht und mit den Angaben über den Verlauf der Vorgänge bei andern Wirbelthieren nicht zu vereinigen wäre. Neue Untersuchungen müssen noch zwischen den

vielen einander widersprechenden Angaben entscheiden, welche die richtigen sind.

Wenn auch kein Zweifel darüber aufkommen kann, dass die grosse Dottermasse bei den untersuchten Gymnophionen erst secundär erworben ist, nachdem die Entwicklung nicht mehr im Wasser ablief, sondern ganz auf dem Lande, und zwar ausser der Furchung ausserhalb der Mutter, und somit für fast die ganze Entwicklung den Eiern Nährmaterial mitgegeben werden musste, so ist deshalb doch die Annahme, dass die Entwicklung durch die grössere Dottermasse derart modificirt sei, dass ein Vergleich mit den übrigen Amphibien nicht berechtigt sei, meiner Ansicht nach nicht zutreffend. In Wirklichkeit sind die Verschiedenheiten nicht so grosse, wie es nach der verschiedenen Auffassung der Fall zu sein scheint.

Die Furchung ist bei *Hypogeophis* meroblastisch, bei den übrigen Amphibien total inäqual. Doch dürfte diesem Unterschied keine wesentliche Bedeutung für die Auffassung beizumessen sein. Als Endstadium der Furchung finden wir nämlich zwei durch ihre Lagerung gesonderte Zellenschichten, welche Sonderung, wie es aus einem etwas jüngern Stadium geschlossen werden kann, bereits während der Furchung eintritt. Dasselbe sehen wir bei den übrigen Amphibien. Auch hier sind am Ende der Furchung animale und vegetative Zellen vorhanden. Aus den vegetativen geht bei den *Hypogeophis*-Arten sicher das ganze Darmepithel hervor, bei den Amphibien aber ebenfalls, nur weichen hier die Angaben darin von einander ab, ob allein aus ihnen oder ob auch noch animale Zellen an der Bildung desselben Antheil nehmen. Ausser den animalen und vegetativen Zellen finden wir bei *Hypogeophis* und auch *Ichthyophis* nach P. und F. SARASIN noch Zellen im Dotter. Ich glaube wohl nicht auf einen Widerspruch zu stossen, wenn ich auch diese den vegetativen Zellen zurechne. Sie sind wohl sicher aus ihnen hervorgegangen, wenn auch der Nachweis in Folge des Mangels an frühern Stadien nicht gebracht werden konnte. Es wäre die Möglichkeit sogar noch nicht auszuschliessen, dass die Furchung überhaupt nicht partiell, sondern total im Anfang verläuft, dass die im Dotter liegenden Zellen nicht erst nachträglich in denselben eingewandert sind, sondern schon bei den ersten Theilungen entstanden sind und später die Zerklüftung nur langsamer und unregelmässiger verlaufe und hierbei die Abgrenzung der Zellen sich wieder verliere. Wahrscheinlich ist dies mir nicht, ich möchte vielmehr annehmen, dass schon die ersten Furchen den Dotter nicht ganz zertheilen, sondern nur die obersten Partien, dass aber sehr frühzeitig schon Zellen sich

ablösen und in den Dotter einsinken und ihn dann allmählich von den peripheren Theilen der obern Hälfte fortschreitend zertheilen. Die Ansicht, dass die Dotterzellen den andern vegetativen gleichwerthig zu setzen sind, wird auch dadurch unterstützt, dass bei der Ausbildung der Urdarmhöhle von den peripheren, besonders den seitlichen Theilen des Dotters Zellen sich ablösen und wahrscheinlich der Decke des Urdarms sich einfügen. Der grösste Theil der Dotterzellen allerdings nimmt, wie es P. und F. SARASIN auch für *Ichthyophis* gezeigt haben, keinen Antheil am Aufbau des Embryos, er dient nur als Nährmaterial. Aber auch bei den übrigen Amphibien finden wir, wie zuerst GOETTE für die Unke nachgewiesen hat, dass ein grosser Theil der vegetativen Zellen nur als Nährmaterial in Betracht kommt. Der Unterschied ist nur derjenige, dass die Zahl der Dotterzellen bei *Hypogeophis* grösser ist und ihre Abgrenzung nicht schon durch die Furchung erfolgt.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich somit, dass der Keim der Cöcilien im Wesentlichen denselben Bau am Ende der Furchung hat wie der der übrigen Amphibien und dass die scheinbar meroblastische Furchung in Wirklichkeit nur eine durch den grössern Dottergehalt bedingte Variation der inäqualen Furchung anderer Amphibien ist. Eine echte meroblastische Furchung, deren Endresultat ein einziges, aus gleichwerthigen Elementen bestehendes Blastoderm ist, wie man es bei Scorpionen, Cephalopoden und andern findet, ist hier nicht vorhanden, meiner Ansicht nach wahrscheinlich überhaupt nicht bei den Wirbelthieren.

Verfolgen wir die Entwicklung weiter, so bemerken wir zunächst, dass die vegetativen Zellen von den animalen Zellen umwachsen werden. Das Gleiche finden wir auch bei den übrigen Amphibien.

Ein weiterer Punkt, in welchem die *Hypogeophis*-Entwicklung mit derjenigen anderer Amphibien übereinstimmt, ist, dass am hintern Raud der animalen Zellschicht diese sich nach unten umschlägt und unter der Decke nach vorn vorwächst. Die Auffassung der Bedeutung dieses Umschlags ist allerdings eine sehr abweichende, und hier liegt die grösste Differenz, von deren Entscheidung auch die Auffassung weiterer Vorgänge abhängt.

Für *Hypogeophis* glaube ich sicher nachgewiesen zu haben, dass aus dieser durch den Umschlag entstandenen untern animalen Schicht nur Mesoderm hervorgeht. Das Entoderm entsteht allein aus den vegetativen Zellen, es unterwächst von vorn nach hinten das Mesoderm, tritt aber nirgends, besonders nicht am Blastoporus in eine Verbindung

mit animalen Zellen. Mit voller Bestimmtheit kann behauptet werden, dass am Umschlagsrand nur Ektoderm und Mesoderm zusammenhängen, ja, wie die Untersuchung gezeigt hat, liegt das Entoderm im Anfang in weiter Entfernung vom Blastoporus. Eine Entstehung des Mesoderms vom Entoderm durch Faltenbildung, Abspaltung oder durch irgend einen andern Vorgang ist sicher auszuschliessen. Da die Mesodermplatte zur Zeit des Beginns der Unterwachsung derselben durch das Entoderm bereits in voller Ausbildung vorhanden ist, so kann auch diese Unterwachsung nicht derart umgedeutet werden, dass das Mesoderm zwischen Entoderm und Ektoderm einwuchert, dass hier also eine Modification von Faltenbildung vor sich ginge, welche mit der Cölomtheorie in Einklang gebracht werden könnte. Nicht das Mesoderm ändert seine Lage, sondern das Entoderm wuchert und zwar in einer einzigen Schicht nach hinten unter das Mesoderm vor.

Für die übrigen Amphibien weichen gerade in Bezug auf diese entscheidenden Punkte die Beobachtungen trotz der zahlreichen Untersuchungen sehr ab.

Nach HOUSSAY ('90, Axolotl), SCHWINK ('87, '89, *Rana*, *Bufo*) und ROBINSON u. ASHETON ('91, *Rana*) soll die dorsale Urdarmwand aus den vegetativen Zellen hervorgehen, dagegen sollen animale Zellen keinen Antheil an ihrer Bildung haben; nach GOETTE ('78, '73, *Bombinator*), O. HERTWIG ('83, *Triton*, *Rana*), VAN BAMBEKE ('80, *Triton*), GASSER ('82, *Alytes*), SCOTT ('79, *Triton* und *Rana*), LAMPERT ('83, Axolotl), v. ERLANGER ('91, *Rana*), O. SCHULTZE ('87, '88, *Rana*), SAMASSA ('95, *Rana*), LWOFF ('94, Axolotl) und EYCLESHYMER ('95, *Amblystoma*) soll dieselbe durch Umfaltung oder „Einstülpung“ der animalen Zellen entstehen. Wie über ihre Entstehung, so gehen auch über ihre Bedeutung die Ansichten aus einander. Nach O. HERTWIG, SCHWINK, HOUSSAY, VAN BAMBEKE, v. ERLANGER stellt die Schicht das Entoderm dar, nach LWOFF das Mesoderm, nach GOETTE, O. SCHULTZE, ROBINSON u. ASHETON, EYCLESHYMER das Entoderm+Mesoderm, welche letztere Schicht dann wieder entweder von Anfang an vom Entoderm getrennt sein oder erst nachträglich vom Entoderm sich abspalten soll. Nach O. HERTWIG, SCHWINK und SCOTT soll das Mesoderm in Form von zwei Falten oder von zwei Platten vom Blastoporus aus oder jederseits des ganzen mittlern Streifens der Entodermplatte zwischen Ektoderm und Entoderm einwachsen. Entsprechend diesen verschiedenen Auffassungen wird natürlich auch die Chorda vom Entoderm oder (GOETTE, O. SCHULTZE, LWOFF) vom Mesoderm abgeleitet.

So sehr sich diese Angaben widersprechen, so scheint mir aus

allen Beobachtungen und Darstellungen das eine wichtige Resultat zu gewinnen zu sein, dass die später von den Autoren als Mesoderm bezeichnete Schicht mit den animalen Zellen continuirlich am Blastoporus zusammenhängt. Dass dieses Mesoderm noch zum grössten Theil — meiner Ansicht nach vollständig — von den animalen Zellen stammt, das lässt sich aus verschiedenen Darstellungen erschen. So z. B. geben fast Alle für Axolotl und *Rana* an, dass diese Mesodermzellen — die später zur Chorda werdende Mittelplatte eingeschlossen — ebenso stark pigmentirt sind wie die animalen Zellen und hierdurch sich wesentlich von den pigmentarmen vegetativen Zellen unterscheiden. Wenn man die Darstellung, welche O. HERTWIG für *Rana* gegeben hat, vergleicht, so scheint mir eine andere Deutung als die von LWOFF für Axolotl und von mir für *Hypogeophis* gegebene kaum möglich zu sein. O. HERTWIG giebt verschiedentlich bestimmt an, dass man nicht nur die Mesodermzellen (incl. Chordaanlage) wegen des verschiedenen Pigmentgehalts von den ihnen unterlagernden vegetativen Zellen scharf unterscheiden könne, sondern dass sie auch von den animalen Zellen abzuleiten seien. Es liegt meiner Ansicht nach auch nicht der geringste Anhalt vor, diese Mesodermzellen von animalen und vegetativen Zellen abzuleiten und ebenso den mittlern Streifen, der zur Chorda wird, von den Seitentheilen zu trennen. Auf keiner Abbildung ist auch nur ein Uebergang von vegetativen Zellen in Mesodermzellen wahrscheinlich gemacht, da keine Mesodermzelle, auch nicht in der Nähe der Stellen, wo Mesoderm einwuchern soll, pigmentarm ist wie die vegetativen, wie es doch der Fall sein müsste, und ebenso verräth die Chordaanlage bis zur Abtrennung vom übrigen Mesoderm durch ihren Pigmentgehalt, dass sie zu den vegetativen Zellen in keiner Beziehung steht. Der Spalt, welcher zwischen den Mesoderm- und den Entodermzellen am Blastoporus liegt und welcher den Vorgang einer Faltenbildung andeuten soll, kann ebenso wohl in der Weise gedeutet werden, dass wie bei *Hypogeophis* das Entoderm mit den animalen Zellen am Blastoporus nicht verschmilzt und dass der mittlere Streifen der Mesodermplatte nur noch nicht vom Entoderm unterwachsen ist. Meiner Ansicht nach ist auch für *Rana* nach der Darstellung O. HERTWIG's nur die Auffassung berechtigt, dass die dorsale, durch den Pigmentreichtum als animale Schicht sich erweisende Platte die einheitliche Mesodermplatte ist, welche durch einen Umfaltungsprocess von der obern animalen Schicht herzuleiten ist, aus welcher sich später durch eine Sonderung in eine Mittel- und zwei Seitenplatten die Chorda

und das gastrale Mesoderm differenzirt. Die unter der Platte liegenden vegetativen Zellen können, wie ihre Pigmentarmuth anzeigt, nur von den übrigen vegetativen, nicht von animalen Zellen sich ableiten. Da die vegetativen Zellen den Boden der Furchungshöhle vor dem Beginn der Umfaltung der animalen Zellen einnehmen, so muss ihre Lagerung an der dorsalen Wand der Urdarmhöhle eine secundäre sein, und es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselbe durch einen Vorgang erreicht wird, welcher der Unterwachsung der Entodermzellen bei *Hypogeophis* ähnlich sein dürfte.

Diese Auffassung wird durch die Beobachtungen GOETTE's, EYLES-HYMER's, besonders O. SCHULTZE's und LWOFF's unterstützt. Nach ihnen tritt das Mesoderm nicht als zwei Falten oder von einander getrennte Platten auf, sondern es bildet mit der Chordaanlage eine gemeinsame, ununterbrochene Platte. Nach O. SCHULTZE's Untersuchungen bei *Rana fusca* ('87, '88) sollen zwar die vegetativen Zellen am Blastoporus in die animalen Zellen übergehen, aber es kann sich meiner Ansicht nach hier nur um eine enge Aneinanderlagerung der Zellen handeln, welche einen Uebergang vortäuscht; O. HERTWIG giebt sogar eine scharfe Grenze zwischen den Zellen an. Die Pigmentarmuth der Zellen spricht jedenfalls gegen ihre Abkunft aus animalen Zellen, und weiter zeigen die bei stärkerer Vergrößerung genau ausgeführten figg. 10—12 ('88), dass diese die sich bildende Mesodermplatte unterlagernden Zellen continuirlich in die übrigen vegetativen Zellen übergehen, ja die Figuren lassen die Ansicht aufkommen, dass hier gleichzeitig mit dem Beginn der Bildung der untern animalen Schicht, der künftigen Mesodermplatte, eine Unterwachsung derselben durch die vegetativen Zellen erfolge, dass diese Vorgänge also, welche bei *Hypogeophis* zeitlich getrennt verlaufen, bei *Rana* zusammenfallen.

Eine fast völlige Uebereinstimmung mit meinen Beobachtungen zeigen diejenigen von LWOFF für den Axolotl, und ebenso ist seine Auffassung der Vorgänge dieselbe wie die meinige. Auch hier erfolgt gleichzeitig mit der Umwachsung der vegetativen Zellen von den animalen ein Umschlag der letztern am hintern Rand, und die hierdurch gebildete untere animale Schicht wuchert unter der obern nach vorn, und aus ihr geht das Mesoderm hervor, dagegen schieben sich die vegetativen Zellen von vorn nach hinten vor, die Mesodermplatte unterwachsend, und aus ihnen geht das definitive Darmepithel hervor. Nur in dem Punkt weiche ich von LWOFF ab, dass ich für das Mesoderm nicht auch noch eine Entstehung aus Entodermzellen annehme.

Für *Hypogeophis* glaube ich die Möglichkeit, dass im vordern Abschnitt Entodermzellen zu Mesodermzellen werden, völlig ausschliessen zu können; die Trennung der Schichten der dorsalen Urdarmwand bis zum Beginn der Unterwachsung war in den meisten Fällen eine so scharfe, und der Vorgang der Unterwachsung lässt sich hier so klar verfolgen, dass die einheitliche Anlage des Mesoderms aus nur animalen Zellen meiner Ansicht nach keinem Zweifel unterliegen kann.

Nach dieser Darstellung lassen sich also auch bei andern Amphibien zwei Höhlen unterscheiden, eine hintere, durch den Umschlag der animalen Zellen entstandene und eine vordere, die Furchungshöhle. Nach O. SCHULTZE und nach LWOFF soll bei *Rana fusca* und *Siredon* ebenfalls manchmal ein Durchbruch der sie trennenden Wand erfolgen und so also auch die Furchungshöhle zur Urdarmhöhle werden.

Ist die gegebene Deutung der Schichtenbildung bei andern Amphibien die richtige, so folgt daraus noch der weitere Schluss, dass die Chorda vom Mesoderm abzuleiten ist, nicht vom Entoderm, wie GOETTE, O. SCHULTZE und LWOFF bereits behauptet haben, und dass die zeitweise vorhandene Einlagerung in das Entoderm nur eine secundäre ist, bedingt durch die Ablösung und Umbildung der Mittelplatte des Mesoderms zur Chorda.

In Bezug auf die Bildung des Medullarrohrs und der Blastoporusbildung lauten die Angaben der Autoren im Wesentlichen übereinstimmend; nur das Schicksal des Blastoporus wird verschieden beschrieben. Bei *Amblystoma* (MORGAN, '90, EYCLESHYMER, '95), *Bombinator* (GOETTE), Axolotl (KOPSCHE, '95), *Triton* (JOHNSON, '84), *Alytes* (GASSER, '82), *Rana* (SPENCER, '85, DURHAM, '86) geht das hintere Ende des Blastoporus direct in den After über, wie bei *Hypogeophis*, bei *Rana* (MORGAN, '90, SIDEBOTHAM, '89, v. ERLANGER, '91, ROBINSON u. ASHETON, '91) soll er sich dagegen vollständig schliessen und der After sich etwas hinter der Schlussstelle wieder neu bilden; diesem Unterschiede dürfte meiner Ansicht nach keine grosse Bedeutung beizumessen sein.

Eine eingehendere Vergleichung der Schichtenbildung bei den Amphibien mit den übrigen Wirbelthieren kann ich unterlassen, da mir eigene Beobachtungen nicht zur Verfügung stehen und LWOFF bereits diesen Vergleich durchgeführt hat. Dass ich seinen Betrachtungen, besonders seiner Auffassung der Vorgänge, in allen wesentlichen Punkten mich anschliesse, bedarf keiner weitern Auseinander-

setzung. Ich möchte hier nur noch auf die Reptilien ein wenig eingehen, weil hier nach den neuesten Darstellungen von WILL ('93, '93 b, '95) und MITSUKURI ('92, '93 a, '93 b, '96) die Vorgänge eine ganz auffallende Uebereinstimmung mit denen bei *Hypogeophis* zeigen, welche meiner Ansicht nach durch den grossen Dotterreichthum bedingt ist. Den Beobachtungen bei *Hypogeophis* scheint mir auch deshalb eine weitere Bedeutung beizumessen zu sein, weil dadurch der Unterschied, welcher zwischen den Anamniern und Amnioten in Bezug auf die Schichtenbildung vorhanden zu sein scheint, welcher allerdings nach meiner Ueberzeugung nur in der gezwungenen Deutung derselben seitens der meisten Autoren seine Ursache hat, verschwindet. Nach den Untersuchungen von WILL und MITSUKURI sind auch bei den Reptilien am Ende der Furchung zwei Zellenschichten vorhanden, welche den animalen und vegetativen Zellen der Amphibien gleich gesetzt werden können. Am hintern Rand der Keimscheibe erfolgt ebenfalls ein Umschlag der animalen Zellen und hierdurch die Bildung einer untern animalen Schicht, welche nach vorn wächst. Zwischen ihr und dem Dotter entsteht ein Spalt, und so ist hier am hintern Ende ein Blindsack vorhanden, dessen dorsale Decke von animalen Zellen gebildet wird. Er ist durch eine Scheidewand von der vordern Höhle, welche der Furchungshöhle vielleicht gleich gesetzt werden kann, getrennt. Dann aber erfolgt ein Durchbruch, beide Räume vereinigen sich zur Urdarmhöhle, und die vegetativen Zellen des vordern und die animalen Zellen des hintern bilden gemeinsam die Decke dieser Höhle. Nach den bestimmten Angaben der Autoren wird der ganze hintere Abschnitt der Decke zum gastralen Mesoderm und zur Chorda, dagegen die Zellen des vordern Abschnitts, also die vegetativen, liefern das definitive Darmepithel, sie unterwachsen wie bei *Hypogeophis* successive die ganze Mesodermplatte, zuletzt den mittlern Streifen, welcher zur Chorda wird. So weit sind also die Vorgänge im Wesentlichen dieselben wie bei *Hypogeophis*. Im Einzelnen muss hervorgehoben werden, dass diese Unterwachsung des Mesoderms durch eine Faltenbildung des Entoderms erfolgen soll; die dem Mesoderm anliegende Schicht der Falte soll das viscerele Blatt des Mesoderms liefern. Die bisher von den Autoren gegebene Darstellung und die Figuren beweisen meiner Ansicht nach das Vorhandensein einer Falte noch nicht, die Zweischichtigkeit der Falte, das Wesentliche, tritt keineswegs überall klar hervor, vielmehr lassen manche Figuren die Deutung zu, dass die Unterwachsung des Entoderms in ähnlicher Weise vor sich

geht wie bei *Hypogeophis*; auch kann ich mir die Entstehung einer solchen Falte nicht recht vorstellen. Doch wenn auch diese Angaben sich als richtig erweisen sollten, so würde dadurch die Auffassung der Schichtenbildung doch nicht geändert, sondern es würde nur das Mesoderm einen doppelten Ursprung haben.

Diese meine Auffassung würde mit der zuvor von STRAHL ('81, '82, '83, '84) und dann von WELDON ('83) und besonders von LWOFF ('94) vertretenen mehr oder weniger völlig übereinstimmen, dagegen mit der von KUPFFER ('79, '82, '84, '87), MEHNERT ('92), WENCKEBACH ('91), WILL und MITSUKURI gegebenen unvereinbar sein. Nach ihnen soll die durch den Umschlag gebildete Schicht das „primäre Entoderm“, dagegen die als vegetative von mir bezeichneten Zellen das „secundäre Entoderm“ darstellen. Da die Beobachtung lehrt, dass nur das letztere zum Darmepithel, also zum Entoderm wird, dagegen die erstere Schicht ganz zum Mesoderm und zur Chorda wird, an der Bildung des Darmepithels aber keinen Antheil nimmt, so ist meiner Ansicht nach die Bezeichnung „primäres Entoderm“ für eine Schicht, die zum Mesoderm wird, völlig unberechtigt. Wenn man nur, um eine Theorie durchführen zu können, die Schichten beliebig benennen kann, ohne auf ihren wirklichen Werth für den Embryo Rücksicht zu nehmen, so dürften sich für die vergleichende Embryologie bald die bedenklichsten Consequenzen ergeben.

LWOFF hat bereits die Beobachtungen der genannten Autoren in derselben Weise gedeutet wie ich, indessen hat WILL sich hiergegen verwahrt, weil nach seinen Beobachtungen die Mesodermplatte nicht durch einen Umschlag der animalen Zellen gebildet würde, sondern unabhängig von ihr entstehe. Hiergegen ist einmal zu bemerken, dass dann die Entstehung des hintern Blindsacks und der später auch nach den Figuren WILL's vorhandene continuirliche Uebergang der obren animalen Zellen in die der untern, zum Mesoderm werdenden Schicht sehr räthselhaft erscheint, und weiter, dass MITSUKURI ('93 b) ebenso bestimmt angiebt, dass der Zusammenhang noch in den frühen Stadien vorhanden sei. Er sagt p. 265: „WILL makes out a sharp line of demarcation between the ectoblast and entoblast at the edge of the primitive plate. Since reading WILL's second article, I have again carefully gone over the sections of my earliest stages, but I am unable to make out such a line at all.“

Auch die Vorgänge bei den Vögeln und Säugethieren hat man in ähnlicher Weise wie WILL, MITSUKURI u. A. zu deuten gesucht, so

HUBRECHT ('90), KEIBEL ('94), SELENKA ('87), FLEISCHMANN ('89), und die zuerst von KÖLLIKER ('79, '82) begründete Auffassung, mit welcher die von LWOFF und mir gegebene sich ohne Schwierigkeit vereinigen lässt, zu verdrängen gesucht. Dieser Versuch erscheint mir völlig verfehlt. Anstatt die Frage der Schichtenbildung zu lösen, macht jene Auffassung dieselbe nur noch complicirter, indem nach derselben das Entoderm und ebenso das Mesoderm aus zwei getrennten Quellen abzuleiten ist. Dagegen giebt die andere die Aussicht, eine einheitliche Auffassung der Schichtenbildung bei allen Wirbelthieren zu ermöglichen, indem vom Amphioxus bis zum Säugethier aufwärts Ektoderm und Entoderm bereits am Ende der Furchung gesondert in den animalen und vegetativen Zellen vorhanden sind, der Keim durch die Umwachsung der letztern durch die erstern zweischichtig wird, das Mesoderm ebenfalls einheitlich entsteht durch eine Umfaltung der animalen Zellen am ganzen Blastoporusrand und endlich die Chorda überall aus dem Mesoderm sich bildet. Der Verlauf dieser Vorgänge würde bei den verschiedenen Formen nur dadurch modificirt sein, dass die Eier der einen mehr, die der andern weniger Dotter haben. Wo letzteres der Fall ist, wie bei Amphioxus, da können auch die vegetativen Zellen wie die animalen sich ins Innere umschlagen und so eine Gastrula entstehen, welche aber wegen des verschiedenen Werthes der die Urdarmhöhle zusammensetzenden Zellen nicht andern Gastrulae, wie z. B. denen von *Sagitta*, von den Echinodermen, gleich zu setzen ist. Eine Zunahme des Dotters in den vegetativen Zellen würde einen Umschlag dieser Zellen verhindern und diese durch eine Umwachsung von den animalen ins Innere des Keimes gelangen, wie es z. B. *Petromyzon* und weiter die meisten Amphibien zeigen. Zugleich würde mit der Zunahme des Dotters eine Sonderung der vegetativen Zellen herbeigeführt werden. Bei Amphioxus und ebenso auch noch bei *Petromyzon* werden alle vegetativen Zellen zu Darmzellen, bei den Amphibien dagegen wird der grösste Theil, wie zuerst GOETTE gezeigt hat, als Nährmaterial verwendet. Bei noch grösserm Dottergehalt ist auch die Durchfurchung des ganzen Dotters nicht mehr möglich, die Furchung beschränkt sich nur auf die obern peripheren Theile des Eies, und in den Dotter wandern einzelne Zellen ein, wie es bei den meroblastischen Eiern der Fall ist.

Wie schon hervorgehoben wurde, weichen die bisherigen Beobachtungen noch zu sehr von einander ab, um diese Auffassung mit grösserer Sicherheit durchführen zu können, doch möge darauf hingewiesen

werden, dass für fast alle Gruppen solche vorliegen, welche jene Auffassung unterstützen können ebenso gut wie die von einigen Autoren gegebene abweichende (z. B. GOETTE, '90, HATTA, '92, LWOFF, '94 für *Petromyzon*, LWOFF für *Amphioxus*, RÜCKERT, '87 für *Selachier*, KÖLLIKER, '79 und KÖLLER, '82 für das Hühnchen, LIEBERKÜHN, '82 für *Talpa* und *Cavia*, KÖLLIKER, '82 und VAN BENEDEN, '88 für das Kaninchen, Letzterer auch für *Vespertilio*, KEIBEL, '94, für das Schwein). Weitere Untersuchungen werden darüber zu entscheiden haben, ob die gegebene Auffassung die richtige ist oder nicht.

Marburg, 26. Februar 1897.

### Literaturverzeichniss.

---

- ASHETON, R. ('94a), A re-investigation into the early stages of the development of the Rabbit, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., N. S. V. 37, 1894.
- ('94b), On the growth in length of the frog embryo, *ibid.*
- BALFOUR, F. M. ('78), A monograph of the development of Elasmobranch Fishes, London 1878.
- ('79), On the early development of the Lacertilia, together with some observations on the nature and relations of the primitive streak, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., N. S. V. 19, 1879.
- ('80a), On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo, *ibid.*, N. S., V. 20, 1880.
- ('80b), Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebers. von VETTER, Jena 1880.
- VAN BAMBEKE, CH. ('80), Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens, in: Arch. Biol., V. 1, 1880.
- ('85), Le sillon médian ou raphé gastrulaire du Triton alpestre (*Triton alpestris* LAUR.), *ibid.*, V. 13, 1885.
- VAN BENEDEEN, E. ('80), Recherches sur l'embryologie des Mammifères, *ibid.*, V. 1, 1880.
- ('88), Erklärungen der Tafeln zu seinen Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordacanal und die Gastrulation bei den Säugethieren, Kaninchen und Vespertilio, in: Verh. Anat. Ges. 1888.
- BONNET, R. ('84), Beiträge zur Embryologie der Wiederkäufer, gewonnen am Schafe, in: Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth., 1884.
- BORN, G. ('92), Referat über „Erste Entwicklungsvorgänge“, in: Ergebn. Anat. u. Entw., V. 1 (1891), 1892.
- BRAUN, M. ('82), Entwicklung des Wellenpapageies, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 5, 1882.
- BRAUS, H. ('95), Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 29, 1895.
- BROOK, G. ('88), The formation of the germinal layers in Teleostei, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, V. 33, 1888.

- CALBERLA, E. ('77), Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleosteer und der Petromyzonten, in: *Morph. Jahrb.*, V. 3, 1877.
- CARIUS, F. ('88), Ueber die Entwicklung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen, Inaug.-Diss., Marburg 1888.
- CUNNINGHAM, J. T. ('86), On the relations of the yolk to the gastrula in Teleosteans, and in other Vertebrate types, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, N. S. V. 26, 1886.
- DEAN, B. ('95), The early development of Gar-pike and Sturgeon, in: *Journ. Morph.*, V. 11, 1895.
- DISSE, J. ('78), Die Entwicklung des mittlern Keimblattes im Hühnerei, in: *Arch. Mikrosk. Anat.*, V. 15, 1878.
- DURHAM, H. E. ('86), Note on the presence of a neurenteric canal in Rana, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, N. S. V. 26, 1886.
- v. ERLANGER ('91 a), Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After, in: *Zool. Jahrb.*, V. 4, Anat., 1891.
- ('91 b), Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien, in: *Anat. Anz.*, Jahrg. 6, No. 23 u. 24, 1891.
- EYCLESHYMER, A. C. ('95), The early development of Amblystoma, with observations on some other Vertebrates, in: *Journ. Morph.*, V. 10, 1895.
- FLEISCHMANN, A. ('89), Embryologische Untersuchungen, Hft. 1. Untersuchungen über einheimische Raubthiere, Wiesbaden 1889.
- GASSER ('79), Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (Huhn und Gans), Cassel 1879.
- ('82), Ueber die Entwicklung von *Alytes obstetricans*, in: *SB. Ges. Beförd. Naturwiss. Marburg* 1882.
- GERLACH, L. ('81), Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis, in: *Biol. Centralbl.*, V. 1, 1881—82.
- GOETTE, A. ('73), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, in: *Arch. Mikr. Anat.*, V. 9, 1873.
- ('75), Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere, Leipzig 1875.
- ('90), Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, Hft. 5. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), Hamburg u. Leipzig 1890.
- GORONOWITSCH, N. ('85), Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden, in: *Morph. Jahrb.*, V. 10, 1885.
- HATSCHKE, B. ('81), Studien über Entwicklung des *Amphioxus*, in: *Arb. Zool. Inst. Wien*, V. 4, 1881.
- HATTA, S. ('92), On the formation of the germinal layers in *Petromyzon*, in: *Journ. College Science Imper. Univ. Japan*, V. 5, 1892.
- HEAPE, W. ('83), The development of the Mole (*Talpa europaea*). The formation of the germinal layers and early development of the

- medullary groove and notochord, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, N. S. V. 23, 1883.
- HENNEGUY, F. ('88), Recherches sur le développement des poissons osseux, embryogénie de la Truite, in: *Journ. Anat. et Physiol.*, Ann. 24, 1888.
- HERTWIG, O. ('83), Die Entwicklung des mittlern Keimblattes der Wirbelthiere, Jena 1883.
- ('92), Urmund und Spina bifida, eine vergleichend morphologische, teratologische Studie an missgebildeten Froscheiern, in: *Arch. Mikrosk. Anat.*, V. 39, 1892.
- O. u. R., Die Cöломtheorie, Jena 1881.
- HOFFMANN, C. K. ('81), Zur Ontogenie der Knochenfische, in: *Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam*, V. 21, 1881.
- ('82), Ueber die Entwicklungsgeschichte der Chorda dorsalis, in: *Festschr. f. HENLE*, Bonn 1882.
- ('84), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 40, 1884.
- ('86), Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in: *Morph. Jahrb.*, V. 11, 1886.
- HOUSSAY, F. ('90), Études d'embryologie sur les Vertébrés, in: *Arch. Zool. exp.*, (2) V. 8, 1890.
- HUBRECHT, A. A. W. ('90), Studies in Mammalian embryology, II. The development of the germinal layers of *Sorex vulgaris*, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, N. S. V. 31, 1890.
- JOHNSON, A. ('84), On the fate of the blastopore and the presence of a primitive streak in the Newt (*Triton cristatus*), *ibid.*, N. S. V. 24, 1884.
- KASTSCHENKO, N. ('88), Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos, in: *Anat. Anz.*, Jahrg. 3, 1888, No. 16.
- KEIBEL, F. ('88), Zur Entwicklungsgeschichte des Igels, *ibid.*, Jahrg. 3, No. 22, 1888.
- ('94), Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domesticus*), in: *Morph. Arb. SCHWALBE*, V. 3, 1894.
- KÖLLIKER, A. ('79), Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl., Leipzig 1879.
- ('82), Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens, in: *Festschr. Alma Julia Maximiliana Würzburg*, V. 1, 1882.
- KOLLER, C. ('82), Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim, in: *Arch. Mikrosk. Anat.*, V. 22, 1882.
- KOLLMANN, J. ('84), Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz, in: *Arch. Anat. u. Entw.*, Anat. Abth., Jahrg. 1884.
- ('85), Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere, in: *Arch. Anat. u. Phys.*, Anat. Abth., Jahrg. 1885.
- KOPSCH, F. ('95), Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- u. Froschei, in: *Verh. Anat. Ges.*, 1895.
- ('96), Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden, *ibid.*, 1896.
- KOWALEWSKY, A. ('77), Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* nebst einem Beitrage zur Homologie des

- Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere, in: Arch. Mikr. Anat., V. 13, 1877.
- v. KOWALEWSKY, M. ('86), Ueber die ersten Entwicklungsprocesse der Knochenfische, in: Z. wiss. Zool., V. 43, 1886.
- KUPFFER ('79), Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere, in: Zool. Anz., Jahrg. 2, 1879, No. 39, 42, 43.
- ('82), Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs, in: Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abth., Jahrg. 1882.
- ('84), Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs, *ibid.*, Jahrg. 1884.
- ('87), Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere, in: SB. Ges. Morph. u. Phys. München, V. 3, 1887.
- ('88), Ueber die Entwicklung der Neunaugen, in: SB. Akad. Wiss. München, V. 18, 1888.
- ('90), Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*, in: Arch. mikr. Anat., V. 35, 1890.
- LAMPERT, K. ('83), Zur Genese der Chorda dorsalis beim Axolotl, Inaug.-Diss., Erlangen 1883.
- LIEBERKÜHN, N. ('82), Ueber die Chorda bei Säugethieren, in: Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abth., 1882.
- ('84), Ueber die Chorda bei Säugethieren (Forts.), *ibid.*, Jahrg. 1884.
- LWOFF, B. ('94), Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei Wirbelthieren, in: Bull. Soc. Impér. Nat. Moscou, 1894.
- MEHNERT, E. ('92), Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 1, 1892.
- Ueber Ursprung und Entwicklung des Hämovasalgewebes (Gefäßhofsichel) bei *Emys lutaria taurica* und *Struthio camelus*, *ibid.*, V. 6.
- ('95), Zur Frage nach dem Urdarmdurchbruch bei Reptilien, in: Anat. Anz., V. 11, 1895.
- MITSUKURI, K. ('92), Further studies on the formation of the germinal layers in *Chelonia*, in: Journ. Coll. Se. Imp. Univ. Japan, V. 5, 1892.
- ('93 a), On mesoblast formation in *Gecko*, in: Anat. Anz., Jahrg. 1893.
- ('93 b), On the process of gastrulation in *Chelonia*, in: Journ. Coll. Se. Imp. Univ. Japan, V. 6, 1893.
- ('96), On the fate of the blastopore, the relations of the primitive streak and the formation of the posterior end of the embryo in *Chelonia*, together with remarks on the nature of meroblastic ova in Vertebrates, *ibid.*, V. 10, 1896.
- MITSUKURI and ISHIKAWA ('87), On the formation of the germinal layers in *Chelonia*, in: Quart. Journ. Microsc. Se., N. S. V. 27, 1887.
- MORGAN, T. H. ('90), On the Amphibian blastopore, in: Stud. Biol. Labor. J. Hopkins Univ. Baltimore, V. 4, 1890.
- OSTROUMOFF ('89), Ueber den Blastoporus und den Schwanzdarm bei Eidechsen und Selachiern, in: Zool. Anz., Jahrg. 12, 1889, No. 311.

- RABL, C. ('89), Theorie des Mesoderms, in: *Morph. Jahrb.*, V. 15, 1889.
- RAUBER, A. ('77), Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere, in normaler und pathologischer Beziehung, Leipzig 1877.
- ('79), Die Lage der Keimpforte, in: *Zool. Anz.*, Jahrg. 2, 1879, No. 38.
- ('80), Die Gastrula der Wirbelthiere und die Allantois, *ibid.* Jahrg. 3, 1880, No. 53.
- ('83), Noch ein Blastoporus, *ibid.*, Jahrg. 6, 1883, No. 134, 135.
- REINHARD, W. ('88), Entwicklung der Keimblätter, der Chorda und des Mitteldarmes bei Cyprinoiden, *ibid.*, Jahrg. 11, 1888, No. 293.
- REPIACHOFF ('83 a), Bemerkungen über die Keimblätter der Wirbelthiere, *ibid.*, Jahrg. 6, 1883.
- ('83 b), Zur Morphologie des „Primitivstreifens“, *ibid.*
- ROBINSON, A., and ASHETON, R. ('91), The formation and fate of the primitive streak, with observations on the archenteron and germinal layers of *Rana temporaria*, in: *Quart. Journ. Micr. Sc.*, N. S. V. 32, 1891.
- RÜCKERT ('85), Zur Keimblätterbildung bei Selachiern, München 1885.
- ('87), Ueber die Anlage des mittlern Keimblatts und die erste Blutbildung bei *Torpedo*, in: *Anat. Anz.*, Jahrg. 2, 1887, No. 4 u. 6.
- ('89), Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern, *ibid.*, Jahrg. 4, 1889, No. 12.
- SAMASSA ('95 a), Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere, II. Amphibien, in: *Arch. Entw.-Mech.*, V. 2, 1895.
- ('95 b), Ueber die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbelthieren, in: *Verh. D. Zool. Ges.* 1895.
- ('96), Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere, III. Teleosteer, in: *Arch.-Entw. Mech.*, V. 3, 1896.
- SARASIN, P. u. F. ('87), Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86, V. 2, Wiesbaden 1887.
- SCHULTZ, A. ('77), Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische, in: *Arch. Mikr. Anat.*, V. 13, 1877.
- SCHULTZE, O. ('87), Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches, in: *Festschrift KÖLLIKER*, Leipzig 1887.
- ('88), Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von *Rana fusca*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 47, 1888.
- ('90), Ueber die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies, in: *Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg*, N. F. V. 23, 1890.
- ('96), Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere, 1. Hälfte, Leipzig 1896.
- SCHWARZ, D. ('89), Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 48, 1889.

- SCHWINK, F. ('87), Ueber die Gastrula bei Amphibieneiern, in: SB. Ges. Morph. u. Phys. München, V. 3, 1887.
- ('89), Ueber die Entwicklung des mittlern Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien, München 1889.
- SCOTT, W. B. ('79), On some points in the early development of the common newt, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., N. S. V. 19, 1879.
- ('82), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten, in: Morph. Jahrb., V. 7, 1882.
- SELENKA ('82), Keimblätter und Gastrulaform der Maus, in: Biolog. Centralbl., V. 2, No. 18, 1882.
- ('87), Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere, Hft. 4, Wiesbaden 1887.
- SEMON, R. ('93), Die äussere Entwicklung des *Ceratodus Forsteri*, in: SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel, 1893.
- SIDEBOTHAM, H. ('89), Note on the fate of the blastopore in *Rana temporaria*, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., N. S. V. 29, 1889.
- SOBOTTA ('96), Die Gastrulation von *Amia calva*, in: Verh. Anat. Ges., 1896.
- SPENCER, B. ('85), On the fate of the blastopore in *Rana temporaria*, in: Zool. Anz., Jahrg. 8, 1885, No. 188.
- STRAHL, H. ('81), Ueber die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse, in: Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1881.
- ('82 a), Beiträge zur Entwicklung der Reptilien, Habilitat.-Schr. Leipzig 1882.
- ('82 b), Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*, in: Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1882.
- ('83), Ueber Canalis neurentericus und Allantois bei *Lacerta viridis*, *ibid.*, Jahrg. 1883.
- ('84), Ueber Wachstumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis* in: Abh. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., V. 13, 1884.
- ('95), Zur Kenntniss der Reptilien-Entwicklung, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 4, 1894.
- VIRCHOW, H. ('95), Ueber den Keimhautrand der Salmoniden, in: Verh. Anat. Ges., 1895.
- WALDEYER, W. ('83) Archiblast und Parablast, in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 22, 1883.
- WELDON, W. F. R. ('83), Note on the early development of *Lacerta muralis*, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., N. S. V. 23, 1883.
- WENCKEBACH, K. F. ('86), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische, in: Arch. Mikr. Anat., V. 28, 1886.
- ('91), Der Gastrulationsprocess bei *Lacerta agilis*, in: Anat. Anz., Jahrg. 6, 1891, No. 2 u. 3.
- VAN WIJHE ('84), Ueber den vordern Neuroporus und die phylogenetische Function des Canalis neurentericus der Wirbelthiere, in: Zool. Anz., Jahrg. 1884.

- WILL, L. ('93 a), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, 1. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydactylus facetanus* SCHREIB.), in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat., 1893.
- ('93 b), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, 2. Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (*Cistudo lutaria*), *ibid.*
- ('95), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, 3. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (*Lacerta*), *ibid.*, V. 9, Anat., 1895.
- WOLFF, W. ('86), Die beiden Keimblätter und der Mittelkeim, in: Arch. Mikr. Anat., V. 28, 1886.
- ZIEGLER, F. ('92), Zur Kenntniss der Oberflächenbilder der Rana-Embryonen, in: Anat. Anz., Jahrg. 7, 1892, No. 7 u. 8.
- ZIEGLER, H. E. ('82), Die embryonale Entwicklung von *Salmo salar*, Inaug.-Diss., Freiburg i. B. 1882.
- ('87), Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen, in: Arch. Mikr. Anat., V. 30, 1887.
- und F. ZIEGLER ('92), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*, in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 39, 1892.
-

## Erklärung der Figuren.

## Tafel 34—37.

Für alle Figuren der Tafeln und für alle Textfiguren gelten folgende Bezeichnungen:

<i>az</i> animale Zellen,	<i>rr</i> Rückenrinne,
<i>ch</i> Chorda,	<i>rw</i> Rückenwülste,
<i>dp</i> Dotterpfropf,	<i>sp</i> Seitenplatte des Mesoderms,
<i>en</i> Entoderm,	<i>ud</i> Urdarmhöhle,
<i>fh</i> Furchungshöhle,	<i>ur</i> Umschlagsrand,
<i>h</i> Haufen von vegetativen Zellen,	<i>vl</i> vordere Blastoporuslippe,
<i>hl</i> hintere Blastoporuslippe,	<i>vz</i> vegetative Zellen,
<i>mp</i> Mittelplatte des Mesoderms,	<i>x</i> Berührungsstelle der animalen und vegetativen Zellen in der dorsalen Urdarmdecke.
<i>nr</i> Medullarrohr,	
<i>ms</i> Mesoderm,	

## Tafel 34.

Fig. 1—12, 26, 28. Keimscheiben von *H. rostratus*. Vergr. 12.

Fig. 13—23, 29, 30, 37. Keimscheiben von *H. alternans*. Vergr. 12.

Fig. 1. Auftreten der queren Furche am Hinterrand, Beginn des Umschlags der animalen Zellen.

Fig. 2—23. Einkrümmung des Umschlagsrands, Anlage der Rückenrinne und Rückenwülste und Bildung des Dotterpfropfs und des Embryonalschildes.

Fig. 26, 28—30, 37. Anlage der Medullarwülste, Schluss des Medullarrohrs, Auftreten der ersten Urwirbel.

## Tafel 35.

Fig. 24, 24, 27, 31, 32, 36, 38. Keimscheiben von *H. rostratus*.

Fig. 33—35, 39—40. Keimscheiben von *H. alternans*. Vergr. 12.

Verschwinden der Rückenwülste, Anlage der Medullarwülste, Schluss des Medullarrohrs, Auftreten der ersten Urwirbel.

Fig. 41. Stück einer Keimscheibe von *H. alternans* (Furchungsstadium). ZEISS,achr. Object. C, Oc. 2. Vergr. 130.

Fig. 42. Theil einer Keimscheibe von *H. rostratus* (Ende der Furchung). Vergr. wie Fig. 41.

Fig. 43 und 44. Mediane Längsschnitte durch Keimscheiben von *H. alternans* (Beginn des Umschlags der animalen Zellen). Vergr. 60. ZEISS A, Oc. 2.

Fig. 45. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo von *H. alternans*, älteres Stadium des Umschlags der animalen Zellen, Bildung des hintern Blindsackes. Vergr. wie Fig. 43 u. 44.

Fig. 46. Seitlicher Längsschnitt durch den Embryo der Fig. F. Vergr. wie Fig. 43 u. 44.

#### Tafel 36 und 37.

Die Figuren sind gezeichnet bei ZEISS C, Oc. 2 (Vergr. 130); Fig. 48 u. 49 zeigen Schnitte durch Embryonen von *H. rostratus*, Fig. 47, 50—56 von *H. alternans*.

Fig. 48 u. 49. Mittlerer und seitlicher Theil eines Querschnitts durch den hintern, etwas vor der vordern Blastoporuslippe gelegenen Theil einer Keimscheibe.

Fig. 47, 50, 51. Theile von medianen Längsschnitten; zeigen die Grenze des hintern und vordern Abschnitts der dorsalen Urdarmwand.

Fig. 52—56. Fünf in kurzen Abständen auf einander folgende Querschnitte; zeigen die allmähliche Einlagerung der Mesodermplatte in das Entoderm und dessen Unterwachsung.

Die Figg. 57—60 stellen seitliche Längsschnitte durch Embryonen von *H. rostratus* dar, um die Unterwachsung des Mesoderms durch das Entoderm zu zeigen; die Figg. 61—66, welche Schnitte durch Embryonen von *H. alternans* wiedergeben, stellen die Bildung der Chorda aus dem Mesoderm dar.

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

# Ueber Entwicklungsstadien der Vorniere und Urnieren bei *Myxine*.

Von

Dr. Otto Maas,  
Privatdocent in München.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

---

Hierzu Tafel 38–41.

Nach einer längern Pause ist in letzter Zeit das Excretionssystem der Myxinoiden zum Gegenstand einer um so lebhaftern Erörterung gemacht worden. Für die morphologische Beurtheilung des Excretionsystems der Wirbelthiere überhaupt, insbesondere für die Festlegung der Begriffe Vorniere und Urnieren, sind ja schon lange die Verhältnisse bei *Myxine* von grundlegender Bedeutung gewesen, wie sie nach dem Vorgang JOH. MÜLLER'S (3) von W. MÜLLER in seiner bekannten Arbeit beschrieben wurden (4). Indessen sind seine Mittheilungen nicht erschöpfend, und zwei kleinere spätere Untersuchungen, die eine von WELDON an *Bdellostoma* (14), die andere von KIRKALDY an *Myxine* ausgeführt (2), zeigen in nicht unwesentlichen Punkten von MÜLLER und auch unter einander Abweichungen. Eine erneute Untersuchung war daher um so eher am Platz, als in der Zwischenzeit auch die sich anknüpfenden Fragen durch Entdeckungen auf anatomischem wie embryologischem Gebiet — es sei nur an die Arbeiten von BOVERI (1), RÜCKERT (7), SEMON (9) und VAN WIJHE (17) erinnert! — eine wesentliche Erweiterung und Verschiebung erfahren hatten. Eine solche Nachuntersuchung ist, während ich selber mit dem gleichen Gegenstand beschäftigt und nahezu zu Ende gekommen war, von versirter Seite, von SEMON erschienen (10), hat aber den Streit der Meinungen nicht geschlichtet, sondern nur noch schärfer

entfacht, indem SEMON's weniger in den Befunden als in der Deutung von den Vorgängern abweichende Darstellung sehr bald durch SPENGLER auf das Nachdrücklichste bekämpft worden ist (12). Dies hat einen weitem Aufsatz SEMON's zur Folge gehabt (11), in dem wieder eine andre, von seiner ersten sehr verschiedene, aber dennoch mit SPENGLER nicht übereinstimmende Deutung der schwierigen Verhältnisse versucht wird, und der Streit hat sich, speciell in persönlichen und Detailfragen, noch weiter hinausgezogen. Davon abgesehen, handelt es sich im Wesentlichen um folgende Punkte: Man hat bisher im Excretionssystem der Myxinoiden scharf unterschieden: erstens eine cranial gelegene Vorniere, in der eine Vielzahl von Canälchen sich mit zahlreichen Trichtern in die Pericardialhöhle (Divertikel des Cöloms) öffnen und an deren distalem Ende ein grösserer Gefässknäuel liegt; zweitens eine Urniere, die mit streng segmentaler Anordnung von Harncanälchen und MALPIGHI'schen Körperchen an einem Sammelgang den weitaus grössern Theil des Myxinekörpers durchzieht. SEMON (10) unterscheidet nun ebenfalls Vor- und Urniere als zwei verschiedene Bildungen, will aber für seine früher geäusserte Ansicht (9), die letztere sei ein Abspaltungsproduct der erstern, auch hier eine Stütze finden, indem er den distalen grossen Glomerulus, der zu Vornierentrichtern in Beziehung steht, als *Mesonephros I* in Anspruch nimmt, weil seine Kapsel distalwärts auch mit den MALPIGHI'schen Körperchen der typischen Urniere zusammenhänge. Daraus ergibt sich eine zweite Abweichung von allen Vorgängern; denn es fragt sich nun: wo ist der Gefässknäuel der Vorniere? SEMON findet diesen in dem eigenthümlichen „lymphatischen Gewebe“ früherer Autoren, d. h. er spricht von einem System von Hohlräumen, „in dem eine gefässhaltige Gewebsmasse liegt“, die er als Glomeruli der Vorniere in Anspruch nimmt. In dieses System von Hohlräumen münden nach seiner Darstellung die Vornierencanälchen, und er bezeichnet diese Mündungen als Innentrichter, die Communicationen mit der Pericardialhöhle als Aussentrichter.

SPENGLER hat darauf hingewiesen (12, p. 54), dass gerade diese Pericardialcommunicationen gemäss SEMON's eigener früherer Definition (9) als Innentrichter bezeichnet werden müssten; denn sie öffnen sich in ein von der Leibeshöhle (unvollkommen) abgetrenntes Divertikel. (Aussentrichter, als solche, die sich direct in die freie Leibeshöhle öffnen, fehlten dann hier), und was SEMON als Innentrichter bezeichnet, sind nach SPENGLER überhaupt keine Trichter oder Oeffnungen, sondern blinde und geschlossene Enden der Canälchen. Die hier liegende Gewebsmasse ist nicht glomerulös, sondern umge-

bildetes Canälchengewebe (12, p. 55 u. fig. 2), und der grosse Glomerulus am distalen Ende (von SEMON als Mesonephros I bezeichnet), der zudem nicht in einer geschlossenen Kapsel liegt, sondern frei ins Cölum vorspringt, sei das typische Glomus der Vorniere.

Es hat dann SEMON in seiner zweiten Mittheilung (11), ohne allerdings seine Pronephrosschilderung aufzugeben, die Deutung sehr modificirt, indem er das früher als Mesonephros I in Anspruch genommene Gebilde nun ebenfalls zum Pronephros rechnet, ja sogar die Möglichkeit andeutet, dass auch der ganze distale Theil, die typische *Myxine*-Niere, nicht Mesonephros, sondern Pronephros sein könne. Auch in dieser, seiner ersten diametral entgegenstehenden Ansicht erblickt SEMON einen vollkommenen Beweis „für die Richtigkeit seiner allgemeinen Anschauungen an dem Wesen der Vorniere . . . sowie von der ursprünglichen Bedeutung der MALPIGHI'schen Körperchen“. Ueber letztere, die ja nach SEMON keine durch einen Gefässknäuel eingestülpten Canälchentheile, sondern abgekammerte Leibeshöhletheile sein sollen, bestehen die Differenzen gegenwärtig noch fort (11 a und 12 a).

Wenn daher meine Arbeit innerhalb kurzer Zeit die vierte ist, die über diesen Gegenstand erscheint, so wird man mir mit Recht die Frage vorhalten, ob ich denn etwas zur Klärung der Streitfragen beitragen kann. Ich glaube dies auf Grund meines Materials bejahen zu können, weil mir nämlich bedeutend jüngere Stadien zu Gebote stehen als meinen Vorgängern. Das jüngste von SEMON benutzte Exemplar maass 15 cm; darunter sind Exemplare überhaupt selten; ich hatte aber noch das Glück je eines von 13, von 9,8 und von 8,5 cm zu fangen. Letzteres war, wenn ich dem erfahrenen Fischer glauben darf, der in Alvarströmmen bei Bergen schon vielen Zoologen behilflich war, das kleinste, das er je gesehen<sup>1)</sup>. Diese kleinen Exemplare, ebenso wie grössere von jedem Alter bis zu etwa 45 cm, wurden an Ort und Stelle theils mit Pikrinsalpetersäure, theils mit dem Gemisch von Sublimat-Alkohol-Eisessig conservirt und später hier in Serienschritte zerlegt. Es zeigten sich besonders unter den kleinsten Stadien nicht unwesentliche Verschiedenheiten im Excretionssystem, deren Aufeinanderfolge wohl auch Rückschlüsse auf noch frühere, bis jetzt noch nicht gefundene Stadien der Entwicklung erlaubt.

\*

\*

\*

1) In der Literatur wird noch von BEARD ein solches von 6 cm erwähnt, in: *Anat. Anz.*, V. 8, p. 59; vom Excretionssystem aber wird da nichts weiter gesagt als: „the pronephros was functional“.

## 1. Die eigentliche Niere, der sog. Mesonephros.

Meine Beschreibung beginne ich mit demjenigen Theil des Excretionssystems, der die grösste Länge des Myxinekörpers durchzieht, der eigentlichen Niere. Es sind dies die bekannten und in viele Lehrbücher aufgenommenen Verhältnisse: segmental angeordnete MALPIGHI'sche Körperchen, die je durch ein kurzes Canälchen mit dem ausführenden Gang in Verbindung stehen <sup>1)</sup>. Trotzdem sie aber schon seit JOH. MÜLLER (4) so erschöpfend beschrieben sind, dass nach SEMON (10, p. 170) „spätere Untersuchungen hier nichts Nennenswerthes hinzugefügt haben“, so haben sich doch gerade hier in neuester Zeit wieder Differenzen ergeben. Diese beruhen in erster Linie auf der SEMON'schen Auffassung, wonach das MALPIGHI'sche Körperchen keine blasenartig aufgetriebene und durch den Gefässknäuel wieder eingebuchtete Strecke des Harncanälchens darstellt, sondern ein abgeschnürtes Divertikel des Cöloms, in zweiter Linie in der Darstellung der Gefässversorgung, in der SEMON und SPENGLER nicht übereinstimmen.

Ohne in das Persönliche dieses Streites (12a, 11a) einzugehen, bemerke ich, dass man bei der allgemeinen Auffassung des erstern eine Zeichnung, wie sie seine fig. 8 der ersten Arbeit nun doch einmal für den unbefangenen, nicht mit Lupe betrachtenden Leser darbietet, erwarten muss, wo das Canälchen keinen Uebergang in die Kapsel bildet, sondern mit einem Trichter scharf abgesetzt in den weiten Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens einmündet, und wo der Glomerulus ebenfalls nicht das typische Verhalten zur Kapsel aufweist, sondern „frei in diese hineinragt“. SEMON selbst allerdings will in seinen späteren Mittheilungen (11, 11a) diese Zeichnung nicht so aufgefasst wissen und erklärt das MALPIGHI'sche Körperchen für ein gewöhnliches, das den typischen Umschlag der Kapsel auf

---

1) Es existiren in der Literatur zwar anatomische Bilder des ganzen Systems wie der einzelnen Canälchen in Aufsicht und von letztern auch Schnitte, jedoch kein allgemeines Querschnittsbild, das die Lagerung am Cölom, das Verhalten zum umgebenden Gewebe etc. darstellte. Ich habe dies in Fig. 2 nachzuholen gesucht, die einem 9,5 cm langen Thier etwas hinter der Mitte entnommen ist und zwischen dem Excretionssystem der beiden Seiten die grosse Körperarterie, die links sehr starke, rechts fast rudimentäre Vene, ferner das dorsale Mesenterium mit der Darmwand zeigt, sowie die von letzterer frei in das rechte Cölom vorspringende Genitalfalte.

den Glomerulus zeige, wie es nach SPENGLER auch der Fall ist. Nun ist dies andererseits gar nicht so selbstverständlich gerade bei der von SPENGLER hervorgehobenen Art der Gefäßversorgung. Wenn hier wie sonst die Gefäße des Glomerulus an derselben Stelle ein- wie austreten würden, dann wäre auch der typische Umschlag des Canälchenepithels von dieser einen Stelle aus um den Gefäßknäuel herum und wieder zurück, leicht zu denken, wenn aber Ein- und Austrittsstelle des Gefäßes von einander entfernt oder sogar an entgegengesetzten Stellen liegen, dann ist ein continuirlicher Kapselüberzug viel schwerer vorzustellen, und wenn vollends, wie es SPENGLER angiebt, mehrere Gefäße ein- oder austreten können, dann muss die Kapselwandung durchbrochen werden, und es erscheinen der Hohlraum des MALPIGHI'schen Körpers und die Gefäßbildungen von einander unabhängig.

Es ist also zunächst zu prüfen, wie sich das Canälchenepithel beim Eintritt in die Kapsel und ferner, wie sich das Kapsel-epithel in seiner ganzen Ausdehnung sowohl als viscerales, den Glomerulus bedeckendes Blatt, als auch als parietales Blatt beim eventuellen Austritt resp. Durchbruch von Gefäßen verhält.

Für die Entscheidung des ersten Punktes sind Querschnittserien im Allgemeinen nicht günstig. Bei der Orientirung der MALPIGHI'schen Körperchen und Canälchen, die meist in sehr spitzem Winkel, fast parallel zum Gang und zur Längsaxe des Thieres stehen (Fig. 28), wird auf mehreren Schnitten neben dem Gang nur das Canälchen, dann sofort die BOWMAN'sche Kapsel getroffen und es ist die Continuität beider besonders dann schwer zu erkennen, wenn, wie häufig, der Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens zu einem blossen capillaren Spalt reducirt, d. h. das viscerales Blatt der Kapsel dem parietalen dicht anliegt. Oefters aber ist das Lumen auch recht weit, und wenn dann das Canälchen sammt Kapsel in weniger spitzem Winkel zum Gang steht, so kann man an einem günstigen Schnitt das Lumen vom Gang an durch das Canälchen bis an das entgegengesetzte Ende der Kapsel verfolgen. Einen solchen „Schräg“schnitt bilde ich ohne Schematisirung in Fig. 2 ab. Die Continuität von Canälchen und BOWMAN'scher Kapsel wird hier am besten durch die allmähliche Modification des Canälchenepithels veranschaulicht. Dasselbe (*uc*) beginnt fast ohne Uebergang am Gang (*G*), von dessen Epithel es sich durch Mangel der Streifung, durch intensivere Färbung, die ovalen, viel dichter stehenden Kerne und viel geringere Höhe unterscheidet, doch kann es immerhin noch als Cylinderepithel bezeichnet werden. Beim Eintritt in die Kapsel wird es nicht sofort flach, sondern es

kommen zunächst mehr cubische Zellen, dann flachere und so fort bis zu ganz platten Elementen. Auch in Fig. 3, die einen Längsschnitt durch einen etwas complicirteren MALPIGHI'schen Körper darstellt, ist diese allmähliche Umformung zu erkennen. Ein schroffes, trichterartiges Absetzen, wie es SEMON abbildet (10, fig. 8) und postulirt (11, p. 128), habe ich nie gesehen. Auch die Tunica propria, die den Gang und das Canälchen umscheidet, ist noch an der Kapsel ausserhalb der cubischen und flachen Zellen zu erkennen. (Weiter nach aussen grenzt sich eine straffere Bindegewebshülle, die Adventitia, vom lockeren Bindegewebe gut ab.) Mitunter ist selbst an der Umhüllung des Gefässknäuels, am visceralen Blatt der Kapsel, das Epithel noch cubisch geblieben (Fig. 3); auch versprengte Urnierentheile, wie solche in Segmenthöhe der Vorniere, aber ganz getrennt von ihr vorkommen, zeigen eine von cubischen Canälchenzellen begrenzte Erweiterung des Canälchens zu einer Kapsel (Fig. 19).

Am unzweideutigsten jedoch kann man sich von der Einheitlichkeit von Kapsel und Canälchen an noch in Bildung begriffenen MALPIGHI'schen Körperchen überzeugen. Solche sind bei den jungen Exemplaren im caudalen Theil des Excretionssystems anzutreffen, während weiter caudalwärts überhaupt keine mehr gebildet werden und der Gang allein eine Reihe von Segmenten bis zum Ausführporus durchzieht.

Schon die typischen, in der Mitte des Körpers liegenden Canälchen unterscheiden sich durch ihren geraden und sehr kurzen Verlauf von dem sonstigen Bild eines gewundenen Urnierencanälchens; je weiter man aber caudalwärts geht, um so unscheinbarer werden die Canälchen, so dass sie zuletzt kaum mehr diesen Namen verdienen, sondern weiter nichts darstellen als eine stielartige Communication des MALPIGHI'schen Körperchens mit dem Gang, in dessen Epithelwandung sie völlig verschwinden. Noch weiter caudalwärts folgen aber Körperchen, die überhaupt nicht mit dem Gang in Zusammenhang stehen und zunächst den Eindruck blosser Glomeruli machen. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man aber auch an ihnen, mindestens an der Gangseite, einen doppelten Epithelüberzug von cubischen oder sogar cylindrischen Zellen (Fig. 5), und dann schliesst sich eine kleine compacte Masse ebensolcher Zellen an, das Bildungsmaterial für das Canälchen (Fig. 5 *uc*). In andern Fällen ist schon ein Hohlraum zu erkennen (Fig. 4), ein blindes Säckchen, das noch nicht mit dem Gang communicirt, und darauf würde dann (zeitlich) das oben erwähnte Verhalten folgen, dass ein kurzes Canälchen die Kapsel mit dem Gang in Verbindung setzt. Die Ausbildung der

letztern überwiegt bedeutend über die des Canälchens, quantitativ wie zeitlich; die Kapsel ist, allerdings noch aus cubischem Epithel bestehend, schon lange vorhanden, wenn das Canälchen nur erst angelegt ist, und bleibt auch bei weiterer Ausbildung grösser als der Canälchenstummel. Es ist klar, dass nach diesen Befunden der Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens nicht als Cölomdivertikel angesprochen werden kann.

Der eigentliche Glomerulus bietet ebenfalls nicht ganz das typische Bild eines engen Halstheils an der Ein- und Austrittsstelle der Gefässe, wie sich auch aus dem oben betrachteten Schrägschnitt (Fig. 3) ersehen lässt. Ein Schnitt weiter ist das ausführende Gefäss und zwar im Winkel zwischen Canälchen und Gang (*y*) getroffen, während das zuführende, direct von der Aorta kommende einige Schritte früher an der fast entgegengesetzten Stelle der Kapsel (*z*) eintritt. Man könnte ein solches MALPIGHI'sches Körperchen im Gegensatz zum gewöhnlichen Verhalten, wo Ein- und Austritt an der gleichen Stelle stattfindet, nach der SPENGLER'schen Ausdrucksweise *bipolar* nennen<sup>1)</sup>. Es ist ohne weiteres einleuchtend, dass, da die Kapselverhältnisse, der Epithelumschlag auf die Ein- und Austrittsstelle und wieder zurück nicht dieselben sein können wie bei einem „unipolaren“ Körperchen. Dennoch findet kein Durchbrechen der Kapsel statt, sondern das austretende Gefäss geht neben der Kapsel vorbei. Schon JOH. MÜLLER hat dieses Verhalten gesehen und zeichnet die Ein- und Austrittsstelle

1) SEMON wendet gegen diese Bezeichnung ein (11 a, p. 262 Anm.), dass im Sinne JOH. MÜLLER's ein jeder Glomerulus als bipolares arterielles Wundernetz zu bezeichnen sei, weil aus ihm wieder ein Gefäss hervorgehe, im Gegensatz zu den unipolaren oder diffusen Wundernetzen, bei denen das Gefässnetz aufgelöst bleibe. Dann würde aber eine Bezeichnung für den wichtigen, von SEMON unterschätzten Unterschied in der Ein- und Austrittsweise fehlen, der das Wundernetz erst zu einem Glomerulus macht (s. u.). Ich würde vorschlagen, für die Wundernetze die Termini „diffus oder monocentrisch, resp. amphicentrisch“ beizubehalten, für die eigentlichen Glomeruli aber die Bezeichnung „unipolar“ gelten zu lassen, die wohl bei Niemand, der mit dem Bau eines MALPIGHI'schen Körpers vertraut ist, ein Missverständniss erwecken kann.

Im Uebrigen kann ich mir von der SEMON'schen Anschauung darüber kein klares Bild machen, nachdem er an gleicher Stelle davon spricht, dass möglicher Weise beide Gefässe die Kapsel „durchbrechen“. Von „durchbrechen“ kann doch bei nur zwei Gefässen keine Rede sein, sondern von „vor sich herwölben“. Hierin liegt aber gerade ein entscheidender Punkt der ganzen Frage, ob der Hohlraum Canälchenlumen oder Cölomdivertikel ist.

ein gutes Stück von einander entfernt (3, tab. 1, fig. 6 u. 7). Der Glomerulus, der dadurch eher einem gewöhnlichen Wundernetz gleicht, bildet dann keinen compacten kugligen Knäuel mit halsartig verengter Eintrittsstelle, sondern nur eine halbkuglige oder seichtere Hervorwölbung in die Kapsel. Es ist dies offenbar eine phyletische Vorstufe zum typischen „unipolaren“ Verhalten der Wirbelthiere, dessen Zustandekommen leicht zu denken ist durch immer grössere Annäherung von Ein- und Austrittsstelle und dadurch resultirende stärkere Hervorwölbung des Gefässknäuels und innigere Aneinanderlagerung seiner einzelnen Schlingen, was ja doch den Unterschied eines Glomerulus von einer gewöhnlichen Wundernetz-artigen Bildung bedingt.

Diese Bipolarität der MALPIGHI'schen Körperchen war bei den von mir untersuchten jüngern Exemplaren so sehr das typische Verhalten, dass ich mit SEMON an der SPENGL'Schen Angabe von weitem zu- resp. ausführenden Gefässen zweifelte; doch konnte ich mich späterhin, namentlich bei ältern Exemplaren, auch von der „Multipolarität“ überzeugen. Sie bezieht sich aber, soviel ich durch Verfolgen der Serie nach Herkunft und Schicksal der Gefässe feststellen konnte, durchaus nur auf die austretenden (daran zu erkennen, dass diese sich sofort wieder zertheilen und zu einem Capillarnetz um den Gang werden, wovon noch die Rede sein wird). Das eintretende Gefäss ist stets in Einzahl vorhanden; nicht selten aber tritt ausser dem vorhin beschriebenen, die Kapsel im innern Winkel zwischen Glomerulus und Gang verlassenden Gefäss noch ein zweites mehr lateral aus (besonders ist dies in einem Längsschnitt zu erkennen, der wie Fig. 3 den ganzen MALPIGHI'schen Körper trifft), und mitunter ist noch ein drittes austretendes Gefäss an einer beliebigen Stelle der Kapsel zu sehen. Dadurch kommt entschieden mehr das Bild eines gewöhnlichen Wundernetzes als das eines compacten Glomerulus zu Stande. Auch findet beim Austritt dieser accessorischen Gefässe ein wirkliches Durchbrechen der Kapselwand statt, wie man an der fortschreitenden Abflachung der Epithelwandung leicht constatiren kann (Fig. 3), die diesseits der Austrittsstelle beginnt und sich jenseits derselben ebenso fortsetzt.

Das, resp. die aus einem MALPIGHI'schen Körper austretenden Gefässe begeben sich aber nicht sofort zur Vene, sondern lösen sich sofort wieder auf, um ein Geflecht um den Harnaufführungsgang zu bilden.

Dieses Verhalten ist insbesondere nach Injectionspräparaten von WILH. MÜLLER treffend beschrieben worden (4, p. 111), der von JOH. MÜLLER gemäss dessen Textbeschreibung angiebt, dass ihm die Venen noch unbekannt geblieben seien (4, p. 108). Es hat aber bereits dieser,

allerdings nicht im Text, sondern an einer versteckten Stelle, in einem Einschub vor der Figurenerklärung, eine Beschreibung davon geliefert (B, p. 165), die ich als sehr treffend, in einigen Punkten wörtlich anführe. „Es wurden die Arterien beobachtet, welche aus den Gefässkörpern herauskommen und sich dann in der Kapsel des Gefässkörpers und dem leitenden System verzweigen. . . . Der Ureter enthält aber auch einige arterielle Zweige, welche von den Gefässkörpern unabhängig sind und Zweige von den Aesten der Aorta zu den Seitenmuskeln sind.“

Nur wenige Ergänzungen mögen noch dieser Beschreibung hinzugefügt werden. Es ist hervorzuheben, dass das Gefässgeflecht nicht diffus den Harnleiter umschlingt, sondern, namentlich an jungen Thieren, sehr deutlich eine streng segmentale Anordnung zeigt. Es erweist sich dies bei der Durchsicht von Querschnittserien, indem Bilder wie Fig. 6, mit reicher Gefässvertheilung um den Gang, immer nur segmentweise einige Schnitte hinter einander auftreten und mit andern Regionen ohne Geflecht abwechseln, ebenso wie engeres und weiteres Lumen des Ganges; noch besser ist es an Längsschnitten oder an Aufsichtspräparaten eines ganzen Gangstücks (auch ohne Injection) zu sehen (vgl. Schema Fig. 28 u. 29). Die von JOIL MÜLLER geschenen, von W. MÜLLER nicht erwähnten weitem Gefässe, die unabhängig von den MALPIGHI'schen Körperchen direct an den Gang herantreten, sind besonders hinten sehr deutlich. Sie kommen an den Muskelarterien und biegen von diesen gerade vor deren Eintritt in die Musculatur ab, um ebenfalls an dem Gefässgeflecht um den Gang Theil zu nehmen. Aus diesem sammeln sich dann die Venen, um segmentweise zur Körpervene zu gehen, die links sehr gross, rechts fast rudimentär ist.

Alles dies spricht dafür, den Gang nicht als einfaches Ausführungsrohr, sondern noch als secernirenden Theil des Excretions-systems anzusprechen. Es hat dies auf Grund des streifigen Epithels, der Concremente, der Grössenverhältnisse im Vergleich zu den minimalen Canälchen schon BOVERI, allerdings in einer andern Beweisreihe hervorgehoben (1, p. 485). Auch der Bürstenbesatz der Epithelzellen verdient in dieser Beziehung Erwähnung.

Im hintersten Theil des Ganges, da, wo auf eine Strecke von etwa 16 Segmenten überhaupt keine Canälchen und Glomeruli mehr auftreten, wird auch die Geflechtvertheilung unregelmässiger. Die von den Muskelarterien abgehenden Zweige sind die einzigen Gefässe, die ihn noch sporadisch mit Geflecht umkleiden. Der Gang selbst wird im Gesamtquerschnitt wie im Lumen weiter und bleibt nicht kreisrund oder oval, sondern wird stark dorsoventral abgeplattet. So zieht

er caudalwärts, jedoch zuerst noch über das Niveau seiner Ausmündungsstelle hinaus, um sich dann wieder zurückzubiegen und wie der der andern Seite auf der Papille in der Kloake zu enden. Dieser Endtheil ist aber anderer Natur, indem an der Umbiegungsstelle (Fig. 7) das einfache Epithel des Ganges in ein vielschichtiges mit Schleimzellen wie das der Epidermis übergeht (*g. ect*), das dann auf diese letzte, nicht unbeträchtliche Strecke die Auskleidung des Ganges bildet.

## 2. Die Strecke zwischen der eigentlichen Niere und dem Pronephros.

Die segmentalen MALPIGHI'schen Körper hören cranialwärts etwa in Gallenblasenhöhe auf, und es folgt durch mehr als zwei Muskelsegmente bis zum Beginn des Pronephros ein strittiges Gebiet, über das die Ansichten der Autoren bis zu den jüngsten und eingehendsten Mittheilungen von SEMON sich sehr widersprechen. Während JOH. MÜLLER hier nur von „einem feinen Strang von Bindegewebe“ redet, „der keine Höhlung mehr enthält“ (3, p. 118), beschreibt W. MÜLLER, allerdings nur auf Grund von aufgehellten Flächenpräparaten, einen wirklichen Zusammenhang des Gangs mit der Vorniere „bei jüngern Thieren mit noch in der Anlage befindlichem Genitalapparat“ (4, p. 112). (Die Grösse wird nicht angegeben.) Das Lumen des Ganges wird fast verschwindend, die Epithelauskleidung soll aber noch erkennbar sein, gelegentlich auch ein Canälchen mit Glomerulus ansitzen, bis sich dann der schmale Gang, im Innern des Pronephros angelangt, wieder erweitert.

WELDON konnte sich bei *Bdellostoma* nicht von einer solchen Continuität des Ganges überzeugen (14, p. 121) und lässt bei jüngern Exemplaren höchstens Spuren bindegewebiger Verbindung, aber ohne Lumen gelten. KIRKALDY, die verschiedenaltrige Exemplare von *Myxine* untersucht hat, stellt jede Verbindung sehr bestimmt in Abrede (2, p. 353). Nach SEMON, der dieser Strecke besondere Aufmerksamkeit geschenkt und sie an mehreren Exemplaren nach vollständigen Querschnittsserien studirt und abgebildet hat (10, fig. 1, 3, 4), findet sich eine Verbindung „von Pronephros mit dem Vornierengang in keinem Falle“, und er darf dies mit um so grösserm Nachdruck aussprechen, als er auch im eigentlichen Pronephros keinen Gang findet, sondern das, was WELDON „central duct“ nennt, als den venösen Sinus erkannt hat, das, was KIRKALDY u. A. Gang nennen, als „Hohlraum des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere“ deutet. Wenn er auf der andern Seite doch von einem Zusammenhang redet, so ist

damit eine Verbindung gemeint, die zwischen den MALPIGHI'schen Körpern der Urniere und entsprechenden Bildungen in der Vorniere bestehen soll; es ist aber hierzu zu bemerken, dass die Deutung der hier in Betracht kommenden Gebilde noch gar nicht feststeht und auch bei SEMON selbst sehr gewechselt hat. Das cranialste derselben (früher von ihm als Mesonephros I bezeichnet, jetzt auf SPENGLER's Einwand hin als Vornierentheil anerkannt, s. o. p. 475) steht allerdings caudalwärts mit der Kapsel von MALPIGHI'schen Körpern in Verbindung, die er früher als Mesonephros II bezeichnet hatte. Aber erst die als Mesonephros III bezeichneten Gebilde zeigen auf seinen Figuren (tab. 1, fig. 1 u. 3) die typischen, für die segmentale Niere geltenden Verhältnisse, und gerade sie stehen in keinem speciellen Zusammenhang mit dem sog. Mesonephros II<sup>1)</sup>.

Ferner darf der allgemeinen bindegewebigen Verknüpfung, die ja bestehen muss, kein zu grosser morphologischer Werth beigelegt werden. Medial von den Harnwegen ziehen ja die grossen Gefässe (s. Fig. 1), und alle diese Gebilde zusammen sind von Bindegewebe eingehüllt und an der dorsalen Wand der Leibeshöhle ventral der Chorda befestigt. Auch wo die Gänge aufgehört haben, ist natürlich, schon der Gefässe wegen, solches Bindegewebe vorhanden (Fig. 11, 12 etc.), ohne dass man es darum als strangförmiges, lumenloses Rudiment des Ganges deuten dürfte. Wirkliche Theile eines excretorischen Systems, resp. Rudimente, die dazwischen auftreten, markieren sich sehr deutlich als solche und sind, auch wenn sie sich einige Schritte weit in blosser Stränge verlieren, noch als solche vom gewöhnlichen verbindenden Gewebe gut zu unterscheiden. Der grösste Theil der intermediären Strecke aber — dies ist hervorzuheben und für den Untersucher, der sonst auf jedem Schnittbild ebenso gut wie Darm und Chorda das Nierensystem zu sehen gewohnt ist, doppelt auffällig — ohne jede Spur eines excretorischen Theils (Fig. 11).

1) Die betreffenden Körper stehen nur entweder mit dem Gang oder mit dem Pronephros in Verbindung. SEMON sagt, dass er mehrfach einen Zusammenhang nach vorn mit der Vorniere und nach hinten mit dem Gang beobachtet habe (11, p. 135): von allen abgebildeten Fällen solcher Körperchen trifft dies aber nur einmal zu (fig. 3, linke Seite). Jedoch auch an diesem Körperchen ist nicht wie für die typischen der Urniere ein Aortenast eingezeichnet, und mit den letztern steht es, wie gesagt, in keiner Verbindung. Wenn der Zerfall eines grossen MALPIGHI'schen Körpers in isolirte Kapseln (SEMON, 11, p. 136) ein „progressiver Vorgang“ ist, warum sollte dann die Verbindung der Kapseln gerade da aufhören, wo die segmentale Niere anfängt?

Diejenigen excretorischen Gebilde, die vereinzelt dazwischen auftreten, sind recht verschiedenartiger Natur und sollen hier noch etwas näher besprochen werden.

Schon der cranialste Theil der eigentlichen Niere zeigt vor dem Aufhören einige Besonderheiten. Die MALPIGHI'schen Körperchen folgen etwas schneller auf einander als die Segmente, namentlich das vorletzte und letzte liegen so nahe, dass das zum letzten gehörige Canälchen auf der Höhe der Kapsel des vorletzten erscheint und ihre Kapseln selbst sich fast berühren. Die Verhältnisse der Urnierentheile sind gerade entgegengesetzt wie beim Aufhören im caudalen Theil. Während dort die Canälchen immer kleiner werden und zuletzt verschwinden, aber Gefässgeflechte noch zu sehen sind, so sind hier die cranialsten Canälchen länger als die übrigen, und es kann sogar noch ein letztes, sehr lang ausgezogenes Canälchen folgen, das blind, ohne Glomerulus endigt und das blinde Ende des Ganges überragt. Dessen Aufhören erfolgt sehr plötzlich; zuerst erscheint sein Durchmesser stark verkleinert, das Lumen zeigt aber noch seine charakteristische Sternform und das Epithel seine Streifung (Fig. 8); dann folgt eine kurze Strecke mit gewöhnlichem rundem Lumen, aber noch mit charakteristischem Epithel, so dass sich der Gang, trotzdem er nun nicht mehr mächtiger ist als das daneben liegende Canälchen, von diesem dennoch gut unterscheidet (Fig. 9); dann folgt nur noch ein Strang, der aber immer noch von hellern und anderskernigen Zellen als die des Canälchens gebildet ist (Fig. 10), und dann völliges Aufhören, ohne dass auch noch eine Spur eines Rudiments erkennbar wäre. Das Canälchen allein ist noch auf eine Strecke weiter zu verfolgen, aber verschwindet dann auch, und es ist nur noch das gewöhnliche Bindegewebe zu erkennen (Fig. 11).

Was nach dieser Lücke zunächst cranialwärts folgt, ist ein geräumiger Hohlraum mit einem wohl ausgebildeten Gefässknäuel von üblicher Bipolarität, d. h. der Glomerulus bildet in die Kapsel hinein eine breitbasige Hervorwölbung, und Ein- und Austrittsstelle des Gefässes liegen ziemlich weit aus einander. Das Kapselepithel mit Tunica propria ist gut zu erkennen. Schon dadurch erweist sich das Körperchen nicht als Uebergangsgebilde, sondern als zur segmentalen Niere gehörig. Noch besser erhellt das aus dem Vergleich verschiedenaltiger Stadien; bei jüngern ist die Entfernung dieses vereinzelt Körperchens vom Cranialende der eigentlichen Niere nicht so gross, und bei den jüngsten Exemplaren sieht man das letzte craniale

Canälchen, den Anfang des Ganges überragend, sich noch weit nach vorn fortsetzen und eventuell noch eine stielförmige Verbindung bis zur Kapsel des in Rede stehenden Glomerulus bilden. Diese ist also ebenfalls Fortsetzung des Canälchenepithels und das ganze Körperchen ein typisches Mesonephrosgebilde.

Was nun nach einer weitem Lücke erscheinen kann, sind kurze und gerade canalartige Theile, jedoch von zweierlei Beschaffenheit. Im einen, seltenern Fall ist ihr Durchmesser der eines Mesonephros-canälchens, dem auch das Epithel in Färbung etc. zu vergleichen ist; auch liegen sie wie ein solches mehr dorsal und medial (Fig. 12). Im andern Fall erscheint ein Hohlraum mehr ventral und lateral so wie der Gang und direct am Cölom liegend (Fig. 13). Auch in Bezug auf Durchmesser und Lumen ist dieser Hohlraum eher einem Gangstück als einem Canälchen ähnlich; doch ist sein Epithel mehr tingirt und trägt die Kerne nicht so basal wie der eigentliche Gang. Es bildet so ein Mittelding zwischen Gang und den gleich zu besprechenden Vornierencanälchen.

In einem einzigen Fall habe ich auch noch eine zweite isolierte Kapsel in diesem Bereich gesehen und ferner in einem andern Fall noch viel weiter cranialwärts, schon in Segmenthöhe der Vorniere, jedoch ganz von ihr getrennt und viel mehr dorsal gelegen, ein isolirtes Stück Canälchen, das nach einer halsartig verengten Strecke sich zu einer Art Kapsel erweiterte (Fig. 19). In dieser lag ein kleiner Glomerulus, der aus einem sehr schwachen Gefäss hervorging. Das Epithel des Canälchens war vom Charakter der oben erwähnten Rudimente (Fig. 12). Die Vermuthung ist naheliegend, hierin einen verstreuten Urnierentheil zu sehen.

Noch ehe das Niveau der Vorniere selbst erreicht ist, treten Gebilde auf, die man als caudalwärts in das intermediäre Gebiet hinabgeglittene Vornierentheile ansprechen kann. Sie zeigen ihre Zugehörigkeit dadurch, dass sie mit der Vorniere strangförmig verbunden sind und ferner wie die Theile dieser in einen venösen Hohlraum eingebettet liegen. Auch ist das eigenthümliche, der Vorniere allein zukommende Gewebe, das bald als lymphatisch, bald als glomerulös bezeichnet wird (s. o. S. 474), in ihnen zu erkennen (Fig. 14), ebenso wie die charakteristischen Tubuli. Diese sind viel weiter als die des Mesonephros, nähern sich also darin mehr dem Gang, vor dem sie aber das stärker gefärbte Epithel voraushaben. Meist erscheinen zwei neben einander laufend (Fig. 14), die sich dann je nachdem in das glomerulöse Gewebe (Fig. 15 *gl. V*) oder einen Strang fortsetzen

(Fig. 15 *Ca. V*), ehe sie aufhören. Eines derselben zeigt meist zum Unterschied von typischen Vornierencanälchen ein sternförmiges Lumen wie der Gang. Zwischen Vornierencanälchen und Gang bestehen also Uebergänge, nicht aber zwischen Vornierencanälchen und Urnierenanälchen.

Alle Gebilde des intermediären Gebiets zeigen, wie dies rudimentäre Bildungen stets thun, verschiedene Grade der Abänderung; es lassen sich aber doch aus dem Vergleich mehrerer Exemplare die wichtigsten Züge erkennen. Die ganze Strecke ist bei Erwachsenen ausgedehnter als bei jüngern; bei ganz grossen Thieren ist von den besprochenen Gang- oder Glomerulus- oder Canälchentheilen keine Spur mehr zu erkennen.

Um kurz zusammenzufassen, so liegen also im intermediären Gebiet recht verschiedenartige Stücke; immer aber lässt sich die Zugehörigkeit zu der einen oder andern Bildung, entweder zum Mesonephros oder zum Pronephros (resp. Gang) nachweisen; von Uebergangsbildungen zwischen Pro- und Mesonephros kann hier schwerlich die Rede sein.

### 3. Die Vorniere.

Die Lage der Vorniere in der Herzgegend ist schon seit JOH. MÜLLER genau bekannt; über ihren Bau und ihre histologische Beschaffenheit existiren jedoch recht verschiedenartige Angaben seit der ausführlichen Darstellung von W. MÜLLER (4). Ueber diesen und die ihm folgenden Autoren hat SEMON eingehend referirt (10, p. 169 ff.); über SEMON's eigene Ansicht und SPENGL's scharfen Einspruch habe ich in der Einleitung berichtet (s. o. S. 474) und will deswegen hier gleich zur Besprechung der thatsächlichen Verhältnisse übergehen.

Zunächst ist an die Lage in der Pericardialhöhle und an die Einbettung in einen venösen Hohlraum zu erinnern, und dann lassen sich, so verschieden auch Deutung und Darstellung sind, doch unzweifelhaft dreierlei Dinge an der Vorniere grösserer Exemplare unterscheiden:

1) Canälchen resp. Trichter, die sich in die Pericardialhöhle, also in ein Divertikel des Cöloms, öffnen;

2) ein grösserer Gefässknäuel am distalen Ende und

3) ein eigenthümliches, strängeführendes Gewebe, das SPENGL als zusammengesetzt aus umgebildeten Canälchenepithelien ansieht, während SEMON in ihm zahlreiche Glomeruli erkennen will. Was die frühern Autoren noch ausser dem grossen Gefässknäuel an einzelnen

Glomeruli und ferner an Gangtheilen beschrieben haben, fällt ebenfalls hierher zu 3. Es liegt also in diesem Gewebe der Angelpunkt der ganzen Frage von der Deutung der Vorniere; denn auch die SEMON'sche abweichende Auffassung, wonach nicht, wie bisher allgemein angenommen, die zahlreichen Pericardialcommunicationen den sonstigen Leibeshöhlenostien der Vorniere entsprechen, sondern die innern Canälchenenden nach dem strittigen Gewebe zu, ist nur dadurch ermöglicht, dass er letzteres als „Umbildungsproduct des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere“ ansieht. [Als Hohlraum des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere bezeichnet SEMON bekanntlich das Leibeshöhlendivertikel; zahlreiche Glomeruli durchsetzen dasselbe und „erreichen die gegenüber liegende Wand. Indem sich dann Glomerulustissue auch an den Wänden ausbreitet, kommt der Hohlraum des MALPIGHI'schen Körpers scheinbar in das Innere des „Glomus“ zu liegen“ (10, p. 173)]. Gegen den Einspruch SPENGLER's, der das Gewebe als „Erzeugniss einer Metamorphose von Pronephrosencanälchen“ erklärt (12, p. 55) und von zuführenden Gefässen und andern Kennzeichen eines Glomerulus nichts wissen will, citirt SEMON W. MÜLLER's Angabe von kleinern Glomeruli ausser dem distalen und von 2—3 Gefässstämmchen an jeder Drüse.

Einen recht deutlichen Unterschied von einem Glomerulus zeigt das fragliche Gewebe nicht nur bei erwachsenen Exemplaren, wo ja starke secundäre Umbildungen eingetreten sind (vgl. KIRKALDY, p. 355), sondern auch an Stadien von 16—20 cm, wie sie SEMON geschnitten hat, so dass man, wenn man einen richtigen Glomerulus neben solchem Gewebe sieht, die Diagnose sofort stellen kann, zumal bei einer Färbung, die die Gefässwandungen hervorhebt. Gefässführende Theile nehmen in diesem strittigen Gewebe nur einen sehr geringen Raum ein; seine Hauptmasse besteht aus Zellensträngen, die in verschiedenartiger Richtung, öfters parallel zur Längsaxe hindurchziehen. Andererseits ist auch die grosse Unähnlichkeit dieser Stränge mit den Canälchenepithelien augenfallend. Da, wo die Canälchen ins fragliche Gewebe übergehen, ist eine scharfe Grenze, die Stelle der SEMON'schen „Innentrichter“; die Canälchenzellen verlieren ihren epithelialen Zusammenhalt, die Basalmembran hört plötzlich auf, und das anstossende strittige Gewebe zeigt trotz mancher Aehnlichkeit in den Kernen und trotz der Ancinanderlagerung der Zellen doch einen ganz andern Charakter (Fig. 24). An vielen Stellen sind die Zellen nicht zu Strängen, sondern zu compactern Nestern angeordnet. Die Kerne sind i. G. kleiner, nicht lang oval wie die der Canälchenzellen, sondern

kreisrund; besonders auffällig sind einzelne, vielleicht den Riesenzellen anderer Gewebe vergleichbare Elemente mit sehr grossem Kern, der mehr als den fünffachen Durchmesser der übrigen Kerne hat, und einem amöboid aussehenden Zelleib.

Es wäre also nach dem Aussehen des Gewebes die Zugehörigkeit schwer festzustellen, wenn nicht jüngere Stadien einigen Anhalt gäben. An solchen — es sind damit die kleinsten mir zur Verfügung stehenden Exemplare gemeint — erscheinen die Peritonealtrichter nicht in einer uncontrolirbaren Vielzahl, sondern in einer beschränkten und nachzählbaren Menge; auch stehen sie nicht wie beim Erwachsenen in radiär ausstrahlenden Büscheln zur Pericardialhöhle, sondern, wie auch SEMON erkannt hat (10, p. 174), vorzugsweise in zwei Längsreihen angeordnet, die einen lateral und mehr dorsal, die andern mehr median und ventral sich öffnend (Fig. 21 *tr.l* u. *tr.m*). Vor allem aber ist hervorzuheben, dass die innerhalb der Vene liegende Masse, das fragliche Gewebe, in das sich die Canälchen fortsetzen (resp. nach SEMON die Innentrichter öffnen), keine zusammenhängende Masse, auch keinen einheitlichen, von Glomeruli durchsponnenen Hohlraum darstellt, sondern aus einer beschränkten Anzahl ganz getrennter Abtheilungen besteht. Allerdings greifen die einzelnen Abtheilungen schuppenförmig über einander, so dass auf dem Querschnitt zwei und selbst drei neben einander getroffen sein können (Fig. 21, 22 etc.); aber eine scharfe Trennung durch bindegewebige Stränge, resp. durch den zwischenliegenden, mit Blut gefüllten Hohlraum der Vene selbst (Fig. 21) ist immer zu erkennen, und am Längsschnitt erscheint diese Trennung noch auf spätern Stadien zum Theil erhalten (Fig. 18). Es können dadurch für jede der Abtheilungen die wenigen zugehörigen Trichteröffnungen ermittelt und auf diese Weise, so zu sagen, Ordnung geschaffen werden für die auf spätern Stadien unentwirrbare Vielzahl von Trichtern und das ihnen allen gemeinsam zukommende strittige Gewebe.

In jeder Abtheilung lassen sich Canälchen, das daran anschliessende Gewebe sowie einige Gefässchlingen erkennen. Manche der Abtheilungen, besonders am cranialen Ende der Kopfuere sind von sehr einfachem Bau und kurzer Ausdehnung und besitzen nur wenige Trichter; es lassen sich von da bis zu den complicirten Bildungen mit geschlängelten Canälchen und zahlreichen Oeffnungen alle Uebergänge auffinden.

Der einfachste Fall, der mir zweimal vorgekommen ist, war der, dass ein ganz kurzes, sehr wenig gebogenes Canälchen nur einen

einzigen Trichter, und zwar einen lateral-dorsalen besass. Ohne sich scharf abzusetzen, ging der hohle Canal nach innen in ein kurzes, blindes Endstück ohne Lumen über, dessen Gewebe man am ehesten als proliferirendes Canälchenepithel bezeichnen könnte (Fig. 20); um dasselbe herum schlangen sich einige Gefässstücker (*Cap*). Der nächste Fall war der, dass ein etwas längeres und mehr gewundenes Canälchen zwei Trichter, einen lateral-dorsalen und einen ventral-medialen besass. Dass das Gewebe am blinden Ende dem Canälchen selbst zuzurechnen ist, ist hier sehr deutlich zu sehen; denn es verbindet hier den zum lateralen und den zum medialen Trichter führenden Schenkel zu einem continuirlichen Ganzen, das als Canal an andern Stellen auch einen durchgehenden Hohlraum sehen lässt. An der abgebildeten Stelle (Fig. 21 *x*) ist es nicht vollkommen epithelial, sondern compact und proliferirt, ohne indes die nächste Abtheilung zu erreichen. Auch hier sind einige Gefässschlingen, stellenweise mit recht weitem Lumen, ganz lacunenartig, deutlich zu erkennen.

Wie laterale und mediale Trichter aus einer Einstülpung zu Stande kommen könnten, das zeigt ein Fall, den ich als allerfrühestes Stadium bezeichnen und als Neubildung von Canälchen aus dem Peritonealepithel deuten möchte. Es scheint allerdings sonderbar, dass bei verhältnissmässig so grossen Individuen noch neue Canälchen auftreten sollen. Die betreffende Bildung erscheint aber nur gerade bei dem jüngsten der von mir untersuchten Exemplare, an ältern ist keine Spur mehr davon zu sehen; ferner ist sie sowohl rechts wie links in regelmässiger Weise an der gleichen Stelle zu finden, und zwar nahe dem Vorderende der Vorniere, unmittelbar hinter der vorhin erwähnten primitivsten Abtheilung, die aus einem Canälchen mit nur einem Trichter besteht. Es handelt sich um eine Leiste, die aus sehr hohem Epithel mit mehrzeiliger Kernlage zusammengesetzt (Fig. 22 *L*), sich vom übrigen Pericardialepithel scharf abhebt. Ihre Lage ist weder lateral noch median, sondern genau in der Mitte zwischen der sonstigen Lage der Trichter, an der vorspringendsten Stelle der Vorniere, natürlich ausserhalb der Vene. Auf der linken Seite war nur diese Leiste, auf einer grössern Anzahl von Querschnitten hinter einander getroffen, etwa 150  $\mu$  lang, zu verfolgen, ins Pericardöloin vorspringend und durch ihre histologische Beschaffenheit sich von dessen flacherem Epithel scharf abgrenzend. Auf der rechten Seite war die Bildung etwas weiter vorgeschritten (Fig. 23); es zeigte sich auf den ersten Schnitten ebenfalls nur die Leiste; auf den folgenden aber erschien sie schon eingebuchtet gegen die Vene zu.

Dann erschien die Einbuchtung in zwei Zipfel gegabelt (Fig. 23  $L_1$ ), der eine mehr lateral und aufwärts, der andere abwärts und median gerichtet, und ausserdem ein blindes Ende mit den proliferirenden Zellen (Fig. 23  $L$ ). Die Einbuchtungen scheinen die erste Andeutung der nach zwei Richtungen gestellten Canälchen bezw. Trichter zu sein, und das blinde Ende würde dem weiter wachsenden Theil des Canälchens entsprechen. Die ganze Bildung bettet sich in den venösen Sinus hinein und käme mit fortschreitendem Wachstum in denselben zu liegen, wie die übrigen Vornierencanälchen, mit denen sie durch epithelialen Zusammenhang im Pericard verbunden ist; auf spätern Stadien würde sie dann nicht mehr von den übrigen Abtheilungen zu unterscheiden sein.

Ich möchte noch — ohne jedoch irgend eine Homologie zu aufzustellen — auf die grosse Aehnlichkeit hinweisen, die diese Bildung mit den Stadien hat, die besonders bei Reptilien, über die Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges bekannt geworden sind, der ja unabhängig von den Pronephrostuben resp. dem Nierengang selbständig aus dem Peritonealepithel und zwar auf verhältnismässig spätem Stadium entsteht (vgl. WIEDERSHEIM 16, p. 542). Bei der prekären Stellung der Cyclostomen im System und bei der Vielfältigkeit der Hypothesen über die Ausleitung der Genitalproducte kann ich hier nicht in eine Discussion eingehen, sondern nichts als die Thatsache hervorheben, die ein Anderer vielleicht im Zusammenhang mit weiterm Material besser zu verwerthen vermag.

Um nun zu den Vornierenabtheilungen mit einem lateralen und einem medialen Trichter zurückzukehren, so ist die nächste Complication die, dass die Trichter sich wieder gabeln resp. verdoppeln; und zwar sind es im proximalen Theil vorzugsweise die lateral-dorsalen, im distalen Theil die ventralen Trichter, die sich so vermehren. Es kommen so Abtheilungen mit einem lateralen und zwei median-ventralen Trichtern zu Stande und umgekehrt oder, wenn weitere Vermehrung eingetreten ist, mit zwei Lateral- und vier Mediantrichtern etc. Eine weitere Complication tritt dann durch Schlingelung und weitere Gabelung der Canälchen selbst ein, sowie besonders dadurch, dass sie sich mit ihren blinden proliferirenden Enden erreichen. Es ist auf diese Weise einer complicirter gebauten Abtheilung nicht immer anzusehen, ob sie aus Vereinigung von einfachen Abtheilungen oder durch Gabelung von solchen entstanden ist, und auch bei den Abschnitten des jüngsten, von mir geschnittenen Stadiums von 8,5 cm ist nicht genau zu sagen, wie viel wirklich primäre, resp. segmentale es sein mögen. Auch

SEMON spricht von einzelnen „Canalsystemen“ (10, p. 174); deren Zahl ist jedoch bei den schon vorgeschrittenen Exemplaren, die ihm zu Gebote standen, individuell sehr schwankend geworden. Mir schienen es nach der Reconstruction der jüngsten Vorniere 8—9 Abtheilungen zu sein<sup>1)</sup>; die Zählung der Trichter ergab für die rechte und linke Seite eine auffällige Gleichheit, nämlich 30. Davon ist genau die Hälfte lateral, die Hälfte ventral-medial, so zwar, dass vorn mehr laterale, hinten mehr mediale liegen. Die vorderste Abtheilung enthält überhaupt nur zwei und zwar laterale Trichter, dann folgt die einfachste Abtheilung mit einem Lateraltrichter, darauf die blosse Epithelleiste; die mittlern Abtheilungen sind die complicirtesten, die hintern werden wieder einfacher. Alles weitere ergibt die Betrachtung des Schemas Fig. 28, das in Anlehnung an eine Reconstruction auf Millimeterpapier gefertigt ist, bei dem jedoch der Einfachheit wegen nicht sämtliche Abtheilungen eingezeichnet sind.

Was die Histologie anbelangt, so sind von frühern Beobachtern, insbesondere von W. MÜLLER, darüber sehr genaue Angaben gemacht worden (4, p. 113), auf die ich hier nur verweisen kann. Durch die Einbettung der Vorniere in den venösen Sinus und das hierdurch bedingte Zusammentreffen verschiedener Epithelien entstehen recht complicirte Bilder, die sich aber durch Vergegenwärtigung des Einstülpungsmodus sowie durch geeignete Tinction stets befriedigend auflösen lassen.

Hervorheben möchte ich nur eines, nämlich das Vorkommen von Wimpern, die bisher in den Canälchen vermisst wurden. W. MÜLLER stellt sie ganz in Abrede, sowohl bei frischem als an conservirtem Material, ebenso WELDON; KIRKALDY dagegen spricht von „Spuren“ von Bewimperung, SEMON glaubt an ihr Vorhandensein, nur konnte er sie nicht nachweisen wegen des Gerinnsels, das die Canälchen erfüllt und wohl auch KIRKALDY zu ihrer Angabe veranlasst haben mag. Dieses ist in der That sehr störend und verhindert, namentlich bei engem Lumen der Canälchen, Bestimmtes über die Wimpern auszusagen. An weiten Stellen jedoch sind solche, zumal bei den jüngsten Stadien, mit aller Schärfe zu sehen und können bei geeigneter Conservirung und Färbung (Bismarckbraun) noch mehr hervorgehoben werden (Fig. 25). Es sind ziemlich grosse, an der Basis kräftig an-

---

1) Dies stimmt genau mit der unterdessen erschienenen Angabe in der PRICE'schen Arbeit (5a, p. 218), wonach 8 oder 9 „tubules“ auf einen Pronephros kommen.

schwellende Geissehn, und zwar eine für jede Epithelzelle. Auch an spätern Stadien sind sie, wenn man weite Stellen aufsucht, z. B. die innern Enden der Canälchen, da wo sie ins strittige Gewebe übergehen (also an den SEMON'schen Innentrichtern) noch sehr deutlich und von Gerinnsel wohl unterscheidbar nachzuweisen.

Was am folgenden Stadium (9,8 cm) zunächst auffällt, ist die viel stärkere Theilung und Gabelung, sowohl nach aussen, der Pericardialhöhle zu, was die Trichter angeht, als nach innen, dem proliferirenden Gewebe zu, was die Canälchen selbst betrifft, und ferner das Vorhandensein grösserer Hohlräume, in die die Gabeläste der Canälchen ausgehen (Fig. 24). Oft sieht man drei und manchmal noch mehr Canälchenstrecken nach einem Hohlraum gehen, wie dies für spätere Stadien auch durch den Längsschnitt illustriert wird (Fig. 18), wo die Ramification noch ausgeprägter ist. Es rührt dies einerseits daher, dass der Verlauf der einzelnen Canalabtheilungen complicirter geworden ist, andererseits daher, dass sich mehrere Abtheilungen vereinigt haben können. Von einem gemeinsamen Gang durch die ganze Vorniere kann man aber hier nicht sprechen; es treten nur streckenweise solche grössern Hohlräume auf, die Verbindung geschieht durch die blinden, eines Lumens entbehrenden Canälchenenden, deren proliferirendes Gewebe sich bereits wieder umbildet, noch ehe das Stadium eines gemeinsamen grössern Gangs erreicht ist. Die Mehrzahl der Abtheilungen ist jetzt vereinigt, lassen aber ihre Nahtlinien so zu sagen noch erkennen; einzelne sind auch jetzt noch vollkommen getrennt. Die Trichter nach dem Pericard zu haben eine starke Vermehrung, ungefähr auf 100—120 erfahren, zeigen aber immer noch die Anordnung in zwei Reihen, einer lateral-dorsalen und einer median-ventralen. Das proliferirende Gewebe verliert seinen ursprünglich epithelartigen, resp. epithelbildenden Charakter, die Zellen werden, wie es auch KIRKALDY an spätern Stadien über die Umbildung von Canälchenepithel treffend beschreibt (2, p. 355), mehr fibrös und lang gestreckt, auch ihr Kern erscheint kleiner und gewinnt ein etwas anderes Aussehen. Zwischen den Zellen erscheint eine Art Grundsubstanz faseriger Art, in der sie liegen, ebenso wie die schon früher erwähnten Wanderzellen ähnlichen Elemente mit Riesenkernen. Auch die umpflüßenden Gefässe machen die Umbildung mit; sie bleiben nicht mehr aussen, sondern gerathen zwischen die Stränge und Ballen des neugebildeten Gewebes, lösen sich theilweise in dasselbe auf und participiren so an dem neu entstehenden eigenthümlichen Gewebe. Von diesem setzen sich dann die unverändert gebliebenen Canälchentheile um so schärfer ab, was

SEMON zur Annahme von besondern „Innentrichtern“ an dieser Grenzstelle veranlasst hat.

Die weitem Stadien sind die, die den bisherigen Untersuchungen, auch der SEMON's, zum Ausgang gedient haben. Nach aussen ist noch, unter Zuhilfenahme von Längsschnitten oder Constructionen, eine tief einschneidende Trennung einzelner Abtheilungen resp. „Canal-systeme“ zu constatiren; nach innen aber ist eine Verschmelzung eingetreten; es findet sich jetzt daselbst das oben erwähnte strittige lacunäre Gewebe, das, wie wir gesehen haben, sowohl Gefässtheile als Canälchentheile in sich birgt, sich aber von den verbliebenen Canälchen immer schärfer abgrenzt, so dass es in der That aussieht, als „mündeten die Canälchen innen in ein besonderes System von Hohlräumen“. Nunmehr bleiben die verbliebenen innern Canälchentheile auf dem erreichten Stadium der Entwicklung stehen und compliciren sich nicht weiter, die äussern Trichter vermehren sich dagegen immer noch lebhaft. Es kommt so auf dem Längsschnitt zu Bildern, wo die zahlreichen sich nach der Pericardialhöhle öffnenden Trichtercanäle immer mehr zusammenlaufen, um sich schliesslich in verhältnissmässig wenige, den frühern Abtheilungen etwa entsprechende Hohlräume fortzusetzen. Deren terminales Gewebe hängt zwar durch die ganze Vorniere hindurch zusammen, immerhin ist aber noch die abtheilungsweise Entstehung kenntlich (Fig. 18). Andeutungen einer Vereinigung zu einem Sammelgang sind in diesem innersten Gewebe ebenfalls mitunter wahrzunehmen; erstens kommen darin Stränge vor, die viel breiter als die gewöhnlichen, an Canälchen anschliessenden Stränge sind und die eine ausgesprochene Längsrichtung einnehmen, und ferner findet sich darin mitunter ein kleiner, auf dem Querschnitt sternförmiger Hohlraum zum Unterschied von einem gewöhnlichen Canälchen, ganz ähnlich wie im rudimentären Theil zwischen segmentaler Niere und Vorniere (s. o. S. 484 u. Fig. 13).

Die Umbildung des innen liegenden Gewebes schreitet weiter fort. Bisher konnte man in erster Linie von sich bildenden, noch nicht fertigen Canälchen sprechen, die sich in Gemeinschaft mit Gefässnetzen zu dem eigenthümlichen Gewebe umformten; auch waren die Gefässnetze noch mehr oder minder deutlich wahrzunehmen, was frühere Beobachter zur Annahme mehrerer Glomeruli veranlasst hat. Nunmehr aber werden auch Theile von bereits gebildeten Canälchen in die Umformung mit einbezogen (besonders an der Umbiegungsstelle eines Canälchenastes in einen andern kann man Bilder von sich auflösendem Epithel sehen), und so wird die Trennung

zwischen dem innern, intravenösen Theil und dem äussern pericardialen immer schärfer. Letzterer entwickelt seine Gabelung immer noch weiter, und schliesslich wird eine ausserordentlich grosse Anzahl von Trichtern erreicht, die nicht mehr in zwei Reihen, sondern in radiären Büscheln stehen. Das innere Gewebe wird mehr und mehr modificirt, „lymphatisch“, aus Strängen und Ballen bestehend, und erscheint einer Nebenniere, resp. ihrer Marksubstanz nicht unähnlich.

Jetzt erhebt sich die Frage, in welcher Beziehung steht zu den eben betrachteten Gebilden der grosse Gefässknäuel am hintern Ende, den man zum Unterschied von den segmentalen Glomeruli der Urniere, wie in verschiedenen embryologischen Arbeiten, auch als „Glomus“ bezeichnet hat? Geht man von den Verhältnissen beim Erwachsenen aus, wo das strittige Gewebe sich nicht mehr in seiner Zusammensetzung aus Gefässnetzen und proliferirenden Canälchenenden zu erkennen giebt, so würde man ihn als den einzigen gefässführenden Theil der Vorniere bezeichnen und wie SPENGLER, der das besondere Gewebe nur als modificirtes Canälchenepithel auffasst, als das Glomus der Vorniere den Canälchen gegenüberstellen. Nachdem wir aber im übrigen Theil der Vorniere ebenfalls abtheilungsweise herantretende und sich verzweigende Gefässe kennen gelernt haben, kann davon nicht mehr die Rede sein. Dennoch könnte aber das erwähnte Glomus ein Gebilde sui generis vorstellen, das von den abtheilungsweisen Gefässnetzen verschieden ist, vielleicht noch Ausläufer in diese schickt und zu ihnen in einem ähnlichen Verhältniss stehen wie in einem jeden Urnierensegment ein kleiner Glomerulus zu dem den Gang umspinnenden Gefässnetz, oder zweitens, es könnte nur einen, d. h. den distalen Theil des abtheilungsweisen Gefässnetzes der Vorniere darstellen, das in besonderer Weise umgeformt wäre, oder endlich drittens, es könnte eine Art „Uebergangs-Glomerulus“ sein.

Die entscheidende Antwort darauf kann ebenfalls nur die vollständige Entwicklungsgeschichte geben; immerhin bieten auch hier meine frühesten Stadien sowie geeignete Längsschnitte von spätern bedeutsame Anhaltspunkte.

Bei der erwachsenen *Myxine* allerdings ist das Glomus schon in seiner Histologie von dem vorhin als strittig bezeichneten Gewebe so verschieden, dass, wie SPENGLER mit Recht bemerkt (12, p. 57), an Schnitten, die beides neben einander zeigen, eine Verwechslung unbegreiflich wäre. Zudem ist das Glomus nicht wie das eigenthümliche Gewebe in die Venenwandung hineingestülpt, sondern liegt ausserhalb

derselben und ist nicht wie dieses mit dem Cölo-, d. h. Pericardial-epithel zusammenhängend, sondern liegt, wenigstens auf spätern Stadien, in einer besondern, fast geschlossenen Kapsel. Aber schon bei mittlern Stadien sind Uebergänge zu constatiren; man könnte an verschiedenen Stellen, spec. in der Mitte der Vorniere, von einem Gewebe sprechen, das im Aussehen zwischen Glomus und „strittigem Gewebe“ die Mitte hält, auf jeden Fall seinen gefässhaltigen Charakter nicht verleugnet. Weiter nach hinten ist es wie das Glomus mit einer kapselartigen Abgrenzung versehen, vorn geht es ohne Grenze in das Umbildungsgewebe über. Auf noch frühern Stadien ist auch hinten ein Zusammenhang mit dem Glomus selbst festzustellen, so dass sich eine vollständige Parallelität in der Gefässversorgung für das ganze Bereich der Vorniere ergibt.

Auf noch frühern Stadien wird die ganze Vorniere von einer Reihe paralleler, schräg von der Aorta herantretender Gefässästchen bedient, deren einzelne sich zunächst nur durch ihre Stärke von einander unterscheiden (Fig. 17 u. 28). Die vordern sind recht schwächlich, so dass die Lacunen des Netzes, das sie um die Abtheilungen bilden, einen grössern Durchmesser haben als die zuleitenden Gefässe selbst. Die hintern sind viel stärker und treten in Mehrzahl zum Glomus. Der letztere erweist sich darnach schon nicht als ein einheitliches, sondern zusammengesetztes Gebilde. Das Herantreten der Gefässe ist nicht diffus, sondern streng abtheilungsweise, resp. segmental; die einzelnen, recht kräftigen Aestchen lösen sich in vielfältige Schlingen auf, so zwar, dass auch im Innern des Glomus die Zusammensetzung aus Abtheilungen noch erkenntlich bleibt, und die Gefässe treten dann an der entgegengesetzten Seite, ebenfalls wieder in Mehrzahl, aus (Fig. 17 *v. ef.*). Auch ist der Gefässknäuel nicht in einer geschlossenen Kapsel gelegen, sondern wie die ganze übrige Vorniere offen in das Cölo-divertikel gestellt, wie dies SPENGLER zuerst erkannt hat. SEMON hat diese Communication mit der Pericardialhöhle jetzt ebenfalls zugegeben, fand sie aber nie „derartig weit“ wie SPENGLER (11, p. 135). Dazu muss ich bemerken, dass der Verschluss von jungen zu ältern Stadien fortschreitet. Am jüngsten der untersuchten Thiere fand ich die Oefnung sehr weit (Fig. 16) und fast in derselben Ausdehnung in der Serie getroffen wie das Glomus selbst; auf vorgerücktern Stadien erfolgt eine Abkapselung durch Faltenbildung der epithelialen Wand vom hintern Ende her, bis schliesslich nur noch vorn eine schlitzförmige Communication mit der Pericardialhöhle übrig bleibt, die sich noch vollends schliessen kann.

Zum Unterschied von den vordern Gefässen der Vorniere, die die Canälchen umspinnen, stehen die Glomusgefässe in keiner solch directen Beziehung zu den Canälchen; nur deren Trichterendigungen kommen ihnen noch nahe. Ob dies nur daher rührt, dass Canälchenverlauf und Gefässverlauf nicht parallel und in der Querebene gehen, sondern die Gefässe schräg von hinten median nach vorn lateral herantreten, so dass im distalen Theil der Vorniere keine Canälchen mehr neben die Gefässe zu liegen kommen, oder ob diese Gefässe von vorn herein anderer Art sind, ist nicht leicht zu entscheiden. Jeden Falls ist ihre Stärke, ihre Lage und eventuell ihre Leistung verschieden, ebenso wie die Ableitungsverhältnisse; die vordern, innerhalb des Venensinus liegenden führen ihr Blut lacunenmässig in diesen, die hintern, auf das Glomus treffenden, in einzelnen, besonders austretenden Gefässen in die Körpervene ab. Die Zuleitungsverhältnisse sind jedoch für alle gleichartig, und bei dem fernern Umstand, dass die erwähnten Unterschiede, je jünger die Stadien, um so weniger ausgeprägt sind, ist die Annahme berechtigt, dass es sich nur um graduelle Unterschiede handelt und wir in den verschiedenen Gefässen homodyname Bildungen vor uns haben.

Die Zahl derjenigen Gefässabtheilungen, die sich zu einem Glomus von den übrigen abgrenzen, ist nicht constant — und auch hierin scheint mir ein Beweis für die Gleichartigkeit aller Vornierengefässe zu liegen —; manchmal sind es nur drei, manchmal vier oder fünf. Daran schliesst sich bei mittlern Exemplaren nach vorn ein Gewebe, das im Innern, allerdings viel spärlicher entwickelt, noch Gefässtheile zeigt, von aussen her mit deutlichen Aortenästchen versorgt wird. Wenn es auf den gleichen Querschnitten wie das Glomus neben demselben erscheint, so ist damit noch nichts gegen die Homodynamie ausgesprochen; denn wie bei den Canalsystemen, so liegen auch bei den Gefässnetzen die Abtheilungen schuppenartig übergreifend an einander (s. o. S. 488). Durch die oben beschriebene Umbildung der vordern Abtheilungen sammt dem sprossenden Canälchenepithel wird der Gegensatz zwischen vorn und hinten immer mehr verschärft, und schliesslich haben wir ganz verschiedene Bildungen vor uns, so dass wir im Ganzen in der Vorniere der Erwachsenen drei Dinge aus einander halten können. 1) Canäle mit Trichtern, 2) „lymphatisches Gewebe“, entstanden aus Gefässnetzen und Canälchenenden und 3) Glomus, entstanden aus segmentalen Gefässnetzen allein. Es sind aber diese verschiedenen Bildungen bei verschiedenen Exemplaren nicht immer genau entsprechend, resp. nicht complet homolog; es können beim einen Thier

quantitativ mehr Gefässe plus Canälchen zu 2, beim andern mehr Gefässe zu 3 umgeformt worden sein.

Es lassen sich sonach für die einerseits sehr hoch ausgebildete, andererseits sehr einseitig umgebildete Vorniere von *Myxine* die wesentlichen Charaktere folgendermaassen zusammenfassen: Die Vorniere besteht aus einer Anzahl abtheilungsweise hinter einander gelegener, ursprünglich wohl segmentaler Canälchen, deren jedes von einem von der Aorta kommenden Gefässnetz umspült wird. Die Canälchen beginnen mit mehrern Ostien (dorsal-lateralen und medial-ventralen) in der Pericardialhöhle; an ihrem andern blinden Ende haben sie die ursprüngliche Ausmündung verloren und bilden sich dort, noch ehe es im cranialen Theil der Kopfniere zu einer Vereinigung, zu einem Sammelgang gekommen ist, sammt den umspülenden Gefässen zu einem eigenthümlichen, Nebennieren-ähnlichen Gewebe um. Die hintersten Gefässnetze behalten ihren ursprünglichen Charakter bei und concentriren sich zu einem Glomus.

### Allgemeine Folgerungen.

Es wird zunächst erforderlich sein, 1) die verschiedenen Nierenbildungen im *Myxine*-Körper selbst unter einander zu vergleichen, sodann 2) durch weiter ausgreifenden Vergleich mit andern Objecten die gebrauchten Bezeichnungen Vorniere und Urnieren auf ihre Berechtigung zu prüfen. Erst dann wird es 3) möglich sein, über das Verhältniss von Urnieren zu Vornieren und eine eventuelle Ableitung etwas Allgemeines auszusagen, ohne in einen circulus vitiosus bei der Beweisführung zu verfallen, wie es z. B. geschieht, wenn man sagt: vorderes und hinteres System hängen continuirlich zusammen, das erste ist Vorniere, das andre Urnieren, folglich ist die Urnieren ein Abspaltungsproduct der Vornieren; oder: vorderes und hinteres System hängen continuirlich zusammen, folglich kann es sich nur um eine einheitliche Vorniere handeln, und die Verschiedenheiten im Bau sind nebensächlicher Art. Denn es ist ebenso unrichtig, auf Grund anatomischer Verschiedenheiten bei *Myxine* allein beide Excretionssysteme als zwei verschiedene Bildungen zu betrachten, trotz des Zusammenhangs, als sie auf Grund des morphologischen Zusammenhangs als einheitlich anzusehen, trotz der anatomischen Unterschiede, wenn man

nicht die Begriffe Vor- und Urniere auch an andern Thieren präcisirt hat.

Vergleichen wir die zuerst besprochene segmentale Niere mit der nachher beschriebenen Kopfniere, so fallen uns sofort eine Reihe von mehr oder minder bedeutsamen Unterschieden auf. Dass in der Kopfniere kein Sammelgang nachzuweisen ist, kann nicht als so einschneidend angesehen werden, weil ja seine Aequivalente vorhanden sind und die Canälchen nur noch nicht das Stadium der Vereinigung erreicht haben. Dass die Canälchen der Kopfniere nach dem Cölon, resp. einem Theil desselben sich öffnen, die der Urniere geschlossen sind, wäre allerdings ein Unterschied, aber kein unbestrittener; denn er kann durch verschiedenes Theoretisiren überbrückt werden und zerfällt z. B. bei der SEMON'schen Auffassung, wonach der Hohlraum des MALPIGHI'schen Körpers in der Urniere ebenfalls nur ein Divertikel des Cölooms, kein Canälchentheil ist und der Ansatz des Canälchens an die Kapsel des Körpers als entsprechender besonderer Trichter gedeutet wird. Die Richtigkeit dieser Gleichsetzung erscheint sehr fraglich, kann aber jetzt noch unerörtert bleiben; denn es finden sich noch andere Unterschiede. Zunächst die bekannte constante, aber nicht genügend gewürdigte Differenz im Kaliber der Canälchen. Die der Kopfniere sind aus bedeutend höhern Zellen zusammengesetzt, haben einen viel grössern Gesamtdurchmesser und ein viel grösseres Lumen, ähnlich wie der Gang, die segmentalen Canälchen hinten sind dagegen viel enger und kleinzelliger. Es hat besonders RABL in einer sehr interessanten Darlegung erörtert (6, p. 696), wie mit aufsteigender Höhe des Excretionssystems von Pro- zu Meso- und zu Metanephros der Canälchendurchmesser abnehme, die Zahl der Canälchen und Gefässknäuel aber steige, und so die secernirende Fläche und die Vollkommenheit des Organs zunehme. Ich habe auch hier mit der Camera für eine Reihe von Altersstadien Vornieren- und Urnierenanäle neben einander gezeichnet und die Unterschiede beider im Kaliber wie im histologischen Charakter überraschend constant gefunden.

Ein ferneres bedeutsames Unterscheidungsmerkmal bildet die Gefässversorgung. Die Kopfnierenanälchen werden auf ihren weniger modificirten Stadien von einem Gefässnetz umspinnen; solche lacunöse Gefässnetze treten im distalen Excretionssystem segmentweise an den Gang heran, während die Canälchen Beziehungen zu besondern Glomeruli haben. Das Verhältniss, das die Vornierenanälchen zum

Glomus haben, diesen letztern Beziehungen der segmentalen Urnieren-canalchen zu den einzelnen Glomeruli homolog zu setzen, dürfte wohl unmöglich sein nach dem, was wir einerseits über frühe Entwicklungsstadien des Glomus kennen gelernt haben, wo er nur einen Theil des abtheilungsweisen Gefässnetzes darstellt, andererseits über Bildungsstadien echter MALPIGHI'scher Körper sehen konnten, die aus der Einsenkung eines Gefässknäuels in ein (geschlossenes) Canälchen selbst hervorgehen. Damit wird auch der oben berührte SEMON'sche Einwand gegen den zweiten Unterschied von Vor- und Urnieren hinfällig, und wir dürfen von zwei verschiedenen Arten des Excretionssystems innerhalb des *Myxine*-Körpers reden<sup>1)</sup>.

Wir haben also vorn weite, abtheilungsweise stehende Canäle, hinten den Gang, der seine Zusammenlöthung aus einzelnen Abschnitten noch durch Lumenwechsel etc. anzeigt; die erstern sind abtheilungsweise, letzterer segmentweise von Gefässnetzen umspinnen und entsprechen einander. Als eine zweite und neue Bildung kommen dazu im hintern Theil die kleinkalibrigen, segmentalen Canälchen; sie entstehen (wie die caudalsten lehren) unabhängig vom Gang als blinde Säckchen, die sich erst später dem Gang angliedern. Sie schieben sich so segmentweise in den Verlauf des frühern Systems ein, und gleichzeitig wird auch in jedes segmentale Gefäss, ehe es sich zum Gangnetz auflöst, der sog. Glomerulus eingeschaltet als Einsenkung in das Canälchen. Eine caudale Gangstrecke aber entbehrt der Canälchen und wird nur von den gewöhnlichen Gefässnetzen versorgt; der Einschub der Neubildung ist also nicht einmal in der ganzen Länge eingetreten.

---

1) Darin kann mich auch der PRICE'sche Befund (5) nicht beirren, wonach bei *Bdellostoma* das ganze Excretionssystem sowohl „die von WELDON als Pronephros wie als Mesonephros unterschiedenen Abschnitte“ aus einer einheitlichen Anlage entstehen sollen. Erstens könnte bei dem Zurücktreten der Kopfnieren und der excretorischen Bedeutung der hintern Niere die Entwicklung so abgekürzt verlaufen, dass gleichzeitig vorn nur Kopfnierentheile, hinten Gang und Urnieren theile gebildet wurden, zweitens handelt es sich bei der PRICE'schen Untersuchung nur um drei einzelne Stadien, wovon namentlich zwischen zweien eine bedeutende Lücke ist. Auch die PRICE'sche eingehendere Arbeit (5 a), die mittler Weile erschienen ist und äusserst schätzenswerthe Resultate bringt, kann mich von dieser Ansicht noch nicht abbringen; ich hoffe an anderer Stelle noch darauf eingehen zu können.

Welche Berechtigung liegt nun vor, die beiden besprochenen Bildungen Vorniere und Urniere zu benennen? Gerade *Myxine* ist für deren Definition schon früher wichtig gewesen und hat zu einer scharfen Trennung beider Bildungen Anlass gegeben. Allerdings gehörte damals zu dem Charakteristischen, dass die Vornierencanälchen offene Verbindungen mit dem Peritonealepithel besäßen, die Urnierencanälchen nicht, und dass die Urnierencanälchen segmental angeordnet ständen, die Vornierencanälchen aber nicht. Seitdem aber für die ursprüngliche Vorniere ebenfalls segmentale Anordnung nachgewiesen wurde und seitdem man ferner auch Urnieren mit offenen Peritonealtrichtern kennen lernte, hat sich die Definition etwas verschoben, und man legt nach embryologischen Untersuchungen den Hauptwerth erstens auf die Entstehung von Vor- und Urnierencanälchen aus verschiedenen, nicht homologen Abschnitten des Mesoblasts (vgl. RÜCKERT's Referat, 8, p. 677 ff.) und zweitens im fertigen Zustand darauf, dass die Urnieren in einer ganz andern Beziehung zu den Gefässnetzen steht als die Vorniere. Der erstere Unterschied bleibt immer bestehen, auch wenn man mit SEMON den letztern zu verwischen sucht; aber ich kann auch diesem Versuch SEMON's nicht folgen, sondern möchte noch einen Schritt weiter gehen und den Unterschied in der Gefässversorgung noch schroffer als bisher üblich präcisiren.

Gegen den SEMON'schen Vergleich des Cölomdivertikels der Vorniere mit dem Hohlraum eines MALPIGHI'schen Körpers der Urnieren spricht, wie schon oben erwähnt, das, was hier von den frühen Stadien der Vorniere und ihrer Gefässe gefunden wurde; die Innentrichter SEMON's sind gar keine Trichter: der Raum, in den wirklich Trichter münden, die Pericardialhöhle, ist vollständig ungekammert, so dass von einer „Vorbereitung zu einem weiten segmentalen Zerfall“ hier keine Rede sein kann. Ferner fänden sich dann für das segmentale Gefässnetz um den Gang keine Homologa. Vor allem aber zeugt das noch unvollkommene MALPIGHI'sche Körperchen der Urnieren, das sich als Canälchentheil ohne Verbindung mit dem Cölom präsentirt, gegen die SEMON'sche Auffassung<sup>1)</sup>. Dem gegenüber kann der schwache Grund eines binde-

---

1) Auch der neue PRICE'sche Befund scheint mir nicht im SEMON'schen Sinne verwerthbar zu sein (5 a); denn trotz Bethheiligung des Cöloms an der Bildung der BOWMAN'schen Kapsel (5 a, p. 218) wird gerade das viscerele Blatt der Kapsel, die Bekleidung des Glomerulus selbst, von Canälchenepithel gebildet (übereinstimmend mit meinen Befunden (s. o. S. 478 u. Fig. 4 u. 5), so dass die Einmündung des Canälchens

gewebigen Zusammenhangs nicht ins Gewicht fallen; denn es liegt nothwendiger Weise schon der Körpergefäße wegen zwischen Vorniere und Urnieren lockeres verbindendes Gewebe, ohne dass man von specifischen Strängen reden könnte, welche die Kapsel um das Glomus (die zudem gar keine Kapsel ist) mit der Kapsel des proximalsten Glomerulus verbänden, und gerade zwischen den Kapseln der Urnieren selbst fehlt, was SEMON auch zugiebt, jeder strangartige Zusammenhalt. Mir erscheint demnach der MALPIGHI'sche Körper der segmentalen Niere als eine nicht nur genetisch, sondern auch anatomisch ganz verschiedene Bildung von dem Vornierencölom mit seinem Glomus, trotz einiger „vom physiologischen Standpunkt aus sehr nahe liegender Convergenzerscheinungen“ (WIEDERSHEIM, 16, p. 534); ja ich möchte noch weiter gehen und annehmen, dass das „Glomus“ der Vorniere, so wie es entwicklungs-geschichtlich gefunden wird und dessen Hineinragen ins Cölomdivertikel gerade zum Vergleich mit dem Glomerulus in der BOWMAN'schen Kapsel Anlass gegeben hat, eine ganz secundäre, cänogenetische Bildung ist und mit dem Wesen einer Vorniere gar nichts zu thun hat.

Es ist auffällig, wie gross die Aehnlichkeit der cranialen Niere auf frühem Stadium bei *Myxine* mit den von BOVERI bei *Amphioxus* beschriebenen Bildungen ist (1), eine Aehnlichkeit, die sich nicht nur auf die allgemeine Anordnung, sondern auch bis in Einzelheiten erstreckt. Die Canälchen stehen bei *Myxine* abtheilungsweise, bei *Amphioxus* segmental; die Gestalt und der Verlauf der einzelnen Canälchen (ich habe von einzelnen *Myxine*-Canälchen auch körperliche Reconstructionen gemacht), ist bei beiden Thieren ausserordentlich ähnlich; die Lage und die Anordnung der Peritonealtrichter finden sich, wie oben bei *Myxine* beschrieben, auch bei *Amphioxus* wieder, auch die verschiedene Stellung der Trichter, wenn auch nicht so genau in zwei Radien wie bei *Myxine*, so doch nach verschiedenen Rich-

---

in die Kapsel auch hierbei nimmermehr als Trichterstelle, homolog einem Cölomtrichter des Pronephros gedeutet werden kann.

Die von mir erwähnten caudalen, sich bildenden Tubuli- resp. MALPIGHI'schen Körperchen könnten vielleicht von der PRICE'schen Auffassung als sich rückbildende in Anspruch genommen werden; dagegen spricht aber, dass ich Bildungen wie die beschriebenen im Erwachsenen nicht mehr gefunden habe und dass die Rückbildung im vordern Theil der segmentalen Niere Platz greift. Es wäre auch recht wohl möglich, dass nach Rückbildung der PRICE'schen tubules die Neubildung meiner Canälchen erfolgte; gross genug dazu ist der Abstand zwischen seinem Stadium B und C.

tungen (s. 1, fig. 1 u. 10); hier wie dort kommen einzelne ganz einfache Canälchen vor von ganz kurzem Verlauf und mit nur einem bis zwei Trichtern (1, fig. 9, 11, 12, 13), und hier im cranialen Theil wie dort überhaupt kommt es noch nicht zu einer Vereinigung, zu einem Sammelgang. Besonders hervorspringend ist aber die Aehnlichkeit in der Gefäßbeziehung; es treten in beiden Fällen Gefäße an die einzelnen Canälchen heran, die sich je zu einem Netz in deren Nachbarschaft auflösen. Beim Amphioxus hebt BOVERI noch besonders hervor, wie schwächig die zu- und ableitenden Gefäße im Verhältniss zu den Lacunen sind, so dass man anders als sonst bei einem Glomerulus, eher von einem „durch einen Fluss durchströmten See“ reden kann (1, p. 461); und ebenso ist das Verhalten in der Vorniere, hier, ehe die Umbildung vorn eingetreten ist und sich die hintern Gefäße zu einem Glomus concentrirt haben. Von einem Gefäßknäuel im üblichen Sinn kann bei Amphioxus keine Rede sein und in frühern, weniger modificirten Stadien auch hier nicht. Ich sehe daher in dem Glomus eine secundäre, erst mit der Umformung der Vorniere eintretende Bildung, die sich dann in der schnell vorübergehenden Entwicklungsgeschichte anderer Vornieren als letzter Rest des segmentalen Gefäßnetzes noch erhalten und zur bisherigen Definition der Vorniere Anlass gegeben hat. Eine Stütze dafür erblicke ich auch in den sehr variirenden embryologischen Befunden über Vornierenglomeruli, besonders auch in den Befunden RÜCKERT's und VAN WIJHE's bei Selachiern. Deren Vorniere ist nach RABL so rudimentär (6, p. 666), dass sie überhaupt keine Glomeruli besitzt, was RÜCKERT als solche beschreibe, sei nur eine Ausbuchtung einer Arterie, nicht einmal eine Gefäßschlinge, geschweige denn ein Glomerulus. Ich sehe aber gerade in der RÜCKERT'schen Beschreibung die embryologisch vereinfachte Recapitulation, allerdings nicht eines Glomerulus im üblichen Sinn, sondern solcher lacunärer Vornierennetze. Die weitere Nachprüfung anderer Vornierenknäuel wird dies wohl noch bestätigen.

Als charakteristisch für eine Vorniere im ursprünglichen Sinn ist danach nicht ein Gefäßknäuel und ihm gegenüber liegende Trichtercanälchen im Cölom anzusehen, sondern einzelne segmentale Canälchen, die im Cölom beginnen, von je einem lacunösen Gefäßnetz begleitet werden und die zuerst einzeln, dann durch Vereinigung zu einem Sammelgang nach aussen münden.

Für die Urnieren dagegen ist die Bildung besonderer

Glomeruli charakteristisch, die in den Verlauf der Canälchen selbst eingesenkt sind und aus denen die wässrigen Stoffe abgezogen werden.

Es wäre somit bei *Myxine* als Vorniere zu bezeichnen sowohl das ganze craniale Stück, als von dem caudalen Stück der Gang mit seinen segmentalen Gefässnetzen. Diesem allem steht als Neubildung die Urnieren gegenüber mit segmentalen Canälchen und Gefässknäueln.

Es versteht sich, dass ich aus den erörterten Gründen den Theorien von dem physiologischen Uebergang der Vorniere zur Urnieren nicht folgen kann, wie sie WIEDERSHEIM aufstellt, der zwar einerseits wohl „an der principiellen Verschiedenheit von Vorniere und Urnieren festhält“ (16, p. 534), andererseits aber doch die Hohlräume der MALPIGHI'schen Körper als segmentale Abkammerungen des Cöloms ansieht. Verfolgt man in seiner Darstellung die Harndrüse von vorn nach hinten — es ist von Cheloniern die Rede (15) — so münden vorn die Trichter direct ins Cölom, ohne Beziehung zum Glomus, und nehmen nur Cölomflüssigkeit auf, dann kommen sie in dessen nähere Nachbarschaft, so dass ein Theil Glomusexcret jetzt in die Trichter abgeführt werden kann, weiter nach hinten werden durch die Abkapselung der Kammer die Trichter fast nur noch Glomusexcret aufnehmen (Trichter 2. Ordnung = Innentrichter SEMON's), und noch weiter caudalwärts wird auch der einheitliche Glomus ebenso wie die Kammer in segmentale Theile zerlegt (Trichter 3. Ordnung = Urnientrichter). Mir scheint an dieser Theorie nicht nur der morphologische Boden, nämlich die Gleichsetzung von Urnierenkapseln mit Cölomabschnitten unbegründet zu sein, als auch Gründe physiologischer Art dagegen zu sprechen, nämlich was vielfach sonst über die Function von Trichter und Canälchen angenommen wird, und was ferner über die Function einer wirklichen Vorniere bekannt ist. Die Experimente, die beim *Amphioxus* über Secretion gemacht wurden, sind allerdings bis jetzt noch spärlich; aber so weit sie sich nach den interessanten Versuchen von WEISS und besonders BOVERI (1, p. 457—460) deuten lassen, scheinen sie zu beweisen, dass sowohl die Stoffe, die sonst in den MALPIGHI'schen Körperchen abgeschieden werden, als auch die, die durch das Epithel der gewundenen Harncanälchen excernirt werden, die Epithelzellen der Vornieren-canälchen passieren.

Als primitivstes Excretionsorgan könnten wir uns darnach eine segmentale Vorniere durch den ganzen Körper denken, deren Canälchen zuerst direct nach aussen, dann, zu einem Sammelgang ver-

einigt, das Secret aus den ihnen benachbarten lacunösen Gefässnetzen abführten und zwar sowohl die wässrigen Bestandtheile als die Producte der regressiven Metamorphose, Harnstoff etc. Dann erst, mit der Bildung der Urniere, trat eine Arbeitstheilung ein, indem diese zunächst die Wasserausscheidung übernahm. Die Umbildung des cranialen Theils der Vorniere und das Auftreten der Urniere stehen jedenfalls in einem causalen Zusammenhang; welches aber das Primäre ist (ob in Folge davon, dass die cranialen Vornierencanälchen ihre Ausleitungsbeziehungen aufgaben, die Urniere in Function trat und die Ausscheidung von Flüssigkeit übernahm, oder ob in Folge des Eingreifens der Urniere der craniale Theil der Vorniere eine andre Function übernehmen konnte), ist einstweilen nicht discutirbar. In den Verlauf dieser Umbildungserscheinung fällt sicherlich die Bildung eines Glomus der Vorniere, d. h. das Zusammendrängen mehrerer segmentaler Netze, die nicht mehr in der unmittelbaren Nachbarschaft der Canälchen liegen, sondern in die Leibeshöhle vorspringen, und es wäre dann immerhin möglich, dass für dieses Stadium, das sich in verschiedenen Entwicklungsgeschichten widerspiegelt, das Glomus nicht bloss cäno-genetische Bildung ist, sondern während der Uebergangszeit eine gewisse Function besass, ehe die Glomeruli im distalen Theil zur Ausprägung gekommen waren. Zur Charakteristik aber der eigentlichen, primitiven Vorniere kann es nicht dienen.

Auch weiterhin entfernt sich die abgetrennte Kopfniere in ihrem Bau mehr und mehr von dem eines Excretionsorgans im gewöhnlichen Sinne. Um ein rudimentär werdendes Organ kann es sich dabei aber nicht handeln; dies erweist sich ausser der in ganz bestimmtem Sinn fortschreitenden Umbildung des innern Gewebes, durch die Wimpering in den Canälen und die stetige Vermehrung der Peritonealtrichter. Es scheint sich also um eine Abführung von Flüssigkeit aus dem Cölom und um Einführung in das besondere Gewebe resp. dessen Blutsinus, also um ein dem Lymphsystem zuzurechnendes Organ zu handeln.

In der distalen Niere haben sich die einzelnen Canälchen zu einem Sammelgang vereinigt — die mitgetheilten Thatsachen sprechen wohl mehr für eine Auffassung des Gangs als Neubildung aus den Canälchen als für eine Homologisirung mit einem schon vorhandenen Hohlraum, dem Peribranchialraum des Amphioxus — und hier wird aus den umspinnenden Gefässen die eigentliche Secretion besorgt. Die Ableitung der wässrigen Stoffe dagegen geschieht durch die Urnierencanälchen aus den Glomeruli. Sonach hätten wir hier ein noch sehr primitives

Stadium der Urnieren vor uns; bei höhern Formen, wo deren Canälchen an Länge gewinnen und sich mehr schlängeln, werden sie auch für die eigentliche Secretion von Wichtigkeit, und der Gang ist dann ein blosses Sammelrohr. Hier aber sind die Urnierencanälchen nur von untergeordneter Bedeutung, und die Ausscheidung der eigentlichen Harnstoffe wird von den zum Gang vereinigten Vornierencanälchen verrichtet.

Wir hätten also bei *Myxine* eine vorn lymphatisch umgebildete, hinten noch functionirende Vorniere, zu der noch eine primitive Urnieren helfend hinzukommt.

Beim *Amphioxus* ist die Vorniere das bleibende Harnorgan, bei den eigentlichen Fischen die Urnieren, während die Vorniere nur in der Entwicklung auftritt und später umgebildet wird, bei den Cyclostomen functioniren beide Systeme bis zu einem gewissen Grad neben einander. Die Urnieren hält sich auf einer tiefern Ausbildungsstufe als die der Fische; die Vorniere zeigt in ihren frühern Stadien Vergleichspunkte mit der des *Amphioxus*, in spätern mit der in der Entwicklung der Anammier auftretenden Bildung

Alles dies entspricht vollkommen der Stellung, die den Cyclostomen auch sonst auf Grund ihres Baues in der Reihe der Wirbelthiere zugesprochen wird: Sie vermitteln auch in ihrem Excretionssystem zwischen *Amphioxus* und den niedersten eigentlichen Fischen.

---

Auf S. 488 Zeile 4 von oben, nach Zelleib, ist der Satz einzufügen: „Von den typischen Leukocyten unterscheiden sie sich durch die Kerngrösse“.

---

### Verzeichniss der citirten Literatur.

1. BOVERI, TH., Die Nierenanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.
2. KIRKALDY, J. W., On the head kidney of Myxine, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 35, 1894.
3. MÜLLER, JOH., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. (Die Eingeweide der Fische), in: Abh. Akad. Wiss. Berlin (gel. 1842), 1845.
4. MÜLLER, WILH., Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen, in: Jena. Zeitschr., V. 9, 1872.
5. PRICE, G. C., Zur Ontogenie eines Myxinoiden, in: SB. Bayer. Akad. Wiss., V. 26, 1896.
- 5 a. — Development of the Excretory organs of a Myxinoid (*Bdellostoma stouti*), in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.
6. RABL, C., Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier, in: Morph. Jahrb., V. 24, 1896.
7. RÜCKERT, JOH., Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth., 1888.
8. — Referat, Entwicklung der Excretionsorgane, in: Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch., V. 1, 1891.
9. SEMON, R., Studien über den Bauplan des Excretionssystems der Wirbelthiere. Dargelegt . . . . bei *Ichthyophis glutinosus*, in: Jena. Zeitschr., V. 26, 1891.
10. — Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Festschrift GEGENBAUR, Leipzig 1896.
11. — Das Excretionssystem der Myxinoiden, in: Anat. Anz., V. 13, 1897.
- 11 a. — Vorniere und Urnieren. *ibid.*
12. SPENGLER, J. W., Die Excretionsorgane von *Myxine*, in: Anat. Anz., V. 13, 1897.

- 12 a. SPENGLER, J. W., SEMON'S Schilderung des Mesonephros von Myxine, *ibid.*
  13. WEISS, Excretory tubules in *Amphioxus lanceolatus*, in: *Quart. Journ. Micr. Sc.*, V. 31, 1890.
  14. WELDON, W. F. R., On the head-kidney of *Bdellostoma*, *ibid.*, V. 24, 1884.
  15. WIEDERSHEIM, R., Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparats bei Krokodilen und Schildkröten, in: *Arch. Mikr. Anat.*, V. 36, 1890.
  16. — *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, 3. Aufl., Jena 1893.
  17. VAN WIJHE, J. W., Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: *Arch. Mikr. Anat.*, V. 33, 1889.
-

### Tafelerklärung.

Die Umrisse der Figuren auf Taf. 38, 39 und 40 wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat entworfen und dabei nur dreierlei verschiedene Vergrößerungen angewandt. Die grösste Mehrzahl der Bilder ist, um die Gleichmässigkeit zu wahren mit Vergrößerung  $1\frac{5}{1}^0$  gezeichnet; nur die Uebersichtsfiguren 1, 7, 16, 17 u. 18 mit Vergrößerung  $6\frac{0}{1}^0$ , und die histologische Details liefernden Figuren 3, 25 und 26 mit Vergr.  $4\frac{0}{1}^0$ .

Es bedeutet:

*C* Cölom,  
*M* Körpermusculatur,  
*G* Nierengang,  
*A* Körperarterie, Aorta,  
*Ve* Vene,  
*B* Bindegewebe,  
*Gl* Glomerulus,  
*Uc* Urnierenanälchen,  
*Ca. V* Vornierenanälchen,

*Gl. V* Gefässknäuel der Vorniere,  
*X* strittiges Gewebe d. Vorniere,  
*Vsin* Venensinus der Vorniere,  
*Vaf* zu } leitende Gefässe,  
*Vef* ab }  
*Cap* capillare Gefässnetze,  
*Tr. l* lateral-dorsale Trichter,  
*Tr. m* medial-ventrale Trichter.

### Tafel 38.

Fig. 1. Stück eines Querschnitts aus der hintern Körperhälfte durch eine sehr junge *Myxine*, um die Lage der Urniere zum Cölom etc. zu zeigen. *Ch* Chorda, *Mes* Mesenterium, *Ds* Darmserosa, *D. ep* Darmepithel, *Gon* Geschlechtsorgan.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere; beim eintretenden Gefäss Umschlag, bei den austretenden Durchbruch der Kapselwand (*Ka*), die sonst eine allmähliche Abflachung vom Canälchenstück an zeigt.

Fig. 3. Schrägschnitt durch Gang, Canälchen und MALPIGHI'sches Körperchen. Continuität von Lumen und Epithel mit Tunica propria (*Tu*). Letzteres auch auf der Umhüllung des Glomerulus.

Fig. 4. Schnitt aus einem sehr jungen Exemplar durch eines der hintersten MALPIGHI'schen Körperchen, das keine Verbindung mit dem Gang hat, sonst aber Glomerulus mit Gefässschlingen und typischer Epithelbekleidung aufweist.

Fig. 5. Schnitt durch ein noch unvollkommneres Stadium; kein Hohlraum vorhanden, aber Canälchenepithel an der Bekleidung des Glomerulus deutlich erkennbar.

Fig. 6. Gangstück zwischen MALPIGHI'schen Körpern, von einem Capillarnetz umspinnen.

Fig. 7. Hinteres Gangstück an der Umbiegungsstelle in den ectodermalen Endtheil. *D.ep* Darmepithel, *Mes* Mesenterium.

Fig. 8, 9, 10. Vorderes Aufhören des Gangs und der segmentalen Niere.

Fig. 11. Schnitt zwischen segmentaler Niere und Kopfniere, ohne jedes Rudiment eines excretorischen Theils.

#### Tafel 39.

Fig. 12. Schnitt eines rudimentären Canälchens.

Fig. 13. Schnitt eines Gangstücks aus dem „intermediären Gebiet“.

Fig. 14, 15. Vornierentheile, caudalwärts in das intermediäre Gebiet gerathen und zwar

Fig. 14. Canälchen mit venösem Sinus resp. Bindegewebe.

Fig. 15. Canälchenrudiment und gefäßhaltige Theile.

Fig. 16. Stück eines Querschnitts durch die Herzgegend eines sehr jungen Exemplars, um die Gesamtlage der Vorniere zum Cölom etc. zu zeigen. *Ch* Chorda, *D.ep* Darmepithel. Das Cölom ist hier pericardiale Leibeshöhle.

Fig. 17. Gefäßversorgung des vordern und hintern Vornierendrittels aus verschiedenen Längsschnitten in eine Ebene projicirt; das mittlere Drittel - - - nicht eingezeichnet. Im vordern Stück verzweigen sich die zuführenden Gefäße in und um das strittige Gewebe, d. h. die proliferirenden Canälchentheile, im hintern Drittel concentriren sie sich zum sog. Glomus, das in einem unvollkommen abgeschlossenen Cölomdivertikel liegt.

Fig. 18. Längsschnittstück aus zwei sagittalen Schnitten combinirt; nicht mehr jugendliches Stadium, um die verschiedenen Abtheilungen der Canäle und ihres innern Gewebes zu zeigen. (Wie in der vorigen und folgenden Figur ist links auf der Tafel dorsal, rechts ventral, oben cranial, unten caudal.)

Fig. 19. Versprengtes excretorisches Stück (Längsschnitt), dorsal von der Vorniere, vom Bau eines Canälchens und MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere.

#### Tafel 40.

Fig. 20—23. Querschnitte durch die Vorniere des Exemplars von 8,5 cm.

Fig. 20. Eine sehr einfache Vornierenabtheilung mit nur einem Trichter.

Fig. 21. Eine Abtheilung mit einem lateral-dorsal und zwei medial-ventralen Trichtern. Canälchen im proliferirenden Gewebe zusammenlaufend; daselbst auch umspinnende Gefäße.

Fig. 22. Neubildungsleiste des Vornierenepithels (*L*) und getrennte Abtheilungen innerhalb des venösen Sinus.

Fig. 23. Neubildungsleiste der andern Seite, weiter fortgeschritten und Einstülpungen bildend.

Fig. 24. Querschnitt durch die Vorniere eines 9,8 cm langen Exemplars. Der Canälchenverlauf complicirter geworden, die Trichter vermehrt. Glomus in freier Communication mit dem Cölomdivertikel.

Fig. 25. Die innere Fortsetzung eines Canälchens nach dem sog. strittigen Gewebe zu, auf frühem Stadium; stark vergrössert. Wimpern an den Epithelzellen (*ep*), *xp* proliferirende Zellen.

Fig. 26. Eine entsprechende Stelle auf fortgeschrittenem Stadium. *sp* Spindelzellen, *rz* Riesenkernzellen.

#### Tafel 41.

Drei Schemata zur Darstellung des zeitlich und räumlich auftretenden Gegensatzes von Vorniere und Urnieren, die beiden letzten in Anlehnung an Reconstructionen vom 8,5 und 9,8 cm Stadium angefertigt, das erste hypothetisch.

Fig. 27. Segmentale Gefässnetze im ganzen Längsverlauf, cranial um einzelne Canälchen, weiter hinten um den Gang.

Fig. 28. Im hintern Theil besondere Canälchen an den Gang tretend, die je zu einem Glomerulus in Beziehung stehen; ausserdem die segmentalen Gefässe um den Gang noch verblieben. Im cranialen Theil keine Vereinigung der ursprünglichen Canälchen zu einem Gang; laterale und mediale Trichter unterscheidbar; segmentale Gefässgeflechte an den einzelnen Canälchen resp. ihren proliferirenden Enden. Zwischen cranialem und hintern Theil einige Gefässnetze besonders stark entwickelt und näher zusammengedrängt.

Fig. 29. Diese letztern Gefässnetze legen sich zu einem „Glomus“ zusammen; Gegensatz und Zwischenraum zwischen cranialer und hinterer Partie noch vergrössert; das vorderste Segmentalcanälchen der Urnieren rudimentär geworden. Die cranialen Canälchen (Kopfnieren) haben sich in ihren proliferirenden Enden sammt den zugehörigen Gefässnetzen zu dem speciellen Vornierengewebe umgebildet. Die Trichter haben sich stark vermehrt, zeigen aber noch die Anordnung in eine laterale und mediale Reihe; somit A) in der Vorniere die drei Theile, Canälchen, strittiges Gewebe, Glomus hervorgetreten; ferner B) eine intermediäre Region und C) eine segmentale Niere (Gang mit Urnieren) gebildet.

# Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege sammt Annexen von *Calliphora erythrocephala*.

Von

Dr. Ludwig Brüel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

---

Hierzu Tafel 42—44.

Es giebt zweifellos keine Insectengruppe, deren Entwicklungsgeschichte eine so grosse Anzahl bedeutsamer Bearbeitungen erfahren hat, wie sie den Musciden zu Theil wurde. Dem gegenüber erscheint es nun um so befremdlicher, dass der Bildungsmodus ihrer Geschlechtsausführgänge beinahe völlig unbekannt geblieben ist.

Selbst WEISMANN hat in seinem so überaus vollständigen bahnbrechenden Werk die eigentliche Entstehungsgeschichte dieser Organe nicht berücksichtigt, obgleich er in Verfolgung der Keimdrüsenentwicklung auch erste Anlagen von Gängen beobachtet hat. Den Grund für sein Unterlassen verschweigt er nicht: es scheint ihm keinem Zweifel zu unterliegen, dass „die Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen sich aus den Strängen entwickeln, an welchen die Keime dieser Drüsen in der Larve befestigt waren“; directe Beobachtungen aber könnten nach seiner Meinung nur mit unverhältnissmässigem Zeitaufwand angestellt werden.

Ersteres konnte damals keinem Widerspruch begegnen, letzteres durfte als sicher gelten. Wahrscheinlich war es überhaupt unmöglich, ohne Anwendung der Schnittmethode Klarheit über die fraglichen Verhältnisse zu erlangen.

Seit aber die Schneidetechnik der Forschung zu Gebote steht, sind in rascher Folge Arbeiten erschienen, welche die Bildungsgeschichte der Geschlechtsgänge bei andern Insecten zum Gegenstand hatten. Gleich die erste, von NUSBAUM verfasst, brachte die Entdeckung des ektodermalen Antheils der Gänge: sie widerlegte damit die Annahme

WEISMANN'S oder schränkte doch ihre Geltung sehr ein. Es erschien jetzt wahrscheinlich, dass nicht der ganze ausführende Theil des Genitalapparats von *Calliphora* seinen Ursprung den Genitalsträngen verdanken werde.

So trat also gleichzeitig die Möglichkeit und das Bedürfniss einer Untersuchung dieser Frage an die Zoologen heran. So viele aber sich der Erforschung der Metamorphose von *Calliphora* zuwandten, keiner hat den erwähnten Gebilden seine Aufmerksamkeit geschenkt; nur die ersten Anlagen des ektodermalen Antheils wurden gleichsam beiläufig von KÜNCKEL D'HERCULAIS entdeckt und beschrieben, von Andern wieder gesehen und erwähnt — ihre Entwicklung blieb unbekannt.

Es scheint, dass die merkwürdigen Vorgänge an den neu aufgebauten Organen das ganze Interesse der Forscher an sich zogen, welche sich dieser Entwicklung näherten.

Auch als die Entdeckung der Polzellen die Bildungsgeschichte der Keimdrüsen unseres Thieres zum Gegenstand eifrigsten Forschens machte, bis in die neuere Zeit immer wieder bearbeitet, liess man die Ausführgänge grössten Theils unbeachtet.

Deshalb entschloss ich mich, auf den Rath meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrath Professor Dr. LEUCKART, zu dem Versuch, die bestehende Lücke auszufüllen.

Ich unterzog natürlich zuerst die oft beschriebenen Genitalien der Imago einer Untersuchung; zu meinem Erstaunen stiess ich bald auf einige völlig unbekannt Organe. Bei genauerm Studium der Literatur wurde mir klar, dass auch hier nur Weniges geschildert sei, dies Wenige meist nicht genau. Namentlich alle Theile, die der Copulation dienen, innere und äussere, fand ich nur ganz ungenügend berücksichtigt, von den Bewegungsmechanismen gar nichts in der ganzen umfangreichen Literatur.

Eine Ausnahme stellt der Drüsenapparat des weiblichen Thieres dar: ein englischer Autor, B. TH. LOWNE, hat ihn neuerdings zum Gegenstand einer Arbeit gemacht und einzelne Theile sehr ausführlich beschrieben. Indessen konnte mich die Kenntnissnahme dieser Untersuchung nur in meinem Vorhaben bestärken, eine genaue Einsicht in diese anatomischen Verhältnisse zu gewinnen. Denn LOWNE kommt in seiner Abhandlung zu Resultaten, die sich weit von den Anschauungen entfernen, welche man bisher den gesichertsten der Insectenmorphologie beigezählt hat. Ich will hier nur erwähnen, dass er es unternimmt, den Eiröhren den Charakter als Keimbildner gänzlich abzusprechen und ihnen die Rolle von Dotterstöcken zuzuweisen.

Die sogenannten Kittdrüsen, gum-glands, sollen dagegen die Keime produciren; auf seine Studien über die feinere Beschaffenheit dieser Drüsen ist LOWNE's Theorie hauptsächlich gebaut.

Beobachtungen, die zu so schwer wiegenden Umgestaltungen herrschender Ansichten führen, fordern natürlich gebieterisch eine Nachprüfung: ich habe deshalb diesen Theil der Anatomie nicht weniger eingehend behandelt als die übrigen.

Die Resultate, zu denen ich gelangt bin, mögen im Folgenden ihren Platz finden. Die Untersuchungen, welche zu ihnen führten, sind auf dem Laboratorium des Herrn Geheimrath LEUCKART angestellt worden; sie haben sich seines regen Interesses und seiner freundlichen Unterstützung zu erfreuen gehabt. Er möge es mir gestatten, ihm für alle geistige Förderung, die er mir stets in reichem Maasse zu Theil werden liess, hier meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.

## Anatomischer Theil.

### 1. Die Ausführgänge und Nebendrüsen des männlichen Thieres.

Der männliche Geschlechtsapparat von *Calliphora erythrocephala* ist schon mehrfach abgebildet worden, so dass ich einer erneuten Darstellung seiner Totalansicht wohl entzagen kann. Ich erwähne nur den letzten Bearbeiter dieser Materie — in der grossen Dipterenarbeit von DUFOUR (51) finde ich ein Bild von der Zusammensetzung unseres Organsystems: die beiden scharlachrothen, aus einem Follikel bestehenden Hoden in ihrer Fetthülle, die beiden Vasa deferentia, an ihrer Vereinigungsstelle aufsitzend ein Paar von accessorischen Drüsen und, von hier nach hinten gehend, das am Beginn etwas erweiterte unpaare Vas deferens — das sind die Organe, wie sie DUFOUR gesehen hat. Er betont ferner besonders, dass seine Vesiculae seminales, sonst sehr verbreitet bei Dipteren, bei *Musca*, *Calliphora*, *Pollenia* und ihren nächsten Verwandten vollständig fehlen.

Nicht erkannt hat er den feinern Bau der geschilderten Gebilde, nicht erkannt auch die eigenthümlichen Lagebeziehungen, die asymmetrische Anordnung vieler Organe.

Eine solche tritt uns schon bei den Testes entgegen. Sie liegen nicht beide in denselben Querschnitten einer Serie oder doch nur theilweise. Der rechte ist vielmehr im Vergleich zu dem andern etwas nach hinten gerückt. Fig. 13 zeigt einen Anschnitt von dem Hoden (h) der rechten Körperseite (man sieht vom Kopf her auf den

Schnitt), im mittlern Theil des 5. Segments gelegen; der linke wird erst auf folgenden Schnitten weiter vorn sichtbar. Ueber den Vorder- rand des 5. Segments ragt er indessen auch nicht hinaus.

Die äussere Gestalt beider Hoden ist die gleiche: gestreckt-birn- förmig, mit einer ringförmigen Einschnürung in der Nähe der Spitze. Diese kehren beide nach innen; sie entlässt das Vas deferens.

Es liegt nicht in meinem Plan, auf den Inhalt der Keimdrüse einzugehen. Dagegen möchte ich über ihre Hüllen, die theilweise in directem Zusammenhang mit den Zellenschichten des Vas deferens stehen, einige Bemerkungen machen. Ich unterscheide deren 4 (Fig. 1). Die äusserste ist durch eine Schicht von Fettzellen gebildet, die dem Hoden fester als dem umgebenden Fettgewebe anhaftet und sich von letzterm leicht isoliren lässt. Sie geht nicht bis zur Spitze des Hodens, sondern endet mit unregelmässig gezacktem Rand etwas darüber. Weiter hinab, sich manchmal auf einer Seite bis auf den Samengang erstreckend, reicht die zweite, rothe Hülle; sie besteht aus sehr kleinen, braun-rothen Körnchen, die sich erst mit den stärksten Systemen erkennen lassen. Der Grund für ihren festen Zusammenhang mit den Fettzellen ist darin zu suchen, dass sie von ihnen abstammt und damit in continuirlicher Verbindung bleibt.

Bei jüngern Puppen schon, so lange der Hoden noch nicht von Fett umgeben ist, nähern sich ihm Fortsätze der seinem äussern Ende anliegenden Zellen und umwachsen ihn. Aehnliches hat schon SPICARDT (86) für den Hoden von *Liparis dispar* beschrieben, ähnlich werden auch die Peritonealhüllen der Eierstöcke nach MEYER (49), LEYDIG (44) und HEYMONS (91) gebildet. Ich habe mich nun überzeugt, dass aus solchen Fettzellenderivaten durch Einlagerung von Pigment die rothe Hülle entsteht. Wie die Pigmentirung aber zu Stande kommt, vermag ich nicht zu sagen; ich habe allerdings der Frage auch nicht viel Zeit gewidmet. Der Vorgang erinnert immerhin an einen Befund von MEYER (49), der bei Schmetterlingen den Fettkörper um den Hoden eine Strecke weit mit Oeltröpfchen gefärbt sah; diese Region war durch eine scharfe Grenze von den farblosen Zellen getrennt.

Die beiden letzten Hodenhüllen von *Calliphora* sind zelliger Natur; die äussere sehr dünn und mit kaum wahrnehmbaren Kernen, die innere, wenigstens an dem Orificium des Hodens, deutlich ausgebildet und von epitheliale Charakter. Beide aber setzen sich unmittelbar in die Wände des Vas deferens fort.

Die innerste hat nun noch eine besondere Bedeutung: denn von

ihr stammt das Follikelgerüst. BÜRSCHLI (71) hat schon bei andern Ordnungen das Einwuchern des Epithels in den Follikel beschrieben; es soll eine Art Kammerung wie bei der Eiröhre statthaben. Davon kann bei *Calliphora* keine Rede sein, aber ebenso wie dort ist das Innere des Hodens durch Gewebsbälkchen, die vom Epithel aus eindringen, in viele Fächer getheilt, deren jedes die Abkömmlinge einer Spermatogonie birgt.

Ich setze mich damit in Widerspruch zu den Anschauungen VERNON'S (94), welcher für *Bombyx mori* die Existenz eines Follikelgerüsts ganz entschieden in Abrede stellt. Es wäre ja schliesslich nicht undenkbar, dass zwischen den recht entfernt verwandten Species darin ein Unterschied bestände. Ich halte es aber auch für sehr möglich, dass man dieses äusserst zarte Gewebe zwischen den dicht gedrängten Keimzellen übersieht, wenn man nicht durch eine geeignete Conservirung unterstützt ist. Ich habe nur auf Präparaten, die mit Pikrinosmiumsäure behandelt waren, die fraglichen Stränge bestimmt nachweisen können; alles Bindegewebe tritt durch diese Flüssigkeit äusserst scharf hervor.

Nach einem derartigen Präparat ist Fig. 1 gezeichnet. Man sieht deutlich, dass das Epithel des Samenganges sich eine Strecke weit unverändert um die Keimzellen fortsetzt, so einen Zellenbecher bildend, der mit den reifen Spermatozoen gefüllt ist. Dann werden an seinem Rand die rundlichen Kerne plötzlich seltener und gestreckter, das Plasma ist von grossen Vacuolen durchsetzt und löst sich in feine Stränge auf, von denen auf der rechten Seite unsrer Abbildung, da, wo noch Spermatoocyten erster und zweiter Ordnung liegen, Züge zur Bildung des Gerüsts abzweigen. An mit reifen Spermatozoen besetzten Stellen, gegen die Mündung des Vas deferens hin, sind keine Scheidewände zu entdecken.

Die Vasa deferentia ziehen von der Spitze der Hoden nach der Mittellinie des Abdomens, nur wenig nach hinten gerichtet, und münden hier in den unpaaren Samengang ein. Ihre Länge beträgt etwa 1 mm, ihre Dicke in der Mitte nur 20—25  $\mu$ . Nahe am Hoden sind sie beträchtlich weiter und verzüngen sich sehr allmählich von da aus. Sie sind hier aus zwei Schichten gebildet, denselben Zellenlagen, wie schon erwähnt, welche die innern Lagen der Hodenwand darstellen, einer äussern dünnen, structurlosen Membran mit winzigen Kernen, und einem Epithel. Etwas weiter entfernt treten dazu sehr zarte Längsfasern (Fig. 2), die ihnen von aussen aufliegen; es ist nicht sicher zu entscheiden, aber sehr wahrscheinlich, dass man es

mit Muskeln zu thun hat. Sie setzen sich bis zum unpaaren Samengang fort und heften sich dort an (Fig. 7 bei *va*). Einer eigenartigen Bildung geben im mittlern Theil des Vas die Epithelzellen den Ursprung. Sie senden in das Lumen des Ganges zarte Ausläufer, die maschenartig verbunden sind und so das Innere mit einem Netzwerk feinsten Fädchen füllen (Fig. 2). Es ist möglich, dass diese Einrichtung dazu dient, die Spermatozoen bei ihrem Durchtritt mehr zu vereinzeln, da sie im Hoden bündelweise gruppirt sind: völlige Klarheit könnte nur das Experiment geben. Mir ist es aber nicht gelungen, die Durchwanderung der Samenfäden zu veranlassen, noch überhaupt zu sehen; sie scheint nur kurz vor der Ejaculation stattzufinden, denn der ganze ausführende Apparat pflegt kein Sperma zu enthalten, von vereinzelt, vielleicht zurückgebliebenen Fäden abgesehen.

Gegen das Ende des Vas hin tritt diese Bildung in demselben Maasse zurück, wie der Gang sich verengt. Schliesslich in Mündungsnähe ist das Lumen nur noch als einfacher Strich zu erkennen. Die Epithelzellen sind hier sehr dicht gedrängt, und ihre Kerne legen sich dachziegelartig über einander (Fig. 7 *va*). Die Mündung in das Vorderende des unpaaren Vas erfolgt in der Weise, dass sich die äussere Membran in die entsprechende Hülle dieses Ganges fortsetzt, die epitheliale dagegen das Epithel des letztern durchbricht. Sie zieht hierauf eine Strecke ins Innere des unpaaren Ganges, wobei die beiden Vasa in dessen Längsaxe umbiegen und sich dicht an einander legen. Diese letzten Abschnitte sind fest an die Ausführgänge der accessorischen Drüsen angeschmiegt, die sich unmittelbar hinter ihnen öffnen. So bilden die vier Gänge gemeinsam eine Papille, die am vordern Ende des unpaaren Ganges in sein Lumen in der Längsrichtung hineinragt.

In Fig. 7 habe ich sie abgebildet. Der Schnitt trifft die Drüsenorificien (*mp*), auf der rechten Seite ist das Vas dicht vor seiner Mündung angeschnitten (*va*).

Man sieht weiter, dass sich die accessorischen Drüsen gleich ausserhalb ihrer Durchbruchsstelle zu einer Anschwellung mit ziemlich unbedeutender Höhlung erweitern, an der erst die eigentliche Drüse ansitzt. Sie ist abermals beträchtlich dicker; ihr Durchmesser ist sehr wechselnd, wohl entsprechend dem Füllungsgrad, sein Maximum beträgt etwa 200  $\mu$ . Sie bildet einen gestreckten Blindsack, von durchschnittlich 600  $\mu$  Länge, wie dies DUFOUR (51) schon beschrieben hat. Auf seiner Abbildung zieht sie indessen zwischen den paarigen Vasa deferentia gerade nach vorn, während sie in Wahrheit stark gekrümmt ist. DUFOUR mag die Windungen, die das Organ nach der

Präparation zeigt, für ein Kunstproduct gehalten haben; ich habe mich auf Schnitten überzeugen können, dass sie den natürlichen Zustand darstellen und dass die ganze Lagerung der beiden Drüsen sehr deutlich jene Asymmetrie zum Ausdruck bringt, die auch den unpaaren Samengang und den Ductus ejaculatorius beherrscht. Ihre Gründe werden sich später ergeben.

Um den Verlauf der Drüsen zu beschreiben, muss ich ihrer Lagebeziehungen zum Enddarm Erwähnung thun. Dieser befindet sich im 5. Segment nicht in der Medianebene, sondern nach links verschoben, dicht unter der Rückendecke. Das vordere Ende des unpaaren Canals ist ihm in der Gegend der Rectalpapillen angelagert, nur durch den proximalen Theil der linken accessorischen Drüse von ihm getrennt. Letztere richtet nun zunächst ihren Lauf nach unten und vorn, dann nach links, gelangt so auf die linke Seite der Rectalpapillen und steigt zwischen ihnen und der Seitenwand des 5. Segments eine Strecke empor, bis etwa zur Höhe ihres Ursprungs. Hier endet sie blind geschlossen. Die rechte Drüse dagegen wendet sich von ihrer Mündungsstelle aus sofort nach links, geht unter dem Anfang des unpaaren Vas hinweg und verfolgt bis auf die linke Seite des Darms denselben Weg wie ihre Gefährtin, dicht hinter ihr hinziehend. Hier aber richtet sie sich nach unten, wie jene nach oben, und durchmisst eine gleiche Strecke, bis nahe an die 5. Bauchplatte heran. Wie wir sehen werden, ist auch der Samengang ganz auf die linke Seite des Abdomens gedrängt.

Doch zunächst einiges von der Structur unserer Drüsen. Frisch präparirt, haben sie ein weiss-glänzendes Aussehen; es rührt dies von dem milchigen Secret her, mit dem sie prall erfüllt sind, nicht aber von der Wandung. Denn diese ist ausserordentlich dünn und rechtfertigt die Bezeichnung Drüse überhaupt sehr schlecht. Sie besteht aus einem peritonealen Ueberzug und einem ziemlich flachen Epithel mit rundlichen Kernen (Fig. 7) und auf Schnitten schwer wahrnehmbaren Zellwänden; von der Fläche gesehen, erscheinen die Zellen hexagonal begrenzt. Der erste Blick zeigt, dass man es nicht mit functionirenden Drüsenzellen zu thun hat.

Um dieses eigenthümliche Verhalten zu erklären, müssen wir uns zu Schnitten durch die Puppe kurz vor ihrem Ausschlüpfen wenden. Fig. 3 zeigt einen solchen auf dem Entwicklungsstadium, welches das Organ zu Beginn des Ausfärbeprocesses erreicht hat. Wir sehen hier auch die Hüllhaut dicker als bei der Imago, aber namentlich die Drüsenzellen zeigen ein ganz anderes Aussehen. Es sind hohe Cylinder-

zellen mit breiterer Basis, heller gefärbtem Kern und an manchen Stellen von kleinsten Vacuolen durchsetztem Plasma. Ein ähnliches Bild hat ESCHERICH (94) in seiner Fig. 7 von den entsprechenden Ektadenien der *Blaps gigas* gezeichnet.

Es ist kein Zweifel, dass diese Zellen das Secret liefern, welches sich bald nach dem Ausschlüpfen bei der Imago findet. Die producirte Menge reicht offenbar für das ganze kurze Imaginalleben des Thieres, denn eine Erneuerung der Zellen findet nicht statt: von Regenerationszellen, wie sie ESCHERICH bei *Carabus morbillosus* gesehen, ist hier sicher nichts vorhanden, vielmehr verwandeln sich die Zellen nach Beendigung ihrer Thätigkeit bald in das oben geschilderte niedere Epithel.

Das Secret selbst ist eine ziemlich feinkörnige Masse, die sich mit Anilinfarben lebhaft tingirt. Es füllt nicht nur die Drüsen, sondern findet sich im Samengang und Ductus ejaculatorius bis in den Penis hinein. Es muss also bei der Begattung in reichlicher Menge dem Sperma beigemischt sein, und es liegt nahe, anzunehmen, man müsse es im Receptaculum des weiblichen Thieres vorfinden. Dem ist aber nicht so; ich habe zwischen den Samenfäden, die das Receptaculum des jungen Weibchens ganz erfüllen, nichts davon entdecken können. Es muss also für wahrscheinlich gelten, dass dieses milchige Fluidum im Uterus zurückbleibt und dass ihm nur die Aufgabe zufällt, das Sperma zu umhüllen und zu verdünnen, wie wir das von dem Prostatasecret der Säugethiere wissen; eine ähnliche Function kommt, vereinzelten Angaben zu Folge, den Nebendrüsen anderer Insecten zu. Es scheint mir daher der Ausdruck Prostataadrüsen für unsere Bildungen der geeignetste zu sein, wenigstens bis eine vergleichende Untersuchung der Anhangsdrüsen bei allen Insectengruppen auf ihre Homologie hin die Anwendung von Namen ermöglicht, welche die morphologischen Beziehungen zum Ausdruck bringen.

Es ist nun klar, dass eine solche Drüse einer Einrichtung für die Regelung des Ausflusses und damit des Verdünnungsgrades, den sie in der Samenflüssigkeit hervorbringt, bedarf. In der That bemerken wir um den verjüngten Theil vor der Mündung auf dem Epithel eine Schicht circulärer Fasern; auf Anschnitten sind sie am besten nachzuweisen. In Fig. 7 (*sph*) sieht man sie indessen auch auf dem Querschnitt deutlich. Eine Querstreifung kann man natürlich bei diesen äusserst dünnen Gebilden nicht entdecken, ihre ganze Anordnung, ringförmig um die Ausmündung eines Drüsengangs, scheint mir aber für ihre contractile Natur beweisend zu sein. Ich muss sie deshalb für einen Sphincter der Drüsenöffnung halten.

Diese Faserschicht setzt sich auch auf den unpaaren Samengang fort, ebenso wie die Hüllmembran, welche sie umgiebt. Die Folge davon ist, dass dieselbe Nervenwirkung den Zufluss beschränken und den Inhalt des Samenganges in Bewegung setzen wird. Beides mag vor der Ejaculation eintreten.

Der Inhalt des Ganges hat aber ausser Sperma und Prostatasecret noch einen dritten Bestandtheil, der vom Epithel des Ganges geliefert wird. Nach innen von den contractilen Fasern liegt nämlich eine Schicht hoher Drüsenzellen, die das Lumen (Fig. 7 *vd*) begrenzen. An ihrer Basis findet man kleine, dunkel gefärbte Kerne in einem Saum von körnigem Plasma, von diesem aus aber erheben sich baumförmige Stränge, die fein verästelt an der Innengrenze der Wand enden. Sie liegen in einer hyalinen Substanz eingebettet, die sich mit Karmin und Hämatein gar nicht, mit Anilinfarben nur ganz schwach tingirt. Man hat es offenbar mit einem Secret zu thun; an Stellen, wo das Prostataproduct nicht den ganzen Innenraum ausfüllt, glaube ich in der That eine dünne Schicht eines solchen auch im Lumen dicht an dem Epithel gesehen zu haben (Fig. 7 *vs*). Es ist äusserst feinkörnig, beinahe homogen, und nimmt fast gar keine Farbe an. Es ist jeden Falls während des Imaginallebens entstanden, denn bei der ältern Puppe haben die Epithelzellen noch keinen secretorischen Charakter (Fig. 6). Ueber seine Bedeutung lässt sich nichts sagen, da es weiter hinten in dem viel voluminöseren Prostatasecret verschwindet.

Hiermit hätte ich den Bau des unpaaren Vas deferens geschildert, oder doch eines Theiles davon, des Theiles, welcher sich auf der rechten Seite des Enddarms hinzieht, in einer Ausdehnung von etwa 350  $\mu$ . Weiterhin verjüngt sich das Organ sehr rasch, von 100 auf 40  $\mu$  Durchmesser, und gleichzeitig ändert sich für den Rest seines Verlaufs — noch etwa 800  $\mu$  — seine Structur. Die Drüsenzellen verschwinden und machen einem flachen Epithel Platz (Fig. 13 *vd*), dicke Muskelfasern stellen sich ein, continuirlich aus jener Schicht zarter Fasern, die ich oben erwähnt habe, hervorgehend: es spricht das auch für deren musculöse Beschaffenheit.

Mit diesen Veränderungen Hand in Hand geht ein Wechsel der Richtung, in der sich der Samengang erstreckt. Während er bisher auf der rechten Seite des Darms nicht weit hinter der linken Prostata-drüse nach unten, hinten und seitwärts verlief, wendet er sich jetzt unter dem Darm direct nach hinten: auf Fig. 13 (*vd*) sehen wir ihn unter den Rectalpapillen. Wenn dann der Darm, der im 5. Segment immer in gleichem Abstand von der Rückendecke verharrete, sich bei

seinem Eintritt in das 6. — ich spreche später von den Segmentationsverhältnissen — nach abwärts biegt, steigt auf den gleichen Querschnitten das Vas deferens links von ihm schräg nach oben und gelangt so auf seine Dorsalseite. Hier ändert es abermals seine Richtung, zieht nach rechts und überschreitet die Medianebene. Zum ersten Mal, seit wir die Testes verlassen, führt unsre Schilderung uns in die rechte Körperhälfte, in der nun der ganze hintere Theil des Apparats gelegen ist.

Gleich rechts von der Medianebene tritt der Gang an ein Organ heran, das den Autoren bis jetzt merkwürdiger Weise entgangen ist. Merkwürdiger Weise, sage ich, denn das Gebilde besitzt die respectable Länge von 270  $\mu$ , bei einem Querdurchmesser von über 100  $\mu$ . Es zu übersehen, ist nicht wohl möglich, wenn man den Gang bis zum Penis präparirt. Dies ist eben offenbar niemals geschehen: ich habe davon später noch zu reden. Das fragliche Organ ist an der Grenze des 6. und 7. Segments nahe unter dem Integument und nicht weit über dem Darm gelegen, der hier jetzt in der Mittellinie verläuft. Es besteht aus einem Muskelsäckchen (Fig. 12 *ms*), das einen länglich-ovalen Umriss hat. Seine Axe ist schräg zu derjenigen des Segments gestellt, sie geht von rechts, hinten und unten nach links-vorn-oben und reicht mit dem Dorsalende bis beinahe an die Mittelebene. In seinem Innern sieht man am hintern (untern) Ende eine Höhle, in die Vas deferens und Ductus ejaculatorius einmünden. Darüber, den grössten Theil der Längsaxe für sich einnehmend, liegt ein Chitinstab; seine Länge beträgt etwa 220  $\mu$ . Von rechts hinten gesehen, scheint er keulenförmig; der scheinbare Kolben (Fig. 12 *pl*) von einigen Poren durchbohrt, der Stiel (*st*) dorsal davon in der Längsrichtung des Organs fast bis zu dessen Ende ragend. Betrachtet man aber den Apparat von links und hinten, so erkennt man, dass der untere Theil des Stabs eine Platte darstellt, die in einem ziemlich stumpfen Winkel dem Stiel ansitzt, so dass sie wagrecht zur Längsaxe des Abdomens gerichtet ist. Die Muskeln, aus denen die Wand des Organs besteht, inseriren oben an dem Stiel, unten, wie es scheint, an und unter der Platte.

Genauerer habe ich an Totalpräparaten nicht erfahren können, erst auf Schnitten enthüllte sich mir zugleich mit dem feinem Bau die Bedeutung dieser Einrichtungen. Ich habe in Fig. 4 und 5 Querschnitte aus einer Serie von der zum Ausschlüpfen bereiten Puppe abgebildet; von einer Puppe, weil ihre noch spärliche Musculatur die Muskelansätze leichter zu übersehen gestattet. Auch sind die Theile

zwar kleiner, aber weniger gedrängt angeordnet als bei der Imago, und die Bilder deshalb klarer. Und endlich geben sie uns deutliche Fingerzeige für die Bildungsgeschichte des Chitinstücks.

Ich werde deshalb auch in meiner Beschreibung den Verhältnissen folgen, wie sie die Zeichnungen zur Anschauung bringen, und erst nachher auf die geringfügigen Veränderungen während des Imaginallebens eingehen.

Zuvor muss ich bemerken, dass die Schnitte aus räumlichen Rück-sichten nicht in ihrer natürlichen Lage wiedergegeben sind: um sie in eine solche zu bringen, muss man sich ihre lange Axe um  $45^{\circ}$  gedreht denken, so dass das jetzige Oberende nach links oben zeigt. Bei meiner Beschreibung werde ich eine solche Drehung annehmen.

Wir sehen nun auf Fig. 4, dem weiter hinten gelegenen Schnitt, zunächst die Höhle *hh*, welche der untere Theil des Organs beherbergt. Sie wird dorsal von der Platte *pl* bedeckt, deren Querschnitt hier an ihrem Hinterende noch wenig dunkles Chitin zeigt. Man bemerkt, dass sie am Rand auf allen Seiten in das helle Chitin übergeht, das die ganze Höhle auskleidet. Letztere setzt sich am linken obern Ende der Platte in eine kleine Seitenhöhle fort: es ist der Anschnitt einer Ausstülpung *sh*, deren Wände den Stiel bilden. Wie auch die Platte, ist ihr Chitin aussen mit einem grosszelligen und auffallend grosskernigen Epithel bedeckt, das als Platten- und Stielbildner fungirt. Am linken obern Ende der Haupthöhle befindet sich auch die Einmündung des unpaaren Samengangs *vd*, unter derjenigen der Stielhöhle. Das Ende des Vas deferens bildet eine weit ins Innere vorspringende Papille *p*, deren Wände in ihrem letzten, zugespitzten Theil fast nur aus ganz hellem Chitin bestehen, welches innen im Gang leicht gewellt ist. Ich will bemerken, dass sich das Chitin ein Stück weit in das Vas fortsetzt; dann wird es so zart, dass es nicht mehr auffindbar ist, doch konnte ich mich nicht bestimmt von seinem Fehlen überzeugen. Am rechten untern Ende der Platte setzen Muskeln an; dicht daneben bildet die Wand der Höhle eine Falte, die sich rings um die Platte fortsetzt, wie die umgebenden Schnitte lehren.

Der in Fig. 5 gezeichnete Schnitt ist in der Serie 4 Schnitte von dem eben betrachteten entfernt. Wir sehen dieselbe Höhle *hh* und links noch die Mündungspapille des Samengangs *p*. Sie ist also in dorso-ventraler Richtung comprimirt, und die Mündung bildet einen Spalt, dessen Längsaxe von vorn nach hinten gerichtet ist. Die Platte *pl* ist hier schon stärker verdickt; an ihrem linken Ende setzt der Stiel

an, von dem ein grösseres Stück getroffen ist, halb quer, halb längs, da er ja schräg nach oben zieht. Die Stielhöhle *sh* ist dem zu Folge nur an einer Stelle im Schnitt zu sehen. Der ganze Stiel ist von dem Höhlenepithel umgeben, das oben schon recht dünn geworden ist, wie denn auch die Chitinwand bereits stark verdickt und ihrer Vollendung nahe ist. Bemerkenswerth ist es, dass die Schwärzung, die mit Härtung gleichbedeutend ist, nur am obern Theil eintritt. Hier entspringen nun auch die Muskeln, die das Organ zum grössten Theil umhüllen (*ms*), in dicht gedrängter Menge; nur ein kleiner Theil ist in ganzer Länge geschnitten. Die dorsalen setzen alle am Rand der Platte an, die ventralen (*ms*<sup>1</sup>) am linken untern Rand der Höhle, dicht vor der Mündung des Vas deferens. Endlich bemerken wir unten eine Aus-sackung an der Höhle: den Anschnitt des Ductus ejaculatorius (*de*).

Die davor gelegenen Schnitte zeigen im Wesentlichen dieselben Bilder: überall sehen wir die Muskeln am Rand der Platte ansetzen, nur wenige, von der Ventralseite des Stiels entspringende, links an der Unterseite der Höhle. Etwa 3 Schnitte weiter vorn ist der Ductus ejaculatorius und der Stiel von dem übrigen abgetrennt, letzterer noch durch die Muskelfasern verbunden. Platte und Höhle sind dann noch auf 6 Schnitten vorhanden, ragen also weit über die Mündung des Ductus nach vorn hinaus.

Fassen wir das Wichtigste des Beschriebenen kurz zusammen, so haben wir eine ventrale Höhle, an deren Hinterende von links der Samengang herantritt, während etwa von ihrer Mitte nach rechts unten der Ductus ejaculatorius ausgeht. Darüber liegt eine stark verdickte dunkle Chitinplatte, die hinten an ihrem hellern linksseitigen Rande mit dem gleichfalls hellern Unterende einer Chitindröhre in Verbindung steht; diese zieht schräg nach links und oben und dient von einem Punkt an, von dem ab sie aus dunklem Chitin besteht, als Ursprungsstelle zahlreicher Muskeln. Sie inseriren meist an dem Vorder-, rechtsseitigen und Hinterrand der Platte.

Um die Entwicklung dieses Organs zur Functionsfähigkeit zu schildern, habe ich meinen frühern Andeutungen nur Weniges hinzuzufügen. Die Muskeln werden viel zahlreicher, ohne indessen neue Ursprungs- oder Ansatzstellen zu gewinnen; die Stielhöhle wird von Chitin ausgefüllt, so dass schliesslich nichts mehr an die Bildungsweise des Stiels erinnert, ausser dem zelligen Ueberzug, der sich aber nur als kaum erkennbares Häutchen mit winzigen Kernen erhält; die Platte wird am Rand vergrössert, so dass keine Muskelansätze mehr darüber hinweg greifen, wie in den Figg. 4 und 5, und das Chitin der

Platte wie auch des Stiels wird verdickt und grössten Theils ganz schwarz, während zwischen beiden eine helle gelbe Partie bestehen bleibt. Hinzufügen will ich noch, dass ich Grund zu der Annahme zu haben glaube, es mündeten einzellige Drüsen in den oben erwähnten Poren der Platte aus. Ich habe zwischen den Muskeln, die bei der Imago in mehreren Schichten angeordnet sind, 2—3 lange, blasse Schläuche aufwärts laufen und mit kolbiger Anschwellung enden sehen; unten setzten sie in der Mitte der Platte an, dicht darüber lagen einige Kerne. Die Gebilde sind so klein, dass man sie nur auf Querschnitten durch die Platte entdecken kann; deren Poren dagegen zeigen sich nur bei Betrachtung der Plattenfläche. Ich muss es daher unentschieden lassen, ob sich die Schläuche an die Oeffnungen ansetzen und Drüsen darstellen; eine andere Bedeutung wüsste ich ihnen jeden Falls nicht zuzuweisen.

Ich muss nun kurz von der Function des Apparats sprechen. Nehmen wir an, dass sich die Muskeln contrahiren. Es wird dann unvermeidlich eine Annäherung des obern Stielendes und rechtsseitigen Plattenrandes Statt finden, der dorsale Winkel zwischen beiden muss kleiner werden. Die allgemeine Erfahrung lehrt nun, dass schwarzes Chitin eine ebenso geringe, wie gelbes eine grosse und sehr vollkommene Elasticität besitzt. Es wird also die postulierte Biegung am Verbindungsstück von Platte und Stiel eintreten; die Bewegung des letztern ist hier ohne mechanische Bedeutung, diejenige der Platte aber bewirkt eine ganz beträchtliche Vergrösserung der ventralen Höhle — wenn man die Grösse der Plattenhebung nach der Tiefe der Falte bemessen darf, die sich, wie geschildert, vom Plattenrand aus nach innen wölbt und nun nach oben ausgespannt wird. Die Contraction der wenigen ventral, vor der Samengangmündung, angesetzten Muskeln wird es verhindern, dass der Höhlenboden der Aufwärtsbewegung der Platte folgt. Kurz, die Höhle wird dilatirt, sie wird eine saugende Wirkung ausüben, und der Inhalt des Vas wird hereinströmen.

Nun lässt der Muskelzug nach. Die Elasticität treibt Stiel und Platte mit einer gewissen Gewalt aus einander, letztere fährt nach unten und übt einen starken Druck auf die Flüssigkeit aus. Ich sehe zwei Wirkungen: die eine, dass die beiden Lamellen der Mündungspapille fest auf einander gepresst werden, die andere, dass der Inhalt den Ausweg sucht, der ihm bleibt, und sich in raschem Strahl durch den Ductus ejaculatorius entleert.

Die Function des beschriebenen Organs ist also die einer Spritze, eines appareil propulseur du sperme, wie FÉNARD (96) die Glandula

nodiformis von *Forficula* (MEINERT) neuerdings aufgefasst wissen will; und ich halte es für das Natürlichste, ihm auch den Namen einer Samenspritze beizulegen: einer Spritze freilich, deren Kolben seine Bewegungsenergie nur indirect einer Muskelarbeit, in Wahrheit aber elastischen Kräften verdankt. Homodynamie Bildungen finden sich ja vielfach bei Insecten am Kopftheil des Darms und Speichelapparats vertreten; ich erinnere an die Gestaltung des Oesophagus bei saugenden Insecten und an die Speichelpumpe der Wanzen (KOLBE, 92, P. MAYER, 75).

Der letzte Theil des ausführenden Ganges wird bekanntlich Ductus ejaculatorius genannt. Er führt wohl nirgends diesen Namen mit mehr Recht als hier. Da aber seine Function, wenn der Ausdruck erlaubt ist, nur eine passive ist, so erscheint seine Wandung äusserst einfach: eine Chitinauskleidung und ein zarter Zellenschlauch darum, mit nur 4 Kernen auf dem Querschnitt, dessen Durchmesser etwa 20  $\mu$  beträgt. An der Spritze beginnt er erweitert; er läuft 150  $\mu$  weit fast direct abwärts, und sein Ende setzt sich unverändert in den Penis fort.

Bevor ich von diesem und seinen Hilfsapparaten spreche, möchte ich aber nochmals auf die Lagebeziehungen der Geschlechtswege zum Enddarm aufmerksam machen, die ich zuvor nur flüchtig berührt habe. Ich zeigte, wie die beiden Vasa unter dem Niveau des Darms liegen und an seiner rechten Seite nahe dem Unterrand in das unpaare münden; wie dieses sich unter dem Darm hinweg begiebt und an seiner linken Seite aufwärts zieht, um schliesslich über ihn weg und nach rechts zu verlaufen. Der Ductus aber bleibt seinerseits auf der rechten Seite des Darms, der inzwischen die Medianebene gewonnen hat, und zieht rechts zu dem ebenfalls etwas rechts verlagerten Penis hinab.

Es ergibt sich nun aus alle dem, dass das Vas deferens um den Enddarm eine Spiralwindung beschreibt, ein Verhalten, zu dem ich keine Analogie aus der Insectenmorphologie anzuführen weiss, ein Verhalten, dessen Bedeutung auch, wie mir scheint, der Beurtheilung sich vorläufig entzieht.

## 2. Die Copulationswerkzeuge des Männchens und ihre Hilfsorgane.

In seinen „Untersuchungen über das Begattungsglied der Borkenkäfer“ hat LINDEMANN (75) sich darüber beklagt, dass zur Schilderung der Zeugungstheile jeder Autor seine eigene Terminologie anwende.

Er führt dies auf den Mangel an vergleichenden Arbeiten über kleinere Gruppen zurück; die bis dahin geschilderten Verhältnisse gehörten allzu verschiedenen Thieren an und seien darum selbst zu abweichend von einander, um die Homologien zwischen ihnen feststellen zu können.

Inzwischen haben ausser ihm viele Autoren daran gearbeitet, diesem Uebelstand abzuhelfen; ich nenne KRAATZ (81), der durch eine Besprechung der ältern Nomenclaturen mich von dieser wenig fruchtbaren Arbeit befreit hat, ESCHERICH (92), welcher den kurzen Versuch einer Classification aller Penisformen bei Insecten unternommen hat — indessen fügt sich schon der Apparat von *Calliphora* seinen Eintheilungsprincipien nicht — SCHMIEDEKNECHT (84), dem wir die Beschreibung unserer Gebilde bei zahlreichen Hymenopteren verdanken, und VERHOEFF (93, 94 und andere), der eine grosse Menge von Coleopterenfamilien in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen hat. Die Dipteren aber sind dabei leer ausgegangen; wohl giebt es Arbeiten über die fraglichen Verhältnisse bei einzelnen Arten oder Gattungen (DZIEDZON'S Abhandlung über die Mycetophiliden war mir leider nicht zugänglich) — aber wenn ich die Resultate mit den Befunden bei *Calliphora* vergleiche, so trifft der Umstand ein, von dem LINDEMANN gesprochen: man sucht meist vergebens nach Homologien.

Immerhin haben sich einzelne Theile schon bei den meisten untersuchten Insecten als constant erwiesen, andere zeigen analoge Entwicklung wenigstens in mehreren Ordnungen, und so habe ich doch von der bestehenden Nomenclatur, wie sie namentlich VERHOEFF (93) ausgebildet hat, für manche Organe Gebrauch machen können. Andern allerdings war ich gezwungen Namen beizulegen, die, nach der Function oder Formähnlichkeiten gestaltet, keinen morphologischen Werth beanspruchen dürfen.

Bevor ich nun in die Beschreibung der Copulationswerkzeuge eintrete, muss ich der Segmentbenennung wegen dem abdominalen Integument eine kurze Betrachtung widmen.

Es scheint seit Langem festzustehen, dass *Calliphora* 4 Abdominalsegmente besitzt. Bei *Lucilia* hat DUPOUR (51) zwar deren 5 abgebildet. MEIGEN (51), der gründlichste Beobachter der Gliederungsverhältnisse der Musciden, hat aber die Vierzahl der Segmente für *Calliphora* festgestellt, und seine Angaben sind auch von WEISMANN (64) acceptirt worden. Der Blick von oben zeigt in der That nur 4; besieht man aber das Thier mit der Lupe von der Bauchfläche, so erkennt man 5 Bauchplatten, wie ich sie in Fig. 16 abgebildet habe. Die erste ist am Vorderrand viel breiter als die folgenden und setzt sich

mit haarlosem Saum an den Thorax an. Hinten hat sie denselben Quermesser wie die übrigen, die alle eine rechteckige Gestalt besitzen; die zweite ist fast doppelt so lang wie 3, 4 und 5.

Dem entsprechend sind auch die Rückenringe, die in beiden Geschlechtern gleiche Form haben, an ihrem Unterende gestaltet. Der zweite (Fig. 14 *II*<sup>1</sup>) ist hier der breiteste von allen, verschmälert sich aber oben rasch und hat in der Rückenmitte den kleinsten Längsdurchmesser. Sieht man seine freie Contour an, so scheint es allerdings, als verbreitere er sich aufwärts. Es rührt dies aber daher, dass der erste Ring durch eine dunkle Naht mit dem zweiten verbunden ist und mit ihm eine Platte bildet. Darüber, dass diese aus zwei Ringen besteht, kann kein Zweifel herrschen. Denn wie es bei solcher Verwachsung zu sein pflegt, hat sich die Intersegmentalhaut gesondert erhalten, als ein hellerer und borstenfreier Bezirk dicht hinter der Nahtlinie (Fig. 16). Am Bauch ist diese hellere Region breiter, oben wird sie sehr schmal, vor ihr aber liegt hier, durch das dunkle Chitinstück des ersten Tergits von ihr getrennt, eine zweite derartige Partie, ebenfalls vorn — oder richtiger unten, da diese Wand senkrecht gestellt ist — von einem dunklen Feld begrenzt. Auch sieht man auf dem Bauche von der Linie zwischen *I*<sup>1</sup> und *II*<sup>1</sup> (Fig. 14) eine ebensolche nach vorn abzweigen und am Vorderrand enden (*u*).

Es ist nun wohl möglich, dass in diesen Bildungen die Spuren einer weitem Verwachsung erhalten sind, dass vor dem ersten bestimmt charakterisirbaren Abdominalsegment noch eines angenommen werden muss, dessen Tergit allein sich erhalten hat. Denn der erste Gedanke, der sich uns aufdrängt und der die geschilderten Verbindungsstücke mit dem Thorax diesem zuweisen möchte, dieser Gedanke muss fallen gelassen werden. HAMMOND (79) hat den Nachweis erbracht, dass der Thorax nur anscheinend aus 2 Segmenten besteht, dass vielmehr alle Stücke des dritten Ringes sich in reducirtem Zustand an seinem Hinterende vorfinden. Zum Abdomen gehören also alle erwähnten Stücke; und unsere Hypothese gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn wir die Verhältnisse anderer Insectenordnungen zur Vergleichung heranziehen. Ich finde Angaben betreffs überzähliger Dorsalplatten am Vorderende des Abdomens bei BURMEISTER (55), VERHOEFF (93) und PEYTOUREAU (95 a). Schon BURMEISTER und noch bestimmter VERHOEFF haben versichert, dass allen Coleopteren das erste Sternit fehlt. PEYTOUREAU bestätigt diese Befunde; er weiss ferner dasselbe von den Lepidopteren zu berichten. Es scheint dies demnach ein allgemeines Verhalten bei höhern

Insecten zu sein; ich bin geneigt, anzunehmen, dass der Reductionsprocess bei Musciden noch weiter gegangen ist und das ursprünglich erste Segment nur noch in Spuren erkennen lässt, das frühere zweite aber schon theilweise mit dem dritten verschmolzen hat. Ich verhehle mir freilich nicht, dass ein Beweis an einer Species nicht zu führen ist, und will deshalb auch bei der Bezeichnung der Segmente mich vorläufig nach der Zahl der deutlich erkennbaren richten. Ich zähle also 5 Abdominalsegmente von vorn nach hinten, ausser denen, welche hauptsächlich der Copulation dienen und die ich nun beschreiben will.

Wir betrachten zunächst noch das 5. Sternit (Fig. 16 V). Es ist nicht einfach rechteckig, sondern trägt hinten einen halbkreisförmigen Ausschnitt. Vom Vorderrand dieser Einbuchtung erstrecken sich symmetrisch 2 Spalten bis in die Nähe der beiden Vorderecken der Platte und theilen diese so in 3 Lappen, von denen der mittlere etwas mehr einwärts liegt. Die äussern stehen also mit ihrer Fläche nach unten vor und sitzen ausserdem mit verschmälerter Basis dem Vorderrand des Sternits auf: sie werden bei einem Druck von unten federnd wirken und die Reibung auf der Unterlage vergrössern, was bei der Copulation seine Bedeutung haben mag.

Der Plattenausschnitt umfasst nun den Rand einer Höhle, die, im 5. Segment gelegen, den Penis enthält. Aehnliche Verhältnisse finden sich nach KOLBE (92) vielfach bei Insecten, namentlich bei Coleopteren.

Auch bei *Calliphora* sind sie schon bekannt. DUFOUR (51) spricht von einer „échancrure voûtée du dernier segment du ventre“, in der aber nur die Spitze der „armure copulatrice“ stecken soll. Seine folgende Beschreibung und Abbildung klärt seinen Irrthum auf: es ist ihm das Missgeschick passirt, den Penis und das Segment, das ihn trägt, ganz zu übersehen und die Zange am Ende des Abdomens für die armure zu halten; er schildert ihr inneres Klappenpaar als „fourreau de la verge“ und das äussere als „branches du forceps“.

Viel gründlicher ist die gleichzeitige Bearbeitung von MEIGEN (51). Er findet eine grosse Uebereinstimmung des Apparats bei *Sarcophaga*, *Dexia* und *Musca vomitoria* (*Calliphora*). Die ausführlichste Beschreibung ist *Sarcophaga* gewidmet: der Apparat ist hiernach aus 2 Ringen gebildet, die sich „unterwärts krümmen und unter dem Bauche mit der Spitze in einer eigenen Höhlung stecken. Der erste Ring ist gewölbt glatt, der zweite verlängert sich in einen krummen Schnabel mit gespaltener Spitze; unter diesem liegt ein gebogener, etwas horniger Theil zwischen zwei Fäden, welcher das eigentliche

Zeugungsglied zu sein scheint“. Bei *Dexia* und *Musca* sitzt an der gespaltenen Afterspitze jederseits noch eine Lamelle.

Diese Schilderung ist völlig zutreffend und enthält alles, was eine schwache Lupenvergrößerung erkennen lässt. Bei gründlicher Durchforschung mit Stärkern Systemen aber findet man einen ziemlich complicirten und höchst überraschend gebauten Mechanismus, dessen Darstellung hier folgen mag.

Ich beginne bei dem hintern Ausschnitt des 5. Sternits, an dem, wie erwähnt, der Vorder- und Seitenrand der Genitalhöhle befestigt ist. Dicht darüber ist ihrer Wand ein nach hinten geöffneter Halbring aus sehr hartem Chitin eingelagert, der also seinerseits weiter innen den Höhleneingang auf drei Seiten umfasst und in der Ruhelage annähernd parallel zu dem Plattenausschnitt liegt. Mit dessen Mittellappen ist sein Vorderende gelenkig verbunden; der eine seiner Schenkel, und zwar der linke, verlängert sich geradlinig nach hinten und gewinnt so für den Ring einen zweiten Ansatzpunkt, von dem ich erst nachher sprechen werde.

Von diesem Ring aus steigt eine häutige Lamelle fast senkrecht, doch etwas vorwärts geneigt, nach innen und bildet, später nach hinten umbiegend, Seitenwände und Dach einer Höhle, die den grössten Theil des 5. Segments erfüllt. Sie erstreckt sich dorsoventral durch mehr als  $\frac{2}{3}$  der Höhe des Segments, während sie auch reichlich die Hälfte des Querdurchmessers beansprucht.

Wir haben hier den Grund für die im vorigen Capitel geschilderte Asymmetrie in der Anordnung von Darn und Geschlechtsorganen. Aus ihrer frühern Mittellage sind die voluminösen Drüsen und der Enddarm im Laufe der phyletischen Entwicklung auf die linke Seite gedrängt und dadurch wiederum der linke Hoden nach vorn gerückt worden, während die kleinere Samenspritze über der Genitalhöhle ihren Platz fand, aber durch deren Dach bis nahe an die dorsale Körperdecke emporgehoben wurde.

Unsere Höhlenwand setzt sich nun hinten in die Bauchfläche eines Segments fort, das in dorsoventraler Richtung nicht dicker ist als der Theil des 5., welcher über der Höhle übrig bleibt. Dieses 6. Segment bildet mit zwei ähnlichen, hinter ihm gelegenen die hintere und untere Begrenzung der Genitalhöhle, indem es sich so weit ventralwärts hinabkrümmt, dass der Hinterrand der letzten Rückenplatte an denjenigen des 5. Sternits anstösst.

Wir haben also hinter dem 5. Tergit deren noch mindestens 3. Am letzten sitzen ausserdem 4 fest an einander gelegte

Klappen (Fig. 8 *vm, vl*); wie es schon MEIGEN (51) gesehen hat, stecken sie in der Ruhelage in dem vordern Theil der Höhle. Sie bilden dabei einen spitzern Winkel mit der Bauchfläche des 8. Segments, als meine Figur angiebt, und ihre Ebene steht genau senkrecht auf der Bauchfläche des Abdomens.

In der Höhle befindet sich ferner der Penis. Er sitzt auf ihrer Hinterwand im Bereich des 7. Segments, ebenfalls einen spitzern Winkel zwischen sich und dem 8. Segment lassend, als es in Fig. 8 gezeichnet ist. So kommt es, dass er in der Ruhelage genau nach vorn zeigt: seine morphologische Dorsalseite ist abwärts gekehrt, die ventrale aufwärts, während die Dorsalseite des Segments, welches ihn trägt, schräg nach hinten und unten, diejenige des 6. ganz nach hinten gewandt ist.

Um nun zu vermeiden, dass alle orientirenden räumlichen Bezeichnungen eine in jedem Segment anders zu dessen Längsaxe gestellte Richtung angeben, will ich für meine weitere Schilderung annehmen, dass die 3 letzten Segmente dorsalwärts aufgerichtet wären, höher, als man es in Wahrheit ohne Zerreißung von Theilen erreichen kann. Die Tergite liegen dann alle in einer Ebene, nach oben schend, wie die Dorsalseite des Penis nach hinten und oben (Fig. 8).

Das 6. Tergit hat eine sehr geringe Ausdehnung; es liegt schon bei der normalen Aufrichtung zur Copulation gänzlich unter dem 5. verborgen. Es ist deshalb erklärlich, dass es MEIGEN entgangen ist. Auf der Seite reicht es nur als ganz dünner Zipfel abwärts, lange nicht so weit wie das folgende, und trägt so wenig zur seitlichen Begrenzung der Leibeshöhle bei.

Das 7. ist oben in der Längsrichtung nicht wesentlich ausgedehnter, wird aber unten breiter und hängt schabrackenartig zu beiden Seiten des Penis und (in der Ruhelage) des Vorderrands vom 8. Tergit herab. Sein unterer Rand ist in Fig. 8 auf der rechten Körperseite gezeichnet; auf der linken würde man nach einer Drehung des Präparats eine gleichartige Linie erblicken, aber nur als nahtartige Grenze gegen ein anders beschaffenes darunter liegendes Stück, das, haarlos und aus blasserem Chitin bestehend, mit dem früher erwähnten hintern Fortsatz des Rings articulirt, welcher die Oeffnung der Genitalhöhle vorn und seitlich einfasst. — Zur Articulationsstelle tritt übrigens auch das 6. Tergit oder doch dessen Körperregion in Beziehung. Die Abtheilung des 7. Tergits, die das Gelenk trägt, ist nämlich am untern Rand verdickt. Auf diese Leiste zieht nun in spitzem Winkel eine gleichartige, in der Intersegmentalhaut, die das 6. Rückenstück nach

unten fortsetzt, liegende Verdickung zu und setzt sich in ihrer Mitte an. Mit der Vereinigungsstelle beider Leisten aber articulirt der kolbig verdickte Fortsatz des Rings.

Das 8. Segment wird durch ein Tergit repräsentirt, das wie die 5 ersten des Abdomens einen fast geschlossenen Ring bildet. Er ist oben in der Mittellinie sehr schmal, verbreitert sich nach unten aber wohl um das Doppelte. Sein Vorderrand steigt gerade herab, nur ganz unten biegt er sich nach vorn und bildet so mit dem untern einen spitzen Fortsatz: den Gelenkfortsatz des 8. Segments (*gf*). Die Ebene des Hinterrands ist geneigt; er reicht unten viel weiter nach hinten. Sieht man das Tergit von oben an, so blickt man demnach auf einen medialen hintern Ausschnitt, dessen Ränder ein gleichschenkliges Dreieck zeichnen.

Diese Ränder bilden nun jederseits eine Falte, deren Boden vorwärts und abwärts gerichtet ist; oben beginnt sie flach und vertieft sich nach unten, gleichzeitig entfernen sich ihre Ränder immer mehr von einander. Der innere (mediale) ist verstärkt (Fig. 8 *rl*) und endet in einem dicken Knopf (*gk*). Die ganze Falte besteht aus hartem Chitin.

Zwischen den beiden Randleisten (*rl*) liegt eine Intersegmentalhaut, wie diese alle bei *Calliphora* an gleichmässig angeordneten kleinen Kuppelstacheln kenntlich. Sie spannt sich nicht glatt aus, sondern erhebt sich jederseits zu einer Falte *fi*, die annähernd parallel zu der Randleiste *rl* verläuft, ebenfalls oben flach und in ihrem untern Theil hoch. Sie endet hier aber nicht frei, sondern setzt sich je in eine der mittlern Klappen (*vm*) fort, deren dorsale Wölbung also ihre Verlängerung nach unten bildet.

In Fig. 13 ist *vm*, *gk* und die Randfalte des Tergits *f* auf dem Querschnitt zu sehen. Man bemerkt hier aber ausserdem zwischen den Klappen (*vm*) eine schornsteinartige Erhebung der Intersegmentalhaut; auf ihr mündet der Enddarm aus (*a*). Es liegt also inmitten der Falten *fi* (Fig. 8) noch eine unpaare, die nach den Klappen hin abflacht, nach oben aber immer stattlicher wird: der spaltförmige Anus befindet sich auf ihr, lang gestreckt fast die ganze Entfernung zwischen Gelenkknopf (*gk*) und Oberende des Hinterrands vom 8. Tergit einnehmend.

Diese innerste (mediane) Erhöhung wird nur theilweise von der Intersegmentalhaut aufgebaut; zum grössern Theil von zwei Chitinplättchen, welche dieser, jedes auf einer Seite der Falte, eingelagert

sind (Fig. 8 IX). Ich halte sie zusammen für ein reducirtes 9. Tergit.

Wir wissen, dass sehr häufig die letzten Tergite gespalten sind, VERHOEFF und PEYTOUREAU haben es für zwei grosse Ordnungen als Regel hingestellt. Die Duplicität unserer Platte ist also kein Hinderniss für meine Auffassung. Ebenso wenig kann ich ein solches in der Lage des Anus zwischen den Platten sehen. Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass diese Anordnung secundär erworben ist, wegen der Unterbringung der vier Klappen in der Genitalhöhle. Der After musste aufwärts — in natürlicher Lage abwärts — rücken, sollte das Thier nicht gezwungen sein, beim Absetzen seiner Faeces die Klappen aus der Höhle zu ziehen und deren Eingang frei zu geben; der lang gestreckte Spalt der Oeffnung, von dem beim weiblichen Thier nichts zu bemerken ist, scheint ja noch den Weg der Wanderung zu markiren. Wahrscheinlich haben sich also unsere Platten ursprünglich dorsal vom After befunden; für eine andere Deutung denn diejenige als Tergit sehe ich daher keinerlei Gründe.

Ueber den morphologischen Werth der nun folgenden Zange möchte ich dagegen keine bestimmte Meinung äussern. Ich habe keine Veranlassung, ihre Theile für Segmentstücke zu halten: sie liegen unter, lagen wahrscheinlich in frühern phyletischen Stadien neben dem After.

Ob sie den Cerci homolog sind? Nach KOLBE (92) haben die Dipteren im Allgemeinen keine derartigen Gebilde. Ausser dieser Angabe finde ich keine Kriterien weder für noch gegen eine bejahende Antwort. Denn bei einem Geschöpf, dessen Segmente so sehr umgebildet sind, bei dem man insbesondere überall auf Spuren von Reductionen trifft, steht es in. E. vorläufig frei, diese Chitinstücke für Anhänge eines 11. Segments oder Theile eines Analstücks zu halten, für Cerci also oder für Valvulae anales und subanales (HEYMONS, 95a). Oder, um mich deutlicher auszudrücken: es ist unmöglich, ein Urtheil darüber zu gewinnen, wenn nicht auf Grund vergleichend-anatomischer oder -embryologischer Studien.

Wenn allerdings PEYTOUREAU (95b) darin Recht haben sollte, dass die Cerci der Orthopteren zur 10. Dorsalplatte gehören, so hätten wir es hier sicher nicht mit solchen zu thun.

Wie dem auch sei, ich greife zu dem biologischen Ausdruck Haltezange, den mir KOLBE (92) darbietet, und werde unter diesem Namen den Apparat jetzt beschreiben.

Er besteht, wie schon bekannt, aus 4 Klappen, die ich *Valvulae*

mediales und laterales nenne. Zwar hat VERHOEFF diese Bezeichnung für Theile der Copulationswerkzeuge als unpassend zurückgewiesen, weil sie nicht überall die Function haben, die das Wort andeutet. Indessen hier dienen jene Stäbe sicher einem derartigen Zweck; und da ich vorläufig keine Möglichkeit sehe, eine morphologisch begründete Kennzeichnung zu finden, so wähle ich diese eingebürgerte Benennung.

Die Valvulae mediales (*vm*) ähneln zusammen thatsächlich sehr einer Zange. Ihre Ober- und Unterenden (die Bezeichnungen nach der Lage in Fig. 8 gewählt) sind frei, letztere leicht vorwärts und gegen einander gekrümmt; in der Mitte sind beide eine kurze Strecke mit einander verwachsen.

Die Valvulae laterales (*vl*) ragen gerade so weit nach unten, sind aber beinahe um ein Drittel kürzer; sie haben eine Länge von  $\frac{3}{4}$  mm. Sie sind rundlich, doch von rechts nach links ziemlich stark comprimirt und mit denselben kurzen steifen Borsten besetzt wie auch die mittlern. Von ihrer medialen Fläche entspringt etwas über der Mitte ein säbelartig gekrümmter Stab: Processus brevis (*pb*, Fig. 8 u. 13), der in einer Rinne auf der Lateralfäche der Mittelklappe nach oben zieht und mit dem Gelenkknopf des 8. Tergits (*gb*) articulirt (in Fig. 13 links unten ist dies Gelenk getroffen). Weiter medianwärts setzt auch die Valvula medialis an diesen Knopf an. An der Basis des Fortsatzes ist ferner ein scharfes Zähnchen gelegen, das einen entsprechenden Zacken der Valvula medialis von vorn und innen umgreift (Fig. 8). Am obern Ende ist die Valvula lateralis ebenfalls in einen Fortsatz verlängert, den Processus longus (*plv*), der aber gelenkig mit ihr verbunden ist. Man erfährt dies leicht, wenn man die Valvula in verschiedene Stellungen bringt; es ändert sich dabei stets der Winkel zwischen ihr und dem Processus. Alle solche Gelenkverbindungen sind aber auch ohne Experiment an Leisten schwarzen Chitins kenntlich, die an beiden Stücken entlang auf einander zu ziehen und im Gelenk sich treffen; die Resistenz gegen Durchbiegungen, welche sie erzeugen, ist ja für letzteres geradezu unentbehrlich.

Die Processus longi jeder Seite durchmessen das 8. Segment und die Hälfte des 7. der Länge nach und bilden nun wiederum Gelenke mit zwei ähnlichen Chitinstäben (*ha*), die seitlich am Penis vorbeigehen: ich werde davon später zu sprechen haben.

Zunächst wende ich mich zum Penis und seiner Tragplatte. Diese ist ein lang gestrecktes, schmales Chitinstück, das über der Wand

der Genitalhöhle gelegen, sich vom Hinterrand des 6. bis weit ins 5. Segment erstreckt (Fig. 12 *tp*, Fig. 11). Seine Länge wechselt sehr, sie ist ganz allgemein beim alten Thier beträchtlicher als beim frisch ausgeschlüpften; bei jenem maass ich 600  $\mu$ . Man kann das Alter leicht nach der Farbe des Chitins schätzen, das am ganzen Apparat des 7. Segments, Anfangs hellgelb, nach und nach völlig schwarz wird.

Die beiden Seitenränder der Tragplatte sind vorn sanft nach oben gebogen, nach hinten zu verstreicht diese Erhebung. Dagegen wird eine Verstärkungsleiste, die dorsal auf der Mitte entlang zieht (Fig. 11), nach hinten höher und breiter, sie spaltet sich dann nahe vor dem Ende und schiebt ihre Theilleisten zu zwei Gelenkpfannen, die zur Articulation mit dem Penis dienen. Ihre gemeinsame Axe ist quer gestellt und verhältnissmässig lang; der Penis trägt an seinem basalen Ende vorn eine ebenfalls quer gestellte Rolle, den Theil einer Cylinderfläche, mit der er in den Gelenkpfannen schleift. Wir haben es also mit einem Charniergelenk zu thun, das dem Penis Excursionen nur in der Medianebene gestattet — oder einer ihr fast parallelen, da der Penis sammt Tragplatte etwas nach rechts verlagert ist.

In Fig. 11, einer Dorsalansicht, sieht man die in der Mitte leicht eingebogene Rolle auf der Unterseite der Penisbasis; darüber liegt eine kreisförmige Oeffnung, deren Ebene von vorn nach hinten geneigt ist (Fig. 12): in sie tritt der von oben und hinten kommende Ductus ejaculatorius hinein (Fig. 12 *de*). An ihrer hintern (Fig. 11 obern) Circumferenz erheben sich seitlich zwei Zapfen, die als Muskelansatzpunkte dienen. — Die Röhre nun, deren Rand ich soeben geschildert habe, setzt sich eine Strecke weit rings geschlossen fort; sie bildet die Pars basalis des Penis (*bp*). Ich vermeide absichtlich hier und auch weiterhin Zahlenangaben, weil die Länge des Penis ausserordentlich wechselnd ist; nur gewisse zahlenmässige Beziehungen bestehen zwischen seinen einzelnen Theilen, wie ich später zeigen werde.

Auf der ersten Hälfte ihres Verlaufs trägt die Pars basalis dorsal einen Fortsatz, den ich nach seiner Erscheinung den Dorn nennen will (*do*, Fig. 12). Am distalen Ende sitzen ihrem Dorsalrand zwei Spangen auf (Fig. 11 *ls*), die eine Strecke weit die einzige harte Begrenzung des Penisrohrs abgeben. Im Uebrigen ist es hier von einer weichen Chitinlamelle umhüllt (s. Fig. 9 zwischen *bp* und *gh*, auch Fig. 12), die auch im Innern des Basaltheils die harte Chitinröhre auskleidet. Auf dem weichhäutigen Abschnitt sind die beiden Stäbe *ls* in eigenthümlicher Weise befestigt: sie erscheinen auf dem Querschnitt

bürstenartig mit Chitinborsten besetzt, die von oben in die weiche Lamelle gedrückt sind, so eine überaus feste Continuität herstellend. Weiter distal umgreifen sie die Röhre mit zwei schon beim jungen Thier geschwärtzten Gelenkhöckern (*gh*) bis zur Ventralseite; an sie setzen sich drei Stücke gelenkig an.

Der Penis besteht also von hier aus 5 Stücken, die seine weichhäutige Röhre umgeben. Der einfachen und zweckdienlichen Nomenclatur VERHOEFF's (93) folgend, nenne ich sie *Laminae superiores*, *laterales* und *Lamina inferior*.

Die *Laminae superiores* habe ich schon theilweise geschildert. Es sind die Spangen, welche an zwei Gelenkhöckern die übrigen tragen. Sie sind von diesem Punkt ab leicht gekrümmt, ziehen in ihrer ersten Hälfte in flachem Bogen über den andern Stücken hin und begeben sich dann an deren Aussenfläche vorbei an die Ventralseite des Penis, indem sie sich immer mehr zuspitzen. Sie enden jede mit einem pfeilspitzenartigen Gebilde, dicht angelegt an die untern Zacken der *Laminae laterales*.

Die *Lamina inferior* (Fig. 9 u. 12 *li*) trägt ihren Namen mehr wegen ihrer Lagebeziehungen zum Ductus als der zu den *Laminae laterales*, denn wie wir sehen werden, liegt sie grössten Theils über ihnen. Sie beginnt mit einer breiten und flachen Platte, die an beiden Höckern ansetzt. Ganz nahe bei der Ursprungsstelle erheben sich ihre Seitenränder dorsalwärts, und diese Biegung ergreift distal immer grössere Theile der Platte, so dass, von der Fläche gesehen, deren Ränder sich einander nähern (in Fig. 9 sieht man sie durchschimmern). Sie legen sich weiterhin zusammen; es sind also jetzt die Hälften der Fläche dorsalwärts gegen einander geklappt: von der Seite gesehen, vergrössert sich in distaler Richtung die Höhe der Platte allmählich, von oben gesehen, wird sie schmaler. An der Stelle aber, die in Fig. 9 mit *vg* bezeichnet ist, gewinnt sie flügelartige Verbreiterungen, die sich von oben dicht auf entsprechende mediale Fortsätze der *Laminae laterales* auflegen. Diese Seitenflügel sind an den obern Rändern der *Lamina* der Länge nach angewachsen, sind abwärts gerichtet und bilden dadurch mit den Unterflächen der Plattenhälften zwei ventrale Längsfurchen. Wo in Fig. 9 die *Lamina* wieder gesondert sichtbar wird, haben die Flügel ihr Ende schon erreicht. Von da an spitzt sich die Platte immer mehr zu; sie kreuzt die Spangen der *Laminae superiores*, zieht dann ein Stück weit oben hin (Fig. 12) und endet in leichtem, abwärts gewandtem Bogen.

Die *Laminae laterales* entspringen zu beiden Seiten der be-

schriebenen inferior. Auch sie beginnen mit breiter, flacher Platte, deren Ebene aber senkrecht steht. Nur ihr unterer Theil besteht aus schwarzem Chitin; er dient als Träger starker, basalwärts schauender Zähne. Der obere Theil ist so blass (Fig. 12), dass er am Totalpräparat schwer zu entdecken ist; am Punkt *vg*, Fig. 9, erreicht diese Beschaffenheit indessen ihr Ende. Von hier ab verbreitert sich die Platte in der queren Richtung, während die Seitenansicht ihre gleichzeitige Verjüngung in dorsoventraler zeigt. Die beiden Platten verbinden sich nun in der Mittellinie für eine kurze Strecke; sie tragen hier jede auf der Unterseite eine Längsfurche, deren Rücken fest in die Furchen der Lamina inferior gepasst ist und mit ihr Verwachsungen eingeht (in Fig. 12 ist der grössern Klarheit halber ein Abstand zwischen Laminae laterales und inferior gelegt). Die Furchen der Laminae laterales (*fu*, Fig. 9) erstrecken sich distalwärts noch über die Verwachsungsstelle hinaus, werden stetig tiefer und sondern so jede Lamina in eine Pars medialis und lateralis; erstere ist mehr als doppelt so lang wie die andere. Diese (Fig. 9 *pan*) endet dicht bei dem geschilderten Pfeil der Lamina superior mit frei vorragender scharfer Spitze (s. auch Fig. 12). Die Pars medialis hingegen beginnt in derselben Gegend mit nach oben gerichtetem Bogen aufzusteigen; von beiden Seiten fassen ihre Stücke die Lamina inferior zwischen sich und legen sich endlich über ihr zusammen. Alle drei Spangen sind hier mit Widerhaken besetzt.

Es bleibt mir noch der Verlauf des Ductus zu betrachten übrig. Ich habe schon gesagt, dass er oben in das Basalstück eintritt. Er durchmisst nun die Röhre der Länge nach, immer in der Mitte hinziehend, tritt zwischen den Gelenkhöckern hindurch und lagert sich dicht über der Lamina inferior. Dieser Anordnung bleibt er bis zur Spitze des Penis treu; er mündet also dorsal von den Skeletstücken. Der ganzen Länge nach ist er von einer weichhäutigen Röhre umgeben, deren Wand die harten Stücke vom Gelenk an aufgelagert sind; nur die Laminae superiores erheben sich von hier an frei über sie und umfassen sie später mit ihren Spangen. Ihren Anfangstheil habe ich schon mit der Pars basalis zusammen besprochen; ihr distaler Rand ist in Fig. 12 (bei *r*) zu sehen. Einen Querschnitt findet man in Fig. 13 (*pe*): man sieht, dass der Zwischenraum zwischen ihr und dem Ductus mit einem maschigen Bindegewebe erfüllt ist.

Von den Functionen aller dieser Theile denke ich später zu sprechen. Zunächst habe ich noch mehrere Chitinstücke im 7. Segment zu beschreiben. Es sind da in erster Linie zwei sauft

gebogene, an der Spitze abgerundete und in ganzer Länge beborstete Stücke, die zu beiden Seiten des Dorns (Fig. 12 *do*) nach hinten zeigen; das rechte ist in Fig. 12 *pa* abgebildet. Sie scheinen im Totalpräparat zum Penis zu gehören; eine genauere Analyse belehrt uns indessen, dass sie ihm nur aufsitzen. Fig. 12 zeigt uns, wie sie den Anfang der Peniströhre mit ihrer ausgehöhlten Basis umgreifen; deren distales Ende ragt auf der Seite des Penis abwärts (*pv*), das proximale tritt mit seinem Gefährten zusammen medial von den Muskelansatzzapfen des Öffnungsrandes (Fig. 11) in den Raum hinein, den die beiden Pfannen der Tragplatte zwischen sich lassen.

Derartige Bildungen sind nun bei Insecten weit verbreitet; nach PEYTOUREAU (95a) kommen sie sehr häufig bei allen Gruppen vor, KOLBE (92) hält ihr Auftreten für typisch, VERHOEFF (93) hat sie bei allen Coleopteren beobachtet. Sie liegen nach seiner Angabe zur Seite des Penis, bald vorgerückt, bald hinten, oft zu einer Platte oder Ring verbunden, immer aber nachweislich zu beiden Seiten des Penis entspringend. Er bezeichnet sie deshalb als Parameren. Ich nehme um so weniger Anstand, unsere Stücke für ihre Homologa zu halten, als es auch bei Coleopteren — Coccinelliden — vorkommt, dass sie auf den Seiten des Penis sitzen. Sie mögen daher hier ebenfalls Parameren heissen.

Das letzte und für den Mechanismus wichtigste Hartgebilde dieser Segmente ist eine Platte mit 4 Fortsätzen am Hinterrand, die ventral von der Tragplatte in mässigem Abstand von ihr hinzieht. Ihr Hinterrand liegt in der Wand der Genitalhöhle; von da aus erstreckt sie sich, wie auch die Tragplatte, durch das 6. bis ins 5. Segment. Ihre Gestalt (Fig. 9) kann man mit einer Gabel vergleichen, deren 4 Zinken (*haf* und *hf*) in höchst absonderlicher Weise verbogen sind; ich will sie danach immerhin Gabelplatte nennen (Fig. 8 *gp*). Von der untern Fläche gesehen, ähnelt sie, ohne die mittlern Fortsätze, am meisten einem mittelalterlichen Brustharnisch (Fig. 9); sie hat zwei in der Längsrichtung hinter einander liegende Buckel (Fig. 8) und dazwischen eine sattelartige Einsenkung. Von rechts nach links wölbt sie sich nach unten. Auch sie hat sehr wechselnde Maasse, ihre Länge nimmt bei der Imago noch eine Zeit lang zu; beim alten Thier fand ich etwa 450  $\mu$  an der Unterfläche. Die Breite ist constanter und beträgt durchschnittlich 250  $\mu$ . In ihrer Mittellinie verläuft auf der Unterfläche eine schwarze Naht bis zum Hinterrand, auf der obern ist das Chitin längs- und quengerippt — für Muskelansätze. Beide Flächen liegen nun nicht parallel: die Platte verdickt sich nämlich

nach hinten. Beide Flächen haben dabei verschiedene Längen. Die untere ist hinten bogenförmig ausgeschnitten (Fig. 8, 9 *br*), ihre Mittellinie kürzer als die der obern; die Hinterränder von beiden sind also durch eine schiefe Ebene verbunden, die aber in Folge des geringen Abstands der Flächen fast als Fortsetzung der untern erscheint. Fig. 9 zeigt bei *se* diese Lamelle.

Aus ihr und der obern Plattenfläche wachsen nun continuirlich die Wände zweier hohler Fortsätze heraus, die ich nach Gestalt und Function Hakenfortsätze (*haf*) nennen möchte. Fig. 8 zeigt ihre Configuration. Ihr nach unten gebogenes Ende sieht annähernd parallel zum Penis gerichtet, in die Genitalhöhle hinein, mit 5 grossen und sehr starken Borsten besetzt. Ihre Basis ist auf der Aussenseite leistenartig verdickt und verlängert sich nach oben in eine Platte (*glp*, Fig. 8), die, mit ihrem Gegenüber convergirend, von unten und seitlich an die Pars basalis des Penis herantritt und mit dem Paramer bei *pv* (Fig. 12) eine feste gelenkige Verbindung eingeht.

Das andere Zinkenpaar der Gabelplatte entspringt theilweise aus den Seitenrändern. Diese sind ein wenig nach oben umgebogen und zeigen hier jederseits eine Verstärkungsleiste (Fig. 9 *irl*). Die Leisten aber vereinigen sich mit den hintern Verlängerungen des gleichfalls verstärkten Bogenrands (*br*) zu 2 starken Fortsätzen, den Hebelfortsätzen (*hf*).

Man sieht, beide Zinkenpaare der Gabelplatte sind continuirlich und sehr stark auf ihr befestigt; besonders bei den letztgeschilderten sind Einrichtungen getroffen, die eine Durchbiegung nach Möglichkeit verhindern sollen: wie sich bald zeigen wird, ist dies sehr bedeutsam für den Mechanismus.

Der Hebelfortsatz ist in Fig. 8 (*hf*) zu sehen; ich habe ihn vergrössert nochmals in Fig. 10 abgebildet (und zwar den linken), um seine Gelenkverbindungen deutlich zu machen. Er geht deren zwei ein, eine mit dem Gelenkfortsatz des 8. Tergits (*gf*), einen mit dem Vorderende des Processus longus (*plv*) der Valvula lateralis. Ersterer liegt an einer knieförmigen Biegung des Hebelfortsatzes, ungefähr in dessen Mitte; bis hierher divergiren beide Fortsätze. Die Verstärkungsleisten des aufsteigenden Armes (*ha*) weichen unten aus einander und fassen die Spitze des Gelenkfortsatzes *gf* zwischen sich; die innere Leiste springt dabei weiter nach hinten vor und sichert so den Hebelfortsatz gegen ein Ausgleiten nach aussen. Am obern Ende des Armes *ha* setzt sich in der am ganzen Apparat vielfach üblichen Weise

der lange Fortsatz der Valvula lateralis an, dessen hinteres Ende ich bereits geschildert habe.

Hiermit bin ich mit der Beschreibung der harten Chitintheile zu Ende. Wir haben aber noch nicht die ganze Körperbedeckung der letzten Segmente kennen gelernt. Wie ich gezeigt, besitzen sie nur mehr oder minder weit abwärts reichende Tergite. Ihre ganze Bauchfläche ist dagegen von einer typischen Gelenkhaut bedeckt, die wir jetzt einer Betrachtung unterziehen wollen.

Sie beginnt im 8. Segment am Unterrand des Tergits, zieht von beiden Seiten her nach oben und setzt sich an die Processus longi an. Zwischen ihnen wölbt sie sich noch in flachem Bogen empor. Das Segment ist also von unten ausgehöhlt; im Dach der innern Wölbung sind die langen Fortsätze der Valvulae laterales eingelagert. Ebenso liegen die aufsteigenden Arme der Hebelfortsätze und diese selbst in den Seitenflächen der Höhlung, deren Wände sich auch im 7. Segment unten mit dem Rand des Tergits verbinden. Vorn erstreckt sich die dorsale Wölbung bis über den Penis. Dort biegt die Haut, welche sie bildet, auch unten um und setzt in der Mittellinie an die obere Fläche des Hinterrands von der Tragplatte an, vorher noch eine Ausstülpung in den Penis sendend: die weichhäutige Röhre um den Ductus ejaculatorius. Vom Hinterende der untern Plattenfläche steigt sie dann senkrecht abwärts und heftet sich ebenso an den obern Hinterrand der Gabelplatte. Zwischen beiden Platten sind ihr seitlich die beiden Gelenkplättchen der Hakenfortsätze eingelagert (*glp*, Fig. 8); unmittelbar zu beiden Seiten der Medianebene aber zwei kleine Stücke harten Chitins, die ausser Zusammenhang mit der Gabelplatte stehen. Sie sind dachförmig so gegen einander gelehnt, dass der First des Daches nach vorn schaut, und ihre Hinterfläche ist mit der Ventralseite der Pars basalis des Penis verwachsen. Oben reichen sie bis zur Tragplatte.

Ich habe die Stücke absichtlich an dieser Stelle und nicht mit den übrigen Hartgebilden zusammen erwähnt, weil sie meiner Ansicht nach weder den Segmentplatten noch ihren Anhängen zugehören. Wir werden später sehen, dass an sie die Bewegungsmuskeln des Penis zum Theil ansetzen; im 5. und 6. Segment gelegen, konnten sie auf die Ventralseite des Penis nur vermittels der Wandung jener Höhle wirken, in welcher er liegt. Diese schlaffe Wand ist also streckenweise mit dem Begattungsglied verwachsen und hat sich wie so häufig in Folge Muskelzugs im Laufe der phyletischen Entwicklung allmählich verhärtet.

Um dagegen die fraglichen Gebilde für Segmentplatten zu halten, müsste man die secundäre Verwachsung eines Anhangs — des Penis — mit der Fläche einer Segmentplatte, der er nicht aufsitzt, annehmen, ein Verhalten, das wohl nirgends bei den Insecten vorkommt. Dazu ist die Existenz zweigetheilter Sternite nach neuern Untersuchungen ziemlich unwahrscheinlich; ich habe davon gleich mehr zu sprechen.

Ich kehre zu der Höhlenauskleidung zurück. Wir haben sie bis zum Ansatz an die Gabelplatte verfolgt; an deren untern Hinterrand, dem Bogenrand (*br*, Fig. 8) beginnt nun die Haut, welche die Decke der grossen Genitalhöhle bildet. Auch sie hat das Aussehen einer Intersegmentalhaut. Die Höhle selbst habe ich schon beschrieben, soweit sie dem 5. Segment angehört, auch ihren hintern Verschluss durch die Genitalsegmente. Es hat sich nun gezeigt, dass sie eine hintere Fortsetzung zwischen den Seitentheilen des 7. und 8. Tergits hat, in welcher die Wurzel des Penis steckt. So ist es wenigstens in der Ruhelage; in der aufgerichteten Stellung, in welcher ich die letzten Segmente geschildert habe, bilden die beiden Abtheilungen der Höhle eine vorn, im 5. Segment, besonders tiefe, lang gestreckte Grube in der Bauchfläche des 5.—8. Segments.

Alle besprochenen Intersegmentalhäute haben das gemeinsam, dass ihnen mechanische Bedeutung für unsern Apparat abgeht. Sie sind alle schlaff, gewähren den Hartgebilden Spielraum und haben daher auf die Bewegung der Theile beim Copulationsact keinen Einfluss, wenn nicht den, dass sie ihr gewisse Grenzen setzen. Aber dennoch ist ihre genaue Beschreibung für uns von grosser Wichtigkeit, weil ihre Beziehungen zu den Platten uns Aufschlüsse über deren morphologische Geltung geben kann.

Wir sehen, dass am Hinterrand der Tragplatte die Haut an der obern Kante ansetzt, von der untern abgeht; das Gleiche wiederholt sich bei der Gabelplatte. Ich finde dafür nur eine Erklärung: diese im 5. und 6. Segment steckenden Chitinstücke sind eingesenkte Ventralplatten; indem sie mit ihrem Vorderrand immer tiefer in das Innere der betreffenden Segmente eindringen, zogen sie die Intersegmentalhäute mit hinein, und ihre Fläche verwuchs später mit deren eingestülptem Abschnitt. In Folge der Abwärtskrümmung der letzten Segmente sind diese Platten über einander geschoben so, dass die hintere nach innen von der vorderen zu liegen kam, ebenso wie das 6. Tergit bei der Aufrichtung vom 5. überdeckt wird.

Meiner Ansicht steht allerdings die Mediannaht der Gabelplatte

entgegen, die ich beschrieben habe. HAASE (89) hat nachgewiesen, dass die abdominalen Sternite aus dem embryonalen „Medianschild“ und den rückgebildeten Extremitätenanlagen entstehen. HEYMONS (95a) hat diese Angabe dahin erweitert, dass er allen Sterniten die Abstammung aus „Medianfeld“ und Stücken der beiden „Lateralfelder“ vindicirt. Es kann danach eine Ventralplatte nicht aus zwei Stücken bestehen, und thatsächlich finde ich auch bisher kein derartiges Vorkommniss verzeichnet.

Gleichwohl muss ich an meiner Auffassung festhalten; denn die Entwicklungsgeschichte bestätigt sie, wie ich hier vorausnehmen will, vollkommen. Die Platte entsteht thatsächlich an der Dorsalwand einer Einstülpung, mit deren ventraler Lamelle sie dann verklebt. Man muss also entweder annehmen, dass die HAASE-HEYMONS'sche Entdeckung allein für die niedern Ordnungen Geltung hat, bei deren Vertretern sie gemacht ist, oder aber nicht die erwähnte Nahtlinie, die ja allerdings nur den vordern Plattentheil bis zum Bogenrand durchzieht, für den Ausdruck einer Zweitheilung halten.

Es erhebt sich nun die Frage, welchen Segmenten die beiden eingesenkten Sternite angehören. Die letzte Bauchplatte, welche wir vor ihnen angetroffen haben, war die 5. Hinter ihr liegt in der Bauchfläche zunächst der Halbring, der mit dem 6. und 7. Segment articulirt; vielleicht auch mit dem 6. allein, wenn man die untere Verlängerung des 7. Tergits, die ich beschrieben habe, dem 6. Segment zurechnen dürfte. Man könnte nun diesen Ring für ein 6. Sternit halten; es ist eine so weit gehende Umbildung aber nicht sehr wahrscheinlich, und andererseits sind solche Ringe vielfach als Fortsätze von Tergiten und Sterniten beschrieben worden in Segmenten, die wohl entwickelte Dorsal- und Ventralplatten haben (KOLBE 92, VERHOEFF 93, PEYTOUREAU 95). Auch beim Weibchen von *Calliphora* kommt ein ähnliches Gebilde vor.

Die Gabelplatte aber könnte man wohl als 6. Sternit ansprechen, wenn nicht mehrere Gründe anderer Art dem entgegen ständen. Ich will zunächst von einem Befund berichten, den mir nur einmal ein Exemplar unserer Species dargeboten hat. Bei diesem Thier lag an der Stelle, wo 4. und 5. Sternit und Tergit zusammenstossen, auf einer Seite ein isolirtes Skeletstück, auffallend stark behaart und etwa von der halben Grösse des 4. Sternits, in der Intersegmentalhaut. Ich kann über die Bedeutung dieser Platte keine Vermuthung aussprechen, meine aber, dass ihr Auftreten es uns nahelegt, die Möglichkeit eines Ausfalls von Sterniten nicht ausser Acht zu lassen. Es wird dies das

Gewicht der Gründe vergrößern, die ich gegen eine Homologisierung der Gabelplatte mit dem 6. Sternit jetzt anführen will. Als wichtigsten sehe ich die Articulation ihrer ausgezogenen Hinterecken mit dem Unterrand des 8. Tergits an. Man müsste voraussetzen, dass das 7. Sternit schon völlig verschwunden war, ehe diese Verbindung Statt fand, will man die Gabelplatte für ein vor dieser 7. Bauchplatte gelegenes Skeletstück halten. — Dazu kommen Folgerungen, welche die bei allen Insecten, wie es scheint, homologe Lagerung des Penis uns an die Hand giebt. Ich finde darüber in der Literatur folgende Angaben: nach PACKARD (66, 68) entsteht das Begattungsglied bei *Bombus vagans* aus 3 Paar Papillen auf dem 9. Segment, ebenso bei *Agrion*; und bei *Aeschna* aus 2 Paaren auf derselben Stelle; nach BRUNNER VON WATTENWYL (76) gehört es zur Postsegmentalhaut des 9. Sternits; nach HAASE (90) sitzt es bei Thysanuren der 9. Ventralplatte auf. KOLBE (92) ist der Ansicht, dass bei allen Insecten die männliche Geschlechtsöffnung zwischen 9. und 10. Sternit läge. PEYTOUREAU (95a, 95b<sup>1</sup>) verlegt bei Lepidopteren, Coleopteren, einer Hemiptere und Orthopteren den Penis in die Postsegmentalhaut des 9. Sternits; nach VERNON (95, 96) gehört er entwicklungsgeschichtlich bei *Bombyx mori* zum 9. Segment.

Es scheint also die Lage des Penis auf oder hinter dem 9. Sternit mindestens sehr verbreitet zu sein, wahrscheinlich sogar die Regel. Wir müssen deshalb die Tragplatte des Penis vorläufig für das 9. Sternit halten — die Rudimente des 9. Tergits habe ich schon oben beschrieben — die Gabelplatte aber für das 8. Für letzteres spricht ja auch ihr Zusammenhang mit dem 8. Tergit; die lang ausgezogene Verbindung mit der Haltezange — *Processus longus* — kann nicht dagegen angeführt werden, weil dessen abgegliederte Stange ganz offenbar eine Neubildung darstellt. Mehr als eine Wahrscheinlichkeit lässt sich allerdings durch einen derartigen Indicienbeweis nicht erreichen. Die Anordnung der Stigmen, welche in ähnlichen Fragen sonst häufig Aufschluss giebt, lässt uns bei unserer Ventralplatten betreffenden natürlich im Stich; überhaupt ist sie an den letzten Segmenten zu unregelmässig, als dass sich aus ihr Folgerungen ziehen liessen. Es bleibt noch die Möglichkeit, dass die Entwicklungsgeschichte uns Sicherheit bringt; ich will es hier gleich verneinen. So wird es also wohl ausgedehnten vergleichend-anatomischen oder embryologischen Untersuchungen vorbehalten bleiben, hier an die Stelle der Wahrscheinlichkeit den Beweis zu setzen.

1) Ich citire die letztere Arbeit nach VERHOEFF's Referat; das Original war mir leider nicht zugänglich.

Ich gedenke nun die Function des ganzen Apparats zu schildern und muss zu diesem Zweck erst noch die Anordnung der Musculatur klarlegen.

Zunächst sei erwähnt, dass auch die letzten Segmente mit der typischen Segmentalmusculatur ausgestattet sind, den dorsalen Streckern und ventralen Beugern, die sich vom Vorderrand eines jeden Segments zum Vorderrand des folgenden begeben. Auch die entsprechenden Muskeln des reducirten 9. Segments scheinen vorhanden zu sein, ihre Insertionen haben aber eine Verlagerung erfahren: sie setzen an dem Processus longus der Valvula lateralis an. Wir haben zunächst ein Muskelpaar, welches oben am Vorderrand des 8. Tergits entspringt und sich jederseits etwa in der Mitte des Segments an die Stange des Processus heftet. Deren dahinter liegende Strecke bis nahe an die Gelenkverbindung mit der Valvula dient zur Insertion eines Muskels, der am Unterrand des Tergits, vorn in der Gegend des Gelenkfortsatzes (*gf*, Fig. 8) entspringt. An dem Gelenk der Valvula mit dem Processus selbst aber setzt sich ein Muskel an, der ganz in der Nähe des ersten von der seitlichen Dorsalfäche des Tergits ausgeht. Ich nenne sie zusammen die Depressores der Haltezange. Die obern sind wohl sicher Portionen desselben Muskels, deren Insertionen durch die des untern aus einander gedrängt wurden; ihre Ursprünge sprechen dafür.

Einige dieser Muskeln sieht man auf Fig. 13. Da dieser Schnitt eine grössere Anzahl der uns beschäftigenden Gebilde enthält, will ich einige Worte zu seiner Erklärung sagen.

Es ist dies ein Querschnitt aus einer Serie, die den hintern Theil des Abdomens zerlegt hat. Dabei sind die herab gekrümmten Segmente natürlich nicht quer getroffen. Vielmehr sind 6. und 8. theilweise schräg, das 7. frontal, das Hinterende des 8. quer und die Valvulae wieder frontal geschnitten. Es ergeben sich daraus mannigfache Schwierigkeiten für die Deutung. Es ist dabei auch zu bedenken, dass in natürlicher Lage nicht alle Theile dieselben Lagebeziehungen zu einander haben, wie wir sie bei aufgerichteter Stellung der Segmente in Fig. 8 sehen; es ist z. B. der Unterrand vom 8. Tergit mit dem Gelenkfortsatz zwischen die Seitenflächen des 7. geschoben. Aus diesem Grunde ist auch die Verbindungsfläche der von einem Schnitt berührten Punkte in Fig. 8 keine Ebene, sondern gekrümmt, wie ich das für unsern Schnitt durch die gestrichelte Linie  $x---x$  angedeutet habe. Er trifft weiter die hintern Segmente etwas schief; es ist dies kaum zu vermeiden, weil sie sich meist bei der Conservirung etwas aus der Genital-

höhle erleben und dabei geringe seitliche Verschiebungen erleiden. Die Fläche des Schnittes, Fig. 13, liegt daher auf der linken Seite — es ist die rechte des Thieres, da man vom Kopf her den Schnitt betrachtet — ein wenig über  $x-x$ .

Die Mitte unseres Schnittes ist nun von der frontal geschnittenen Genitalthöhle eingenommen. Man sieht, wie ihre Wand sich bei *gf* mit dem Unterrand des Gelenkfortsatzes vom 8. Tergit (*VIII*) verbindet. Von da geht sie nach vorn (oben im Bild) links zum ansteigenden (*ha*), rechts zum horizontalen Arm (*hf*) des Hebelfortsatzes, die ihr, wie erwähnt, beide eingelagert sind. Hinten (unten) fasst sie ebenso die schrägen Anschnitte der *Processus longi* (*plv*) in sich ein. Von den geschilderten Muskeln zeigt uns die Abbildung bei *sm* den ventralen Längsmuskel zwischen 7. und 8. Segment, in *dhi* den *Depressor inferior* der Haltezange. Seine Insertion liegt nur theilweise in der Schnittfläche. Bei *dhs* sehen wir den *Depressor superior posterior*. Schliesslich lässt das Unterende des Schnittes bei *zm* noch einen im Verhältniss zur Kürze seines Verlaufs sehr mächtigen Muskel erkennen, den *Zangenmuskel*, der sich in seinem obern Theil quer zwischen den beiden Randleisten (*rl*, Fig. 8) des 8. Tergits und ihren Gelenknöpfen (*gk*, Fig. 8 u. 13 links), weiter unten zwischen den obern Theilen der *Valvulae mediales* (*vm*) bis zu ihrer Verwachsungsstelle ausspannt.

Weitaus die grösste Menge der Muskelindividuen liegt aber im 5. Segment, auf die Stelle concentrirt, wo die beiden Platten mit ihrer ganzen Fläche ihnen zur Insertion dienen.

Wir haben zuerst einen gewaltigen Muskel (*ahm*, Fig. 8 u. 13), der, von der hintern Rückenfläche des 5. Tergits herabsteigend, an die aufwärts gekrümmten Seitenflächen der Tragplatte (*tp*) auf ihrer Dorsalseite ansetzt: der *Aufhängemuskel* der *Tragplatte*. Am Seitenrand der Gabelplatte inserirt jederseits ein ebenfalls von der Rückenfläche ausgehender *Gabelmuskel*. Er setzt sich längs des ganzen seitlichen Plattenrandes an und ist etwas höher in zwei Portionen getheilt, deren vordere (Fig. 13 *ila*) vom obern Hinterrand des 6., die hintere (*ilp*) vom obern Vorderrand des 8. Segments herkommt; es sind die *Introtractores longi*, anterior und posterior, der *Gabelplatte*.

Die *Introtractores breves* liegen zwischen den Platten. Der vordere (*ila*, Fig. 8) ist unpaar; er beginnt an der vordern Unterfläche der *Tragplatte* und läuft etwas schräg nach hinten bis zum Vorderende der *Gabelplatte*, an der er zu beiden Seiten der *Mittellinie* inserirt.

Viel schwächer ist der paarige hintere Muskel, *Introtractor brevis posterior* (Fig. 8 u. 13 *itp*), der vom Hinterende der Tragplatte schräg nach vorn zieht und innerhalb der Hebelfortsätze seinen Ansatz gewinnt.

Zwischen den letztgenannten liegen dicht über einander zwei unpaare Muskelmassen, deren eine von der Tragplatte, die andere von der Gabelplatte ausgeht. Ihre Ursprünge fassen an beiden Platten den vordern *Introtractor brevis* zwischen sich. Sie setzen über einander an der Ventralfläche der Pars basalis des Begattungsgliedes an, wie es oben besprochen wurde, durch Vermittlung der beiden dachförmig gestellten Verhärtungen der Intersegmentalhaut. Man sieht dies deutlich in Fig. 13, wo in *dps* der obere getroffen ist. Beide zusammen habe ich in Fig. 8 dargestellt (*dps* u. *dpi*): *Depressor penis superior* und *inferior*.

Ihr Antagonist, der *Erector penis*, ist ein ziemlich platter Muskel (Fig. 12 *er*), welcher auf der Dorsalseite der Tragplatte liegt und an den beiden Zapfen am Oberrand der Penisröhrenöffnung seitlich von der Paramerenbasis ansetzt; er entspringt an der Platte hinter der Insertion des Suspensormuskels.

Es bleibt uns noch ein sehr starker paariger Muskel zu betrachten. Er kommt von der obern Seitenfläche des 5. Tergits, läuft in der Verlängerung beider Platten auf diese zu, dann seitlich dicht an ihnen vorbei, so dass er zwischen *Introtractores breves* und *longi* zu liegen kommt, vereinigt sich mit Fasern vom lateralen Theil der Tragplattenunterfläche und inserirt endlich an dem aufsteigenden Arm des Hebelfortsatzes *ha*, wie es in Fig. 13 links zu sehen ist. Einige seiner Fasern setzen an der Gelenkplatte (*glp*) des Hakenfortsatzes an (Fig. 13 rechts). Diese Muskeln sind *Protractores (pha)* des aufsteigenden Hebelarms.

Untersuchen wir nun genauer die Functionen des Muskelapparats, die ich schon durch die Namengebung angedeutet habe. Ich will annehmen, dass die *Introtractores longi* sich contrahirten. Die wirksame Resultirende aus ihren verschiedenen Zugrichtungen wird dann nach oben und hinten zeigen. Uebereinstimmend wird auch diejenige der *Introtractores breves* gerichtet sein, die also ebenfalls bestrebt sind, die Gabelplatte aufwärts zu ziehen. Denn die Ursprungsstelle dieser Muskeln, die Tragplatte, wird wohl durch eine tonische Erregung des Aufhängemuskels an einer Abwärtsbewegung gehindert sein.

Die Gabelplatte kann aber dem Muskelzug nur mit ihrem Vorderende folgen: das hintere ist an den Gelenkfortsätzen des 8. Tergits durch seine Hebelfortsätze fixirt. Und weil diese gegen Durchbiegungen

sehr stark gefestigt sind, wird sich die ganze Platte um den Fixationspunkt drehen müssen. Der aufsteigende Arm eines jeden Hebelfortsatzes wird dadurch aus der senkrechten in eine nach hinten geneigte Lage gebracht und drückt das Vorderende des Processus longus nach hinten.

Wir haben demnach einen Winkelhebel vor uns, dessen Stützpunkt vom Ende des Gelenkfortsatzes des 8. Tergits gebildet wird. Die Länge seiner Arme, oder doch des grössern, der aus Platte + Horizontalstück des Fortsatzes besteht, ist nicht leicht festzustellen, wegen der Schwierigkeiten, welche die Bestimmung des mittlern Ansatzpunktes der Kraft bei einer so lang gestreckten Muskelinsertion darbietet. Ungefähr aber ist dieser Arm, mehrfachen Messungen zu Folge, doppelt so lang wie der kurze. Dessen oberes Ende wird also mit einer Kraft nach hinten bewegt, die sich zur aufgewendeten Muskelarbeit wie 2:1 verhält.

Der ausgeübte Druck pflanzt sich aber geradlinig durch die Stange des Processus longus ungeschwächt fort und wirkt an dessen Basis auf die Unterfläche der Valvula lateralis, diese nach oben stossend. In Folge der Verzahnung an der Basis ihres kurzen Fortsatzes nimmt sie dabei die Valvula medialis mit nach oben. Beide drehen sich nun um ihr Gelenk mit dem Knopf *gk* des 8. Tergits.

Sie stellen also einen zweiten, einen einarmigen Hebel dar; an ihm greift die bewegende Kraft indessen nahe am Stützpunkt, nach dem ersten Sechstel seiner Längserstreckung, an, so dass die Bewegung der Spitze nur mit dem sechsten Theil der Kraft erfolgt, die an ihrem Angriffspunkt wirksam ist. Dagegen wird in Folge eben dieser Längenverhältnisse die kleine Excursion des Processus longus in eine grosse der Zangenspitze umgewandelt.

Wir haben demnach den ganzen Mechanismus als einen zusammengesetzten Hebel zu charakterisiren, der in der geschilderten Richtung mit Kraftverlust und Geschwindigkeitsgewinn arbeitet.

Und auf letztern Punkt kommt es jedenfalls bei einem Vorgang allein an, der nur den Apparat in Bereitschaft zu setzen bestimmt ist. Dagegen muss die Abwärtsbewegung der Zange mit grosser Kraft erfolgen: wir sehen denn auch eine gewaltige Muskelmasse zu dieser Leistung aufgeboten.

Wir haben zunächst die 3 Paar Depressores im 8. Segment. Betrachtet man die Muskeln einer Körperhälfte allein und zerlegt ihre Kräfte in senkrechte und horizontal nach vorn gerichtete Componenten, so ergibt sich, dass die verticalen des untern und der obern einander

aufheben. Denn der untere Muskel ist zwar mehr horizontal gelagert, aber sein Querschnitt übertrifft in entsprechendem Maasse denjenigen der beiden andern zusammen an Stärke. Nur die horizontalen Componenten kommen daher zur Geltung; ihnen addirt sich die Wirkung des Protractors am kurzen Hebelarm, der mit seinen beiden Insertionen, am Arm selbst und an der zu ihm parallelen Gelenkplatte des Hakenfortsatzes, bestrebt ist, diese Gebilde vorwärts zu ziehen, den Winkelhebel dabei natürlich drehend.

Die Wirkung der Penismusculatur ist zu klar, als dass ich bei ihr verweilen müsste. Ueber einen Muskel habe ich indessen noch zu sprechen: den Zangenmuskel (Fig. 13 *zm*). Bei seiner Contraction nähert er die beiden Valvulae mediales einander an ihrer Basis, sie drehen sich um ihre mittlere Verwachsungsstelle, und die Zange öffnet sich. Der Muskel verbindet aber auch die beiderseitigen innern Randleisten der Falten am Hinterende des 8. Tergits; diese Leisten werden gegen einander gezogen und die Chitinfalte (*f*, Fig. 13) also abgeflacht, unter Beanspruchung ihrer Elasticität. Lässt nun die Muskelwirkung nach, so werden die Randleisten in ihre alte Lage zurückschnellen und die Schenkel der Zange wieder zusammenpressen.

Zum zweiten Mal im Laufe unserer Untersuchung sind wir hier einer Nutzbarmachung der elastischen Kräfte des Chitins begegnet.

Wir sind jetzt in der Lage, uns ein Bild von den Vorgängen bei der Copulation zu machen, obgleich sie sich der directen genauern Beobachtung entziehen. Die Thiere sind nämlich so scheu, und die Bewegungen folgen einander so schnell, dass man wenig davon zu sehen bekommt. So viel ist wohl allgemein bekannt, dass das männliche Thier sich hinter dem Weibchen aufrichtet und mit seinem Hinterende dessen Abdominalspitze von oben umgreift.

Die 5 ersten Abdominalsegmente werden zu diesem Zweck abwärts gekrümmt, die folgenden dagegen aus ihrer gewöhnlichen Lage aufwärts gehoben. Es ist mir nicht wahrscheinlich, dass bei letzterem Vorgang die Blutflüssigkeit eine Rolle spielt. Zwar kann man ihn durch einen Druck gegen die Seitenfläche des Abdomens herbeiführen; aber diese selbstverständliche Wirkung einer Blutstauung ist noch kein Beweis für ihr normales Vorkommen im Leben des Thieres. Eine solche Druckerhöhung im Hinterleib führt zu einer Schwellung des Penis, und es ist mir sicher, dass diese erst nach der Einführung in die Vagina eintritt. Doch davon später.

Die Hebung wird jedenfalls durch die Streckmuskeln an der Dorsalfäche der Segmente bewerkstelligt. Gleichzeitig werden alle

Muskeln innervirt, die an Trag- und Gabelplatte inseriren, sowie die zwischen beiden Platten verlaufenden. Ihre gemeinsame Wirkung ist die blitzschnelle Aufrichtung der Haltezange und die Herabziehung des Penis, bis beide senkrecht auf der Bauchfläche der Segmente stehen; die Dorsalseite von beiden ist nun gerade abwärts gewandt. In dieser Lage wird die Zange zwischen die fernrohrartig in einander geschobenen Legeröhrensegmente des Weibchens gesteckt. Jetzt wird die Muskulatur des 8. Segments innervirt, mit ihr die Protractores der kurzen Hebelarme (*ha*). Der Zangenmuskel öffnet die Haltezange, und die übrigen ziehen diese herab und pressen sie gewaltsam auf die Unterlage fest. Dann erschlafft der Zangenmuskel, die Zangenschenkel fassen zu und geben das Weibchen nun erst nach der Befruchtung durch erneute Muskelwirkung wieder frei.

Gleichzeitig mit und durch das Niederdrücken der Zange ist aber, wie man leicht einsieht, auch das freie Ende der Gabelplatte wieder nach unten gedreht worden. Dabei beschreibt die Basis des Hakenfortsatzes einen, wenn auch kleinen, Bogen um den Stützpunkt. Der Haken selbst wird parallel zum Penis und in dessen Ebene gerückt; man kann es sich aus Fig. 8, in der die Platte wie auch die Haltezange eine Mittelstellung zwischen ihren extremsten Lagen einnimmt, leicht vergegenwärtigen. Die Gelenkplatte (*glp*) des Hakenfortsatzes übt zugleich einen Zug an der Basis des Paramers aus, und dieses klappt mit seiner Spitze auf die Dorsalfläche des Penis herab.

Wenn nun der letztere durch die Vulva in die Vagina — ich werde diese Unterscheidung später rechtfertigen — geschoben wird, bis der Dorn sein ferneres Vorrücken hemmt, dringen Haken wie Parameren bis in die Vulva mit hinein. Kaum ist dies geschehen, so hebt das Männchen, wovon man sich wenigstens bei der Stubenfliege bequem überzeugen kann, sein Abdomen ein wenig und schiebt es mehr nach vorn über das weibliche hinweg. Hierdurch gelangt die Zange wieder in eine mehr senkrechte Lage zum 8. Segment, die Gabelplatte wird hierdurch natürlich nach innen bewegt, und zwar bei dieser umgekehrten Wirkung des Hebelsystems mit bedeutender Kraft, und Haken wie Parameren greifen nach oben und unten fest in die Wand der Vulva ein: die Parameren in eine besondere Tasche (Fig. 15 *tv*) an deren Vorderfläche, während die Haken den Hinterrand des weiblichen Orificiums erfassen und nach oben ziehen.

Hiermit wäre die Fixation der Penisbasis vollendet; die Lage und Befestigung der Penisspitze in der Vagina werde ich bei deren Beschreibung erörtern.

### 3. Die Ausführgänge und Drüsen des weiblichen Thieres.

Der weibliche Apparat ist viel besser bekannt als der männliche, indessen in erster Linie der Eierstock und seine Hüllen. Doch auch über die Drüsen und Receptacula findet man vielerlei Angaben, histologische und topographische, die aber meistens durch Verallgemeinerung von an verwandten Gattungen angestellten Beobachtungen gewonnen sind. Denn die eigenthümlichen Bauverhältnisse der obern Vagina — gemeinhin Uterus genannt — von *Calliphora* erschweren bei ihr die Untersuchung so sehr, dass eine klare Erkenntniss durch Total- und Macerationspräparate kaum zu gewinnen sein dürfte.

An Schnitten aber sind diese Einrichtungen noch nicht eingehend untersucht worden. Einen einzigen Sagittalschnitt hat HENKING (88) gelegentlich abgebildet, und er enthält die Lagebeziehungen der wichtigsten Gänge ganz richtig. Da HENKING sie wohl nicht auf Serien verfolgt hat, so ist es nicht verwunderlich, dass er bei der Deutung einem Irrthum verfiel. Detaillirtere Studien über das in Rede stehende Thema hat LOWNE (90) angestellt, ohne indessen dabei der Schnittmethode einen genügend breiten Raum zu gewähren; ich werde mich mit seinen Resultaten und Schlüssen mehrfach zu befassen haben.

Auch bei ihm bleiben aber, wie bei seinen Vorgängern, die Beziehungen der Vagina zum Copulationsact gänzlich unberührt, wie überhaupt die meisten feinern functionellen Fragen, die mir durchaus nicht des Interesses zu entbehren scheinen. Deshalb halte ich es nicht für überflüssig, nochmals eine Beschreibung des ganzen Apparats zu geben, wobei ich indessen Wiederholungen von Bekanntem thunlichst vermeiden werde.

Ich übergehe die mehrfach geschilderte Verbindung des Oviducts mit dem Eierstock. Auch die Lagerung des unpaaren Eiergangs findet sich in einer Abbildung LOWNE's richtig verzeichnet; eine weitere stellt sie freilich anders dar, ähnlich wie diejenige HENKING's.

Der Gang erstreckt sich ein kurzes Stück, bis unter das Vorderende des Uterus, nach hinten; dann steigt er jäh empor, biegt sich nach vorn zurück, wobei er eine Weile lang zwischen seinem Anfangstheil und dem Uterus hinzieht, und folgt dem Vorderrand des letztern hierauf nach oben und später wieder nach hinten, so dass er, aufsteigend, einen Bogen bildet (Fig. 17 *ov*). Die Bedeutung dieser Krümmung ist sofort klar, wenn man weiss, dass der Uterus beim Aus-

schieben der Legeröhre ihr folgt, der Eierstock hingegen sich nicht aus seiner Lage rührt.

Die Wand des unpaaren Oviducts besteht aus einer mächtigen Ringmusculatur, einer Basalmembran und einem mittelhohen Epithel. Im mittlern Drittel seines Verlaufs treten an die Stelle der cylindrischen Epithelzellen hohe Drüsenzellen, mit kolbigem Innenende und schmalen, stark tingirten Kernen, die etwa in der Mitte des Zellleibs gelegen sind (Fig. 18). Zwischen diesen befinden sich kürzere Zellen mit hellerem Kern, in dem nur einzelne Chromatinkörner stark gefärbt hervortreten; diese Kerne liegen nahe der Zellbasis. Man findet aber Uebergänge zu Lage und Beschaffenheit der andern Kerne und Zellgestalten und muss daher die kürzern als junge Drüsenzellen auffassen.

In dem letzten Stück des Oviducts, seinem absteigenden Theil, sehen wir eine wesentlich andere Structur; es fehlt hier die Ringmusculatur, und das Epithel ist niedrig, eine Art Plattenepithel mit verwischten Zellgrenzen. Das Lumen des Ganges ist auf Querschnitten nicht queroval, wie im aufsteigenden Theil, sondern dorsoventral zusammengedrückt, so dass es einen breiten Spalt bildet. An beiden Seiten verlaufen ventral gerichtete Längsfalten, die auf dem Querschnitt dem Rand des Lumens aufsitzen wie die Finger der Hand (Fig. 22 *ov*). Sie machen eine bedeutende Erweiterung des Lumens möglich, für den Zeitpunkt, in welchem die Eier den Gang passiren.

Der so gestaltete und aufgebaute Abschnitt des Oviducts zieht schräg nach hinten und abwärts auf die Dorsalwand des Uterus zu. Dicht über ihm wendet er sich fast rechtwinklig nach vorn und mündet eine kurze Strecke hinter dessen Vorderende (Fig. 17 *mo*).

Wir müssen nun ein Paar Divertikel besprechen, welche dem Oviduct an der Stelle angeheftet sind, wo seine geschilderte Richtungs- und Structuränderung stattfindet: ein dorsales und ein ventrales. Letzteres (*vdī*, Fig. 17 u. 22) ist in seinem ganzen Verlauf so breit wie der Oviduct selbst und hat dieselbe Beschaffenheit der Wandung wie seine Ursprungsstelle an diesem; nur fehlt ihm die eigene Musculatur, was aber in der Lagerung zwischen weiter unten zu schildernden Muskelmassen genügende Erklärung findet. Es ragt in den Zwischenraum zwischen Uterus und aufsteigendem Oviduct ziemlich weit hinein; sein Ende ist durch eine Querfalte in einen vordern und hintern Blindsack getrennt.

Das dorsale Divertikel (Fig. 17 *ddī*) ist etwas weiter hinten dem Oviduct mit schmaler Basis angesetzt und liegt als länglicher Blindsack

zwischen Enddarm und Uterus. Seine Wandung besteht auf der Dorsalseite aus sehr hohen — bis  $80 \mu$  — Palissadenzellen, die drüsiges Aussehen haben; ventral sind die Zellen denen des Oviducts im letzten Abschnitt ähnlich. Die Ringmuskeln des Eiergangs erstrecken sich nicht auf das Divertikel, ziehen vielmehr vor und hinter seiner Basis vorbei. Es ist dagegen von einer aus Längsfasern gebildeten Muskelhaube überkleidet; von deren Zipfel aus ziehen die Fasern, die Richtung des Divertikels fortsetzend, zum Enddarm, durchbrechen in der Gegend der Rectalpapillen dessen Ringmuskelschicht und vereinigen sich mit den darunter liegenden Längsfasern.

Die hintersten Ringmuskelnzüge des Oviducts ziehen, wie erwähnt, unter dem Divertikel vorbei; sie lösen sich hier in ein Geflecht feinsten Fasern auf, das fast den ganzen Raum vom Divertikel bis zum absteigenden Oviduct erfüllt. Zwischen diese Menge durch einander gewirrter Fäden greifen die ebenfalls aufgelösten Faserenden zweier lateraler Längsmuskeln, die vom untern Theil der Vagina dorsal entspringen und auf ihrer und des Uterus Seitenfläche verlaufen. In Fig. 22 sind sie bei *lm* kurz vor ihrer Ansatzstelle getroffen, in Fig. 23 und 24 würden sie zu beiden Seiten des Uterus (*ut*) liegen. Ihre Thätigkeit dilatirt den absteigenden Oviduct.

Fig. 22 (bei *am*) zeigt ausserdem den letztern und das ventrale Divertikel von Muskelzügen umspinnen, die von hinten heranziehen, den dorsalen Längsmuskeln. Sie kommen vom 7. Segment, dem 2. der Legeröhre, von beiden Seiten des Hinterrands, liegen dorsal vom Uterus und umschlingen mit ihren Vorderenden das Divertikel, den Oviduct, die Samengänge (*sk*) und die lateralen Längsmuskeln (*lm*); ihre Mehrzahl zieht zwischen Divertikel und Oviduct hindurch, mit ihren Fasern sich gegenseitig kreuzend und verflechtend (s. auch Fig. 17 *am*). Von ihrer Function weiter unten.

Von allen diesen Muskeln finde ich bei LOWNE keinen erwähnt, ausser dem am dorsalen Divertikel. Die Gänge, die zwischen ihnen versteckt liegen, beschreibt er aber. Nach ihm endigt der unpaare Eiergang mit zwei Erweiterungen; die vordere hat eine dicke Muskelhaut, von der ein Retractor ausgeht. Seine Abbildung, fig. 1, zeigt, dass er den Muskel an der Spitze des dorsalen Divertikels meint, den er nach vorn abgehen lässt. Die hintere ist eine Tasche mit sehr stark gefalteter Intima, die er in seiner fig. 3 auf einem Sagittalschnitt abbildet; man sieht von oben und unten eine Menge von Falten in das Lumen ragen, das sich unmittelbar in den Uterus öffnet. In das Vorderende dieser Tasche sollen die Gänge der „gum-glands or colle-

terial glands“ münden; er will sich davon auf Schnitten völlig überzeugt haben.

Ueber die Mündung dieser Drüsen kann ich erst später sprechen; hier nur so viel, dass LOWNE die von ihm gefundene Mündungsstelle nicht auf Schnittzeichnungen zur Anschauung gebracht hat. In der genannten fig. 3 ziehen die Drüsengänge bis zu der Tasche hin, aber die Oeffnung in diese hat er nicht abgebildet — weil er sie nicht hat sehen können. Denn sie liegt nicht hier. Ich muss annehmen, dass er keine vollständigen Serien durchgesehen hat, sonst wäre seine Ansicht nicht erklärlich, wie auch nicht die Darstellung des letzten Oviductabschnittes. Denn hier hat er offenbar dorsales und ventrales Divertikel für einen gemeinsamen Hohlraum gehalten: seine vordere Erweiterung des Oviducts. Wenn er an Totalpräparaten untersucht hat, wie er sie abbildet, so ist es verständlich, dass er die in Wahrheit hauptsächlich von Muskeln gebildete Anschwellung, wie sie in meiner Fig. 22 durchschnitten zu sehen ist, von einem weiten Hohlraum erfüllt glaubte. Ebenso müssen ihm die fingerartig angeordneten Längsfalten an den Seiten des absteigenden Oviducts seine hintere „pouch“ vorgetäuscht haben. Er wäre jedenfalls vor seinem Irrthum bewahrt geblieben, hätte er die Abbildung von HENKING berücksichtigt, welche den absteigenden Oviduct und das ventrale Divertikel deutlich zur Anschauung bringt; das dorsale fehlt, weil wir keinen Medianschnitt vor uns haben.

Ich gelange jetzt in Verfolgung des Wegs, den die Eier durchmessen, zu den Orificien der *Receptacula seminis*. Bevor ich aber von ihnen spreche, muss ich einen Theil der Uteruswand einer Betrachtung unterziehen.

In Fig. 17 sieht man, dass sie bei *bh* dorsal emporgewölbt ist; die Mulde, welche im Innern so entsteht, ist mit Chitin gefüllt. Es ist dies indessen eine secundäre Umbildung; ursprünglich ragt die Chitinsmasse als ein Hügel in den Uterus herein, der hierdurch local zu einem Spalt verengt wird. Das erste Ei aber, welches ihn passiert oder, richtiger gesagt, erst der obere Vagina den Charakter eines Uterus aufprägt, drückt den Chitinhöcker nach oben, wie es auch sonst die gefaltete Vaginalwand überall ausspannt und glättet.

In Fig. 23 ist der Chitinhügel des jungen Weibchens gezeichnet. Man bemerkt, dass er hier von einem doppelten Epithel überkleidet ist. Es erhebt sich nämlich nicht weit hinter der Oviductmündung eine Falte des Uterusepithels, deren Basis einen Halbkreis mit nach hinten gerichteter Oeffnung bildet. Diese Falte legt sich von vorn nach hinten eine Strecke weit über die Oberfläche des Chitinhügels

hinweg und umhüllt so kappenartig seinen Vorderabschnitt. Man sieht in Fig. 17 *gr* ihre vordere, in Fig. 23 jederseits ihre seitliche Basis. Es zeigt sich, dass an der Seite ihre beiden Blätter dicht auf einander liegen, nach der Medianebene aber nach der Basis hin immer weiter aus einander weichen. In und dicht neben der Mittellinie verläuft nun zwischen diesen Blättern das Ende des Samengangs und der Drüsen-canäle: die Falte vertritt also eine Mündungspapille dieser Gänge.

In Fig. 23 bei *sk* ist der Samengang dicht vor der Oeffnung in den Uterus (*ut*) geschnitten. Es ist nur eine solche vorhanden; nicht weit darüber haben sich die drei Receptakelstiele vereinigt, zuerst die beiden linken. In Fig. 22 (s. die Markierungslinie in Fig. 17) sind ihre Epithelien schon verschmolzen, ihre Chitinauskleidungen genähert; der rechte Gang hat sich an sie angelagert: in einer der Schnittebenen zwischen 22 und 23 kommt die völlige Fusion der drei Canäle zu Stande.

Ueber diese Verschmelzung sagt LOWNE nichts, auch aus seinen Abbildungen ist sie nicht zu erkennen. Die Mündungsstelle ist mir daraus ebenfalls nicht klar geworden. Aus seiner fig. 3 scheint hervorzugehen, dass sie vor der geschilderten Falte liegt; deren Bauart ist ihm übrigens verborgen geblieben. Vom Verlauf und der Structur der Samengänge hat er wenig, von den Receptakeln nichts zu berichten.

Die Dreizahl und asymmetrische Lage dieser Gebilde ist zu wohl bekannt, als dass ich davon sprechen möchte. Zu der Lagerung der Gänge will ich anmerken, dass sie nach der Seite und oben ziehen und von aussen her an die Receptacula herantreten. Ich finde dies auch bei LOWNE mehrfach abgebildet; seine Zeichnungen wie sein Text corrigiren allerdings in anderem Betracht die Natur, indem sie zwei von den Samenbehältern auf die rechte Körperseite verlegen.

Zur Histologie unserer Organe muss ich etwas mehr sagen. Die Wandungen der Receptacula sind des Oeftern untersucht worden. Schon seit ihrem Entdecker SWAMMERDAM, der darum eine „Lungenröhre“ in ihnen sieht, weiss man, dass sie von einem ringförmig verdickten Chitinbelag ausgekleidet sind; LEYDIG (59) hat beobachtet, dass er von Poren durchbohrt wird. Derselbe Autor hat bei *Musca domestica* festgestellt, dass in diesen Poren feine Röhren sitzen, die aussen in relativ weiten „Secretblasen“ enden. Die aber liegen in den grossen Drüsenzellen, welche als Epithel des Behälters figuriren. Bei *Calliphora vomitoria* konnte er sich von der Existenz der Verbindungs-

röhrchen zwischen Secretblasen und Poren nicht überzeugen; sie werden hier durch seine Präparationsmethode, Anwendung von Kalilauge, zerstört. Ich glaube nun auf Schnitten die fraglichen Röhrchen gesehen zu haben. Ihr Ansatzpunkt an der Secretblase ist überall deutlich, ein kleiner Ring von grösserm Brechungsvermögen als die Umgebung: in manchen Fällen beobachtete ich, dass von ihm zwei feine parallele Linien durch das Plasma nach der Chitinintima hinziehen. Nehme ich dazu, dass an einem abpräparirten Stück der Receptakelwand die Zahl der Drüsenzellen derjenigen der Poren etwa entspricht, dass ferner immer ein gewisser Abstand zwischen den Poren und den runden Oeffnungen der Blasen bestehen bleibt, so möchte ich die Existenz sehr zarter Verbindungs-röhrchen für bewiesen erachten.

Die Drüsenzellen, in welchen die Blasen enthalten sind, bilden keine zusammenhängende Schicht, sondern sind einzeln einem bindegewebigen Stroma eingelagert, das sie aber durch ihre mächtige Entwicklung beim ältern Thier zwischen sich fast verdrängt haben; Fig. 20 zeigt die verästelten Zellen des Stromas. An diesem Bindegewebe setzen die Längsmuskeln an, welche den Receptakelstiel fast bis zum untern Ende umgeben. Im Uebrigen besteht dessen Wand aus einem Epithel und einer chitininigen Intima, stärker färbbar, als sonst wohl Chitin zu sein pflegt. WEISMANN (64) hat beobachtet, dass auch sie ringförmig verdickt ist. Fig. 21 lässt allerdings quer geschnittene Chitinringe erkennen, die aber nicht ins Lumen vorspringen. Auf Querschnitten durch das Canälchen sieht man noch eine feine concentrische Streifung an ihnen: die einzelnen Ringe scheinen also aus einem fasrigen Chitin zu bestehen, dessen Fibrillen concentrisch angeordnet sind. Ohne Zweifel haben sie die Function, die Röhre offen zu halten, wenn die Längsmuskeln anziehen; man erkennt dies besonders deutlich an dem Abschnitt des Canälchens nach seinem Eintritt in die Muskelmassen dorsal vom Oviduct. Dort erhält die Röhre einen Innenbelag von zartem Chitin, structurlos und äusserst schwach tingirbar; Anfangs ist er noch von dem geringelten Chitin umgeben, dann verschwindet es: bis zu dieser Stelle ist das Chitinröhrchen trotz des Drucks der contrahirten Musculatur stets geöffnet, von hier ab aber immer gänzlich zusammengefallen, wie wir es in Fig. 22 (*sk*) antreffen.

Kurz nach dem Eintritt zwischen das Muskelgeflecht verlieren die Samengänge ihre Längsmuskeln. Dafür lagern sich eine Anzahl von den Fasern des Geflechts ringförmig um sie (Fig. 22) und bilden so eine Art Sphincter; er reicht in diesem Fall nicht bis zur Mündung.

Wir haben nun gesehen, dass die Samenbehälter und ihre

Ausführungsgänge bis in die Nähe ihrer Orificien starre Röhren darstellen, und es drängt sich uns die Frage auf, wie es überhaupt möglich ist, dass ein Ausfliessen ihres Inhalts zu Stande kommt. Die Längsmuskeln können darauf keinen Einfluss haben, so viel ist klar; ich sehe ihre Wirkung darin, dass sie beim Ausstrecken der Legeröhre die relativ schweren Receptacula mit nach hinten ziehen. Es scheint daher zunächst, als müsse man einen Chemotropismus annehmen, als brächte das Ei einen Stoff mit sich, vielleicht von den Drüsenzellen des mittlern Oviducts abgesondert, der die Spermatozoen zu selbstthätigem Herabkommen in den Uterus veranlasst. Ich glaube aber, dass man an diese Erscheinung, die hier eine merkwürdige Fernwirkung des Reizes durch das 450  $\mu$  lange und dabei sehr enge (ca. 10  $\mu$  Durchmesser) Canälchen voraussetzt, nicht zu denken braucht, und will versuchen darzulegen, wie man sich ohne sie die Erscheinung erklären kann.

Wir bedürfen der Annahme, dass mit dem Durchtritt des ersten Eies die Secretion in den Drüsenzellen des Receptaculum beginne. An abscheidenden Flächen besteht eine beträchtliche Druckdifferenz zwischen innen und aussen: es wird daher das Secret mit einer gewissen Gewalt in das Innere des Samenbehälters gepresst werden, welcher wie alle Hohlräume im Thier — ich sehe von den Respirationscanälen ab — jedenfalls mit Flüssigkeit gefüllt ist. Diese gelangt nun unter höheren Druck.

Öffnet sich jetzt der Sphinctermuskel am untern comprimierten Theil des Canälchens und damit in Folge der elastischen Eigenschaften von dessen Wand das Lumen des Ganges, so wird der entstehende leere Raum von beiden Seiten Flüssigkeit heransaugen, vom Uterus und aus dem Receptaculum; letztere bringt natürlich eine Anzahl der Samenfäden mit sich, welche in ihr suspendirt sind. Es werden sich also zwei gegen einander gerichtete Strömungen in dem Canälchen herstellen. Wo sie auf einander treffen, kommt die Bewegung jedoch nicht zum Stehen; die Samenflüssigkeit, deren Druckhöhe grösser ist, wird vielmehr die andere vor sich herdrängen und so in den Uterus gelangen. Die einmal eingeleitete Strömung aber wird fortauern, so lange die Drüsen im Stande sind, durch Ersatz des Fortgeführten die Druckdifferenz wieder herzustellen; bei der mächtigen Entwicklung dieser Drüsen mag ihre Thätigkeit schon die Zeit der Eiablage hindurch wahren können.

Ich will nicht behaupten, dass dieser Erklärungsversuch das Richtige treffen müsse; er soll aber zeigen, wie man sich etwa solche

hydrodynamische Vorgänge im Thierkörper erläutern kann. Ueber die entsprechende Erscheinung bei andern Insecten liegt untern andern wenig eingehenden die Erklärung vor, welche LEUCKART (58b) für den Samenausfluss bei der Bienenkönigin gegeben, deren Receptaculum ganz andere Bauverhältnisse aufweist als diejenigen von *Calliphora*; es sind denn auch andere Principien: elastischer Druck des Tracheenüberzugs, verstärkt durch den Druck der Receptakelmuskeln — also Zusammenpressung des Samenbehälters und Oeffnung eines Sphincters am Samengang, auf die LEUCKART die Samenbewegung hier zurückführt.

Von den Kittdrüsen habe ich schon gesagt, dass sie mit den Samengängen münden. Um es genauer auszuführen: ihre beiden Ausführkanäle treten dicht neben diesen Gängen in das Muskelgetlecht dorsal vom absteigenden Oviduct ein, ziehen dann zu letzterem ungefähr parallel schräg nach unten und münden getrennt dicht hinter dem Receptakel-orificium. Man sieht sie in Fig. 22 bei *kdg* (um alle diese schräg verlaufenden Gänge quer geschnitten zu erhalten, habe ich die Ebene der Schnitte Fig. 22—24 fast frontal gelegt); sie sind zwar bei ihrem geringen Durchmesser inmitten der Muskeln nicht leicht zu verfolgen, doch kann man an guten Serien ihren Verlauf natürlich mit Sicherheit constatiren. Wie daher LOWNE zu seiner abweichenden (oben geschilderten) Ansicht gelangte, bleibt mir räthselhaft.

Nach seiner Darstellung ziehen nun die Drüsen von ihrer Mündungsstelle aus nach hinten, legen sich schlingenförmig um die Receptacula und enden am Ovarium, welchem sie sich anheften. Der Verlauf ist meinen Präparaten zu Folge ein etwas abweichender: zuerst schräg nach oben und vorn, dann Umbiegung nach hinten und unten und schliesslich wieder nach vorn, wobei die Drüsen dicht an ihrem Anfangsstück vorbeigehen. Sie beschreiben also eine Windung gleich einer Spiralfeder; da sie am Hals des Eierstocks befestigt sind, wie dies schon DUFOUR (51) berichtet, so ist die Bedeutung der Schlinge sicherlich dieselbe wie beim Oviduct: sie ermöglicht es erst, dass die beiden Anheftpunkte der Drüsen beim Ausstrecken der Lege-röhre weit aus einander rücken.

Die ganze Drüse zerfällt in drei Theile. Der vorderste ist sehr dünn und kurz, 15  $\mu$  beträgt sein Durchmesser und etwa 45  $\mu$  seine Länge. Er besteht aus Fortsetzungen der äussern und innern Bedeckung der Drüsenschicht, welche den Hauptbestandtheil der Wandung am zweiten Theil ausmacht. Dieser repräsentirt die eigentliche Drüse; er ist 1200—1300  $\mu$  lang und 30—80  $\mu$  dick. Sein perlschnurartiges Aussehen hat LOWNE beschrieben. Ihm folgt als letzter ein

musculöser Abschnitt, welcher als Ausführgang fungirt. Seine Wand setzt sich aus einer Ringmusculatur und einer stark gefalteten chitigen Intima mit ihren Matrixzellen zusammen; überzogen ist er von einer schwer nachweisbaren peritonealen Haut. Diese wie auch die Intima finden sich auch in dem erwähnten drüsigen Theil vor (LEYDIG, 59); zwischen beiden liegen hier aber grosse Drüsenzellen, mehrere zusammen immer von ihren Nachbargruppen allseitig isolirt, so dass die beiden Tuniken sich zwischen ihnen berühren: daher das perlschnurähnliche Aeussere der Drüse (Fig. 26). LOWNE hat die Intima nicht erkannt; nach ihm besteht die Wand aus einer musculocellular coat und einer Schicht grosser Epithelzellen. Im Innern der Drüse fand er eine granulirte, flüssige oder halbflüssige Substanz; er unternimmt nun den Nachweis, dass sie von dem Kitt, welcher die abgelegten Eier verbindet, verschieden sei und die Drüsen deshalb ihren Namen mit Unrecht führten. Der Drüseninhalt färbt sich nämlich mit alkaline carmine, die Granula darin werden von Osmiumsäure geschwärzt; der Inhalt jener Uterustaschen aber, welche den Kitt liefern sollen, hat andere Eigenschaften. Nun, ich werde weiterhin ausführen, dass diesen Taschen eine andere Function zukommt; die Substanz aber zwischen den abgelegten Eiern zeigt dieselbe Tingirbarkeit wie unser Drüseninhalt, nur in erheblich geringerm Grade: wir müssen eben bedenken, dass das concentrirte Secret beim Austritt in den Uterus durch dessen Inhaltsflüssigkeit jedenfalls stark verdünnt wird.

In den grossen Zellen der Kittdrüsen — LOWNE giebt die Maasse mit  $80 \mu$  Länge und  $30-40 \mu$  Dicke an — fand er corpuscles von  $25-30 \mu$  Durchmesser. Sie bestehen aus einer „clear outer zone,  $4 \mu$  in breadth, with a distinct radial striation“, darin „a finely granular contents which stains feebly“. In ihm liegt eine „clear vesicular spot,  $5 \mu$  in diameter, with a bright highly refringent spherule  $2,5 \mu$  in diameter in its centre“. „Vesicle and highly refractive body in the corpuscle remain unstained.“ Er ist nun der Ansicht, dass man es in dem Inhalt der corpuscles mit germ-ova zu thun habe; die Blase darin mit spherule ist der Kern und nucleolus, den hellen äussern Saum vergleicht er der zona striata. Im Centrum der Drüse hat er zwar „the vesicular body“ nie gefunden, sondern nur körniges Secret mit stark lichtbrechenden Körperchen; das hält ihn aber nicht ab, die bestimmte Ansicht zu äussern, dass die „germ-ova“ in den Oviduct — hier münden ja seiner Meinung nach unsere Drüsen — und von da aus in die Eier gelangten, „either as naked germinal

vesicle, or as female pronuclei“. „The ovarian eggs in the Blow-fly, and probably in other insects, are yelks and contain no germ.“

Um dieser Theorie mehr Gewicht zu verleihen, corrigirt LOWNE die Angaben der Autoren über die histologischen und Mündungsverhältnisse der Drüsen bei andern Insecten. Er glaubt z. B. STEIN (47) aus seinen Abbildungen nachweisen zu können, dass der Drüsenthail seiner „Befruchtungsorgane“ (Receptaculum + drüsiger Anhang) sich nicht in den Samenbehälter, sondern in den Oviduct öffne und in Wahrheit die Kittdrüsen repräsentire. Er bedenkt nicht, dass auch bei Dipteren meist an der Blase des Receptaculums, welche die Samenfäden enthält, noch ein drüsiger Theil aufsitzt, wie es LOEW (41) eingehend beschrieben hat; er bemerkt ferner nicht, dass STEIN zwischen diesen Gebilden und accessorischen Drüsen wohl unterscheidet. Letztere aber münden ihrerseits — nach STEIN — fast immer in der Nähe des Scheidenausgangs: Scheidendrüsen nennt er sie gelegentlich. Auch bei LOEW, und ebenso bei v. SIEBOLD (37) und LEYDIG (59), hätte LOWNE ihre Mündung hinter dem Receptaculum seminis als Regel angegeben finden und ein Gleiches aus den Abbildungen von DUFOUR (51), z. B. für *Tabanus ovinus*, ersehen können. — Wie es aber mit seiner Kritik der Abbildungen STEIN's bestellt ist, dafür greife ich nur ein Exempel heraus. In fig. 3, tab. 2 sollen sich nach LOWNE die „spermatophorous capsules“ in den Uterus öffnen, die Kittdrüsen in den Oviduct. In Wahrheit verhält es sich auf diesem Bild der ♀ Geschlechtsorgane von *Hybius fenestratus* gerade umgekehrt: LOWNE hat die Nebendrüse, durch ihren kapselartigen Sammelraum verführt, für das Receptaculum gehalten. Hätte er den Text gelesen, so wäre ihm wohl nicht entgangen, dass in dem Gebilde, welches er gum-gland nennt, STEIN Samenfäden nachgewiesen hat.

Weiter bekämpft LOWNE die Schilderungen, die STEIN von dem Aufbau der Drüse gegeben [die von LEYDIG (59) herrührende hat er wohl übersehen], sowie die sehr ähnliche, die wir LEUCKART (58a) verdanken. Sie bezieht sich auf das entsprechende Organ der Pupiparen; wie unsere Gebilde hat es Tunica propria, Drüsenschicht und Intima. Letztere ist am drüsigen Theil von vielen feinen Oeffnungen durchbohrt, die den Inhalt der Drüsenzellen austreten lassen. LOWNE ist der Meinung, diese Beschreibung könne sich in Wahrheit nicht auf unsere Drüse beziehen; ich finde aber, dass sie sogar auf die Verhältnisse bei *Calliphora* genau anwendbar ist. Auch hier hat die Intima im Drüsenthail feinste Poren, durch welche das Secret sich ergießt.

Dieses aber ist vordem in Secretblasen geborgen — schon LEYDIG (59) erwähnt es — ähnlich denen des Receptaculum (Fig. 26 s); sie messen 20–30  $\mu$  in der grössten Längenausdehnung, etwas weniger als die Kerne, denen sie an der Innenfläche angelagert sind. Es sind die corpuscles LOWNE's. Seine clear outer zone ist einfach der optische Ausdruck des Abstands, welcher das Secret nach der Conservirung von der Blasenwand trennt, sein vesicular body mit dem nucleolus aber der doppelt contourirte Ring, welcher wie bei den entsprechenden Gebilden der Samenbehälter den Beginn des ausführenden Chitinröhrchens bezeichnet; — ich habe ein solches, wie ich glaube, auf Schnitten gesehen (Fig. 26, links in der Mitte), der Ring ist sogar in jeder Blase deutlich erkennbar. LOWNE hat anscheinend nie ein „corpuscle“ untersucht, dessen Inhalt schon entleert war: er würde sonst gewiss erstaunt gewesen sein, sein vesicular body ohne zugehörigen „germ“ noch vorzufinden (Fig. 26 s<sup>1</sup>).

Ich glaube, dass letztere, von mir oft beobachtete Thatsache genügt, jener Theorie den Boden zu entziehen, und will daher auf die weitem Gründe, welche LOWNE der Literatur entnimmt, sowie auf seine darauf gestützte Ansicht von der Zugehörigkeit der Drüsen zum primitiven Ovarium nicht weiter eingehen.

Ich gelange jetzt zum Uterus. Er hat an seinem ganzen Verlauf starke Ringmusculatur und eine an seinem Vorderende verdickte Cuticula. LOWNE beschreibt dies, HENKING bildet es ab. Das Vorderende ragt über die Mündung des Oviducts hinaus und ist im Innern bestachelt (Fig. 17). Nach HENKING ist es Zweck dieser Einrichtung, das Ei vorn in einem gewissen Abstand von der Uteruswand und damit die Mikropyle frei zu halten. Die Samenfäden laufen nach seiner Theorie in der Schalenrinne nach vorn und können so das Ei befruchten; die Meinung, welche LEUCKART (55) von der Bedeutung der Schalenrinne äussert, verwirft HENKING. Da aber die Ansicht LEUCKART's auf Beobachtungen über die histologischen Verhältnisse beruht, die Ansicht nämlich, dass der Rinnenboden die präformirte Zerreiassungsstelle des Chorions bedeute, diejenige HENKING's aber im Wesentlichen auf theoretischer Construction basirt ist, so scheint es mir nicht zweifelhaft, welche den Platz räumen müsste. Ich meine aber, dass beide sehr gut neben einander hergehen können: die Schalenrinne kann sehr wohl in auf einander folgenden Zeiten den zwei verschiedenen Zwecken dienen.

Den Chitinhügel im mittlern Uterus habe ich schon erwähnt, auch die Configuration seines Vorderendes beschrieben. In Fig. 23 (*gr*) sieht man die beiden Schenkel der Falte mit halbkreisförmiger

Basis, welche letzteres umgiebt, in Fig. 24 die niedrigen Fortsetzungen dieser Schenkel nach hinten, die in den folgenden Schnitten bald verschwinden; unter ihnen verlaufen jederseits Längsmuskelzüge. Zwischen beiden Falten zeigt nun Fig. 24 noch eine dritte (*mf*); sie beginnt etwas weiter vorn und reicht so weit nach hinten wie der Chitinhügel (s. Fig. 17). In diesem aber liegt jederseits eine unregelmässig begrenzte, structurlose Masse, die sich stärker färbt als das umgebende Chitin (Fig. 23 *blw*); sie enthalten in ihrem hintern Theil je eine Spalte (Fig. 17 *bl*), um welche sich manchmal eine undeutliche Schichtung zeigt. Diese spaltförmige Höhle erstreckt sich parallel der Medianebene nach hinten und öffnet sich in der Nähe des Hügelendes auf dessen schräger Hinterfläche in den Uterus; doch ist diese Mündung oft fast völlig verwischt. HENKING, nach dessen Meinung die drei Receptacula gesondert münden, hält unsere Höhlen für die Endstücke der Kittdrüsen; er hat aber nicht gesehen, dass sie eine zweite Verbindung mit dem Oviduct haben, nahe ihrem Hinterende an den Seiten des Hügel (Fig. 24 *mb*).

So liegen die Verhältnisse beim befruchteten Weibchen; vor der Copulation sind alle diese Theile schärfer begrenzt, die hintern Eingänge haben weite runde Oeffnung, die Höhlen eben solchen Querschnitt, und ihre Wand ist deutlich geschichtet und färbt sich sehr stark. Dieses Stadium hat offenbar LOWNE beobachtet; er hält das Gebilde aber für unpaar, „with a projecting median ridge, which appears to divide it into two lateral pockets“. Er legt ihm den Namen *sacculus* bei; seiner Meinung zu Folge dient es zur Kittbereitung — ohne Epithel!

Um den Bau dieses merkwürdigen Apparats zu verstehen, müssen wir ihn bei der zum Ausschlüpfen fertigen Puppe aufsuchen. In Fig. 25 habe ich einen Schnitt von einer solchen abgebildet. Der Chitinhügel ist hier noch, in der Längsrichtung der Vagina, sehr kurz, und man sieht daher Samencanälchen (*sk*) und Kittdrüsengänge (*kdg*) und (links oben) die seitliche Mündung einer der hier in Rede stehenden Höhlen auf einem und demselben Bild. Die Entstehungsgeschichte der letztern ergibt sich nun klar aus diesem und den folgenden Schnitten. Man erkennt, dass die dorsale Medianfalte des erwachsenen Thiers (*mf*) nur das Rudiment einer hier mächtig entwickelten Falte ist, deren abwärts gekehrter Rücken sich ausbreitet und eine Zellenplatte bildet, die auf dem (dorsalwärts davon gelegenen) Basaltheil dieser Medianfalte ruht, wie die Platte eines Tisches auf dem Fuss (Fig. 25 *zp*). Die seitlichen Plattenränder aber krümmen sich beiderseits nach oben und verwachsen hier mit der Wand

des Uterus, mit Ausnahme je einer Stelle am Hinterende: der spätern seitlichen Oeffnungen (s. Fig. 25 links oben: die Schnittebene ist etwas schief gestellt, und die Figur zeigt so Oeffnung wie Verwachsung). Die derart entstandenen Höhlen (*bl*) sind vorn blind geschlossen, hinten weit geöffnet. In spätern Stadien verwandelt sich ihr ganzes Epithel in Chitin oder löst sich auf, und wenn sich dann der Hügel in die Länge gestreckt hat, ist der Apparat des unbefruchteten Weibchens fertig.

Eine Erklärung für die Function giebt uns allerdings auch die Entwicklung nicht an die Hand. Und so befand ich mich längere Zeit hindurch darüber im Unklaren, bis mich ein Befund bei der Untersuchung des Männchens auf die richtige Spur leitete. Ich habe schon erwähnt, dass die Theile des Penis sehr wechselnde Längen haben. Bei meinen Messungen fand ich aber, dass die Entfernung der Penis Spitze vom Dorn, bis an welchen, das ist klar, das Glied nur in die Vagina eindringen kann, in einem bestimmten Verhältniss zu der Strecke von Penisspitze bis zum distalen Ende der Laminae superiores stand, im Verhältniss von 8,5 : 2. Diese Regelmässigkeit am sonst Unregelmässigen machte mich aufmerksam, und ich untersuchte daraufhin die Verhältnisse der Vagina und des Uterus; da ergab sich denn, dass derselbe Quotient zwischen den Strecken vom Vorderrand der Vulva bis zur Samengangmündung einerseits und von diesem bis zur Mündung unserer Chitinhöhlen andererseits bestand. Ich mass den Abstand der letztern von einander und fand 160  $\mu$ ; derjenige von beiden Spitzen der Laminae superiores resp. laterales von einander betrug gerade so viel. Die Uebereinstimmung der durchschnittlichen Penislänge mit derjenigen der Vagina bis zum Orificium der Samen-canalchen aufwärts hatte ich schon früher bemerkt.

Als ich nun bei einer grössern Anzahl von Thieren immer wieder zu denselben Ergebnissen der Messung gelangte, wurde es mir zur Gewissheit, dass die Höhlen im Chitinhügel bei der Copula jederseits die dicht an einander liegenden Spitzen der Laminae superiores und der Seitentheile von den Laminae laterales aufzunehmen bestimmt sind. Ich nenne deshalb weiterhin die Chitinmasse Begattungshügel, die Hohlräume darin Begattungshöhlen.

Wir können jetzt die Degeneration des Apparats beim befruchteten Weibchen verstehen, und auch der Bau des Penis findet so, und nur so, seine Erklärung.

Wir haben gesehen, dass die Laminae laterales und die inferior gelenkig mit den superiores verbunden sind. Wir haben weiter ge-

sehen, dass der Penis von einer weichen Haut ausgekleidet ist, welche mit maschigem Bindegewebe erfüllt ist. Die Bedeutung dieser Einrichtungen enthüllt sich uns nun. Wenn die Spitzenpaare in den Begattungshöhlen stecken, so mag die weichhäutige Röhre im Penis durch Blut geschwellt werden. Die *Laminae laterales* und *inferior* einerseits und andererseits die *superiores* werden dadurch aus einander getrieben — ich habe mich durch allmähliches Einschieben einer fein zugespitzten Nadel zwischen *Laminae superiores* und *inferior* in der Nähe der Gelenkhöcker von der Möglichkeit des Vorgangs, der Drehung der drei untern *Laminae* im Gelenk, überzeugen können. Durch diese Bewegung aber spreizen sich die beiden Spitzen jederseits und gewinnen so eine sehr feste Fixation in den Begattungshöhlen; sie wird dauern müssen, so lange die Erhöhung des Blutdrucks im männlichen Abdomen anhält. Verstärkt wird sie noch durch das Eingreifen der Widerhäkchen an der Basis der *Laminae laterales* in Grübchen, mit denen das Chitin des hintersten Hügelabschnitts übersät ist; verstärkt zum andern dadurch, dass das Distalende der *Lamina inferior* in Folge ihrer Aufwärtsdrehung fest gegen den Hügel gepresst wird und bei der besondern Biegung der *Lamina* wie eine Feder wirken muss.

Wir haben also hier eine ausserordentlich weitgehende Anpassung der männlichen und weiblichen Geschlechtswege an einander kennen gelernt. An drei verschiedenen Stellen sind die männlichen Theile festgelegt, durch Haltezange, Parameren-Hakenfortsätze und die *Laminae* des Begattungsgliedes. Namentlich die letzte Fixation giebt dem Penis eine ganz bestimmte Lage, und man wird zu dem Gedanken genöthigt, dass die für die Befruchtung, das Austreten des Samens, mehr als für sein Eindringen in den Samenbehälter geeignete Bauart und Lage der Receptakelmündung wohl diese grosse Exactheit erfordern muss. Andererseits aber kenne ich keine *Insectenspecies*, deren Copulationseinrichtungen uns die Richtigkeit des DUFOUR'schen Gedankens so nahe legen, dass der Penis bei *Insecten* „la sauvegarde de la légitimité de l'espèce“ sei (44). Bekanntlich hat in neuerer Zeit ESCHEWICH (92) diese Ansicht mit besondern Nachdruck vertreten.

Ich habe nun noch die Theile zu besprechen, welche die Lageänderung des Uterus beim Ausstrecken der Legeröhre und die Regulirung der Eiablage ermöglichen. Einige Muskeln kennen wir schon. Zu ihnen treten mächtige Faserzüge, die vom untern Theil der *Vagina dorsal* entspringen und im 8. Tergit in der Medianebene ansetzen. Und schliesslich ist die Vaginalwand durch

eine Ausstülpung ihrer epithelialen Wandschicht in der ventralen Mittellinie direct am Vorderrand des 8. Sternits befestigt. Ich habe diese Stelle in Fig. 19 abgebildet. Wo sich die Intersegmentalhaut in das Sternit umschlägt, setzt die sehnenartige Verlängerung der Epithelausstülpung an. Zu ihr schickt der Retractormuskel einige Fasern, welcher das ausgeschobene 8. Sternit zur Ruhelage in das 7. zurückzuziehen bestimmt ist.

Die Wirkungsweise der Sehne brauche ich kaum zu erörtern. Ist die Legeröhre eingezogen, so liegt der Begattungshügel in Höhe des Vorderrandes vom 7. Segment; in derselben Relation befindet er sich in der gestreckten Röhre: die Sehne und der soeben erwähnte dorsale Muskel haben die Vagina, jene ventral, dieser dorsal anfassend, der Bewegung des 8. Segments zu folgen gezwungen. Die dorsalen Längsmuskeln (s. o.), die vom 7. Tergit her zum Oviduct ziehen, üben dieselbe Wirkung auf diesen und seine Annexe aus.

Sie haben nun aber, wie ich glaube, noch eine andere Bedeutung. Ihre eigenthümliche Insertionsweise, die ich geschildert (Fig. 17, Fig. 22 *am*), bringt es mit sich, dass alle die Canäle, welche von ihren Schlingen umfasst werden, bei ihrer Contraction eine Zusammenpressung erleiden. Ich vermuthe nun, dass dadurch das vorzeitige Austreten der Eier verhindert werden soll. Man sieht oft, dass die Thiere mit ausgestreckter Legeröhre längere Zeit tastend suchen, ehe sie die Eiablage vornehmen; für diese Zeit ist vielleicht die Thätigkeit unserer Muskeln von Wichtigkeit. Danach werden sie von den lateralen Längsmuskeln (Fig. 22 *lm*) abgelöst, den Dilatatoren des absteigenden Oviducts.

Leider ist man für die Beurtheilung solcher innern Vorgänge bei kleinen Insecten völlig auf Combination angewiesen; es ist mir nicht gelungen, das geöffnete Thier durch Reizung zur Eiablage zu bewegen.

#### 4. Die Legeröhre.

Die Legeröhre ist durch mehrfache Beschreibungen so weit bekannt, dass ich auf ihre ausführliche Schilderung verzichte. Nur einige Einzelheiten will ich nachtragen.

Zunächst sei festgestellt, dass auch das weibliche Abdomen, von ihr abgesehen, aus 5 Segmenten besteht. Die Sternite sind an den Ecken mehr abgerundet und ventral schwächer behaart als beim Männchen; sonst sind die Verhältnisse die gleichen hier wie dort (Fig. 14). Im 5. Segment liegt die 4gliedrige Legeröhre.

MEIGEN (51) zu Folge besässe sie 3 Abschnitte; LACAZE-DUTHIERS

(53) dagegen hat bei *Eristalis tenax* eine aus 3 Gliedern und 5 Stücken um den After gebildete Röhre gefunden und diese Analstücke genau beschrieben. Sie sollen einem 10. und 11. Segment angehören; das 9., von dem sich bei Verwandten, *Volucella* und Syrphiden, noch Rudimente erhalten hätten, sei bei *Eristalis* verschwunden. Nach seiner Angabe liegen die Dinge bei unserer Gattung ähnlich, nur etwas einfacher.

Ich kann dieser Behauptung im Allgemeinen nur zustimmen, so weit sie anatomische Thatsachen betrifft, wenn man unter der Vereinfachung eine Verminderung der Analstücke auf 4 verstehen will, deren oberes aber am Vorderende deutliche Spuren einer Zweitheilung aufweist. Mit der morphologischen Deutung dieser Stücke aber wird man sich jetzt nicht mehr einverstanden erklären. Zunächst ist es wohl als sicher anzunehmen, dass die beiden seitlich liegenden — die ich mit KOLBE (92) Genitaltaster nenne — nichts mit Segmentplatten zu thun haben. Das dorsale und ventrale aber wird man als Tergit und Sternit eines Segments auffassen, wenn man nicht auf HEYMONS' (95a) Befunde bei niedern Insecten hin ihnen die Segmentnatur überhaupt streitig machen will. Ein Beweis lässt sich m. E. in solchen Fragen noch nicht führen; ich will nur daran erinnern, dass PEYTOUREAU (95a) ähnlich gestaltete und gelagerte Stücke bei den männlichen Schmetterlingen als Segmentplatten in Anspruch nimmt. Da bei *Calliphora* die fraglichen Theile durch Intersegmentalhäute von dem vorhergehenden 8. Segment getrennt sind und auch die segmentalen Retractoren (Fig. 15 *re*) zu ihrem Vorderrand verlaufen, so bin ich vorläufig geneigt, mich letzterm Autor anzuschliessen.

Das 8. Segment zeigt eine ausgebildete Zweitheilung des Tergits. Der Raum zwischen den Stücken festen Chitins ist aber nicht durch eine Segmentalhäut ausgefüllt, sondern durch ein blasses, mit kleinen Buckeln besetztes Chitinfeld. Man sieht seinen Durchschnitt in Fig. 15. Die gewölbten Plättchen liegen isolirt; sie sind unregelmässig begrenzt, in der Mitte verdickt und manchmal mit kurzen, starken Zähnen besetzt. Es hat den Anschein, als habe man in den übrigen ebenfalls Basalplatten solcher Zähne vor sich, die ihre Aufsätze verloren haben. Gegen den Rand des Feldes hin rücken sie dichter an einander, verschmelzen weiter aussen, und noch in grösserer Entfernung vom Rand kann man auf dem anscheinend homogenen Chitinstück die undeutlichen Grenzen von derartigen Plättchen bemerken.

Noch besser tritt dies an dem 8. Sternit hervor, an dem von

vorn nach hinten ein völlig continuirlicher Uebergang zur „schildplattartigen“ Felderung, wie VERHOEFF (94) eine ähnliche Erscheinung bei *Lygistopterus* genannt hat, stattfindet. Sie reicht bei unserm Sternit nicht bis zum Hinterrand; dieser wird vielmehr durch zwei mit Borsten besetzte, symmetrisch gelagerte Plättchen harten Chitins gebildet. Wir haben hier vielleicht die Andeutung einer Spaltung der Ventralplatte.

Ich habe schon bei der Besprechung des männlichen Copulationsapparats erwähnt, dass die Beobachtungen von HEYMONS (95 a) jede Zweitheilung eines Sternits bei Orthopteren unwahrscheinlich machen. Ich habe aber auch ausgeführt, dass mir damit für unsere Ordnung ein gleicher Nachweis noch nicht erbracht zu sein scheint. Sollte sich indessen auch für sie diese Angabe bestätigen, so müsste man unsere Chitinplättchen für Rudimente von Anhängen erklären, wie man sie ja häufig in der Umgebung der Geschlechtsöffnungen antrifft. Für jetzt muss ich dies dahin gestellt sein lassen, da die Untersuchung von *Calliphora* keine weiteren Kriterien dafür oder dawider ergibt.

Dicht hinter dem 8. Sternit liegt die weibliche Geschlechtsöffnung. Sie hat also dieselbe Lage, wie bei *Tabanus* und anderen nach LACAZE-DUTHIERS (53): in der Intersegmentalhaut zwischen dem 8. und 9. Sternit.

Von einer solchen Haut ist indessen bei *Calliphora* zunächst nichts zu sehen. Vielmehr liegt das Orificium als breiter Spalt unmittelbar zwischen den Rändern der Sternite. Eine Intersegmentalhaut zwischen 8. und (hypothetischem) 9. Segment ist überhaupt am Totalpräparat nicht zu entdecken, auch nicht, wenn man die Segmente aus einander zu zerren versucht. Demgemäss kann das 9. auch nicht in das 8. eingezogen werden.

Auf Schnitten findet man aber doch die in Rede stehende Haut. Sie ist allerdings sehr kurz, in der dorsalen Medianlinie kaum nachzuweisen, indessen an den Seiten in typischer Ausbildung vorhanden. Wo sie jedoch am Vorderrand des 9. Sternits entspringt, zieht sie nicht geradeaus nach vorn zum 8., sondern schlägt sich dorsalwärts um, läuft etwa 150  $\mu$  nach oben, wendet sich dann ventral und setzt nun erst an die 8. Bauchplatte an. So bildet sie also die Wand eines gestreckten Säckchens, das, auf der Grenze zwischen 8. und 9. Segment gelegen, halbwegs bis zur Rückendecke der Legeröhre ragt (Fig. 15 *vu*). Auch sie ist, wie jede andere, mit den charakteristischen Kuppelstacheln besetzt. Nur ein Bezirk auf der Vorderfläche ist glatt. Es ist das die Umgebung der spaltförmigen Vaginalöffnung

(*m*), welche die ganze Breite des Säckchens — ich nenne es Vulva — einnimmt. Der Oberrand dieser Vaginalmündung springt lippenartig ein kurzes Stück in unser Säckchen vor. Am Unterrand schliesst ihre glatte dicke Chitinlamelle nicht ab, sondern bildet noch eine Strecke abwärts die Bekleidung der Vulva; dieser verdickte Bezirk der Chitinhaut in der Vulva aber endet unten mit einer nach vorn gerichteten Falte, die in der Medianebene flach, seitlich davon vertieft und mit kleinen Zähnen besetzt ist (Fig. 15 *tv*). Sie dient zur Aufnahme der Parameren bei der Copula. Eine entsprechende Einrichtung bei andern Insecten fand ich nur von Suckow (28) beschrieben; *Melolontha* hat am Ende der Scheide „jederseits eine kleine Höhle, in welche die Schenkel der zangenartigen Hülle der Ruthe während der Begattung eingreifen, um das feste Zusammenhängen beider Theile zu bewirken“.

Die Vulva und ihre Umgebung zeigen noch einige weitere Anpassungen an die Bedürfnisse der Copulation. Wir finden da zuerst ein Muskelpaar, das von der Partie am 9. Tergit, wo die Genitaltaster (*gt*) eingelenkt sind, entspringt, in schrägem Verlauf neben dem Afterdarm vorbeizieht und auf beiden Seiten der Medianlinie an der Dorsalwand der Vulva und dem Vorderrand des 9. Sternits ansetzt (Fig. 15 *di*). Ihre Contraction dilatirt die Vulva. In seitlicher Richtung wird die letztere durch zwei Spangen des 9. Sternits ausgespannt erhalten, die dem Seitenrand ihrer Dorsalwand eingelagert sind. Die Spangen sitzen dem 9. Sternit vorn auf, so zwar, dass sie Verlängerungen seines umgebogenen seitlichen Randes bilden, erstrecken sich in leichtem, nach aussen gerichtetem Bogen nach vorn und enden mit gegen einander gekrümmten Knöpfen. Sie werden also wie Federn gegen einen Körper wirken, der sich zwischen sie drängt.

An ihr Vorderende setzt je ein Muskel an, der von den Längsmuskelnzügen um den stark an der Rückendecke befestigten Enddarm abzweigt und von vorn her an die Spangen herantritt. Ein anderer paariger Muskel (*le*) heftet sich an die 9. Bauchplatte; er entspringt vom 9. Tergit und liegt zwischen dem Dilatator (*di*) und dem Afterdarm (*a*). Die vereinte Arbeit dieser Muskeln bringt die Vulva in die geeignete Lage für die Copula, wahrscheinlich auch für die Eiablage. Wenn der Muskel *le* (Fig. 15) sich contrahirt, hebt er das 9. Sternit nach oben. Gleichzeitig wird es durch die Muskelinsertionen an den Spangenenenden nach vorn gezogen werden. Dabei aber erweitert sich die spaltförmige Vulvenöffnung, und ihre Ebene wird senkrecht gestellt; sie sieht jetzt nach hinten. Es ist ohne Weiteres klar, dass damit für das Einschieben des Penis

in die horizontal gerichtete Vagina günstigere Verhältnisse geschaffen werden.

Die hier geschilderte Ausbildung einer von der Vagina wohl abgesetzten Vulva scheint mir nun ein theoretisches Interesse zu gewinnen, wenn man sich der Resultate erinnert, die PALMÉN (83, 84) bei seinen Untersuchungen an niedern Insecten gewonnen hat. Bekanntlich entdeckte er, dass sich die weiblichen Geschlechtsausführgänge der Ephemeren mit paariger Mündung auf einer Intersegmentalfalte öffnen — die Lage der Falte am Abdomen kümmert uns jetzt nicht. Er hat weiter einen Befund GERSTÄCKER'S (74) an *Nemura lateralis* herangezogen: bei ihr münden die Oviducte in eine unpaare Vagina, die ganz das Aussehen einer glockenförmigen Intersegmental-Faltenerweiterung hat, da sie zwischen zwei mit ihr verwachsenen und vom Rande eines Sternits ausgehenden „leistenartigen Erhebungen“ ausgespannt ist. Deshalb hält PALMÉN diese Vagina für das Product einer solchen Intersegmentalhaut; und er glaubt ferner, dass die Scheiden aller höheren Insecten aus ähnlichen Ursprüngen entstanden seien; ihre Structur aber habe sich zweckentsprechend verändert und lasse darum jetzt ihre phyletische Herkunft nicht mehr erkennen. HEYMONS (91) hat durch seine Beobachtungen an *Phyllodromia* diesen Anschauungen noch grösseres Gewicht verliehen. In der That sind sie ausserordentlich gewinnend; die entwicklungsgeschichtlichen Forschungen haben ja die Abstammung der Vagina vom Integument bei allen Gruppen erwiesen, während diejenige der angrenzenden Theile nicht überall die gleiche zu sein scheint.

Bei *Calliphora* ist nun offenbar ausser diesem längst assimilirten Stück ein neuer Bezirk der Intersegmentalhaut in den Bereich der ausführenden Gänge gezogen und seiner eigentlichen Bestimmung, die Verschiebung der harten Integumentaltheile gegen einander zu ermöglichen, entfremdet worden. Wie er aber in Lage und Function ganz dem Geschlechtsapparat angegliedert ist, so bezeugen andererseits noch die Gestaltung seines Chitins, die Hypodermiszellenschicht, die unter diesem wegzieht, und die spangenartigen Bauchplattenfortsätze, die ihm eingelagert sind, seine morphologische Zugehörigkeit.

## Entwicklungsgeschichtlicher Theil.

### 1. Einleitung.

Die Entwicklungsgeschichte der Gänge und Apparate, deren Anatomie ich geschildert habe, fällt in ihrem Haupttheil in die Puppenzeit unseres Thiers und ist so weit fast völlig unbekannt; ich hob es schon zu Anfang dieser Arbeit hervor.

Nur einige Bemerkungen von WEISMANN (64) kann ich darüber anführen. Danach werden die accessorischen Drüsen und Receptacula des Weibchens mit den Rectalpapillen gleichzeitig angelegt, bei *Sarcophaga* am 11. Tag nach der Verpuppung; die Samenbehälter haben zunächst eine glatte Intima, welche der spätern Eigenthümlichkeiten noch entbehrt. Es folgen dann noch einige weitere Entwicklungsdetails, die aber fast alle späten Puppenstadien angehören, in welchen der imaginale Geschlechtsapparat im Wesentlichen fertig ist und nur noch geringen Wachstums- und Structuränderungen entgegengeht, Stadien also, die ich nicht mehr zu berücksichtigen gedenke. Wichtig für uns ist hingegen die Angabe WEISMANN's, dass die Legeröhre wie der Penis aus Hypodermiswucherungen des letzten Segments, nicht aber aus Imaginalscheiben oder Abdominalringen entständen. Ueber den eigentlichen Bildungsmodus hat er hier wie anderwärts, wo Theile der Geschlechtsgänge oder der Copulationsapparate in Frage kommen, nichts mitgetheilt. Ebenso wenig ist bei andern Autoren etwas darüber zu finden.

Dagegen sind die larvalen Keime, von denen aus unsere Entwicklung ihren Anfang nimmt, ektodermale wie mesodermale, mehr oder minder eingehend untersucht worden; letztere ebenfalls von WEISMANN. Er fand bei der 5tägigen Larve, deren Keimdrüsen schon geschlechtlich differenzirt sind, vom Hinterende der letztern einen zarten Zellenstrang ausgehen, von einer dünnen Cuticula umhüllt. Diese soliden Stränge zeigen bei den Geschlechtern verschiedenes Verhalten; im männlichen vereinigen sie sich, um dann als unpaares Gebilde noch eine Strecke weit nach hinten zu ziehen und schliesslich frei zu endigen. In ähnlicher Weise hören auch die weiblichen Stränge inmitten der Gewebe auf, aber ohne vorher eine Verbindung mit einander zu gewinnen; wenigstens ist es so aus fig. 67 B von WEISMANN zu ersehen, während im Text dieser Stränge nicht Erwähnung gethan wird. Jeder von ihnen trägt in der Nähe seines Endes einen kurzen seitlichen Anhang,

wie ich derselben fig. 67 B entnehme. Bei der in Bildung begriffenen Puppe ist das Verhalten ein wesentlich gleiches, die Gänge aber länger gestreckt.

Ektodermale Keime sind von KÜNCKEL D'HERCULAIS bei *Volucella* entdeckt worden. Ich habe seine Arbeit leider nicht in Händen gehabt und bin deshalb auf die kurze Bemerkung angewiesen, die VIALLANES (82) darüber gemacht hat. Er schreibt: „au voisinage de l'anüs il en trouva deux nouvelles paires destinées à former, en se développant, les pièces de l'anneau génital“. Ob KÜNCKEL D'HERCULAIS diese Imaginalscheiben genauer geschildert hat, wie er insbesondere zu seiner Ansicht über ihre Bedeutung kommt, kann ich nicht wissen; ich glaube aber, dass seine Angaben nicht sehr weit gehen, da ihnen VIALLANES bei seiner überaus gründlichen Besprechung der einschlägigen Literatur sonst wohl eine genauere Darstellung gewidmet hätte.

Detaillirtere Beobachtungen über ähnliche Bildungen habe ich hingegen in einer Arbeit von PRATT (93) gefunden. Bei der Larve von *Melophagus ovinus* sah dieser zwei Paar flache Schläuche — er nennt sie Analscheiben — dicht vor dem After liegen, von denen er zwei Stadien im Einzelnen bespricht. Die junge Larve hat, genau genommen, nur 3 Scheiben, 2 kleine seitliche, welche je einen soliden Zellenhaufen dicht unter der Hypodermis darstellen, und zwischen ihnen eine bedeutend grössere, welche die Form eines quer liegenden flachen Schlauches mit verdickter Dorsalwand besitzt. Bei der alten Larve ist diese ursprünglich unpaare durch eine tiefe Grube in zwei Abschnitte getrennt worden, deren jeder eine scheibenförmige Einstülpung seiner Dorsalwand einschliesst. Die kleinen Scheiben sind jetzt von der Hypodermis abgelöst, haben ein Lumen, und ihre dorsale Wand ist verdickt. Alle vier Scheiben sind mit einander und mit der Hypodermis durch Stränge verbunden, welche letztere die Abstammung der fraglichen Gebilde aus Hypodermiseinstülpungen documentiren sollen; für die seitlichen ist diese Entstehung erwiesen, für die mediane höchst wahrscheinlich. Alle zusammen bilden im Lauf der Metamorphose die äussern Geschlechtsorgane.

Es ist bezeichnend für die nahe Verwandtschaft der Pupiparen und Musciden, dass bei *Calliphora* überaus ähnliche Verhältnisse bestehen. Man wird es aus der Schilderung meiner Resultate ersehen, die ich hier folgen lassen will.

Sie sind ebenso rasch darzustellen, wie ihre Gewinnung langwierig ist. Denn die Anlagen, um die es sich hier handelt, sind zwar einfach, aber zum Theil äusserst minutiös. Namentlich aber ist es

sehr lästig, dass man für die Untersuchung der ersten Puppentage, in denen sich alle wichtigen Vorgänge vollziehen, gänzlich auf Schnittserien angewiesen ist; die Verklebung der harten Puppentonne mit der Hypodermis macht eine Präparation der zarten Imaginalscheiben und ihrer Derivate ganz unmöglich. Und ein sehr störendes Moment ist weiter die sprungweise Entwicklung unserer Apparate. Sie verschuldet es, dass man ausserordentlich viele Thiere von einem bestimmten Alter schneiden kann, ohne unter den Präparaten, welche immer wieder dieselben, kaum auf einander beziehbaren Stadien enthalten, auch nur eines zu finden, in welchem einer der rasch verlaufenden Uebergangszustände fixirt ist.

Glücklicher Weise ist die Erzielung guter Schnittserien keine so schwierige Sache mehr wie noch vor kurzer Zeit, ehe man die Anwendung hoher Temperaturen, dieses unschätzbare Conservierungsmittel für Insectenlarven und -puppen, erprobt hatte. Ich habe es mit den meisten angegebenen Flüssigkeiten versucht, mich aber später fast nur absoluten Alkohols von 70—75 ° C. mit etwas Sublimatzusatz bedient, wie ihn auch VAN REES schon unter anderem benutzt hat. Ich möchte aber anmerken dürfen, dass eine möglichst weitgehende Entwässerung des Alkohols unbedingt nöthig erscheint; der käufliche 99 proc. entspricht den Anforderungen durchaus nicht, sondern erzeugt oft empfindliche Schrumpfungen. Auch bei der weitem Behandlung sind wässrige Flüssigkeiten vom Uebel, so dass ich darauf achten musste, die Einwirkungszeiten aller wasserhaltigen Reagentien zu beschränken, so weit es im Interesse der Durchtränkung möglich ist, und ebenso übrigens diejenige des Paraffins; denn sie alle lassen schwache, aber doch bemerkbare Anfänge einer Maceration entstehen, die im Paraffin sogar weit genug fortschreiten kann, um die Schnitte zu entwerthen.

Ich gehe nun zu einer getrennten Darstellung der Entwicklung im weiblichen und männlichen Geschlecht, so weit ich sie verfolgt habe, über.

## 2. Die Entwicklung der Ausführgänge und Drüsen des Weibchens.

Gleich nach der zweiten Larvenhäutung, deren Ablauf sich uns nach den Beobachtungen von LEUCKART (61) durch die neu gewonnene Dreizahl der beiderseitigen Stigmen am letzten Segment kenntlich macht, finde ich in diesem, dicht vor dem Anus auf dem Bauchintegumente ruhend, drei Gebilde, deren mittleres eine weitgehende Aehnlichkeit mit thoracalen Imaginalscheiben zur Schau trägt, während die beiden

seitlichen mehr den abdominalen gleichen. Ich will sie kurz mediane und Lateralscheiben nennen. Letztere entsprechen auch in ihrer Lage einigermaassen den abdominalen Ventralscheiben, indem sie jederseits medianwärts von den ventralen Ansätzen des segmentalen Muskelbandes nahe dem Hinterrand des Leibesrings angebracht sind. Da nun unser letztes Larvensegment der typischen Ventralscheiben entbehrt — denn die Bildner des Afterdarms möchte ich doch nicht, wie KOWALEVSKY (87), als solche auffassen —, während die dorsalen sich vorfinden, wie am ganzen Abdomen nahe dem Vorderrand des Ringes gelegen, so trage ich kein Bedenken, die Lateralscheiben als Homologa der ventralen in Anspruch zu nehmen; sie haben aber gemäss der grössern Leistung, die von ihnen verlangt wird, eine stärkere Ausbildung gewonnen. Sie enthalten nämlich viel mehr Zellen als die übrigen ventralen Anlagen; und deshalb sind sie wohl auch, im Gegensatz zu jenen, aus dem Verband der Hypodermis herausgedrängt worden. Sie sind ihr aber dicht aufgelagert, als kleine Zellenkugeln von 30—40  $\mu$  Durchmesser, an denen keine weitere Differenzirung, namentlich auch keine Spur einer Höhle zu entdecken ist; Fig. 30 zeigt einen Schnitt durch ihre Mitte.

Etwas vor ihnen in der Mittelebene des Abdomens, ebenfalls dicht auf der Hypodermis, doch nicht mit ihr verwachsen — liegt die Medianscheibe. Ihr Durchmesser in dorso-ventraler Richtung beträgt 30—35  $\mu$ , nicht mehr als bei den lateralen; dagegen verdient sie wirklich den Namen einer Scheibe, da sie in der Länge 60—70, in der Breite etwa 80  $\mu$  misst. Sie besteht aus zwei geschlossenen Zellsäckchen (s. den Querschnitt in Fig. 28), deren eines im andern steckt. Das innere bildet die Wand einer Höhle, welche die Scheibe zum kleinern Theil erfüllt; der grössere wird von einer dorsalen Verdickung dieser Wand eingenommen, die hier mehrere Schichten von Kernen zeigt (Fig. 28 *ekt*). Dieses Säckchen ist, wie erwähnt, von einem zweiten, einer gleichfalls zelligen Hülle umgeben (*mes*), deren Kerne eine unregelmässig scheibenförmige Gestalt haben. Auf beiden Seiten ungefähr in der Mitte der Längsausdehnung unserer Scheibe setzt sich diese Hülle continuirlich in ein Ligament fort, welches zu ventralen Tracheenstämmen hinzieht und in deren Epithel übergeht. Wir haben es in den beiden Zellsäckchen mit dem imaginalen Epithel und der mesenchymatischen Anlage zu thun, wie sie wahrscheinlich allen Scheiben zukommt.

Ueber die Entstehung unserer Scheibe vermag ich nichts Bestimmtes zu sagen. Wahrscheinlich stammt wenigstens das Epi-

thel (*ekt*) von einer — oder mehreren — Einstülpungen der Hypodermis ab. Es steht zwar sicherlich nicht so mit dieser in Verbindung, wie es VAN REES (88) von den Thoracalscheiben geschildert hat. Aber es berührt sie fast noch, und die Art, wie es später zu ihr in Beziehung tritt, spricht doch sehr für die geäußerte Ansicht; nicht zum mindesten aber die Aehnlichkeit mit den Beinscheiben, über deren Herkunft von der Hypodermis bei den neuern Autoren — KOWALEVSKY (87), VAN REES (88) und VIALLANES (82) — ja wohl Uebereinstimmung herrscht. Die beiden letztern treten nun darin GANIN (76) bei, dass das Mesenchym (bei Beinscheiben) durch eine Art Delamination aus der Scheibe selbst entsteht. Dem gegenüber muss ich aber betonen, dass meine Bilder die Annahme eines andern Modus, für unsere Scheibe wenigstens, nahe legen. Wie ich schon gesagt und es meine Abbildung Fig. 28 veranschaulicht, hat die mesenchymatische Hüllhaut jederseits einen Fortsatz, welcher die nämliche Structur wie sie selbst zeigt; sie steht durch diesen Zellenstrang mit den Tracheen des ventralen Fettkörperlappens in Verbindung. Dieser Strang ist Anfangs relativ stark, in spätern Stadien wird er dünner und führt dann selbst Tracheenäste, die ihre Verzweigungen auch in das Scheibenmesenchym senden. Letzteres ist bei der jungen Larve sehr scharf vom Scheibenepithel abgesetzt, bei ältern verwischt sich diese Grenze mehr. Kurz, es scheint nur alles dafür zu sprechen, dass die Mesenchymschicht von dem Tracheenepithel aus gebildet wird; da dieses ja ektodermalen Keimen entstammt, so wäre an dem Vorgang nichts Verwunderliches. Offenbar auf ähnliche Befunde hin hat WEISMANN (64) die ganzen Thoracalscheiben, auch ihr Epithel, von der Tracheenmatrix abgeleitet, und VAN REES hat sich dieser Ansicht für die Flügelscheiben, wenigstens bedingt, angeschlossen. Vielleicht ist an diesen Bildungen Mesenchym und Scheibenepithel nicht so scharf geschieden wie bei unserer Medianscheibe, so dass wesentlich gleiche Erscheinungen dort eine andere Deutung zu erfordern schienen, Erscheinungen, die sich dann in Wahrheit von denen, wie sie VIALLANES geschildert hat, nur durch eine andere Bildungsweise des Mesenchyms, nicht aber des Epithels unterscheiden.

Nach KOWALEVSKY (87) stammt das Mesenchym von Wanderzellen ab. Ich habe an der Medianscheibe nichts gesehen, was darauf hinzeigte, wohl aber an den lateralen. Sie sind in spätern Stadien von Gruppen solcher Zellen umgeben, die sich indessen nicht zu einem einheitlichen Gewebe zusammenfügen; ein solches ist an den Lateralscheiben überhaupt niemals nachzuweisen.

Schon früher zeigen sich an ihnen Differenzirungen anderer Art.

Ihre Zellen gruppieren sich radiär, wobei die Mitte der Kugel von Zellen frei wird, und hier entsteht dadurch eine rundliche Höhlung, die vom 3.—5. Tag mehr und mehr an Raum gewinnt. Dadurch vergrößert sich das Gebilde ziemlich gleichmässig in allen Dimensionen, so dass sein Durchmesser am 5. Tag etwa  $70 \mu$  beträgt. Die Höhle nimmt davon in der Längsrichtung und Breite  $60 \mu$  ein, in der Höhe aber nur 40; es rührt dies daher, dass sich ihr Epithel an der innern, dorsalen Wand beträchtlich verdickt hat. Es enthält hier mehrere Schichten von kleinen gestreckten Kernen; an der Seite ist nur eine vorhanden, deren Kerne nach unten, wo die Scheibe der Hypodermis aufliegt, grösser und unregelmässiger werden und weiter von einander abstehen. Zu diesen Strukturveränderungen parallel geht eine der Lage einher; indem der Anheftepunkt an der Hypodermis durch das Wachsthum des Segments grössern Abstand vom Anus gewinnt, wird auch die Scheibe nach vorn gerückt, bis sie ca.  $140 \mu$  von ihm entfernt ist.

Eine ähnliche Verschiebung erleidet die Medianscheibe. Da sie aber schon früher ein kurzes Stück vor der lateralen lag und man annehmen darf, dass je zwei Hypodermispunkte von bestimmtem Abstand an allen Stellen der Segmentoberfläche durch das Wachsthum eine gleiche Vergrößerung ihres Zwischenraumes erfahren, so rückt die Medianscheibe hierbei fast so weit von den lateralen nach vorn ab wie diese vom Anus, und ihr Hinterrand kommt in eine Entfernung von  $\frac{1}{4}$  mm von letztem zu liegen. Ihr Vorderrand ragt noch  $150 \mu$  etwa weiter nach vorn; er ist in zwei solide Zipfel gespalten, die vom Scheibenepithel gebildet werden. Nach hinten erstreckt sich als Anhängsel des Scheibenhinterrandes ein sehr dünner Strang, der nur aus Mesenchymzellen besteht; er ist wohl  $70 \mu$  lang. Sonst finden sich nur Wachstumsveränderungen an der Scheibe; sie misst jetzt, am 5. Tag,  $200 \mu$  in der Breite und 60 in der Höhe; namentlich die Höhle hat absolut und relativ zugenommen.

In den nächsten Tagen kommt das Längenwachsthum des Segments zum Stehen, und nun wird sein Einfluss auf die Lage der Scheiben durch deren Eigenvergrößerung theilweise compensirt. Alle drei wachsen nämlich beträchtlich in der Längsrichtung und nähern ihr Hinterende wieder dem Anus. Ihre Breite und Höhe nimmt ebenfalls zu. Gleichzeitig werden die Unterschiede zwischen ihren dorsalen und ventralen Wänden immer bedeutender. Erstere verdickt sich bei allen; letztere aber wird bei der medialen immer flacher und erinnert nun deutlich an die Hüllmembran (provisorische Membran GANIN, VIALLANES) der Beinscheiben. Das Mesenchym ist auf ihr fast verschwunden.

Am 10. Tag, wenn die Scheibe dem Anus auf etwa 180  $\mu$  nahe gerückt ist, setzt sich ihr Hinterende, welches bei ihrem Längenwachstum einen, wenn auch geringen Abstand von der Hypodermis gewonnen hatte, durch eine Haut mit seltenern grossen Kernen an jene fest. Ein Gleiches erfolgt um dieselbe Zeit an den Lateralscheiben, welche jetzt etwa 100  $\mu$  vor dem After gelegen sind. Es ist aber hier nicht das Ende allein, sondern ein grösseres Stück der äussern Scheibenfläche selbst, welches eine Verbindung mit den Hypodermiszellen gewinnt. Der hintere Theil dieser Fläche besteht aus einer Plasmanschicht mit spärlichen grossen und unregelmässig eckigen Kernen, welche an einem Punkt sich zwischen die Hypodermiszellen zu drängen beginnen.

Von der 14-tägigen Larve, die zur Verpuppung bereit ist, habe ich diese Verhältnisse abgebildet, in Fig. 27 für die mediane, in Fig. 31 für eine der lateralen Scheiben. Die Entwicklung ist noch etwas weiter fortgeschritten; in die äussere Wand der lateralen Scheibe hat sich eine spaltenförmige Fortsetzung der Scheibenhöhle eingeschoben, die auch schon zwischen die Hypodermiszellen gedrungen ist, so dass es aussieht, als bilde die ganze Scheibe eine Einstülpung dieser Zellschicht, im Begriff, sich abzuschneiden. In Wahrheit aber bereitet sich hier eine Ausbreitung des Scheibenepithels an der Oberfläche des Abdomens vor, wie wir sie schon für die Beinscheiben kennen gelernt haben. Die Medianscheibe zeigt am Hinterende, welches der Schnitt Fig. 27 darstellt, ganz ähnliche Verhältnisse; doch sind es hier die Hypodermiszellen, zwischen denen die Spaltung beginnt, bestimmt, das Höhlenlumen nach aussen zu öffnen.

Die übrigen Veränderungen, welche unsere Scheiben seit dem 10. Tage durchgemacht haben, betreffen nur Grösse und Lage. Die senkrechte Ebene, in welcher das Hinterende der beiden lateralen gelegen ist, steht nun wieder dicht vor derjenigen des Afters. Das Ende der medianen Scheibe ist nur noch 150  $\mu$  von ihm entfernt. Die beiden soliden Auswüchse ihres Epithels am Vorderende haben sich etwas gestreckt; die Scheibe selbst hat eine Länge von 270  $\mu$  erreicht, gegen 220  $\mu$  bei der 10-tägigen, ist also auch noch ein wenig nach vorn gewachsen. Ihre Breite beträgt 300  $\mu$ , ihre Höhe ca. 160, wovon über 90 auf die Höhle kommen. Die Lateralscheiben aber haben eine Länge von 110, eine Breite von 150 und eine Höhe von 140  $\mu$  erreicht; am vordern Theil, der noch nicht mit der Hypodermis verklebt ist, sind die letztern Maasse kleiner.

Bevor ich nun in die Schilderung der Puppenentwicklung eintrete

in welcher sofort der Umwandlungsprocess unserer Scheiben in eine beschleunigte Gangart verfällt, muss ich die mesodermalen Stränge kurz betrachten, um auch hier den Ausgangspunkt der eigentlichen Bildungsgeschichte der Geschlechtsgänge festzustellen; nach der bisherigen Annahme sind diese Genitalstränge ja deren wichtigster Factor. Ich brauche jedoch die Darstellung ihrer frühern Stadien nicht nachzuholen, denn ich habe für sie dem Bilde, welches WEISMANN (64) davon gezeichnet hat, nichts hinzuzufügen.

Bei der 14-tägigen Larve aber zeigen sie diesen Verlauf und Beschaffenheit. Sie beginnen an der Fläche der Keimdrüse, welche nach aussen und oben sieht, etwa in der Mitte von deren Länge. Gleich darnach verjüngen sie sich auf  $\frac{1}{3}$  ihres anfänglichen Durchmessers, welcher jetzt nur noch 8—10  $\mu$  beträgt; diese Dicke behalten sie bis zu ihrem Ende bei. Sie bestehen aus dicht gedrängten, länglichen Zellen, deren nur 3—4 auf einem Querschnitt liegen, in einer hellen, stark lichtbrechenden Grundsubstanz eingebettet. Vom hintern Theil des viertletzten Segments, wo die Keimdrüse sich befindet, ziehen sie durch die beiden folgenden bis ins letzte, das 8. hinter den thoracalen, und setzen sich dort an den grossen lateral-ventralen Tracheenast an, wobei ihre Zellen continuirlich in das an dieser Stelle verdickte Tracheenepithel übergehen. Von einer Spaltung des Endes in vier Fäden, wie sie BESSELS (67) beschreibt, ist vorläufig bestimmt nichts vorhanden. Ihren Weg durchmessen sie nicht in gerader Linie, steigen vielmehr jedes Mal beim Eintritt in ein weiteres Segment eine Strecke lang abwärts. Im 6. und 7. abdominalen Leibesring empfangen sie nun am Hinterende dieses schräg nach unten gerichteten Abschnitts je einen eigenthümlichen Anhang.

Deren erstes Paar ist kurz, ein jeder misst etwa 100  $\mu$ ; sie laufen von ihrer Ansatzstelle am Genitalstrang ab gerade nach vorn. Auch die beiden, welche im vorletzten Segment gelegen sind, ziehen nach vorn und der Mitte zu; sie sind wohl 4mal so lang wie die erstern. Ihre Structur gleicht derjenigen der Genitalstränge, nur in der Nähe des Zusammenflusses mit diesen zeigen sie spärlichere Kerne und eine fasrige Beschaffenheit der Grundsubstanz. Wir sehen also, die Genitalstränge des letzten Leibesrings stellen eigentlich die Vereinigung von drei segmental angeordneten Zellensträngen dar; nehmen wir an, dass jeder von ihnen, wie in Wahrheit nur der erste, von einer Keimdrüse ausginge, so hätten wir das Bild, welches NASSONOW (86) für beide Geschlechter der Imago von *Lepisma saccharina* geschildert hat. Aehnliche An-

hänge der Genitalstränge, die wohl dieselbe Deutung erfahren müssen, hat BESSELS (67) bei *Gastropacha*- und *Euprepia*-Arten beobachtet; WHEELER (93) konnte dagegen bei Locustiden, HEYMONS (95 b) bei Grylliden, Blattiden und Dermapteren bald im männlichen, bald im weiblichen Geschlecht gesonderte Anlagen der distalen Abschnitte der Vasa deferentia resp. Oviducte in zwei Segmenten feststellen. WHEELER wie HEYMONS sind daher geneigt, in den Geschlechtsausführwegen Homologa von segmentalen Nephridialgängen zu sehen, eine Annahme, die schon früher NASSONOW (86) zu begründen suchte. Jedenfalls verleiht mein Befund dieser Ansicht eine neue Stütze.

Wir können uns nun der Puppenentwicklung zuwenden. Da muss ich aber zunächst darauf aufmerksam machen, dass meine Zeitangaben nicht ohne Weiteres auf diejenigen WEISMANN's bezogen werden dürfen. Meine Präparate entstammen meist Hochsommerbruten, bei denen die Puppenzeit nur 12—13 Tage gewährt hat; in ihnen sind die Receptacula, um einen Vergleichspunkt festzulegen, am 6. Tag schon so weit entwickelt wie bei den Puppen WEISMANN's am 11.

Wenn die Puppenhäutung erst wenige Stunden vollzogen ist, finden wir schon beträchtliche Veränderungen an unseren Keimen. Die Ovarialanlagen sind weit nach hinten gerückt; die Genitalstränge haben sich sehr verkürzt, von 4 mm auf nicht ganz  $1\frac{1}{2}$ , und ihre hintere Anheftung an Tracheen aufgegeben: sie enden jetzt frei im Fettkörper. Wenn es richtig ist, dass durch ihre Verkürzung die Bewegung der Keimdrüse zu Stande kommt, so liegt es nahe, anzunehmen, dass die Fixirung an Tracheen nur dazu gedient hat, diese Verrichtung möglich zu machen.

An den Medianscheiben sind die beiden vordern Epithelwucherungen hohl geworden. Ich habe sie im Querschnitt auf Fig. 29 (*pod*) gezeichnet; man sieht, dass sie von einer Menge mesenchymatischen Materials umgeben sind. Des Weiteren ist die ganze Scheibe in die Breite gewachsen; ich mass 380  $\mu$ , aber immer noch 270 und 160 in Länge und Höhe. Die lateralen Gebilde haben viel stärker zugenommen; Länge wie Breite beträgt 200  $\mu$ . Sie haben sich dabei hauptsächlich nach der Mittellinie zu und nach hinten gestreckt, so dass sie jetzt mit dem Ende neben dem Anus liegen und die ventrale Spalte, welche von ihrer Höhle aus nach der Hypodermis durchbricht, sich fast am lateralen Rand der Scheibe und nicht mehr in ihrer Mitte befindet. Diese Spalte hat übrigens bei beiden an Längenausdehnung gewonnen und nimmt nun  $\frac{2}{3}$  des lateralen Scheibenrands ein; die Zellen der Hypo-

dermis sind jetzt auch von ihr aus einander gedrängt, und diese biegt daher am Oeffnungsrand in die Scheibenwände um.

In den nächsten Stunden vergrössert sich einzig die Breite der drei Scheiben. Bei der 15stündigen Puppe beträgt sie bereits 550  $\mu$  etwa für die mediane, 250—300 für die lateralen. Und ohne dass diese Grössenentwicklung zum Stillstand kommt, hebt dann ein anderer Process an. Die Lateralscheibenhöhlen gewinnen an den besprochenen Längspalten eine klaffende Oeffnung nach aussen, und ihre dorsale Wand wird wie durch einen Zug an der Umschlagsstelle in die Hypodermis nach unten in deren Ebene verlagert und hier ausgebreitet: es resultirt daraus eine Vergrösserung der Segmentoberfläche. Gleichzeitig öffnet sich in derselben Weise die Medianscheibe am Hinterende, so dass ihr hinterer Theil jetzt eine offene Grube darstellt (Fig. 32 *hm*, die geöffnete Höhle). Nach dem Anus hin verstreicht diese allmählich; hier findet auch eine rege Zellvermehrung an den Rändern der drei Scheiben statt, wodurch der Anus aus seiner ventralen Lage nach oben gleichsam gedrängt wird. Bei der 24stündigen Puppe sehen wir ihn am Hinterende; vor ihm breitet sich gleichmässig eine Fläche imaginalen Epithels aus, die vorn continuirlich in dasjenige der Grube und weiter der dorsalen Wand der Medianscheibenhöhle übergeht und auch in der Umgebung der Grube sich noch eine Strecke dorsalwärts dehnt. Es haben sich also die von den drei Scheiben gebildeten Strecken vereinigt, indem die seitlichen Bezirke von hinten und der Seite an den mittlern herantreten und mit ihm sowie hinter ihm wahrscheinlich mit einander verschmolzen sind. In Folge dessen ist aber natürlich die ehemalige hintere Grenze des Medianscheibenepithels nicht mehr festzustellen; als seitliche kann man wohl die Ränder der Grube ansehen, wenigstens sicher an ihrem vordern Theil.

Der dorsale Grubenboden ist nun in der Mitte stark nach unten vorgewölbt, vielleicht eine directe Folge des Turgors der Gewebe über ihm im Innern des Abdomens; denn nur am geöffneten Theil der Scheibe macht sich die Erscheinung bemerklich. An dieser Wölbung zeigen sich zwei symmetrische Einstülpungen (Fig. 32 *kdg*), wenn die Puppe 30 Stunden alt ist. Sie wachsen binnen Kurzem zu zwei Schläuchen aus, deren Ende nach vorn zeigt. Bei der 48stündigen Puppe ragen sie über die Scheibenhöhle weg bis fast zu der Stelle, wo diese sich in die zwei vordern Ausstülpungen (Fig. 27 *pod*) fortsetzt.

Diese letztern Blindsäcke (*pod*) sind weiter als früher aus einander

gerückt; dicht hinter ihnen aber entstehen um diese Zeit, ebenfalls dorsal gerichtet, zwei Ausstülpungen des Höhlenepithels, welche zwischen ihnen so weit, wie sie selbst, nach vorn ziehen.

In den Figg. 35 und 36 habe ich diese Verhältnisse von einer 60 stündigen Puppe gezeichnet. Man sieht in Fig. 35 die Gänge *kdg* nahe ihrem Vorderende quer getroffen, und an der Decke der Scheibenhöhle (*hm*) den Anfang der letzt angelegten Divertikel (*pr*<sup>1</sup>). Fig. 36, in der Serie um 8 Schnitte weiter oralwärts gelegen, zeigt deren vordern Theil, wie auch den vordersten Anschnitt der Scheibenhöhle und ihre noch mehr seitlich verlagerten vordern Blindsäcke (*pod*).

Ich will nun gleich feststellen, dass wir in letztern die Anlagen der paarigen Oviducte kennen gelernt haben, wie in den Gängen (*kdg*), welche am Boden der Grube (*hm* Fig. 33, 34) entspringen, die Kittdrüsen. Die Ausstülpungen (*pr*<sup>1</sup> Fig. 35, 36) zwischen und über den Oviductanlagen aber geben keinem Gebilde des imaginalen Apparats den Ursprung, sondern sind schon in der 4 tägigen Puppe wieder völlig verschwunden. Sie stellen also wohl eine rudimentäre Drüsenanlage dar, und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich sie für die Homologa der Prostata drüsen des Männchens halte, welche bei diesem an der nämlichen Stelle angelegt werden — wir werden es später sehen.

Diese Auffassung hat zur Voraussetzung, dass die Prostata drüsen den Kittdrüsen des Weibchens nicht entsprechen. Das scheint mir aber durch ihre verschiedene Bildungsstätte noch mehr als durch ihre verschiedene Anbringung bei der Imago bewiesen. Und nicht nur für unsere Gruppe, sondern für alle Insecten, so weit sie untersucht sind, kann ich dies feststellen.

Die erste genauere Beschreibung stammt von NUSBAUM (82). Im vordern Theil seines „hintern Keims“ fand er beim männlichen Thier zwei Schläuche, die zu den Nebendrüsen werden, im mittlern eine unpaare Höhle: den Ductus ejaculatorius. Beim Weibchen aber entsteht aus den zwei Höhlen im vordern Theil des Keims der Uterus, aus der unpaaren des mittlern die Vagina, und an ihrer Dorsalseite bilden sich die paarigen Anlagen der später einfachen Nebendrüse. Aehnlich hat es WITLACZIL (84) für ovipare Aphiden geschildert: die männlichen Nebendrüsen am Vorderende seiner unpaaren „accessorischen Genitalanlage“ zwischen den Ansätzen der Vasa deferentia, die weiblichen weiter hinten an der Dorsalseite des Keims. Er betont ausdrücklich, dass die Drüsen in beiden Geschlechtern deshalb nicht homolog sein könnten. Bei Lepidopteren, speciell *Vanessa io*, bilden

sich nach JACKSON (90) die Drüsen des Weibchens aus dem obern Theil einer „posterior hypodermic vesicle“, deren unterer Abschnitt zum Hinterende des „azygos oviduct“ wird. Beim Männchen von *Bombyx mori* aber sollen nach VERNON und BISSON (95, 96) die Nebendrüsen sogar aus den Genitalsträngen hervorspriessen, vor ihrer Ansatzstelle am Vorderende der HEROLD'schen Tasche — des ektodermalen Keims.

Für alle andern Gruppen mangelt es noch an eingehenden Darstellungen; nach den gleichartigen Ergebnissen aber, wie sie durch die Untersuchungen an weit von einander abstehenden Ordnungen gewonnen sind, kann man wohl die verschiedene Werthigkeit der Drüsen in beiden Geschlechtern als wahrscheinlich für alle Insecten crachten. Es hat also wenig Ueberraschendes, einer rudimentären Anlage der männlichen Nebendrüsen beim Weibchen zu begegnen — ein Vorkommen, das ich constatirt zu haben glaube.

In der letzt besprochenen Serie von der 60 Stunden alten Puppe, welcher die Schnitte Figg. 33—36 entnommen sind, finden sich noch einige weitere Anlagen. Zunächst dicht vor den Mündungen der Kittdrüsen (*kdg*) eine unpaare Einstülpung (Fig. 34 *sk*), noch sehr klein, nur auf einem Schnitt zu sehen: das erste Auftreten der Receptacula. Ausserdem aber liegen zu beiden Seiten der Kittdrüsen-Orificien taschenförmige Einbuchtungen des Epithels (Fig. 33 *fa*), deren oberer Theil weiter nach vorn ragt als die Spalten ihrer Eingänge; in Fig. 34 ist deshalb oben ihre Höhle noch zu sehen, bei *fa*<sup>1</sup>, während ihr unterer Theil schon verschwunden ist. Zu Anfang des 4. Tages verschwindet das Lumen dieser Tasche, die Wände legen sich auf einander, und die Grenze zwischen ihnen wird undeutlich. Es zeigt sich dann, dass die ganze Bildung nur dazu gedient hat, das Zellenmaterial für einen Hügel zu liefern, dessen ventrale Wölbung die Grube fast ausfüllt. Es ist dieselbe Wölbung, die schon vorher von dem dorsalen Epithel der Grube hergestellt war (Fig. 32); jetzt aber ist ihre Epithelschicht so verdickt, dass deren obere Grenze ungefähr wagrecht verläuft. Man sieht den Zellenhügel in den Figg. 37, 40, 41 bei *gr*: es ist die spätere Mündungspapille (-falte) der Kittdrüsen und Receptacula.

Gleichzeitig, zu Anfang des 4. Tages, wachsen die Falten, welche den Grubenboden zu beiden Seiten umgeben — oder die Grube (*hm* Fig. 32—34) bilden, wenn man will — gegen einander und verschmelzen von vorn nach hinten, dergestalt, dass ihr äusseres Blatt zur imaginalen Hypodermis, das innere zur hintern Fortsetzung der Ventralwand

unserer Medianscheibe wird. Es hat den Anschein, als würde damit diese Scheibe wieder hergestellt, nur hinten mit weiter Oeffnung nach aussen mündend. Es ist mir aber nicht sicher, dass die neue Bildung nur mit dem Zellenmaterial der Medianscheibe bestritten wird, vielmehr halte ich dafür, dass die Lateralscheiben möglicher Weise daran betheiligt sind.

Ich sagte schon bei der Besprechung des 24stündigen Stadiums, dass nur der vordere Theil der seitlichen Wälle um den Grubenboden wie dieser selbst sicher der Medianscheibe entstammten; die ganze Grube mit Scheibenrest ist beträchtlich länger, als die Scheibe es vor der Oeffnung war, und es kann wohl sein, dass das Epithel des hintern Grubentheils sammt Umgebung von den Lateralscheiben herrührt. Messungen nützen hier nichts, weil alle einzelnen Theile bei dem Vorgang der Scheibenepithelausbreitung auf der Oberfläche des Abdomens im Wachstum begriffen sind.

Es bleibt in Folge dieser Entwicklungseigenthümlichkeit, wie ich hier gleich hinzufügen will, auch ungewiss, ob die neugebildete Anlage der Mündungspapille und die Nebendrüsen Derivate der Lateral- oder der Medianscheibe sind, und selbst die Zugehörigkeit des Uterus, welcher noch ein Stück über die Papille weg nach vorn ragt, wie natürlich diejenige der dahinter gelegenen Vagina, wird sich nicht feststellen lassen.

Von letzterer ist übrigens in unserm Stadium noch nichts vorhanden, vielmehr öffnet sich die neugebildete Röhre dicht hinter dem geschilderten Zellenhügel (*gr*) nach aussen. Dahinter ist die Spitze des Abdomens ganz von imaginalen Hypodermiszellen umgeben, deren Ausbreitung auf die Dorsalfäche übergriffen und auch den Anus dahin verdrängt hat.

Nun erfolgt aber, um die Mitte des 4. Tages, ein Process, der mit einem Schlag am Hinterende des Apparats die Configuration schafft, welche wir an der Imago kennen gelernt haben. Es bildet sich nämlich rings um das Hinterende des Abdomens, gerade in Höhe der neuen äussern Oeffnung des Geschlechtsgangs eine Falte der imaginalen Hypodermis. Oben und an den Seiten entwickelt sie sich schwach, unten aber schiebt sie sich ein ansehnliches Stück über die Hypodermis des dahinter liegenden Abschnitts weg. Die Gewebspartie, welche ihren Rand bildet, lag gerade vor der hintern Mündung des neu gebildeten Uterusabschnitts: letztere befindet sich jetzt auf dem innern, dorsalen Blatt der Falte. Deren äusseres stellt aber das Integument des 8. Segment dar, das nun vom hintersten sich gesondert hat: unser

Geschlechtsgang mündet also jetzt auf der Intersegmentalhaut zwischen diesen beiden Leibesringen.

Auf Fig. 37 sieht man bei *hy*<sup>1</sup> die beiden Lamellen, welche die Postsegmentalhaut des 8. und die Ventralfläche des 9. Segments repräsentiren, nahe ihrer vordern Umbiegung in einander; zwischen ihnen den Raum, welcher die spätere Vulva darstellt; darunter aber das 8. Segment, das auf weiter vorn gelegenen Schnitten das in der Abbildung oben befindliche 9. ganz umfasst. An letzterm erblicken wir den Anus (*a*) und im 8. die hintere Verlängerung der Medianscheibenhöhle (*hm*), welche hier durch dazwischen gewachsenes Mesenchymgewebe von der Ventralfläche weit abgehoben ist. Fig. 38, vier Schnitte weiter hinten, zeigt ihre klaffende Oeffnung auf die Intersegmentalfalte (*vu*).

Wir bemerken in dieser Figur weiter, dass das 9. Segment hinten drei Höcker trägt. Es sind die Anlagen der Segmentalplatten und Genitaltaster, welche hier am Hinterende ein kurzes Stück frei vortragen; weiter vorn sind sie verwachsen (Fig. 37). Späterhin, am 6. Tag, theilt sich jeder der beiden obern (*c*) in einen äussern und innern Abschnitt, über und zur Seite des Anus gelegen (Fig. 45). Die äussern werden zu zwei Genitaltastern (*gt*), die innern verbinden sich zum 9. Tergit, das also, wie bei den meisten Insecten im Imaginalzustand, hier wenigstens im Ursprung eine Zweitheilung zeigt.

Schon früher, am 4.—5. Tag, bildet sich als neue Falte vor dem 8. das 5. Segment, und ebenso etwas später zwischen beiden zwei weitere; ich komme auf diese einfachen Verhältnisse nicht zurück und will nur noch bemerken, dass der Bezirk, an welchem die Falten entstehen, von einer imaginalen Hypodermis bedeckt ist, welche sich von hinten und den Seiten her bis über den hintern Dorsaltheil des Abdomens verbreitet hat, also unabhängig von den Dorsalscheiben des letzten Larvensegments aus dem Epithel der Lateral-scheiben ihre Entstehung genommen hat.

Ich kehre zu den Geschehnissen des 4. Tags zurück. Es beginnt jetzt zunächst eine rege Zellenproliferation an dem sehr kurzen Stück zwischen Orificium des Gangs und Mündungshügel der Kittdrüsen (*gr* Fig. 37). Dadurch rückt dieser immer weiter von der Oeffnung ab: die Vagina bildet sich aus. Gleichzeitig erfährt der Hügel selbst eine Vergrösserung seiner Masse, die mit einer Abplattung in der Richtung von vorn nach hinten einhergeht. Er neigt sich dabei nach hinten und wächst in dieser Richtung frei ins Innere der Vagina hinein (Fig. 39 *gr*); die Kittdrüsengänge verlängern sich

mit ihm, und ihre Mündungen bleiben immer dicht vor seiner Spitze liegen. Etwas weiter vorn aber, an seiner Ventralfläche, finden wir die Samengänge im Entstehen begriffen; da die Ausbildung ihres Endabschnitts vom vordern Hügelende zum hintern allmählich fortschreitet, kann ich an einer Schnittserie alle Stadien des Processes aufweisen.

An dem Hügel ist eine Grube entstanden, mit je einer Längsleiste in der Mitte ihrer beiden Seitenwände (Fig. 40). Von vorn nach hinten sind dann die beiden Leisten mit einander verwachsen und ebenso die Ränder der Grube; von den beiden Röhren, welche so entstehen (Fig. 40 *vs*, *ls*), theilt sich die obere nochmals (Fig. 41 *ls*).

Die blinden Vorderenden der drei Röhren aber durchbrechen die obere Begrenzung des Hügel und wachsen zwischen den Kittdrüsen nach vorn: es sind die drei Receptakelstiele. Ihre Lagebeziehungen kann man aus den Figg. 42 und 43 ersehen. Die beiden, welche sich später auf der linken Körperseite befinden, sind bis an ihr Ende dicht verbunden; eine Erweiterung ist bei allen dreien noch nicht vorhanden. Die Kittdrüsen dagegen zerfallen deutlich in den engen Gang und weiten Drüsentheil. Sie reichen jetzt nach vorn über die Ursprungsstelle der paarigen Oviducte hinaus, auch noch  $40\ \mu$  über das Vorderende der Receptakelanlagen. Ihr Verlauf ist annähernd geradlinig, während die Oviducte sanft ansteigen; auf diese Weise ist ihnen das Ende der Drüsen sehr genähert (Fig. 44). Die Oviducte ziehen von da ab nach vorn, noch etwa  $120\ \mu$ , und enden blind mit einer Zellenwucherung. Von einer Beziehung zu den Genitalsträngen ist nichts zu bemerken.

Ich muss nun deren Entwicklungsgang bis hierher nachträglich schildern. Wir fanden, dass sie bei der  $\frac{1}{2}$  tägigen Puppe etwa  $1\frac{1}{2}$  mm lang sind und frei im Fettgewebe enden. Am Vorderende der Medianscheibe aber war die paarige Ausstülpung, die Anlagen der Oviducte, schon vorhanden. Auch in den nächsten Stadien setzen die Genitalstränge nicht an diese an, wie man es nach den Befunden an andern Insecten erwarten könnte; sie werden vielmehr immer kürzer, und machen auch das Dickenwachsthum der andern Organe nur in sehr beschränktem Maasse mit:  $20\ \mu$  ist der grösste Durchmesser, den sie erreichen. Sie beginnen bei der 2tägigen Puppe am Hinterende des Eierstocks, welcher sich also um seine Axe gedreht hat; es ist ein derartiger Vorgang ja für viele Insecten beschrieben, auch für unsere Species durch Lowse (90). Die Stränge ziehen von der Keimdrüse aus nicht ganz  $100\ \mu$  weit nach hinten, an vielen Stellen vom Fettgewebe umgeben, in dessen Zellen sie manchmal wie eingegraben liegen. Sie

haben jetzt streckenweise keine Kerne mehr und sind an solchen Stellen sehr dünn; im Ganzen machen sie den Eindruck rudimentärer Gebilde. Es ist deshalb nicht leicht, Verlauf und namentlich Endigung sicher festzustellen, und wenn sie hier und da von Blutkörpern oder Fettzellen allzu dicht umdrängt sind, muss man die homogene Immersion für ihre Verfolgung durch die Schnittserie zu Hilfe nehmen, um sie überall bestimmt auffinden und unterscheiden zu können; ich habe mich aber von der Thatsächlichkeit des Geschilderten völlig überzeugen können.

In den nächsten Tagen, bis zum 5., wachsen nun die beiden hintern Oviductanlagen durch starke Zellenvermehrung an ihrem blinden Ende nach vorn weiter. Sie haben ein weites Lumen und zeigen an ihrem vordern Endstück eine nicht sehr bedeutende, scharf umschriebene Anschwellung in Folge der rasch auf einander folgenden Zelltheilungen. In der Mitte des 4. Tages sind sie noch  $550 \mu$  vom Ovar entfernt, sie messen dann selbst ca.  $200 \mu$ ; zu Beginn des 5. sind sie wieder um  $50 \mu$  in die Länge gewachsen, — und ich besitze des Weiteren eine Serie von Präparaten, in der sie den Keimdrüsen immer näher kommen und sich endlich an sie ansetzen. Am Ende des 5. Tages ist dieser Process schon vollendet. — Die Genitalstränge aber haben in der Mitte des 4. Tages nur eine Länge von  $200 \mu$ , am 5. zu Anfang eine von  $170 \mu$  etwa, so dass zwischen ihren Hinterenden und den vordern der Oviducte ein Abstand von  $350 \mu$  besteht.

Dieses ihr Hinterende ist aber jetzt in feine Stränge aufgelöst, und es ist immerhin möglich, dass diese sich an die Oviductanlagen heften; einige Präparate legen mir diese Annahme sogar nahe, wenn auch eine Sicherheit bei der überaus grossen Zartheit dieser Zellfädchen, welche von den Bindegewebsbälkchen in Mitten der zerfallenden Fettzellen kaum zu unterscheiden sind, schwerlich gewonnen werden kann. Sollte aber auch die Annahme zutreffen, so würde dies nichts an der Thatsache ändern, dass die Oviducte durch Proliferation des Zellenmaterials der Medianscheibe entstehen und dass nur aus diesem Material vermittelt Zelltheilung ihr Weiterwachsthum bestritten wird; ich betone nochmals, dass ihr blindes Ende immer scharf gegen alles umgebende Gewebe abgesetzt ist. Wenn also wirklich in spätern Stadien die Genitalstränge Verbindungen mit ihnen gewannen, so könnte jenen Strängen selbst dann nur etwa die Bedeutung von Leit-

bändern zugemessen werden: die Oviducte aber entstehen vom Anfang bis zum Ende aus ektodermalen Keimen.

Nach dem 5. Entwicklungstag ist nun unser Apparat im Wesentlichen fertig. Es folgen fast nur noch Grössenänderungen und die Ausbildung der histologischen Structuren. Am 6. Tag streckt sich die Vagina sehr bedeutend, der Mündungshügel wird in der Richtung von vorn nach hinten platter, die Receptakelanlagen erhalten eine blasenartige Anschwellung am Ende, und ihre Mündungen verschmelzen gänzlich. Die Kittdrüsen, deren Vorderenden am 5. Tag nahe hinter denen der Oviducte diesen angelagert waren und gleichen Schritt mit ihrem Wachsthum hielten, haben nun die Eierstöcke erreicht und in Folge weiterer Längsstreckung sich zu krümmen begonnen.

Eine wichtige Neubildung zeigt sich vor dem Mündungshügel (Fig. 46 *pp*). Es wuchert hier von der ventralen und den Seitenflächen eine Lamelle in das Innere des Ganges ein, die so einen untern Blindsack (*ut*) von dem obern Theil des Lumens (*od*) absetzt; das blinde Ende des Uterus ist auf diese Weise entstanden, und damit die Abgrenzung des Uterovaginalabschnitts vom Oviduct. Dieser bildet aber vorerst noch eine gerade Verlängerung der Vagina nach vorn. Erst durch sein eigenes starkes Wachsthum wird er in seine definitive Lage gedrängt; denn weil seine beiden Endpunkte am Ovar und Uterus fixirt sind, muss bei weiterer Längsvergrößerung sein hinterster Abschnitt sich aufrichten, die Mitte wird nach unten und vorn gedrückt, kurz, er legt sich in die S-förmige Schlinge, von der wir früher gesprochen haben.

Die letzterwähnten Vorgänge vollziehen sich aber erst am Ende der Puppenentwicklung, wenn die Wandstructuren fast überall am Apparat schon der Vollendung nahe sind. Ich gehe auf diese histologischen Processe nicht ein; sie unterscheiden sich nicht von denen, wie sie für andere Organe schon öfter geschildert sind. Ich will nur mittheilen, dass die wichtigsten Muskelzüge in der 4 tägigen, die spätern Compressores des absteigenden Oviducts, die dorsalen Längsmuskeln (Fig. 22 *am*) sogar in der 2tägigen Puppe schon kenntlich sind und dass alle Gänge, bevor sie ihre imaginale Cuticula absccheiden, von einer Fortsetzung der äussern Puppenscheide, die WEISMANN (64) beschrieben hat, ausgekleidet erscheinen.

Ich muss aber noch von einer Anlage sprechen, welche sich erst am 12. Puppentage kurz vor dem Ausschlüpfen bemerklich macht. Die Mündungspapille (-falte) hat um diese Zeit durch weitere Verkürzung ihrer medianen basalen Längsaxe und schärfere Absetzung

ihrer Oberflächenschicht das Aussehen einer Falte gewonnen, die nach hinten und unten gerichtet in das Lumen der Vagina hineinragt. Ihre Basis hat sich auf beiden Seiten nach hinten verlängert und bildet nun einen Bogen. In der Mitte zwischen dessen Schenkeln entsteht eine neue Längsfalte (*mf*, Fig. 25); ich habe schon im anatomischen Theil geschildert, wie sie sich an ihrem untern Ende später plattenförmig ausbreitet und durch Aufwärtskrümmung der Seitenränder dieser Zellenplatte und ihre Verwachsung mit der Vaginalwand die Begattungshöhlen hervorgehen lässt. Unter jener Zellenplatte aber legt sich von vorn her eine Strecke weit die Mündungsfalte (*gr*) hinweg und verbindet sich am Rand mit ihr von vorn nach hinten, wie das in Fig. 25 bei *l* zu sehen ist (auf der linken Seite des Schnitts, welche die Gebilde weiter hinten getroffen hat, ist die Vereinigung noch nicht hergestellt). In der Mitte zwischen beiden bleibt eine Höhle bestehen (*i*), deren Wände alsbald mit der Chitinabscheidung beginnen. Das Höhlenlumen wird damit gefüllt, und nach und nach geht das Wandepithel selbst zu Grunde, wie auch fast alle andern Zellen der Medianfalte durch eine chitinige Masse verdrängt werden. Endlich bleibt von unsrer Falte nur das Rudiment zurück, welches Fig. 24 bei *mf* auf dem Querschnitt zeigt; die Mündungsfalte (*gr*) aber, die nun noch mehr abgeplattet wird, erhält sich als ein kappenartiger Ueberzug um das Vorderende des neugebildeten Chitinhügels. Es ist der Begattungshügel, der bei der Imago ganz einheitlich erscheint; nichts erinnert mehr daran, dass er aus zwei getrennten Anlagen hervorgegangen ist, die dazu in sehr verschiedenen Stadien der Puppenentwicklung ihren Ursprung genommen haben.

### 3. Die Entwicklung der Geschlechtsausführgänge und Copulationswerkzeuge des Männchens.

Ueber die ersten Larvenstadien kann ich kurz hinweg gehen, da sie denen des Weibchens ganz entsprechen. Namentlich in allen Punkten, welche die Lateralscheiben betreffen, kann ich nur auf meine frühere Darstellung und Abbildungen verweisen; ich habe hier keinen Unterschied zwischen den Geschlechtern bemerkt. Auch die Median-scheibe mit ihren beiden Schichten liegt an derselben Stelle und macht dieselben Verschiebungen durch wie die weibliche. Die Gestaltung ihrer Höhle und des umgebenden Epithels aber zeigt einige Abweichungen, und auch die Grösse ist nicht die gleiche wie dort. Ihre Maasse sind nämlich viel beträchtlicher; ich fand 290  $\mu$  Längserstreckung bei der 10tägigen Larve, während die Scheibe des Weibchens um diese Zeit etwa 220  $\mu$  lang ist. Und ferner umschliesst das

Epithel der männlichen Scheibe nur in den hintern  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge einen gemeinsamen Hohlraum; vorn ist dieser dagegen durch eine an der Basis doppelte Epithellamelle (Fig. 47 s) in zwei Höhlen geschieden, und von ihnen ist eine jede zum grössern Theil durch eine zapfenförmige Einstülpung des Epithels erfüllt, welche von hinten und oben in sie hineinragt (Fig. 47 z). Das umgebende Mesenchym füllt diese Zapfen mit einer Papille aus, wie es auch in die Scheidewand (s) ein Stück weit von unten eindringt.

Was die Zapfen für eine Bedeutung haben, erfahren wir später; die Scheidewand aber ist bei der jungen Puppe gänzlich verschwunden und lässt keine Bildung der Imago aus sich hervorgehen. Wir haben also hier wahrscheinlich die Spur einer phyletischen Paarigkeit unsrer Scheibe gefunden, wenn nicht den Ueberrest einer paarigen Entwicklungsweise im Embryo. Es spricht für die ursprüngliche Duplicität noch eine andere Eigenthümlichkeit, die sich auch beim Weibchen vorfindet: die Paarigkeit der Stränge, welche an die Scheibe von der Seite herantreten und vielleicht deren Mesenchym liefern. Es ist auffallend, dass sie von seitlichen Tracheen aus einiger Entfernung herziehen, während nahe über der Scheibe sich andere derartige Stämme befinden; die Stränge scheinen den Weg zu bezeichnen, den die Theile der Scheibe früher zurücklegen mussten.

Als NUSBAUM (82) seine Untersuchungen über Geschlechtsentwicklung bei Pediculinen veröffentlicht hatte, da wurde längere Zeit allgemein eine solche Paarigkeit der ektodermalen Keime für die Regel gehalten. Dann aber begannen sich mit einem Male Angaben zu häufen, welche diese Meinung bekämpften. HURST (90), WHEELER (93), HEYMONS (95 a u. b) haben die Unpaarigkeit unsrer Anlage betont; WHEELER hat sogar die Meinung ausgesprochen, dass NUSBAUM irrthümlicher Weise die mesodermalen Terminalampullen als Ektodermalbildungen angesehen habe. Ich kann nun keinen Grund zu solcher Kritik finden; WHEELER erwähnt ja doch selbst, dass NUSBAUM angiebt, die Ablösung paariger Keime von der Hypodermis und ihre spätere Verschmelzung verfolgt zu haben. Wenn WHEELER dagegen geltend macht, dass dieser Process nicht in larvalen Stadien, wie sie NUSBAUM untersucht hat, sondern in embryonalen vor sich gehe, so folgert er dies wohl aus seinen Befunden bei Orthopteren; solche Vermuthungen scheinen mir aber zum Angriff auf thatsächliche Beobachtungen wenig tauglich. Ich glaube meinerseits, dass in gewissem Sinne die Beobachtungen beider Forscher zutreffen, so zwar,

dass die Paarigkeit das phyletisch ältere Stadium darstellt; aus Gründen aber, welche sich unsrer Beurtheilung entziehen, hat sich die ursprüngliche Duplicität in der Ontogenie bald erhalten, bald verwischt. In letzterm Falle können hier und da noch spärliche Spuren auf sie hindeuten, so z. B. bei unserm Thiere und, wie mir scheint, auch im weiblichen Geschlecht von *Vanessa io*. JACKSON (90) schildert bei dieser Species die Entstehung des „azygos oviduct“ aus dem untern Theil zweier hinter einander liegender „hypodermic vesicles“, deren vordere ursprünglich paarig ist; er spricht mehrfach von ihrem paarigen Charakter, ohne indessen seine Meinung zu präcisiren<sup>1)</sup>. Wie sich aber auch die Duplicität äussert, jedenfalls ist sie eine Stütze für meine Beurtheilung der fraglichen Verhältnisse in der Insectenklasse.

Ich sagte schon, dass bei der jungen Puppe die Scheidewand in der Medianscheibe nicht mehr vorhanden ist. Fig. 48 zeigt das Vorderende dieser Anlage von einer 15stündigen Puppe auf dem Querschnitt; man sieht, dass jetzt auch hier, wie zu allen Zeiten weiter hinten, die Scheibe von einem Hohlraum erfüllt ist, in welchen die beiden besprochenen Zapfen von oben hereinragen. Die dorsalen Anfänge ihrer medialen Wände sind etwas weiter gegen einander gerückt, und diese Wände stehen annähernd parallel zu einander. Sie sind dicker geworden, wie überhaupt die dorsale Höhlendecke eine starke Zunahme ihrer Mächtigkeit erfahren hat. Im Uebrigen gleichen die Verhältnisse der medianen wie der Lateralscheiben ganz denen des Weibchens.

Wie dort hebt nun auch der Process an, welcher mit der Ausbildung einer zusammenhängenden Strecke imaginalen Epithels auf der Bauchfläche der hintern Segmentalhälfte sein Ende erreicht. Auch die Grube findet sich jetzt vor, welche den nicht ventral geöffneten Theil der Medianscheibenhöhle nach hinten fortsetzt, alles in der gleichen Weise entstanden und gestaltet, wie ich das oben für das Weibchen geschildert habe; nur die Maasse der Grube und des Höhlenrests sind entsprechend grösser.

1) Als die Niederschrift dieser Arbeit eben beendet war, ist im Juliheft der Zeitschr. f. wiss. Zoologie eine Abhandlung von VERNON u. BISSON, betitelt: „Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim weiblichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*“ erschienen und hat eine Bestätigung und Erweiterung der Angaben JACKSON's gebracht. Nach der Schilderung der Autoren entsteht die Vagina aus dem untern Theil einer Höhle, welche durch die Vereinigung getrennter und weit von einander angelegter Imaginalscheiben gebildet wird. Also hier deutliche Paarigkeit der Anlage, wie bei Orthopteren bestimmt ein unpaarer Keim.

Nun nimmt aber die Entwicklung einen andern Gang als dort. Bei der Puppe von 2 Tagen ist der nicht geöffnete Theil unserer Medianhöhle von den beiden Zapfen fast ausgefüllt; ihre Basis hat sich in die Länge gestreckt, ihr unteres freies Ende (Spitze) ist noch mehr ventralwärts gewachsen. Und jetzt beginnt an ihnen vorn ein Vorgang, der sich sehr langsam nach hinten fortsetzt. Fig. 49 zeigt uns, wie die beiden Zapfenspitzen sich gegen einander krümmen und eine auf die andere zuwächst; sie treffen sich kurz darauf, und das mediane Blatt einer jeden verschmilzt mit dem medianen, das laterale mit dem lateralen der andern. Gleichzeitig haben sich die Stellen, wo sich die lateralen Blätter in die Höhlenwand umschlagen, einander genähert, und auch hier erfolgt eine Verschmelzung in entsprechender Art. Dadurch umgreift nun, wie man aus Fig. 49 schon entnehmen kann, die Scheibenhöhle (*hm*) eine neugebildete Röhre (*de*) mit doppelter Wand, welche ihren Ursprung aus beiden Blättern des Zapfenpaares genommen hat. Von diesen Blättern geht das äussere an der Röhrenbasis (am Vorderende der Medianscheibe) ringsum in die Wand der Scheibenhöhle über, während das innere an dieser Basis mit blindem Verschluss endet. Wenn später der Verschmelzungsprocess am hintern Theil unsrer Zapfen, welche bei all dem mit ihren freien Enden immer in der Längsrichtung der Scheibe nach hinten fortwachsen, zum Abschluss gekommen ist, biegen die Wände der beiden in einander steckenden Röhren — die beiden Blätter — natürlich an der Spitze in einander um. Zwischen sie aber erstreckt sich nach wie vor von der Basis aus das mesenchymatische Gewebe (*mes* Fig. 49).

Es beginnt nun ein Wachsthum an dem blinden Vorderende der Innenröhre. Hierdurch verlängert sich diese nach vorn, zuerst als solider Zapfen, der sich alsbald von innen (hinten) her aushöhlt; und wenn sie eine gewisse Strecke frei oralwärts vorgewachsen ist, bilden sich vorn an ihr zwei seitliche Ausstülpungen, welche ihren Verlauf direct nach hinten richten: die Anlagen der Prostataadrüsen (Fig. 50 *pr*). Es erfolgt dies vor Ablauf des 3. Tages, also zu der Zeit, wo auch die entsprechenden Rudimente beim Weibchen ihre Entstehung nehmen. Der Blindschlauch aber von der Basis unserer doppelwandigen Röhre aus bis zu den Drüsenanlagen (Fig. 50 *g*) repräsentirt offenbar die noch nicht gesonderten Anlagen des freien Ductusabschnitts und des unpaaren Samengangs; so weit er dagegen die Innenwand der besprochenen Röhre bildet, haben wir in ihm den Ductusabschnitt im Penis zu sehen.

Es ist nun an der Zeit, sich nach den Genitalsträngen um-

zusehen. Ich will nicht auf frühe Stadien zurückgreifen, denn deren Verhältnisse hat schon WEISMANN (64) geschildert. Am 2. Puppentag aber finden wir ein sehr verändertes Bild. Die beiden Stränge sind jetzt bis zum Ende isolirt; sie setzen sich aus spindelförmigen Zellen mit länglichen Kernen zusammen und sind in ihrem hinteren Theil so kernarm und dünn, dass ich die Art und Lage ihrer Endigung inmitten der Fettzellen nicht bestimmt feststellen konnte. Jeden Falls aber befindet sie sich jederseits nahe der Seitenfläche des Abdomens; eine Verbindung mit der ektodermalen Genitalanlage konnte ich nicht finden, so sehr ich danach suchte.

Später werden die Stränge immer kürzer und verschwinden am Ende des 5. Tages völlig. Jeden Falls entsteht also aus ihnen kein einziger Abschnitt der Ausführwege.

Vielmehr habe ich festgestellt, dass die Entwicklung der paarigen Vasa in wesentlich derselben Weise vor sich geht wie diejenige der paarigen Oviducte; nur erfolgt ihre Anlage viel später, erst nach dem 3. Tag. Dann sieht man dicht vor der Ansatzstelle der Drüsen das blinde Ende der unpaaren Anlage gegabelt; und jedes der Theilstücke wächst im Laufe des 5. Tages nach vorn und setzt sich am Ende dieses Tages an die hintere Spitze des Hodens an. Bei diesem Vorwärtswachsen ist das entstehende Vas Anfangs gleichmässig dick und besitzt wie der Oviduct am Vorderende nur eine schwache, scharf umgrenzte Anschwellung; einige Stunden später aber ist sein grösster Theil viel dünner geworden, und nur die Wachstumszone am blinden Ende hat ihren anfänglichen Durchmesser behalten — 80  $\mu$  gegen 30 an der Mitte des Ganges. Wenn dieses Ende sich am Hoden befestigt, bricht das Lumen nicht nach dem Hodeninnern durch, sondern bleibt bis zum Ausschlüpfen der Imago von ihm gesondert; dann erst reisst die Wand zwischen beiden ein.

Nach dem geschilderten Thatbestand muss ich demnach bestimmt behaupten, dass auch beim Männchen die gesammten Ausführgänge aus dem ektodermalen Keim hervorgehen. Auch hier habe ich die allmähliche Annäherung der Vasa an die Hoden auf einer Reihe von Präparaten verfolgen können; ein Zweifel scheint mir ausgeschlossen. Ich habe davon keine Abbildungen gegeben, weil einzelne Figuren hier nicht mehr sagen können als das Wort; ein Beweis durch Zeichnungen liesse sich nur durch die Wiedergabe ganzer Schnittserien führen.

Vom Ende des 5. Tages an erfolgen an unsern Gängen nur noch Wachstumsverschiebungen und Structuränderungen, deren genaue

Schilderung des Interesses entbehrt; alle ihre Theile sind im Entwurf, wenn ich so sagen darf, fertig. Denn schon zu Anfang dieses Tages sind als blasige Erweiterung mitten an der gemeinsamen Anlage des Ductus und unpaaren Samengangs, deren Grenze hierdurch gleichzeitig festgestellt wird, und dorsale Ausstülpung an eben dieser Erweiterung die Anfänge der Samenspritze entstanden. Wie aus ihnen das definitive Gebilde hervorgeht, aus der Erweiterung des Gangs der Spritzenraum, aus der Ausstülpung Stielhöhle und später Stiel, das habe ich zur Genüge schon im anatomischen Theil erörtert und will hier nur auf das dort Gesagte verweisen.

Ich muss jetzt in meiner Schilderung zu jüngern Stadien zurückkehren, um die Entstehungsgeschichte der Genitalhöhle und des Penis beschreiben zu können.

Wir haben gesehen, dass sich bei der männlichen Puppe am Schluss des 1. Tages eine grubenförmige Verlängerung des Scheibenhöhlenrestes nach hinten ausgebildet hat, ähnlich derjenigen des Weibchens. Ihre Seitenränder vereinigen sich aber im männlichen Geschlecht nicht wie bei jenem später, die Grube bleibt vielmehr bis zur Mitte des 4. Tages unverändert, wenn man von ihrem allseitigen Wachsthum absieht. Dann entsteht eine Ringfalte, deren Basis das ganze Abdomen umgreift; sie ist wie beim Weibchen in Höhe der hintern Scheibenöffnung gelegen: aus dem eben Gesagten geht aber hervor, dass sich diese Punkte zur Zeit der Faltenbildung in beiden Geschlechtern nicht mehr entsprechen, sondern der hintere Scheibenhöhlenrand im männlichen viel weiter vorn liegt als im weiblichen. Dem gemäss ist es auch beim Männchen das 5. Segment, welches nun seinen Ursprung genommen hat, nicht aber das 8.

Unsere Falte schiebt sich ringsum gleichmässig über die Abdominalspitze nach hinten; sie ist eigentlich nur oben und an den Seiten Neubildung, unten aber ist sie einfach durch Wachsthum am hintern ventralen Höhlenrand, welcher ja zugleich die Umbiegungsstelle des ventralen Höhlenbodens in die ventrale Hypodermis darstellte (cf. Fig. 59), und seine daraus resultirende Verschiebung dieses Rands nach hinten entstanden. Die beiden Blätter der Falte zeichnen auf dem Querschnitt zwei concentrische Kreise (Fig. 51 *V. s.*), aber trotzdem ist ihr Abstand von dem hintern Abdominalabschnitt nicht auf allen Punkten der gleiche. Es hat dies seinen Grund in jenem grubenförmigen Ausschnitt, der, auf der Ventralfläche der Abdominalspitze gelegen (Fig. 52), nun auch — in anderer Art als beim Weibchen — einen ventralen Verschluss gefunden hat und als hintere Fortsetzung der

Scheibenhöhle einen annähernd cylindrischen, hinten offenen Hohlraum darstellt, einen Hohlraum freilich, der an den Seiten in Continuität mit der Spalte zwischen dem 5. und der Anlage der folgenden Segmente steht.

In Fig. 52 ist er auf dem Querschnitt abgebildet, ganz nahe hinter dem Vorderende des intersegmentalen (zwischen 5. und folgenden Segmenten) Raums und somit auch der vormaligen Grube. Man sieht nun hier schon die Anschnitte ( $z$ ) des an seiner Spitze noch nicht verwachsenen Zapfenpaars; dasselbe ist also über den frühern Hinterrand des Scheibenhöhlenrestes hinausgewachsen. Dieser selbst ( $hm$ ) ist auf Schnitten aus derselben Serie in den Fig. 53—55 dargestellt; auch er hat bedeutsame Veränderungen erfahren. Er hat sich nämlich auf der Dorsalseite der aus dem Zapfenpaar ( $z$ ) entstandenen Röhre mächtig ausgedehnt, und wir erblicken daher die letztere im ventralen Höhlentheil. Die Figuren zeigen uns, wie ihr äusseres Blatt am vordern Höhlenende in die Höhlenwand umschlägt (Fig. 54), das innere aber, welches die Wand des Ductus ejaculatorius ( $de$ ) bildet, nach vorn weiter zieht (Fig. 55). Aus den Figuren können wir aber weiter entnehmen, dass dorsal vom ersten an den Seitenwänden der Höhle ein zweites Zapfenpaar ( $z^1$ ) entstanden ist, welches frei in den dorsalen Höhlentheil hineinragt, durch eine papillenförmige Wucherung des mesenchymatischen Gewebes ebenso wie früher das erste ausgefüllt.

So liegen die Verhältnisse am Anfang des 5. Tages. Nach Ablauf dieses Tages hat sich die Seiten- und Ventralfläche der Höhle vergrössert, so dass unsere Röhre jetzt auf der Mitte des Höhlenquerschnitts liegt (Fig. 57). Dagegen hat sich die Basis der Zapfen des 2. Paares in dorsoventraler Richtung verschmälert, ihre Spitze aber in derselben Ebene an Breite zugenommen, und dieses ihr Innenende liegt daher jetzt neben der Röhre des Ductus und scheint sie umwachsen zu wollen. Was sonst noch an der Höhle ( $hm$ ) sich verändert hat, werde ich später auseinandersetzen.

In dieser Configuration verharrt die Pisanlage längere Zeit. Erst am 7. Tag fand ich ein neues Stadium, das im Wesentlichen schon den Befund bietet, den ich für die Imago geschildert habe. Das zweite Zapfenpaar ist nicht mehr nachzuweisen. Die Höhlenwand unter dem Ansatz der aus dem ersten Paar entstandenen Röhre hat sich ausgedehnt, die Höhle ist dadurch nach vorn verlängert, und an ihrer Dorsalfläche hängt also jetzt die Röhre — oder doch ein Gebilde, an dessen Entstehung die Röhre einen, zunächst nicht bestimmbar, Antheil genommen hat. Wir finden nämlich eine häutige Papille mit mehrschichtiger Wand; in der Mitte ihrer Längserstreckung etwa

zweigen zwei symmetrische Spangen ab, ebenfalls weichhäutiger Natur: die Anlage der freien Endstücke der *Laminae superiores*. Der Ductus zieht frei im Innern der Papille bis zur Spitze; hinter der Papillensbasis sitzen zwei Paramerenanlagen, alles etwa in der Anordnung und Gestaltung des imaginalen Apparats. In der spätern Entwicklung entstehen noch an der Papille die einzelnen Chitinspangen als Verdickungen der Wand: dann ist der Penis fertig.

Dieses Stadium lässt sich nun nicht ohne weiteres auf das vorhergehende beziehen, aus dem es überaus rasch hervorgehen muss; denn an 7 tägigen Puppen findet man beide vertreten. Ich habe deshalb eine sehr grosse Anzahl von Puppen dieses Alters geschnitten und präparirt, in der Hoffnung, wenigstens einen oder den andern Uebergang zu finden. Ein eigenthümliches Missgeschick hat es aber gewollt, dass ich wieder und wieder die geschilderten Zustände antraf, nie einen Zwischenzustand. Ich bin daher für jetzt nicht im Stande, diese Lücke auszufüllen, und muss es zukünftigen Untersuchungen überlassen, hier Sicherheit zu schaffen.

Der Anschein spricht ja sehr dafür, dass das zweite Zapfenpaar das erste umgreift und, mit ihm verschmolzen, den Penis, vielleicht auch die Parameren liefert. Aber es ist andererseits wohl möglich, dass es sich auf die Bildung der Parameren beschränkt und dass die äussere Lamelle der Röhre, welche dem ersten Zapfenpaar ihren Ursprung verdankt, allein durch starke Verdickung nicht nur die weichhäutige Röhre des Penis, sondern auch die Matrix seiner Chitinstücke aus sich hervorgehen lässt.

Wir wollen also nachsehen, ob die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung des Begattungsglieds bei Insecten vielleicht ein allgemein gültiges Verhalten festgestellt haben, das sich mit grosser Wahrscheinlichkeit auch bei unserm Thier voraussetzen liesse. Da zeigt es sich indessen, dass zwar viele kurze Angaben über die ersten Anlagen existiren, dass aber die genauern Beobachtungen, welche wir haben, eigentlich nur zwei Gruppen betreffen, die Lepidopteren und Pediculinen. Ihnen ist allerdings die Ausbildung von zwei Zapfenpaaren gemeinsam, deren vorderes zum eigentlichen Penis verwächst. Schon HEROLD (15) beschreibt etwas derartiges; doch ist seine Darstellung zu wenig eingehend, als dass ich bei ihr verweilen möchte. Auch SPICARDT (86) spricht von zwei Einstülpungen mit Höckern darin, aus welchen zusammen der Penis und Ductus hervorgeht; er hat aber keine Abbildungen gegeben, und ich kann seine Ausführungen mit den ungleich gründlichern von VERNON u. BISSON (95, 96) nicht

in Einklang bringen. Nach der Schilderung dieser Autoren aber bildet sich der Penis bei *Bombyx mori* ganz ähnlich, wie ich es gesehen habe, aus der Verwachsung eines Zapfenpaars an der obern Wand der HEROLD'schen Tasche. Ein zweites Paar aber, weiter hinten an der ventralen Taschenwand gelegen, umwächst das erste, verschmilzt ebenfalls an den Rändern, ein Zapfen mit dem andern, und wird theils zur Vorhaut, theils zu einem Integumentabschnitt. Auch NUSBAUM (82) hat für *Lipeurus* zwei Paare von soliden Auswüchsen in der Höhle seines „hintern Keimes“ beschrieben; das vordere giebt dem Penis, das hintere dessen „Seitenstücken“ den Ursprung.

Es scheint also wirklich in der Insectenclasse eine grosse Uebereinstimmung in den Bildungsprincipien des Begattungsgliedes zu herrschen; aber meine oben ausgesprochene Hoffnung erfüllt sich doch nicht. Es ist für jetzt nicht möglich, die Beobachtungen der Autoren für eine Deutung meines fraglichen Stadiums vom 7. Tag zu verwerthen; wir scheitern wieder an der Unklarheit über die Homologien der Stücke des Penis und seiner Umgebung in den verschiedenen Gruppen. Aber andrerseits kann man um jener Gleichheit der Pisanlagen willen die sichere Erwartung hegen, dass sich die Unklarheit über diese Homologien beseitigen lassen wird: wenn Beobachtungen an *Calliphora* und ebenso an andern Insecten erst ergeben haben, welche Gebilde bei den verschiedenen Gruppen aus dem zweiten Zapfenpaar entstehen, so wird sich die Homologie dieser Stücke unter einander mit grosser Wahrscheinlichkeit behaupten lassen. — Ein jetzt schon sicheres Resultat meiner Untersuchung ist die ursprüngliche Paarigkeit des Begattungsgliedes bei *Calliphora*. Eine solche hat sich auch bei den andern erwähnten Insectengattungen vorgefunden; sie scheint den weiblichen Zeugungsgliedern ebenfalls überall zuzukommen und ist hier viel öfter zum Gegenstand eingehender Studien gemacht worden. Es hat sich weiter gezeigt, dass die paarigen Anlagen immer als Hypodermiswucherungen, bei höhern Insecten in Einstülpungen geborgen, ihren Ursprung nehmen. Weil nun in ähnlicher Weise die Beine angelegt werden, hat man geschlossen, dass die in Rede stehenden Gonapophysen ihnen homolog sein müssten; nur HAASE (90) hat sich dagegen gewandt, neuerdings auch PEYTOUREAU (95a) und HEYMONS (96), von GANIN (69), OULJANIN (72), KRAEPELIN (73), DEWITZ (75), VERTSON u. BISSON (96) finde ich dagegen übereinstimmend die geschilderte Ansicht vertreten. Ich meine nun, dass die angeführte Begründung in keiner Weise für so weitgehende Folgerungen ausreichend erscheint, dass eine Ausbildung an Imaginalscheiben durchaus nicht beweisend für

die Extremitätennatur der betreffenden Gebilde ist. Seit es bekannt geworden ist, dass bei Dipteren auch das Integument des Abdomens aus solchen Anlagen hervorgeht, muss man doch wohl allen Imaginalscheiben in erster Linie eine Bedeutung für die Erneuerung des Hautepithels zuschreiben; als Regenerationsherde für dieses sind sie sicher entstanden. Wenn aber das neu zu bildende Hautstück einen Anhang irgend welcher Art trägt, so wird — die Erfahrung lehrt es — das Material dafür im Voraus beschafft und bildet natürlich eine Verdickung an der Wand der Scheibe. In der That werden auch die Flügel in derselben Weise angelegt; WHEELER (93) hat auf die Bedeutung dieses Umstands für unsere Frage aufmerksam gemacht. PEYTOUREAU (95a) ist denn auch der Meinung, dass jeder Anhang „sous la forme d'un bourgeon“ entstände; ich möchte weiter gehen und sagen: mir scheint es in entwicklungsphysiologischem Sinne geradezu nothwendig, dass sich eine Aehnlichkeit an den Anlagen aller Integumentalanhänge bemerklich macht, eine Aehnlichkeit, aus der also unmöglich Schlüsse auf Homologien solcher Organe gezogen werden können, wenn nicht noch andere Kriterien hinzu kommen.

Ebenso müssen alle Arten Anhänge bei Insecten ohne eigentliche Metamorphose zunächst als Verdickungen der hier nicht local eingestülpten Hypodermis erscheinen; — ich verstehe daher nicht, aus welchem Grunde DEWITZ (75) seine derartigen Befunde an Orthopteren für eine Homologisirung der Gonapophysen mit Extremitäten in Anspruch nimmt.

Meine Beobachtungen scheinen mir nun noch besonders geeignet, uns von ähnlichen Folgerungen zurückzuhalten. Wir haben gefunden, dass aus einem Paar solcher vermeintlicher Extremitätenanlagen nicht nur Theile des Penis, sondern bestimmt auch der Abschnitt des Ductus ejaculatorius entsteht, welcher, im Penis gelegen, sich in keiner Weise von seinem freien Theil unterscheidet, ihm zudem den Ursprung verleiht. Etwas Aehnliches scheint KRAEPELIN (73) bei der Anlage der Schmier- und Giftdrüse von *Apis mellifica* gesehen zu haben. Es wird aber Niemand geneigt sein, in der Wand solcher Gänge den ehemaligen Bestandtheil eines Extremitätenpaares zu erblicken, und man wird mir zugeben, dass diese Höcker jedenfalls zu Beinen in keiner genetischen Beziehung stehen können.

Nun hat allerdings WHEELER (93) bei *Xiphidium* den Uebergang abdominaler Extremitäten in die Gonapophysen beschrieben. Ihm reiht sich CHOŁODKOWSKY (89) mit seinem Befund bei Lepidopteren an, deren Gonapophysen im männlichen Geschlecht aus *Pedes spurii* der

Raupe erwachsen sollen. Indessen ist letztere Angabe nicht auf eingehende Untersuchung begründet; die Beobachtungen WHEELER's aber hat in jüngster Zeit HEYMONS (96) durch Klarlegung der Verhältnisse bei einer verwandten Form sehr in Frage gestellt. Und weiterhin ist es diesem Autor durch Erforschung des Entwicklungsmodus der Gonapophysen von *Gryllus* und einigen Hemipteren gelungen, der Ansicht, welche die phyletische Unabhängigkeit dieser Gebilde von abdominalen Extremitäten ausspricht, noch grössere Sicherheit zu verleihen.

Ich kehre zur Beschreibung meiner Befunde zurück, um noch die Entwicklung der Genitalhöhle und der Genitalsegmente zu besprechen. Wir haben die Bildung des 5. Segments verfolgt. Fig. 51, ein Schnitt aus der Serie von einer 4 tägigen Puppe, zeigt uns, dass es die Abdominalspitze bis zum Ende umgiebt. An diesem sehen wir die zwei Paar Valvulae schon vorhanden; zwischen und unter den mittleren (*vm*) ist der After (*a*) gelegen. Es bestätigt sich also meine Vermuthung, dass seine Anbringung bei der Imago sekundär erworben sei. Am Ende des 5. Tages (Fig. 56) bemerken wir denn auch, dass er weiter nach oben geschoben wird (*a*); im folgenden Stadium, welches ich besitze, (vom 7. Tag) hat er seine definitive Lage erreicht.

Aus Fig. 56 können wir ferner ersehen, dass die Abdominalspitze aus dem Hinterrand des 5. Segments hervorgewachsen ist. Zwischen beiden aber haben sich dorsal zwei weitere Falten gebildet, die nur bis zur Seite, nicht aber ventral herumgreifen; sie stellen die Anlagen des 6. und 7. Tergits (cf. Fig. 59 *VI* u. *VII t*) sammt ihren Intersegmentalhäuten dar.

Am Vorderende der Medianscheibenhöhle (*hm*) hat die Wand unter dem Ansatz der Penisanlage eine Flächenvergrößerung erfahren und dabei zwei Ausstülpungen nach vorn gebildet, wie sie in Fig. 58 (*gpe* u. *tpe*) auf dem Querschnitt, in Fig. 59 längs geschnitten abgebildet sind.

Im Stadium vom 7. Tage ist dies alles unverändert, nur schiebt sich der ganze Bezirk der Genitalsegmente zwischen den Wänden der Postsegmentalhaut des 5. immer weiter nach hinten, wobei aber 6. und 7. Tergit über einander liegen bleiben, wie in Fig. 59. Im Wesentlichen findet man denselben Zustand noch kurz vor dem Ausschlüpfen. Dann erst beginnt eine starke Chitinabscheidung an den dorsalen Wänden der beiden vordern Ausstülpungen (Fig. 59 *tp* u. *gp*). Etwas später sind diese Wände mit den ventralen verklebt, und gleichzeitig hat sich der hinterste Abdominalabschnitt bauchwärts gekrümmt, indem die Tergite des 5.—8. Segments sich unter einander hervorschoben

(cf. Fig. 60). Die Basis des Penis hat sich dabei im Halbkreis nach hinten bewegt, die Haut, welche das Vorderende der ehemaligen Scheibenhöhle mit dem Hinterrand des 5. Sternits (*Vst*) verband, hat sich aufgerichtet und die Scheibenhöhle dadurch eine mächtige Vergrößerung erlitten. Fig. 60 zeigt uns, dass damit die Verhältnisse der Imago hergestellt sind: aus der Scheibenhöhle wurde die Genitalhöhle (*gh*), aus der hintern, grubenförmigen Fortsetzung deren hinterer Theil zwischen den Seitenstücken der Tergite, aus den Wänden der vordern Ausstülpungen aber die Tragplatte (*tp*) und Gabelplatte (*gp*).

Wir sehen also, dass diese beiden Platten auf in den Bereich der Medianscheiben fallenden Bezirken der Hypodermis, welche Median- und Lateralscheiben gemeinsam für die Genitalsegmente geliefert haben, als unpaare Chitinfelder in der ventralen Mittellinie ihren Ursprung nehmen, nicht anders als alle abdominalen Sternite bei unserm Thier. Wir haben deshalb die Berechtigung, sie für solche Ventralplatten zu halten. Ueber ihre Segmentzugehörigkeit aber giebt die Entwicklungsgeschichte keinen Aufschluss: unsere Gebilde entstehen ausser Zusammenhang mit den Tergiten ungefähr in den Lagebeziehungen zu ihnen, welche wir auch im imaginalen Zustand angetroffen haben.

#### 4. Theoretisches.

Zu den allgemeinen Betrachtungen über meine Untersuchungsergebnisse, für die ich im Lauf meiner bisherigen Darstellung Gelegenheit fand, möchte ich hier noch zwei hinzufügen, deren eine sich auf die Deutung von Theilen des Muscidenabdomens beschränkt, die andere aber die herrschenden Anschauungen über den morphologischen Werth der Geschlechtsgänge aller Insecten in ihren Kreis ziehen muss.

Die erste will ich an eine These von WEISMANN (64) anknüpfen, laut deren er die Segmentnatur der Legeröhrenabschnitte bestreitet. Er hat gefunden, dass Penis wie Legeröhre als Wucherungen der Hypodermis im letzten Segment der Larve selbständig angelegt würden, um dieselbe Zeit, in der sich das Abdomen aus den 8 Larvensegmenten bildet. Meine Beobachtungen bestätigen diese Angaben aber nur theilweise; es war ohne Schnittmethode allerdings kaum möglich, die Details der Bildungsverhältnisse zu ergründen. Wir wissen nun aber, dass die Genitalsegmente zwar als selbständige Wucherungen entstehen, indessen aus Hypodermispartien, welche von drei, vielleicht ursprünglich vier Imaginalscheiben eigens dafür geliefert werden. Aus Imaginalscheiben bildet sich nun auch die Hypodermis

der übrigen Segmente und zwar unabhängig von der Larvengliederung; einen einschneidenden Unterschied sehe ich nicht.

Es ist uns weiter seit dem Erscheinen von WEISMANN's Arbeit von verschiedenen Seiten die Umbildung eines Larvensgments in mehrere imaginale berichtet worden: ich erwähne DEWITZ (75), nach dessen Angabe das 10. Larvensgment von *Locusta* zweien imaginalen den Ursprung giebt; GANIN (69), dem zu Folge das ganze Abdomen von *Polynema natans* aus dem letzten Larvensgment hervorgeht; BRAUER (ich citire nach KOLBE, 92), welcher bei Blepharoceridenlarven das 8. (letzte) Abdominalsegment sich in zwei imaginale Leibesringe umbilden sah.

Nehme ich dazu die typische Ausbildung des 6.—8. Ringes in beiden Geschlechtern von *Calliphora*, vergegenwärtige ich mir, dass sie Tergite und Sternite, Segmentalmusculatur und sogar Stigmen besitzen — so gelange ich doch zu der Ueberzeugung, dass wir es in ihnen mit wirklichen Segmenten zu thun haben, die entsprechend der allseitigen weitgehenden Vereinfachung der Entwicklungsprocesse bei Musciden — ich erinnere nur an den Mangel der Somite — erst dann ihre Ausbildung erfahren, wenn sie in Function treten sollen; das Material, aus welchem sie aufgebaut werden, ist aber gerade wie für alle andern Segmente schon in der Larve gesondert.

Meine zweite Betrachtung betrifft die Abgrenzung von ektodermalen und mesodermalen Bestandtheilen der Geschlechtsausführgänge. Da geht nun aus meinen Untersuchungen hervor, dass das Mesoderm an dem Aufbau dieser Gänge keinen Antheil hat, vielmehr auf die Ausbildung der Keimdrüsenhüllen beschränkt ist. Während also die primären mesodermalen Anlagen der Gänge, die Genitalstränge, rudimentirt werden, bilden sich hier diese Gänge und ihre Anhangsorgane aus ektodermalen Keimen.

Und zwar entstehen sie beim männlichen Geschlecht sicher an dem Vorderende einer unpaaren, ursprünglich aber wahrscheinlich paarigen Imaginalscheibe als unpaare Ausstülpung, welche nach den ersten Puppentagen weiter vorn die paarigen Vasa und Nebendrüsen aus sich hervorgehen lässt.

Im weiblichen Geschlecht aber wachsen aus dem Vorderende einer ähnlichen Imaginalscheibe schon in späten Larvenstadien die paarigen Oviducte hervor, während die Scheibenhöhle selbst dem unpaaren Eiergang seinen Ursprung giebt; Uterus und Vagina bilden sich durch Verwachsung zweier Längsfalten, der seitlichen Begrenzungen einer

Grube, deren Wände aus dem hintern Theil der mittlern Imaginalscheibe, vielleicht aber unter Betheiligung zweier seitlicher Scheiben hervorgegangen sind. Die Anhänge entstehen am Boden dieser Grube.

Eine Homologie in den Geschlechtern besteht also wahrscheinlich zwischen paarigen und unpaarem Oviduct einerseits und paarigen wie unpaarem Samengang plus freiem Ductusabschnitt andererseits, welche Theile aus vordern Ausstülpungen einer Medianscheibe hervorgehen; man muss dabei im weiblichen Geschlecht den vordern Theil der Scheibe selbst als schon früher angelegte Ausstülpung betrachten: ich glaube, dass dem keine grundsätzlichen Bedenken entgegenstehen. Uterus und Vagina des weiblichen Thiers aber scheinen eine neu hinzugekommene Bildung darzustellen, welche kein Homologon beim Männchen findet.

Wenn wir nun nachsehen wollen, welchen Antheil nach den vorhandenen Bearbeitungen ektodermale und mesodermale Keime bei andern Insecten an der Bildung der Geschlechtsgänge nehmen, so finden wir nur für wenige Gruppen genau begründete Darstellungen, dieselben, welche ich schon im vorhergehenden Abschnitt erwähnt habe. Von einer ausführlichen Schilderung des Inhalts dieser Arbeiten sehe ich ab, schon weil in neuester Zeit Verson u. Bisson (96) eine solche gegeben haben. Nur in kurzen Stichworten will ich nochmals das Wesentlichste andeuten.

Nach Nusbaum (82) gehen bei den Pediculinen nur die paarigen Vasa deferentia und Oviducte aus den mesodermalen Strängen hervor, alle andern Organe aus ektodermalen Keimen; er verallgemeinert diesen Befund für alle Insecten. Von *Blatta* hat er nur das „Hauptsächlichste“ studirt, die Entwicklung aber nicht genau verfolgt; ich übergehe daher diesen Theil seiner Resultate.

Jackson (90) ist bei dem Weibchen von *Vanessa io* zu Ergebnissen gelangt, die in Ansehung der uns beschäftigenden Frage denen Nusbaum's völlig gleichen.

Wheeler (93) macht für *Xiphidium* die Angabe, dass alle Theile aus den Genitalsträngen resp. deren Terminalampullen, also mesodermal entstanden; nur Vagina und Ductus ejaculatorius stammten vom Ektoderm. Auch er erhebt diese Verhältnisse zur Norm für alle Insecten.

Nach Verson u. Bisson (95, 96) aber geben beim Männchen von *Bombyx mori* die Terminalampullen auch dem Ductus ejaculatorius den Ursprung; es geht also kein Abschnitt des eigentlichen Ausführungsgangs aus der ektodermalen Anlage hervor. Sie sind der Meinung,

ihre Darstellung „dürfte geeignet sein, die so widersprechenden Ansichten der Autoren zu klären und jeden Zweifel in der Beurtheilung der genetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Anhangsorganen des Sexualapparats zu beseitigen“; natürlich kann es sich nur um Ansichten, welche die Autoren bei andern Gruppen gewonnen haben, handeln, denn für männliche Lepidopteren giebt es noch keine Untersuchungen, in welchen solche auf die Keimblättertheorie basirte Fragen aufgeworfen wären.

Wir sehen also, dass sachlich keine Uebereinstimmung zwischen den Bearbeitern dieser Materie herrscht; nur in Einem sind sie einig, dass die Grenze zwischen ektodermalen und mesodermalen Bestandtheilen bei allen Insecten, vielleicht mit Ausnahme der Ephemeriden, die gleiche sei und deshalb die Resultate der Beobachtungen an einer Gruppe Anspruch hätten, für alle zu gelten.

Es liegt mir nun fern, ein Gleiches für meine Untersuchungen zu fordern und sie etwa in Gegensatz zu den schon vorhandenen Beobachtungen zu bringen. Vielmehr glaube ich, dass die Ansichten von JACKSON und WHEELER, um zwei der Arbeiten herauszugreifen, so gut fundirt sind, dass sie wohl vorläufig neben einander gelten müssen. Ich meine daher, dass wir gezwungen sind, eine Verschiedenartigkeit dieser Entwicklungsverhältnisse in der Insectenclasse anzunehmen, und zwar scheint es mir, dass bei höhern Insecten im Allgemeinen ein Ueberwiegen des ektodermalen Antheils statt habe.

Die Wahrscheinlichkeit einer solchen Ansicht lässt sich nun, meiner Meinung nach, schon aus der bekannten Theorie PALMÉN's (83, 84) ableiten, welche ja, soweit ich sehe, keinem Widerspruch begegnet ist.

Danach entstammten bei den ursprünglichen Insecten die ganzen Geschlechtsausführwege dem Mesoderm; bei Ephemeriden hat sich dieser Zustand erhalten. Dann aber wurde die Mündung durch Faltenbildung des Integuments ins Innere des Abdomens verlegt, wie die Perliden es uns vor Augen führen, und so nach und nach, während sich die mesodermalen Gänge in demselben Maasse verkürzten, ein ektodermaler Abschnitt dem Apparate hinzugefügt. Er übernahm die Rolle der Vagina (resp. des Ductus) und entsprach damit physiologisch dem Endabschnitt der Gänge bei Ephemeriden — morphologisch aber hatte er einen andern Werth, und dies musste sich in der Entwicklungsgeschichte zeigen. Bei Orthopteren, speciell *Xiphidium*, ist offenbar dieses Stadium erreicht.

Es ist nun gar kein Grund vorhanden, aus welchem der Process hier stehen bleiben sollte. Der Zweck seines Fortschreitens entzieht sich ja allerdings unsrer Beurtheilung; aber es ist nicht anders mit dem bisherigen Verlauf. Denn ein Grund für seinen Beginn mag zwar in dem Schutzbedürfniss der Orificien vielleicht gegeben sein, aber dem wird ja mit dem Ausbildungsgrad, wie ihn *Nemura* (Perliden) zeigt, genügt. Dass aber eine weitergehende Eingliederung der ektodermalen Tasche stattgefunden hat, zeigt m. E. das Vorhandensein der wenig durchsichtigen Erscheinung, die man wohl als eine Fixirung der Entwicklungsrichtung bezeichnet hat.

Solche gerichtete Entwicklungen pflegen nun weiter zu gehen, wenn sie sich nicht schädlich erweisen und die Züchtung sich gegen sie wendet; es liessen sich dafür, und gerade für ein Ueberwuchern des Ektoderms im Laufe der Phylogenie, manche Beispiele anführen.

Wie dem auch sei, jedenfalls sehen wir, dass in unserm Fall der Process fortgeschritten ist: die Untersuchungen JACKSON's lassen keinen Zweifel darüber, dass bei weiblichen Lepidopteren auch der Uterus sammt Anhangsdrüsen ektodermal angelegt wird <sup>1)</sup>. Auf diesem Stadium scheinen auch die Pediculinen und wahrscheinlich viele andere Gruppen zu beharren. Ihr Uterus ist demjenigen von *Xiphidium* wohl physiologisch gleichwerthig, nicht aber morphologisch — er ist demselben analog, nicht homolog.

Bei höhern Insecten wird der Process seinen Fortgang gewonnen haben, bis er an der Keimdrüse Halt machen musste; in der Entwicklungsgeschichte dieser Insecten werden wir seine Spuren verfolgen können: sie muss es zum Ausdruck bringen, dass die Oviducte dieser Thiere morphologisch nicht denen der Lepidopteren entsprechen, obgleich sie bei der Imago gemäss der gleichen Verrichtung gleiche Ausbildung erfahren haben.

Diesen Zustand konnte ich bei *Calliphora* schildern; hier aber scheint damit der Process noch gar nicht sein Ende erreicht zu haben: wir sahen, dass sich bei der Imago schon die Einbeziehung eines neuen integumentalen Abschnitts, der Vulva, in den Bereich der Geschlechtsausführgänge anbaut, wie ich das im anatomischen Theil besprochen habe.

Im Wesentlichen gleiche Ausführungen über die Verschiebungen

---

1) Die jüngste Arbeit von VERNON u. BISSON über das Weibchen von *Bombyx mori* hat die Resultate JACKSON's in dieser Beziehung vollauf bestätigt.

der Grenze zwischen mittlern und äusserm Keimblatt liessen sich für das männliche Geschlecht machen, wo eine ähnliche, aber zu der weiblichen nicht durchweg parallele Entwicklung stattgefunden hat.

Es wäre nun in der That äusserst auffallend, wenn die Musciden allein bis zu dem geschilderten phyletischen Stadium vorgedrungen wären; aber ich glaube auch nicht, dass dies der Fall ist, und will zu zeigen versuchen, dass sich für diese meine Meinung Anhaltspunkte in der Literatur vorfinden.

In Frage kommen Dipteren, Hemipteren und Hymenopteren, für welche zwar keine genauen Darstellungen der Geschlechtsentwicklung vorhanden sind — ich erwähnte es schon — aber doch eine Anzahl zerstreuter Mittheilungen von Forschern, deren Hauptinteresse in den angezogenen Arbeiten meist andern Gegenständen zugewandt war. Für die übrigen Ordnungen, namentlich die Coleopteren, mangelt es auch an solchen Beobachtungen.

Ueber die betreffenden Verhältnisse bei Dipteren existiren einige Bemerkungen von HURST (90), denen zu Folge die hintern Theile der Vasa deferentia von *Culex* als vordere Ausstülpungen einer „common pouch (Ductus ejaculatorius)“ entstehen, die Prostatadrüsen als „lateral outgrowths of the same“; der „median oviduct“ wird nach diesem Autor ebenfalls als Einstülpung der Hypodermis gebildet, aus welcher später auch die drei Receptacula und die Bursa copulatrix ihren Ursprung nehmen.

Von allen Hemipteren kann ich nur für Aphiden Angaben finden, bei BALBIANI (72) und WITLACZIL (84). Ersterer hat nun zwar Oviducte und Samengänge wie auch die accessorischen Drüsen von den Genitalsträngen abgeleitet; aber WITLACZIL hat schon mit Recht darauf aufmerksam gemacht, dass BALBIANI's eigene Abbildungen dem widersprechen und mindestens für die Drüsen auf einen andern Ursprung hinweisen. Für sie hat WITLACZIL denn auch ektodermale Entstehung gefunden, nimmt aber ebenfalls bei *Callipterus* und *Aphis* eine Entstehung der Oviducte und Vasa aus den Strängen an den Geschlechtsdrüsen an. Er hat indessen den Process ihrer Verbindung mit der „accessorischen“ Anlage nicht beobachtet, sondern sagt nur, sie schienen daran anzusetzen, schon im Embryo; nachembryonal aber überwüchse von hinten das Mesoderm der accessorischen Anlage die Ei- und Samenleiter. Ich meine, dieser Umstand deute doch sehr auf eine Abstammung der letztern Gebilde selbst vom accessorischen, ektodermalen Keim hin. Und bei *Pemphigus spirothecae* hat WITLACZIL eine solche ektodermale Entstehungsweise in der

That gesehen. Für das männliche Geschlecht beschreibt er die Hodenanlagen und den accessorischen Keim genau; von primären Ausführgängen ist nichts vorhanden. Dann aber wachsen vom vordern Abschnitt des accessorischen Keims zwei am blinden Ende aufgetriebene Schläuche nach vorn und setzen an der unpaaren Hodenanlage an; ihr Mesoderm lässt Ringmuskeln entstehen, und die Samenleiter sind fertig. Diesen Vorgang hat WITLACZIL verfolgt; und es ist wohl zweifellos, dass deshalb auf diese eine Beobachtung mehr Gewicht zu legen ist als auf die Combinationen aus einzelnen Stadien bei einer ganzen Reihe von Arten.

Bei Hymenopteren sind die entsprechenden Verhältnisse für *Platygaster* und *Apis* mehr oder minder genau bekannt geworden, für erstern durch GANIN (69). Nach seiner Schilderung entstehen am hintern Ende des Keimstreifs zwei paarige Anlagen und dazwischen eine unpaare, der Genitalhügel. Aus den erstern sollen in Folge der Verlängerung und „allmählichen Abschnürung am untern, dem Genitalhügel verbundenen Ende“ die Ausführgänge sammt Keimdrüsen hervorgehen. Ich stimme völlig WITLACZIL (84) und HEYMONS (91) darin bei, dass GANIN offenbar die wahren Keimdrüsenanlagen in den frühen Stadien übersehen hat. Aber er hat das Vorwärtswachsen der paarigen ektodermalen Gänge bis in die Gegend verfolgt, wo sie später mit den Keimdrüsen in Verbindung stehen. Es ist also beinahe sicher, dass sie direct an diese ansetzen und hier ein Befund vorliegt wie bei *Calliphora*.

Und ebenso steht es mit *Apis*. BÜTSCHLI (71) hat an den Keimdrüsenanlagen keine Genitalstränge finden können. Nach KRAEPELIN (73) bilden sich Giftdrüse, Schmierdrüse und Ausführgang der Geschlechtsorgane „als Zellwucherungen der Segmente nach innen, letzterer aus eignen Imaginalscheiben“. Und zwar haben wir es in diesen beiden Scheiben (im 11. Segment) „mit der primitiven Anlage der Tuben und der Vagina zu thun“. OULJANIN (russische Arbeit; ich citire nach WITLACZIL, 84) hat am vorletzten Larvenring eine unpaare Einstülpung beobachtet, „welche sich an der Spitze theilt und mit einem kurzen Ausführgang in Verbindung tritt, im untern Theil aber den accessorischen Genitalorganen den Ursprung giebt“. Sie repräsentirt die Anlage der Ausführgänge.

Ich schliesse damit diese Betrachtung ab. Wir haben uns, denke ich, überzeugt, dass sich die ektodermale Entstehung der gesammten Geschlechtsausführgänge, wie ich sie für *Calliphora* feststellen konnte, nach den vorhandenen Be-

schreibungen jetzt schon für einige Dipteren, Hemipteren und Hymenopteren als mindestens wahrscheinlich, für alle aber als noch möglich erweist. Spätere Untersuchungen werden es lehren, in welchem Umfang dieser Bildungsmodus innerhalb der in Rede stehenden Ordnungen wirklich in Erscheinung getreten ist.

### Nachschrift.

Als der anatomische Theil dieser Arbeit schon völlig druckfertig vorlag, der entwicklungsgeschichtliche im Entwurf feststand, wurde mir ein in Deutschland wenig bekanntes Buch von B. THOMPSON LOWNE, „Anatomy, physiology, morphology and development of the Blow-fly (*Calliphora erythrocephala*)“ zugänglich. Ich wusste aus Referaten, dass von 1890—93 von diesem Werk 4 Theile erschienen seien, deren Inhalt, nach den Uebersichten des Referenten zu schliessen, die von mir untersuchten Organe nicht oder doch äusserst wenig berührte. Ich war daher sehr erstaunt, noch zwei weitere, einen 5. und 6. Theil vorzufinden und in letzterm, der 1895 veröffentlicht wurde, ein Capitel „The generative organs“, — das also alles das versprach, was auch meine Arbeit zu geben versucht hatte.

Ich will aber hier gleich erwähnen, dass die Mittheilungen, welche der Autor über die Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge zu machen hat, nicht weit über das hinausreichen, was die WEISMANNsche Arbeit uns gelehrt hat. Und wo er weiter geht, kann ich ihm fast nirgends folgen.

Er findet nämlich die weiblichen wie männlichen Genitalstränge am ersten Puppentag, erstere gesondert, letztere nach ihrer Vereinigung, an Hypodermiseinstülpungen vor dem After befestigt. Sein folgendes männliches Stadium stammt aus der Zeit nach dem 3. Tag! Die Stränge sind jetzt dicker und bekommen Höhlungen; an dem Zusammenfluss der paarigen Vasa sind die Prostatadrüsen — Paragonia nennt er sie — als Divertikel angelegt. Dies ist alles Wesentliche an seiner Beschreibung; wie man sieht, entsprechen meine Befunde ihr in keiner Beziehung.

Beim Weibchen schildert er ein Präparat, in welchem die Parovaria — meine Kittdrüsen — an der convexen Fläche des Ovariums befestigt sind und von den Genitalsträngen nichts mehr zu sehen ist: er glaubt daher, dass die Parovarien diesen ihre Entstehung verdanken, und stellt die These auf, dass sie den Vasa deferentia morphologisch entsprächen. Ein Stadium aber, wie dasjenige, aus welchem er seine

Ansicht gewonnen, existirt nach meiner Erfahrung nicht; die Oviducte erreichen die Eierstöcke früher als die Kittdrüsen.

Dagegen hat er richtig erkannt, dass die Eiergänge aus einer von der Hypodermis stammenden Tasche hervorsprossen als „two blind tubae, which are connected with the ovary by delicate bands of peritoneal tissue“. Kurz vor dem Ausschlüpfen sind sie dann nach seiner Darstellung durch breite ligamentöse Bänder mit dem Eierstock verbunden. Nur der Angabe über ektodermalen Ursprung der Oviducte stimme ich zu.

Von den ektodermalen Keimen führt er nur an, was KÜNCKEL D'HERCULAIS darüber gesagt hat.

Die übrigen Theile des weiblichen und männlichen Apparats sind in LOWNE's entwickelungsgeschichtlichen Abschnitten nicht berücksichtigt.

Ungleich vollständiger ist die Behandlung der anatomischen Thatsachen, und namentlich enthält dieser Theil eine grosse Anzahl von Resultaten eigener Untersuchung. Wenn trotzdem auch er meiner Veröffentlichung die Berechtigung nicht raubt, so liegt es daran, dass es nur wenige Punkte sind, in denen ich mich in Uebereinstimmung mit LOWNE befinde. Und andererseits sind die meisten Theile seiner Darstellung, dem Plan seines Werkes entsprechend, so knapp und wenig detaillirt gehalten, dass es nicht schwer fallen kann, alle wesentlichen Uebereinstimmungen und Abweichungen hier nachträglich zu berühren. Eingehend sind nur einige Organe des Weibchens und die Copulationswerkzeuge des Männchens geschildert. Indessen hatte ich schon Gelegenheit, die Ansichten LOWNE's über erstere nach einer frühern Arbeit zu besprechen; und den Aufbau der männlichen Genitalsegmente, wie ihn LOWNE gesehen hat, konnte ich, auch wenn mir seine Arbeit früher zur Hand gewesen wäre, erst nach und im Vergleich mit meiner Schilderung zur Darstellung bringen, weil die Complicirtheit des Apparats eine nur andeutende und doch verständliche Beschreibung der fremden Befunde vor den meinigen unmöglich macht.

So mag also hier die geeignete Stelle sein, LOWNE's Resultate kurz zu besprechen.

Ich will mit den innern Organen des Weibchens beginnen, weil ich hier früher Erwähntem nur Weniges hinzufügen muss. Denn in den meisten Punkten ist LOWNE seinen ältern Anschauungen getreu geblieben; ich führe nur an, dass er jetzt die Dreizahl der Mündungen im Uterus hinter dem Oviduct bestimmt auf die drei Samencanälchen

bezieht und dadurch offenbar veranlasst worden ist, die Drüsenorificien an anderer Stelle zu suchen.

Zu neuer — und in gewissem Maasse richtigerer — Einsicht ist er nur betreffs der Function unsrer Begattungshöhlen gelangt. Er hat ihren Namen in genital fossae (statt sacculus) geändert; ihre Aufgabe sei es, bei der Copulation die curved spines des Penis zu beherbergen, die ich als Spangen der Laminae superiores bezeichnet habe. Beide fossae sollen durch eine well-marked ridge getrennt sein, die genital spine: sie wird in die ventrale Höhle des Hypophallus, meiner Laminae laterales, versenkt.

Ich muss indessen auch diese neuen Angaben über die Ausbildung des Begattungshügels bestreiten und ebenso die Existenz einer ventralen Höhle am Penis. Und ganz unverständlich bleibt es mir, was die Einführung der Laminae superiores allein in die relativ weiten Höhlen für eine Bedeutung haben sollte. LOWNE sah sich wohl zu dieser Annahme gezwungen, weil seiner Meinung nach diese Stücke in beträchtlicher Entfernung seitlich von den Spitzen der Laminae laterales liegen; wenigstens zeigt es so seine Abbildung von der Ventralfläche des Penis, während er allerdings im Text, an anderer Stelle, von einer jederseitigen Articulation der in Rede stehenden Spitzen spricht.

Das Integument der Legeröhre schildert LOWNE ziemlich genau. Ueber die Theile und Structuren aber, die ich zum Gegenstand meiner bezüglichen Darstellung gemacht habe, finde ich nichts bei ihm. Die Ausbildung einer Vulva hat er nicht erkannt, wenngleich er die Spangen am Vorderrand des 9. Sternits beschreibt; auf seiner Zeichnung sind übrigens ihre Enden nach aussen gebogen, was sicher nicht der Fall ist, auch wenig zweckentsprechend wäre. Die zwei „cornua, which form the ventral edge of the sexual opening“ hat er auch gefunden; die Mündung dahinter aber ist ihm ein vaginal orifice!

Ich gelange zum männlichen Geschlechtsapparat.

Den Hoden weist LOWNE eine Lage im Dorsaltheil des 4. Segments an, während ich sie im Seitentheil des 5. nahe über dem Sternit gefunden habe. Ihre Hülle besteht nach ihm aus einer Epithelschicht, die theilweise pigmentirt ist, und einer Fettzellenschicht. Ich habe mich von der Existenz einer dünnen Haut zwischen Epithel und Pigment überzeugt. Darin aber stimme ich ihm zu, dass das Hodeninnere durch Septa vom Epithel aus getheilt wird.

Die Gänge beschreibt LOWNE nur sehr flüchtig: das Vas deferens soll dieselbe Structur wie die Paragonia und Vasa efferentia haben — so nennt er die Prostatadrüsen und paarigen Samengänge. Von der

asymmetrischen Anordnung fast aller dieser Gebilde erzählt er uns nichts.

Die Samenspritze finde ich in seiner Darstellung als ejaculatory sac wieder; er schildert im Allgemeinen zutreffend, wenn auch nicht erschöpfend, was man am Totalpräparat sehen kann. Geschnitten hat er sie wohl nicht und scheint deshalb auch ihre Wirkungsweise nicht enträthelt zu haben. Interessant war es mir zu erfahren, dass bei *Tipula* ein ähnliches Organ mit einem langen in die Leibeshöhle ragenden Fortsatz des Sklerits vorhanden ist. Nach LOWNE's Angabe wird es durch Muskeln wie eine Pumpe in Action gesetzt.

Den relativ grössten Raum widmet LOWNE dem Copulationsapparat, und ich will darauf etwas genauer eingehen. Die vordere Genitalhöhle, der Ring um ihre Mündung, ihre Beziehungen zu den drei gut ausgebildeten Genitaltergiten und ihren Anhängen, das alles ist, wenn ich von der Lage des Penis in der Höhle absehe, im Wesentlichen so beschrieben, wie ich es auch beobachtet habe. In der Darstellung des Copulationsmechanismus und seiner Theile aber weiche ich sehr weit von ihm ab.

Schon die Abbildung der Tergite ist sicher nicht richtig. Das 6. ist viel zu gross gezeichnet; es soll mit dem 7. — LOWNE zählt, wie ich anmerken will, ebenfalls 5 Abdominalsegmente vor den genitalen — auf der linken Seite verschmolzen sein und den Ring tragen, welcher die ventrale Oeffnung der Genitalhöhle umfasst. In Wahrheit aber reicht das Tergit nicht bis zu der Stelle hinab, wo diese Einlenkung des Ringes stattfindet. — Auf der rechten Seite sind dagegen alle drei Tergite viel zu kurz gezeichnet. Ich kann mir überhaupt LOWNE's tab. 50 mit der Seitenansicht der fraglichen Gebilde nur so erklären, dass sie nach einem durch Deckglasdruck verschobenen Präparat gezeichnet ist — wahrscheinlich nach flüchtiger Betrachtung: denn alle die Einrichtungen zur Befestigung und Bewegung der Haltezange sind ihm entgangen.

Deren äussere Fläche geht auf seiner Abbildung und auch nach der Beschreibung continuirlich in diejenige des 8. Tergits über; die Valvulae internae (meine mediales) sind zwischen den beiderseitigen dorsalen Anfängen der Zangenschenkel eingelenkt, darunter scheint seiner Abbildung zu Folge der Anus zu liegen! Die Ventralränder der Valvulae internae sind durch ein kleines Sklerit verbunden; jede Klappe wird durch eine Sehne bewegt. Das Sklerit hält er für ein Sternum, die Valvulae internae für Anhänge des Analsegments, die externae (laterales) für Fortsätze des 8. Tergits.

Ich kann hier nur sagen, dass ich dem allem widersprechen muss, indem ich auf meine Darstellung verweise. Und was er insbesondere für die bewegende Sehne gehalten, vermag ich mir nicht einmal zu erklären; er müsste denn die hintere Randleiste am 8. Tergit, von der er, wie überhaupt von den mechanisch wichtigen Faltsystemen an dieser Stelle, nichts erwähnt, so beurtheilt haben.

So wenig wie den *Processus brevis* an und für sich hat er die Bedeutung des *Processus longus* erkannt; er lässt ihn vom Rand des 8. Tergits ausgehen und zwar von der Vorderecke des Ausschnitts, welcher auf seiner Zeichnung die Grenze gegen die *Valvulae laterales* bildet. Vorn verbindet sich der *Processus longus* — sein epipleural ridge — fest, nicht gelenkig mit den Hinterecken einer Platte, des *progenital sternum*, die meiner Gabelplatte entspricht; seine Verichtung kann so nur die sein, den Weg zu documentiren, welchen die Platte im Laufe der phylogenetischen Entwicklung genommen hat. Den zusammengesetzten Hebel, die Einlenkung auf den vordern Fortsätzen des 8. Tergits, die knieförmig gebogenen Hebelfortsätze, das alles hat LOWNE gänzlich übersehen. Vielleicht hat er nur an Präparaten vom jungen Thier, die in Canadabalsam gebettet waren, gearbeitet; die noch hellen Hebelfortsätze verschwinden darin fast völlig über den schwarzen Theilen des Penis.

LOWNE hat offenbar auch nie den Versuch gemacht, die Function der Theile zu ergründen; er hätte sonst wohl die Musculatur studirt, statt sie gänzlich zu ignoriren: von einer Ausnahme spreche ich nachher.

Am Penis vermisse ich eine Schilderung des Gelenks mit der Tragplatte. Die *Articulation der Laminae laterales und inferior* auf den Höckern der *superiores* scheint er nicht als eine solche aufzufassen. Namentlich ist aber die Beschreibung aller dieser Theile sehr ungenau; die *Lamina inferior* hat er gar nicht unterschieden und schildert demgemäss den *Hypophallus*, wie er meine drei untern *Laminae* zusammen nennt, als einfache breite Platte mit zwei *Cornua* und einer über diese hinausragenden *median spine*, welche die Spitze des Penis bildet. Die *Laminae superiores* bezeichnet er als *Paraphallus*; ihre Enden sollen mit den *Cornua* des *Hypophallus* articuliren. Auf seinen Abbildungen ist dies, wie ich schon erwähnt habe, anders angegeben, aber nicht weniger unrichtig. Wieder sehen wir hier, dass nach LOWNE'S Darstellung den Gebilden jede Möglichkeit der Function genommen ist. Er glaubt zwar an eine *Erection* vermittels der weichen

Röhre; ich sehe aber nicht, wie sie an dem Penis zu Stande kommen soll, den er geschildert hat.

Die Befestigung der Parameren — hintere Gonapophysen heissen sie bei LOWNE — auf dem Penis wie überhaupt ihre Contur ist auf tab. 51 nicht den Thatsachen entsprechend dargestellt; von einer Articulation mit den vordern Gonapophysen — meinen Hakenfortsätzen — spricht er einmal. Die Plättchen unter (vor) der Pars basalis des Penis nennt er bulb. Sie biegen auf seiner Tafel an ihrer dorsalen Basis ventralwärts um und verbinden sich als syndesmosis dem Hinterrand des progenital sternum (Gabelplatte); — von der Seite gesehen, liegen die Gelenkplatten der Hakenfortsätze über unsern Plättchen und parallel zu ihnen: das mag LOWNE ein Bild vorgetäuscht haben, wie er es hier wiedergiebt.

An diese feste Verbindung des bulb mit der Gabelplatte nun — syndesmosis — wie auch an die Tragplatte des Penis (apodeme), setzen nach LOWNE eine Menge Muskeln an, von der Gabelplatte (progenital sternum) und der Rückendecke herkommend. Sie sollen den Penis drehen — dem stimme ich zu — und die Syndesmosis spannen, wodurch der Penis nach aussen (unten) geschoben werden soll. Also: das Begattungsglied sitzt am obern Ende einer senkrecht gestellten Chitinlamelle, der Syndesmosis; an derselben inseriren von oben und vorn heranziehende Muskeln, und deren Contraction schiebt die Penisbasis nach unten! Diese Muskeln drücken offenbar, statt einen Zug auszuüben.

Die Gestalt des progenital sternum (Gabelplatte) ist in Bild und Schilderung sehr ungenau wiedergegeben; von seinen Fortsätzen sind nur zwei zur Stelle, die vordern Gonapophysen — meine Hakenfortsätze, die gelenkig abgegliedert zu sein scheinen. Auch ihre Form entspricht in geringem Grade meinen Befunden.

Am Vorderrand des Sternums soll die Wand der Genitalhöhle ansetzen; dass dieses Vorderende inmitten der Gewebe des 5. Segments liegt, hat er nicht bemerkt. Wahrscheinlich benutzte er nur Präparate, bei denen Kalilauge die Weichtheile entfernt hatte. Die eigenthümliche Einsenkung dieser Gabelplatte wie der Tragplatte ist ihm also entgangen. Letztere nennt er apodeme, hält sie für paarig und unterlässt es, sich über ihre etwa vorhandenen Homologien zu äussern; erstere aber fasst er als 8. Sternit auf.

Er wird dazu durch zwei Gründe bewogen. Zunächst durch ihre Verbindung mit dem Hinterrand des 8. Tergits durch die Processus longi — er bezeichnet sie als epipleural ridges. Ich habe aber ge-

zeigt, dass diese Stangen zu den *Valvulae laterales* hin ziehen und ihre Vorderenden mit den kurzen Hebelarmen articuliren, welche doch jeden Falls als secundäre Bildungen aufgefasst werden müssen.

Der andere Grund ist seiner theoretischen Ansicht über eine völlige Homologie von männlicher und weiblicher Geschlechtsmündung entnommen, die er hauptsächlich auf den Resultaten von LACAZE-DUTHIERS aufzubauen scheint. Deshalb muss der Penis dicht hinter dem 8. Sternit liegen. Da nun aber die Tragplatte, wie ich zeigen konnte, auch als Sternit angesehen werden muss, wäre LOWNE eigentlich genöthigt, diese als 8. anzusprechen.

Man sieht, LOWNE wird zu einer Meinung über die Segmentzugehörigkeit der Gabelplatte, die auch ich vertrete, durch Gründe geführt, die ihn bei richtigerer Erkenntniss der anatomischen Verhältnisse zu ganz andern Schlüssen genöthigt haben würden. Ich halte aber diese Gründe für wenig schlagend und bleibe trotz ihrer auf meinem Standpunkt.

Zwischen seinem progenitalen oder 8. Segment und dem analen nimmt LOWNE, ebenfalls auf Grund theoretischer Erwägungen, noch zwei weitere Segmente an; er verallgemeinert dies für alle Insecten. Beweis ist ihm die Zweizahl der Anhänge in diesem Bezirk: Penis und hintere Gonapophysen (Parameren). Ich kann ihm auch hier nicht folgen. Nach meiner Meinung ist das 9. Sternit das progenitale, durch die Tragplatte repräsentirt; hinter ihm sitzen zwei Paar Anhänge — da wir den Penis als ursprünglich paarig betrachten dürfen —, deren zweites (hinteres) wohl ehemals einem verschwundenen 10. Sternit angehört haben mag. Die vordern Gonapophysen LOWNE's (meine Hakenfortsätze) aber sind nur Umbildungen des Hinterrands vom 8. Sternit — der Gabelplatte.

Damit habe ich alle wesentlichen Punkte der LOWNE'schen Arbeit berührt; eine detaillirtere Vergleichung würde auch im Einzelnen viele Differenzen zwischen unsern Schilderungen zu Tage fördern, indessen scheint mir eine solche eines allgemeineren Interesses zu entbehren, und ich will mich daher auf vorliegende Ausführungen beschränken.

Leipzig, im September 1896.

---

### Literaturverzeichniss.

---

- '15. HEROLD, M., Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge. Cassel und Marburg.
- '28. SUCKOW, F. W. L., Geschlechtsorgane der Insecten, in: HENSINGER'S Z. f. d. organische Physik, V. 2.
- '37. v. SIEBOLD, C. TH., Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere, in: Arch. Anat. u. Phys., 1837.
- '41. LOEW, Beiträge zur anatomischen Kenntniss der innern Geschlechtstheile der zweiflügligen Insecten, in: GERMAR'S Z. Entomol., V. 3.
- '44. DUFOUR, L., Anatomie des Diptères, in: Ann. Sc. Nat., (3) Zool., V. 1.
- '47. STEIN, F., Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin.
- '49. MEYER, H., Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtstheile bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 1.
51. DUFOUR, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères, in: Mém. prés. à l'Acad. Sc. Math. et Phys., V. 11.
- '51. MEIGEN, Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügligen Insecten. Halle.
- '53. LACAZE-DUTHIERS, Recherches sur l'armure génitale des Insectes; Diptères; En général, in: Ann. Sc. Nat., (3) Zool., V. 19.
- '55. BURMEISTER, H., Handbuch der Entomologie. Berlin 1832—55.
- '55. LEUCKART, R., Ueber die Mikropyle und den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern, in: Arch. Anat. Phys., 1855.

- '58a. LEUCKART, R., Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen, in: *Abh. Naturf. Ges. Halle*, V. 4.
- '58b. LEUCKART, R., Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insecten. Frankfurt a./M.
- '59. LEYDIG, F., Zur Anatomie der Insecten, in: *Arch. Anat. Phys.*, 1859.
- '61. LEUCKART, R., Die Larvenzustände der Musciden, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 27, V. 1.
- '64. WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 14.
- '66. LEYDIG, F., Der Eierstock und die Samentasche der Insecten. Zugleich ein Beitrag zu der Lehre von der Befruchtung, in: *Nova Acta Acad. Leop. Carol.*, V. 33.
- '66. PACKARD, Observations on the development and position of the Hymenoptera with notes on the morphology of Insects, in: *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, V. 10.
- '67. BESSELS, E., Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 17.
- '68. PACKARD, On the structure of the ovipositor and homologous parts in the male Insect, in: *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, V. 11.
- '69. GANIN, H., Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte bei den Insecten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 19.
- '70. BÜTSCHLI, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene, *ibid.*, V. 20.
- '71. BÜTSCHLI, O., Mittheilungen über Bau und Entwicklung der Samen-fäden bei Insecten und Crustaceen, *ibid.*, V. 21.
- '72. BALBIANI, E. G., Mémoire sur la génération des Aphides, in: *Ann. Sc. Nat.*, (5) *Zool.*, V. 11, 14, 15, 1869, 1870, 1872.
- '72. OULJANIN, Ueber die Entwicklung des Stachels der Arbeitsbiene (russisch). Referat von KOWALEVSKY: Sitzungsberichte der zool. Abtheilg. der 3. Versammlung russischer Naturf. in Kiew, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 22.
- '73. KRAEPELIN, Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Thiere, *ibid.*, V. 23.
- '74. GERSTÄCKER, Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insecten, *ibid.*, V. 24.
- '75. DEWITZ, Ueber Bau und Entwicklung des Stachels und der Lege-scheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke, *ibid.*, V. 25.
- '75. LINDEMANN, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer, in: *Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou*, V. 49.

- '75. MAYER, P., Anatomie von *Pyrhocoris apterus*, in: Arch. Anat. Phys., Jg. 1874 u. 75.
- '76. BRUNNER v. WATTENWYL, Die morphologische Bedeutung der Segmente bei den Orthopteren, in: Festschrift Zool.-bot. Ges. Wien.
- '76. GANIN, Materialien zur Erkenntniss der postembryonalen Entwicklung der Insecten (russisch). Warschau. Referate im Jahresber. v. HOFMANN u. SCHWALBE, V. 5, 1878, und: Protokolle d. Sitzungen d. 5. Vers. russischer Naturf. u. Aerzte in Warschau, in: Z. wiss. Zool., V. 28, 1877.
- '79. HAMMOND, Thorax of the blow-fly, in: J. Linn. Soc. London, Zool., V. 15.
- '81. KRAATZ, Ueber die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für die Systematik und Artunterscheidung, in: D. Entom. Z., V. 25, p. 113.
- '82. NUSBAUM, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten, in: Zool. Anz., V. 5, No. 126.
- '82. VIALLANES, Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux, in: Ann. Sc. Nat., (6) Zool., V. 14.
- '83. PALMÉN, J. A., Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insecten, in: Morph. Jahrb., V. 9.
- '84. PALMÉN, J. A., Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten. Eine monographische Untersuchung. Helsingfors.
- '84. SCHMEDEKNECHT, O., *Apidae europaeae per genera, species et varietates dispositae atque descriptae*, Berlin 1882—84.
- '84. WITLACZIL, E., Entwicklungsgeschichte der Aphiden, in: Z. wiss. Zool., V. 40.
- '86. NASSONOW, Welche Insectenorgane dürften homolog den Segmentalorganen der Würmer zu halten sein? in: Biol. Ctrbl., V. 6.
- '86. SPICHARDT, C., Beitrag zu der Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführungsgänge bei Lepidopteren, in: Verh. Naturhist. Ver. Rheinlande, Jg. 43.
- '87. KOWALEVSKY, A., Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden, I, in: Z. wiss. Zool., V. 45.
- '88. HENKING, Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung, *ibid.*, V. 46.
- '88. VAN REES, J., Beiträge zur Kenntniss der innern Metamorphose von *Musca vomitoria*, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat.
- '89. CHOLODKOWSKY, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 48.

- '89. HAASE, E., Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben (Blattidae), in: SB. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 1889, No. 6.
- '90. HAASE, E., Die Abdominalanhänge der Insecten, in: Morph. Jahrb., V. 15.
- '90. HURST, C. H., The pupal stage of *Culex*, in: Stud. Biol. Lab. Owens Coll. Manchester, V. 5.
- '90. JACKSON, Studies in the morphology of the Lepidoptera, Part I, in: Trans. Linn. Soc. London, (2) Zool., V. 5, p. 4.
- '90. LOWNE, B. THOMPSON, On the structure and development of the ovaries and their appendages in the Blow-fly (*Calliphora erythrocephala*), in: J. Linn. Soc. London, Zool., V. 20.
- '91. HEYMONS, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia (Blatta) germanica* L., in: Z. wiss. Zool., V. 53.
- '92. ESCHERICH, Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insecten, in: Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, V. 42.
- '92. KOLBE, Einführung in die Kenntniss der Insecten. Berlin 1889—92.
- '93. PRATT, H. S., Beiträge zur Kenntniss der Pupiparen. (Die Larve von *Melophagus ovinus*), in: Arch. Naturg., Jg. 59, V. 1.
- '93. VERHOEFF, Vergleichende Untersuchungen über die abdominalen Segmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ein Beitrag zur Kenntniss der natürlichen Verwandtschaft derselben, in: D. Entom. Z.
- '93. WHEELER, A contribution to Insect embryology, in: J. Morphol., V. 8.
- '94. ESCHERICH, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 57.
- '94. VERHOEFF, Vergleichende Morphologie des Abdomens der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden und Malachiiden, untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen, in: Arch. Naturg., Jg. 60, V. 1.
- '94. VERNON, Zur Spermatogenese bei der Seidenraupe, in: Z. wiss. Zool., V. 58.
- '95a. HEYMONS, R., Die Segmentirung des Insectenkörpers, in: Abh. Akad. Berlin.
- '95b. HEYMONS, R., Die embryonale Entwicklung der Dermapteren und Orthopteren, unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Jena.
- '95a. PEYTOUREAU, Remarques sur l'organisation et l'anatomie comparée du dernier segment du corps des Lépidoptères, Coleoptères et Hémiptères, in: Rev. Biol. Nord France, Année 7, 1894—95.
- '95b. PEYTOUREAU, Contributions à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insectes, Paris; Ref. v. VERHOEFF, in: Zool. Ctrbl., V. 2, p. 246.

- '95. VÉRON e BISSON, Sviluppo postembrionale degli organi sessuali accessori nel maschio del *Bombyx mori*, in: Pubbl. R. Staz. Bacolog., No. 8.
- '96. FÉNARD, Sur les annexes internes de l'appareil génital mâle des Orthoptères, in: C. R. Acad. Sc. Paris, V. 122, p. 894.
- '96. HEYMONS, Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insecten, in: Morph. Jahrb., V. 24.
- '96. VÉRON u. BISSON, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*, in: Z. wiss. Zool., V. 61.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 42—44.

Sämmtliche Figuren mit Ausnahme von 59 und 60 sind mit Hilfe des ZEISS'schen Zeichenapparats (nach ABBE) No. 44a entworfen. Die Vergrößerungen sind nach den Tabellen von ZEISS für Objectiv- und Ocularvergrößerung angegeben, ohne Berücksichtigung der Eigenvergrößerung des Zeichenapparats.

### Tafel 42.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Spitze des Hodens. Conservirt mit Pikrinosmiumsäure. Vergr. 333  $\times$ . Man sieht die 4 Hüllen des Hodens, rechts oben das Follikelgerüst.

Fig. 2. Querschnitt durch die mittlere Partie eines der paarigen Samengänge. Conservirt mit Pikrinosmiumsäure. Vergr. 1000  $\times$  (ZEISS 2 mm Apochromat mit Comp. Ocular 8).

Fig. 3. Querschnitt durch die Prostata-drüse der 12tägigen Puppe. Conservirt mit Pikrinosmiumessigsäure. Vergr. 500  $\times$  (ZEISS 2 mm. Apochromat + Ocular 4).

Fig. 4. Schnitt durch den hintern Theil der Samenspritze, aus einer Querschnittserie durch die zum Ausschlüpfen fast bereite Puppe. Vergr. 333  $\times$ . *de* Ductus ejaculatorius, *hh* Höhle der Spritze, *ms* Bestandtheile des Muskelsäckchens, *p* Mündungspapille des Vas deferens, *pl* Chitinplatte, *sh* Stielhöhle, *st* Stiel der Platte, *vd* unpaares Vas deferens.

Fig. 5. Schnitt durch den mittlern Theil der Samenspritze. Aus derselben Serie wie Fig. 4. Bezeichnungen ebenso wie dort.

Fig. 6. Querschnitt durch den obern Theil des unpaaren Samengangs von der 12tägigen Puppe. Vergr. 500  $\times$ . *s* structurloses Häutchen, von der Puppenscheide her sich in den Gang fortsetzend.

Fig. 7. Mündungen der beiden Prostata-drüsen in das Vas deferens. Rechts ist eines der paarigen Vasa angeschnitten. Aus 2 auf einander folgenden Schnitten combinirt. Vergr. 333  $\times$ . *mp* Mündung der Prostata-drüsen, *sph* Fasern des Sphincters am Endstück der Prostata-drüsen, *pr* Prostata-drüsen, *ps* Prostatasecret, *va* eines der paarigen Vasa, *vd* oberer Theil des unpaaren Vas deferens, *vs* Secret von dessen Epithel.

Figg. 8—13. Copulationswerkzeuge des männlichen Thieres. Für sie alle gültige Bezeichnungen: *a* Anus, *bp* Pars basalis des Penis, *br* Bogenrand der Gabelplatte, *de* Ductus ejaculatorius, *dhi* unterer Depressor der Haltezange, *dhs* hinterer oberer Depressor der Haltezange, *do* Dorn am Basaltheil des Penis, *dpi* unterer Depressor des Penis, *dps* oberer Depressor des Penis, *er* Erector penis, *f* Randfalte am Hinterende des 8. Tergits, *fi* Längsfalte in der Intersegmentalhaut zwischen 8. und 9. Tergit, *fu* ventrale Furche an jeder der Laminae laterales des Penis, *gf* Gelenkfortsatz des 8. Tergits, *gh* Gelenkhöcker an den Laminae superiores des Penis, *gk* Gelenkknopf (der Randleiste *rl*) für die Valvula lat. und med., *glp* Gelenkplättchen der Hakenfortsatzbasis, *gp* Gabelplatte, *h* Hoden, *ha* kurzer Arm des Winkelhebels, *haf* Hakenfortsatz der Gabelplatte, *hf* Hebelfortsatz der Gabelplatte, *ila* Introtractor longus anterior, *ilp* Introtractor longus posterior, *irl* innere Seitenrandleiste der Gabelplatte, *ita* Introtractor brevis anterior, *itp* Introtractor brevis posterior, *li* Lamina inferior des Penis, *ll* Lamina lateralis des Penis, *ls* Lamina superior des Penis, *mol* mediane Verwachsungsstrecke der Laminae laterales, *ms* Muskelsäckchen der Samenspritze, *pa* Paramer, *pal* Pars lateralis der Laminae laterales des Penis, *pam* Pars medialis der Laminae laterales des Penis, *pb* Processus brevis der Valvula lateralis, *pe* Penis, *pha* Protractor des kurzen Hebelarms (*ha*), *pl* Chitinplatte der Samenspritze, *plv* Processus longus der Valvula lateralis, *pv* Processus am Paramer zur Articulation mit der Gelenkplatte (*glp*) des Hakenfortsatzes, *r* distaler Rand der weichen Innenröhre des Penis, *rl* Randleiste der Falten (*f*) am Hinterrand des 8. Tergits, *se* untere Basallamelle des Hakenfortsatzes, *sm* Segmentalmuskel zwischen den Vorderrändern des 7. und 8. Tergits, *st* Stiel der Chitinplatte, *tp* Tragplatte, *vd* unpaares Vas deferens, *vg* Stelle, an welcher Laminae laterales und inferior sich dicht auf einander legen, *vl* Valvula lateralis der Haltezange, *vm* Valvula medialis der Haltezange, *zm* Zangenmuskel.

Fig. 8. Die letzten Abdominalsegmente, von der rechten Seite gesehen. Die beiden Parameren sowie alle linksseitigen von den paarigen Gebilden sind weggelassen, auch die Borsten an den Tergiten. Vergr. 50  $\times$ .

Fig. 9. Penis und Gabelplatte von unten. Der Penis ist stark dorsal aufgerichtet, so dass seine Ebene fast parallel zu derjenigen der Platte steht. Vergr. 90  $\times$ .

Fig. 10. Articulation des linken Winkelhebels mit dem Fortsatz des 8. Tergits, von links, also aussen gesehen. Vergr. 145  $\times$ .

Fig. 11. Tragplatte und Basaltheil des Penis mit dem Anfang der Laminae superiores, von oben. Vergr. 70  $\times$ .

Fig. 12. Penis mit dem rechten Paramer, Ductus ejaculatorius und Samenspritze.

#### Tafel 43.

Fig. 13. Schnitt durch das 5.—8. Segment, in einer Richtung, welche die gestrichelte Linie *x - - - x* in Fig. 8 angiebt.

Fig. 14. Abdominale Sternite und ein angrenzender Abschnitt der Tergite des Weibchens. *n* Nahtlinie im 1. Tergit.

Fig. 15. Ein Sagittalschnitt durch das Hinterende der Legeröhre. Vergr. 145  $\times$ . *a* Anus, *di* Dilatator der Vulva, *g* Sinnesganglienzellen, *gt* Genitaltaster, *le* Levator des 9. Sternits, *m* Mündung der Vagina, *n* Nerv, *re* einer der segmentalen Retractoren des Ovipositors, *tv* Tasche in der Vulva, *vu* Vulva.

Fig. 16. Abdominale Sternite des Männchens.

Fig. 17. Medianschnitt durch den unpaaren Oviduct und den Vordertheil der Vagina (Uterus). Vergr. 90  $\times$ . *am* Compressor des absteigenden Oviducts (dorsaler Längsmuskel), *bh* Begattungshügel, *bl* Begattungshöhle, *ddi* dorsales Divertikel, *gr* Mündungsfalte der Drüsen und Receptacula, *mo* Mündung des Oviducts, *ms* Mündung der Receptacula, *ov* Oviduct, *rp* Rectalpapillen, *ut* Uterus, *vdi* ventrales Divertikel.

Fig. 18. Stück eines Querschnitts vom aufsteigenden Theil des Oviducts. Vergr. 333  $\times$ .

Fig. 19. Sehnenartige Verbindung der Vaginalwand mit dem Vorderrand des 8. Sternits.

Fig. 20. Querschnitt durch ein Receptaculum seminis. Vergr. 145  $\times$ .

Fig. 21. Stück aus einem Längsschnitt durch eine Wand des Receptakelstiels. Vergr. 333  $\times$ . *sk* Lumen des Canälchens, *e* Epithel, *i* Intima.

Fig. 22—24. Drei Schnitte aus einer Serie; Richtung und Lage sind in Fig. 17 durch Strichellinien markirt. Vergr. 265  $\times$ . Die Bezeichnungen sind dieselben wie in Fig. 17; dazu noch: *blw* Wand der Begattungshöhle, *kdg* Kittdrüsengang, *lm* Dilatator des absteigenden Oviducts (lateraler Längsmuskel), *mbl* seitliche Mündung der Begattungshöhle, *mf* Medianfalte, *sk* Samencanälchen, *skm* dessen Längsmuskeln.

Fig. 25. Querschnitt durch den Uterus und Begattungshügel der Puppe von 12 Tagen; Ebene des Schnitts zwischen denen von Fig. 23 u. 24 (cf. Fig. 17). Bezeichnungen wie dort und in Fig. 17. Vergr. 145  $\times$ . *i* Hohlraum zwischen *gr* und *mf*, *l* Verwachsungsstelle von *gr* und *mf*, *zp* plattenförmige Ausweitung des freien, untern Endes von *mf*.

#### Tafel 44.

Fig. 26. Stück von einem Längsschnitt durch eine der Kittdrüsen. *kdg* Ausführgang der Drüse, *rm* seine Ringmuskeln quer geschnitten, *s* Secretblase voll Secrets, *s'* Secretblase mit wenig Secret.

Fig. 27. Hinterende der Medianscheibe des 8. Segments mit Ansatzstelle an die Hypodermis. Aus einer Querschnittserie durch die 14 tägige Larve. Vergr. 145  $\times$ .

Fig. 28. Querschnitt durch die Mitte der Medianscheibe einer 3tägigen Larve. Vergr. 500  $\times$ . *ekt* Epithel der Scheibe, *hy* Hypodermis, *mes* mesenchymatisches Gewebe.

Fig. 29. Querschnitt durch das Vorderende der Medianscheibe einer 12 Stunden alten weiblichen Puppe. Vergr. 145  $\times$ . *pod* Anlage der paarigen Oviducte.

Fig. 30. Querschnitt durch die Mitte einer Lateralscheibe der 3 tägigen Larve mit einem Abschnitt der Hypodermis (*hy*). Vergr. 500  $\times$ .

Fig. 31. Querschnitt durch eine Lateralscheibe der 14 tägigen Larve, mit Hypodermisabschnitt. Vergr. 333  $\times$ .

Fig. 32. Querschnitt durch die nach aussen geöffnete Medianscheibe einer 36 Stunden alten weiblichen Puppe. Vergr. 90  $\times$ . *hm* Höhle der Medianscheibe, *kdg* Mündung der Kittdrüsenanlage.

Figg. 33—36. Schnitte No. 13, 17, 30 und 38 (von der Abdominalspitze an gezählt, wie auch bei den Schnitten der Figg. 37—44) aus einer Querschnittserie durch die Geschlechtsanlage einer weiblichen Puppe von 60 Stunden. Vergr. 90  $\times$ . *fa* Bildungsfalte der Mündungspapille, *fa*, deren vordere dorsale Ausbuchtung, *hm* Höhle der Medianscheibe, *hy* larvale Hypodermis, *kd* Kittdrüsen, *kdg* Kittdrüsengänge, *pod* Anlage der paarigen Oviducte, *pr*<sup>1</sup> Anlage von rudimentären Drüsen, *sk* erste Receptakelanlage (dicht über ihrer Mündung geschnitten).

Figg. 37 u. 38. Schnitt No. 8 und 4 aus einer Querschnittserie von einer weiblichen 3 $\frac{1}{2}$  Tage alten Puppe. Vergr. 50  $\times$ . *a* Anus, *c* Anlage des (halben) 9. Tergits + Genitaltaster, *gr* Mündungspapille (-falte) der Receptacula und Drüsen, *hm* Höhle der Medianscheibe, *hy*<sub>1</sub> imaginale Hypodermis, *kdg* Kittdrüsenangang, *VIIIst* 8. Sternit, *IXst* 9. Sternit, *vu* Vulva.

Fig. 39—44. Schnitte No. 24, 29, 31, 35, 47 und 60 aus einer Querschnittserie durch den Geschlechtsapparat einer 4 $\frac{1}{2}$  tägigen weiblichen Puppe. Vergr. 90  $\times$ . *gr* Mündungspapille, *hm* die vormalige Medianscheibenhöhle (noch nicht gesonderte Anlage des Uterus und unpaaren Oviducts), *kdg* Kittdrüsenanlage, *kdg*<sub>1</sub> Vorderende der Anlage, *lsk* Anlage der zwei linken Receptacula, *rsk* Anlage des rechten Receptaculum, *va* Vagina.

Fig. 45. Querschnitt durch die Abdominalspitze der 6 tägigen weiblichen Puppe. Vergr. 50  $\times$ . *gt* Genitaltaster, *IXst* 9. Sternit, *IXt* 9. Tergit.

Fig. 46. Querschnitt durch den Geschlechtsapparat einer 6 tägigen weiblichen Puppe an der Abgliederungsstelle des Oviducts vom Uterus. Vergr. 90  $\times$ . *ep* Epithel, *gr* Basis der Mündungspapille, *kdg* Kittdrüsenangang, *mu* Musculatur, *sk* Samencanälchen, *ov* unpaarer Oviduct, *ut* Uterus.

Fig. 47. Querschnitt durch den vordern Theil der Medianscheibe einer 10 tägigen männlichen Larve. Vergr. 90  $\times$ . *hy* larvale Hypodermis, *mes* mesenchymatisches Gewebe, *s* Trennungswand zwischen den beiden vordern Blindsäcken, *z* Zapfen des ersten Paares.

Fig. 48. Querschnitt durch den vordern Theil der Medianscheibe einer 15 Stunden alten männlichen Puppe. Vergr. 90  $\times$ . *hm* Höhle der Scheibe, *ekt* ihr Epithel, *mes* Mesenchym, *z* Zapfen des ersten Paares.

Fig. 49. Querschnitt durch den vordersten Theil der Medianscheibe einer männlichen Puppe von 2 Tagen. Vergr. 90  $\times$ . *de* der in Bil-

dung begriffene Ductus ejaculatorius. *hm* Scheibenhöhle, *mes* Mesenchym, *z* Zapfen des ersten Paares.

Fig. 50. Querschnitt durch die vordere Ausstülpung (*g*) der Medianscheibe und die beiden Prostatadrüsenanlagen (*pr*). Aus einer Serie durch die 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> tägige männliche Puppe. Vergr. 90 ×.

Figg. 51—55. Schnitte No. 5, 19, 28, 31 und 34 (von der Abdominalspitze her gezählt) aus einer Querschnittserie durch die 4 tägige männliche Puppe. In Fig. 52—55 ist nur die innere Begrenzung des 5. Segments (Genitalhöhlenwand) gezeichnet. Vergr. 50 ×. *a* Anus, *de* Ductus ejaculatorius, *ed* Enddarm, *hm* Höhle des nicht geöffneten Medianscheibentheils (vorderer Theil der Genitalhöhle), *pr* Hinterende der Prostatadrüsen, *rp* Rectalpapillenanlage, *vl* Valvula lateralis, *vm* Valvula medialis, *z* Zapfen des ersten Paares, *z*<sub>1</sub> Zapfen des zweiten Paares; *V*<sub>5</sub> 5. Segment.

Fig. 56. Querschnitt durch das Hinterende einer männlichen Puppe von 5 Tagen. Vergr. 50 ×. *a* Anus, *vl* Valvula lateralis, *vm* Valvula medialis.

Figg. 57 u. 58. Zwei Schnitte durch die Medianscheibenderivate einer 5 tägigen männlichen Puppe. 44. und 54. Schnitt der Serie (von der Abdominalspitze ab gezählt). Vergr. 90 ×. *de* Ductus ejaculatorius, *gpe* Gabelplatteneinstülpung, *hm* Höhle der Medianscheibe (Genitalhöhlenabschnitt), *mes* mesenchymatisches Gewebe, *tp* Tragplatteneinstülpung, *z*<sub>1</sub> Zapfen des zweiten Paares.

Figg. 59 u. 60. Schematische Medianschnitte durch das Hinterende zweier Puppen von 6 und 12 Tagen. *de* Ductus ejaculatorius, *gh* Genitalhöhle, *gp* Gabelplatte, *pe* Penis, *tp* Tragplatte, *Vst* 5. Sternit, *V*, *VI*, *VII*, *VIII* t 5.—8. Tergit.

# Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

## I. *Kentrochona nebaliae* Rompel.

Von

Dr. Franz Doflein.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

Hierzu Tafel 45, 46 u. Textfig. A—L.

Indem ich diese Studie veröffentliche, genüge ich einer Verpflichtung, welche ich durch die Publication einer vorläufigen Mittheilung über die Kerntheilung dieser Species (96) übernommen hatte. Bei Gelegenheit jener Untersuchung hatte es sich herausgestellt, dass der Entdecker des Infusors in vielen Stücken irrthümliche Angaben gemacht hatte. In den folgenden Zeilen suche ich nun seine Mittheilungen zu verbessern und zu ergänzen. Ich bedaure, dass die Unvollständigkeit meines Materials mir keine ganz erschöpfende Behandlung des Gegenstands erlaubte. Dabei muss ich hervorheben, dass bei einem geringen Material Fehler nicht nur entschuldbar, sondern sogar kaum zu vermeiden sind.

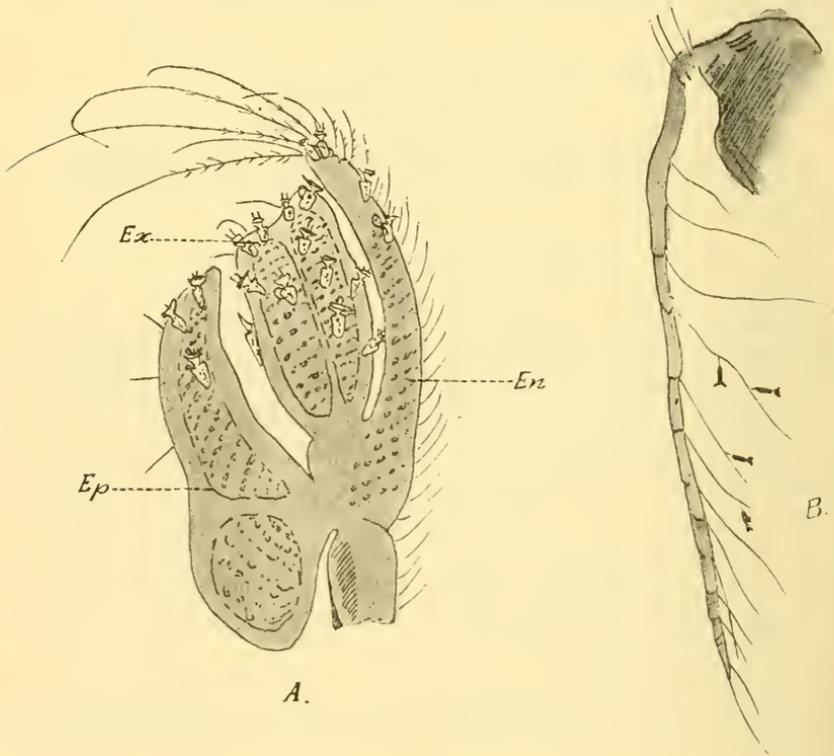
Ich hielt es jedoch für meine Pflicht, diese Mittheilung jetzt abzuschliessen, da ich vorläufig keine Aussicht habe, neues Material zu erlangen.

Herrn Prof. R. HERTWIG, meinem verehrten Lehrer, statte ich herzlichsten Dank ab für vielfache Rathschläge und Anregungen, welche mir bei dieser Untersuchung von grösstem Nutzen waren.

### Vorkommen und Lebensweise der *Kentrochona*.

Wie schon ROMPEL angegeben hat, findet sich das Infusor auf den Kiemenanhängen der Thoracalbeine von *Nebalia geoffroyi*. Auf denselben

ist es in der Weise vertheilt, dass auf dem Epipodit (*Ep*) nur selten und dann in der Regel wenige Exemplare vorkommen; auch der Endopodit (*En*) trägt gewöhnlich nur an seinem distalen Ende eine geringe Anzahl von Kentrochonen. Dagegen erscheint der Exopodit (*Ex*) nicht selten von den Thieren ganz bedeckt. Die Textfigur A soll diese Verhältnisse anschaulich machen. Ausserdem kommt die *Kentrochona* auf den Borsten des nach CLAUS (89) als Putzfuß fungirenden Tasters der vordern Maxillen vor (Textfig. B). Auf diesen Borsten erscheint das Infusor, wie wir weiter unten sehen werden, in einer constant abgeänderten Form.



Wenn man die Thiere, wie es ROMPEL that, im Aquarium hält und dann hauptsächlich die abgeworfenen Häute der Nebalien untersucht, so wird man die Infusorien an allen möglichen Theilen der letztern auffinden. Das hängt damit zusammen, dass auf den abgeworfenen Häuten die Kentrochonen eine rapide Vermehrung beginnen; die nun reichlich entstehenden Knospen suchen als Wohnsitz durchaus nicht

immer ein neues lebendes Wirthsthier auf, sondern siedeln sich auf beliebigen Stellen der todten Haut an. Die fortgesetzte Knospung führt eine bedeutende Degeneration der Individuen mit sich, so dass solche von Exuvien, welche eine Zeit lang im Wasser lagen, sehr klein und wenig zur Untersuchung geeignet sind. Dieselben haben aber offenbar die Hauptmasse des ROMPEL'schen Untersuchungsmaterials geliefert.

Mein Material stammte z. Th. von Triest, zum weitaus grössten Theil jedoch aus Rovigno. Ich habe sowohl an Ort und Stelle lebendes Material untersucht, als auch hier in München. Ich erhielt dasselbe durch die Verwaltung der Zoologischen Station des Berliner Aquariums in Rovigno. Ich wiederhole hiermit den Dank, welchen ich für alle Unterstützung besonders Herrn Dr. O. HERMES, dem Director der Station, schulde und an anderer Stelle bereits ausgesprochen habe.

Nebalien erhielt ich zu jeder Jahreszeit; jedoch fand ich in Rovigno nur im Frühjahr 1896 und hier in München im Frühjahr 1897 den Commensalen auf denselben. Wenn wir die Lebensweise der *Nebalia* und *Kentrochona* in ihren gegenseitigen Beziehungen ins Auge fassen, ist diese Thatsache bei weitem nicht so merkwürdig, wie es zunächst den Anschein haben möchte. Die Nebalien liegen im Schlamm, besonders wo derselbe reich an verfaulenden Thier- und Pflanzenresten ist. Dabei ernährt sich die *Kentrochona* einmal von dem Abfall vom Mahl des Krebses und dann weiterhin von organischen Partikeln, welche bei den beständigen Bewegungen der Athemplatten in die Nähe ihres Peristomtrichters gewirbelt werden. Nun findet man im Sommer und besonders im Herbst fast ausschliesslich trüchtige Weibchen. Es sind aber nach CLAUS (89) bei *Nebalia* „nicht nur die Epipodiallamellen und die blattförmigen Exopoditen an der Bildung und Umgrenzung des Brutraums betheiligt, sondern auch die lang gezogenen, flachen Endopoditen, dessen Endglied schon vor dem Eiaustritt winklig umgebogen erscheint und den mächtigen Borstenfächer gewonnen hat“. Dabei häufen sich Schlammtheilchen zwischen Schale und Beinen an. Die Weibchen stellen die Respirationsbewegungen der Brustbeine bis auf ganz geringe Schwingungen ein. „In Folge dieser offenbar für die Brutpflege nothwendigen Bewegungsreduction hört die lebhaft strudelnde Bewegung auf, durch welche unter normalen Verhältnissen Schlamm- und wohl auch Nahrungstheilchen nach dem Mund zwischen Kiefer und Beine bewegt und von diesen wieder weggespült werden, und es beginnt ein allmählicher Ansatz von Schmutz- und Schlammtheilen zwischen den Beinpaaren und insbesondere den

Borsten des Fächers, bis gegen Ende der Brutzeit die Anhäufung von Schlamm zwischen den Blättern der Bruthöhle die Kenntlichkeit der Theile beeinträchtigt“ (CLAUS). Die ganze Nahrungsaufnahme und Respirationsthätigkeit ist sowohl bei Männchen wie Weibchen zur Zeit der Reife und Trächtigkeit bedeutend herabgesetzt, wo nicht ganz aufgehoben. Dass unter solchen Umständen die Kentrochonen keine besonders günstigen Lebensbedingungen finden, dürfte wohl klar sein. So erklärt es sich, dass ich im Herbst 1896 an Hunderten von Exemplaren, welche ich untersuchte, keine einzige *Kentrochona* fand, obwohl sie den nämlichen Localitäten entstammten wie die im Frühjahr untersuchten. Ob ein Cystenzustand oder, was wohl wahrscheinlicher ist, die wenigen zu dieser Zeit noch unreifen Exemplare von *Nebalia* die Erhaltung der Art vermitteln, kann ich nicht entscheiden.

### Technik.

Ich habe meine Beobachtungen theils an lebendem, theils an conservirtem Material angestellt. Um speciellere Bauverhältnisse zu studiren, suchte ich durch vitale Färbung, besonders mit Methylenblau, einige Differenzirung zu erzielen, jedoch mit geringem Erfolg.

Als Conservierungsflüssigkeiten benutzte ich Pikrinessigsäure, Sublimat, alkoholische Sublimatlösung und die schwache FLEMMING'sche Lösung. Während die drei erstgenannten Mittel für die Darstellung allgemeiner Verhältnisse sich ausreichend erwiesen, waren ganz gute Kernbilder ausschliesslich mit der Chromosmiumessigsäure zu erzielen.

Ich habe eine grössere Reihe von Farbstoffen angewandt, jedoch gute Kernfärbungen ergaben vor allen Dingen Alaun- und Boraxkarmin sowie Safranin. Ausserdem wandte ich das von BALBIANI so gerühmte Methylgrün-Eosinmisch an, ohne jedoch damit dieselben Resultate zu erzielen wie der genannte Autor. Aeusserst klare Bilder der äussern Morphologie ergaben Färbungen mit HEIDENHAIN's Eisen-Hämatoxylinmisch. Mit demselben gelang es mir, den Stiel aufzufinden und ausserdem eine Reihe von weitem Details aufzuklären. Ferner lieferte es ausserordentlich schöne Bilder der Wabenstructur des Protoplasmas.

### Allgemeine Morphologie.

Der Körper von *Kentrochona* ist ungefähr urnenförmig, breiter und gedrungener als derjenige von *Spirochona gemmipara* St. Bei der Form, welche flach den Kiemenblättern des Krebses aufliegt, ist eine starke dorso-ventrale Abplattung zu constatiren; die Varietät,

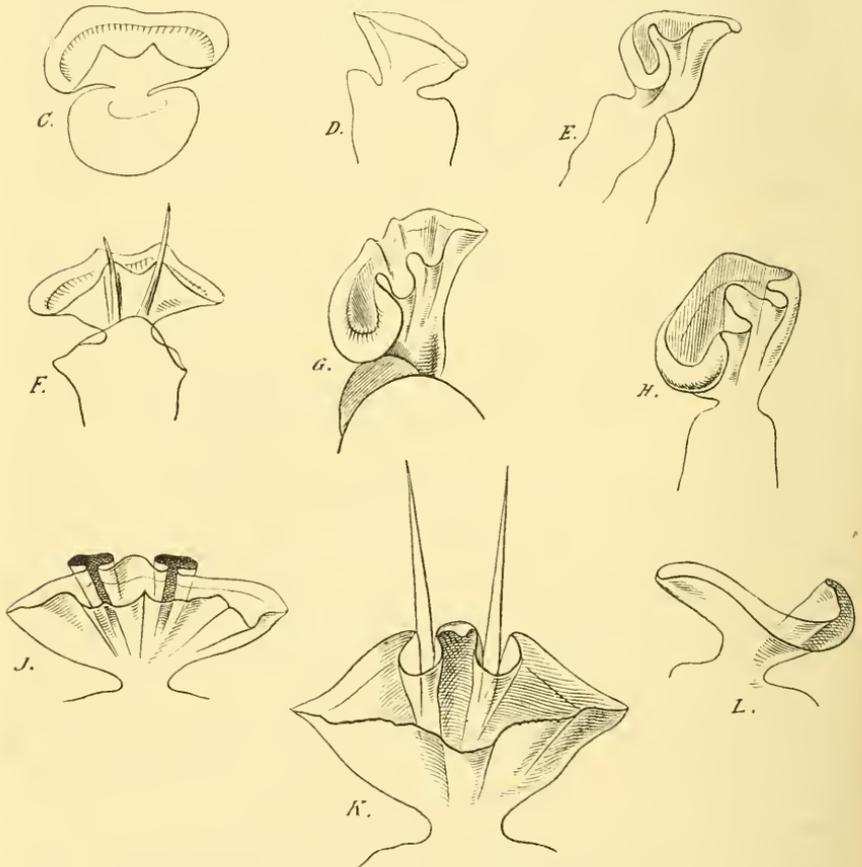
welche regelmässig die langen Haare des Putzfusses bewohnt, ist etwas schlanker und bei weitem nicht so sehr abgeplattet.

Das Vorderende des Thiers ist durch einen grossen Trichter bezeichnet, welcher häufig im Verhältniss zur übrigen Körpermasse eine bedeutendere Ausdehnung gewinnt, als es bei den übrigen Angehörigen der Gruppe der Spirochoninen der Fall ist. Seine Form, welche sehr variabel ist, bietet ebenso sehr der Erkenntniss als der Schilderung Schwierigkeiten. Der verschiedene Wohnsitz auf dem Wirthsthier hat zwei Haupttypen der Trichterbildung erzeugt, welche durch unzählige Uebergangsformen mit einander verknüpft sind. In der einfachsten Ausbildung zeigt sich dieser Trichter bei jungen oder durch fortgesetzte Knospung degenerirten Exemplaren. Er erscheint dann als einfacher Trichter, wie ihn auch ROMPEL abbildet, höchstens mit einigen Stacheln am Rande versehen. Dabei ist er bei den Bewohnern der Kiemenblätter mehr, bei denjenigen der Borsten weniger dorsoventral abgeplattet. In allen Fällen bildet jedoch der Rand, von oben gesehen, eine ovale bis elliptische Figur. Dieselbe wird modificirt durch verschiedenartige Faltenbildungen, welche insbesondere die ventrale Trichterwand verändern. Die reiche Mannigfaltigkeit der Formen ist durch die Figg. C bis L und die Figg. 1—7 einigermaassen veranschaulicht, aber bei weitem nicht erschöpft. Betrachten wir zunächst die den Athemplatten aufliegenden Exemplare, besonders die Figg. G bis K und die Figg. 1—4, so fallen uns an der ventralen Peristomwand als regelmässige Erscheinung zwei trichterförmige Falten auf, welche mit ihrer geschlossenen Seite von der Peristomwand aus bald nach innen, bald nach aussen ragen (Fig. J u. K). Dieselben haben am obern Peristomrand ihre weiteste Oeffnung und verlaufen nach unten in der Wand des grossen Haupttrichters. Die Falten, welche diese Trichter bilden, können auch mehr oder weniger unregelmässige Formen annehmen. Der Peristomrand zwischen den beiden Nebentrichtern kann zu einer kleinen Spitze ausgezogen sein, welche bisweilen wie in Fig. K nach innen umgeschlagen ist.

Bedeutend einfacher gestaltet sich der Peristomtrichter bei den Bewohnern des Putzfusses. Hier treten jene secundären Trichter nicht auf, dagegen erscheinen beide Wandungen des grossen Trichters in der gleichen Richtung eingedrückt (Fig. L, Fig. 8). Aehnliche Formverhältnisse hat auch WALLENGREN (95) bei *Heliochona* beobachtet.

Eine weitere Eigenthümlichkeit, welche auf die Bewohner der Kiemenfüsse beschränkt ist, besteht in dem Auftreten von Stacheln an der Wand des Peristomtrichters. ROMPEL hat diese Gebilde bereits

beobachtet, und sie veranlassten ihn, dem Thier den Namen *Kentrochona* zu geben. Jedoch gelang es mir niemals, die Stacheln in der nämlichen Anordnung aufzufinden, wie sie der Autor der Species geschildert und abgebildet hat. Nach seinen Angaben sollen regelmässig der vordern wie der hintern Wand des Peristomtrichters 2 Stacheln aufsitzen, und zwar lässt er sie in der Regel als leistenförmige Ver-



dickungen der Trichterwand an der Innenseite bis zur Insertionslinie der Wimpern hinablaufen. In einigen Fällen habe ich allerdings auch 4 Stacheln beobachtet. Das war aber nur bei degenerirten Exemplaren der Fall, wo die vordere und hintere Trichterwand je 2 kurze, stachelförmige Fortsätze trugen, welche in der gleichen Ebene die Trichterwandung fortsetzten. Nicht selten war auch der Rand der ventralen Trichterwand in zwei breite, spitz zulaufende Fortsätze

ausgezogen (Fig. C). Zu dem normalen Bild leitet von dem eben geschilderten Typus die Form der Fig. F. über. Hier ragen über die ventralen Zipfel 2 Stacheln hervor, deren basaler Theil als leistenförmige Verdickung an der Aussen- oder Aussenseite des Trichters entlang läuft.

Die häufigste Form auf den Kiemenfüssen zeigt die Fig. K. Hier sehen wir hinter den secundären Trichterfalten zwei lange Stacheln hervorragen, welche an ihrer Basis der Trichterwandung aussen ansetzen.

An den Stacheln selbst konnte ich keine weiteren Differenzirungen auffinden. In frischem Zustand sind sie glashell durchsichtig, weisen höchstens einige feinste Granulationen auf. In gefärbten Präparaten bleiben sie meist ungefärbt oder nehmen nur einen blassen Ton an. Ich halte sie daher für pelliculare Gebilde; ihre Befestigung an der Aussenwand des Trichters und ihre gänzliche Bewegungslosigkeit sprechen gegen eine Verwandtschaft mit Cirren. Ihre Starrheit ist es auch vor allen Dingen, welche einen Vergleich mit den bisher bekannten tentakelartigen Bildungen bei Infusorien verbietet. Am meisten Aehnlichkeit haben sie wohl mit den von WALLENGREN (95) genauer geschilderten starren Borsten am Peristom von *Heliochona*; ihre Bedeutung dürfte auch, wie dieser Autor vermuthet, in der Function als Festigungs- oder Versteifungsvorrichtungen liegen.

Wie ich schon oben erwähnte, ist der Grund, welcher mich veranlasste, die beiden Formen des Infusors als einer Art angehörig zu betrachten, die Häufigkeit von Uebergangsformen. Die Constanz aber, mit welcher die typisch ausgebildeten Individuen auf den betreffenden Regionen der *Nebalia* localisirt erscheinen, legt es nahe, diese Umbildungen directen Einflüssen der Umgebung zuzuschreiben. Die bei der Oberflächenvergrösserung der Peristomwand auftretende Einfaltung der ventralen Hälfte derselben ist vielleicht durch das Anliegen auf den Kiemenblättern bedingt, und die verschiedene Form der Falten und des Gesamttichters hängt wohl bei den beiden Typen mit einer während des Wachstums in bestimmter Richtung wirkenden Kraft zusammen. Dieselbe würde gegeben sein durch den Wasserdruck bei den gleichmässig gerichteten Bewegungen der Kiemenfüsse und des Putzfusses.

Der Peristomtrichter ist mit dem eigentlichen Körper des Infusors durch eine halsartige Einschnürung verbunden. Derselbe ist kürzer und weniger schlank als bei *Spirochona*. Er ist gegen Trichter und Körper scharf eingezogen (sein Querdurchmesser beträgt nicht mehr

als  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$  des Durchmessers dieser Gebilde), doch verläuft sein Contour nach beiden Seiten in einer äusserst eleganten Linie.

Die Umrisse des Körpers ergeben ungefähr die Form einer Urne; bei gleichmässig ausgebildeten Thieren finden wir nicht selten eine sehr anmuthige Modellirung. Das Ektoplasma bildet bei den aufliegenden Exemplaren manchmal Zacken und Fortsätze, welche sogar zu der complicirten Form des breiten Geweihes eines Damhirsches auswachsen können (Fig. 3, 4). Sind dieselben sehr gross, so dringen wohl auch Massen von Entoplasma in ihre innere Partie ein. In manchen Fällen erscheint das Entoplasma sehr klar und durchsichtig und um das ganze Thier herum ziemlich scharf abgesetzt. Von einem Gallertpolster, wie es ROMPEL schildert, ist aber keine Rede.

Wenn eine *Kentrochona* neben einer stärkern Borste am Rande eines Kiemenblattes sitzt, so kommt es vor, dass Fortsätze ihres Körpers die Borste umwachsen (Fig. 1). Dadurch wird eine besonders gute Befestigung erzielt. An solchen Fortsätzen sind Ekto- und Entoplasma in gleicher Weise betheiligt.

Ehe ich nun die feinem Verhältnisse des Plasmas schildere, will ich die Art und Weise, wie das Thier normal an der Unterlage befestigt ist, darstellen. Wie ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung (96) hervorhob, befindet sich im hintern Drittel der Ventralseite eine trichterförmige Einsenkung, aus welcher der Stiel hervorragt (Fig. 9). Der Stiel besteht aus einem kurzen, dünnen Theil, welcher am Grund jener trichterförmigen Einsenkung entspringt, und verbreitert sich allmählich zu einer ziemlich breiten, tellerförmigen Basis. Dabei folgt die Einsenkung im Allgemeinen den Formen des Stiels, so dass der letztere sich wie ein etwas zusammengeschnurrter Ausguss der erstern ausnimmt. An dem Stiel ist keine weitere Structur wahrzunehmen; er ist offenbar auch ein pelliculares Product. An der Stelle, wo er in das Plasma des Körpers eindringt, zeigt sich eine knotenförmige Verdichtung des letztern, an welcher ich jedoch keine weitem morphologischen Details wahrnehmen konnte.

Bei den Individuen mit langem Stiel ist diese Verdichtung deutlich zu erkennen als eine Art von Fortsetzung des Stiels; sie stellt sich als etwa cylinderförmiges, nach oben abgerundetes Gebilde dar (Fig. 8).

Diese Verdichtung plus dem Stiel dürfte wohl dem Befestigungsapparat der *Spirochona* und *Heliochona* entsprechen. Der Pfropfen erleichtert ferner eine Vergleichung des Stiels mit demjenigen der Vorticelliden; es ist wohl auch möglich, dass es sich dabei um eine

ringförmige Verdickung der Pellicula um das Stielende handelt. Jedenfalls werden wir dabei lebhaft an das Gebilde erinnert, welches BÜTSCHLI in seinem Infusorienwerk p. 1273 bespricht.

Wie bei der Morphologie des Trichters, so finden wir auch in derjenigen des Stiels die beiden Formen der *Kentrochona* durch zahlreiche Uebergänge verbunden. Solche werden ins Besondere durch Exemplare geliefert, welche mit ihrer Basis einer Fläche aufsitzen, die senkrecht zu ihrer Längsausdehnung steht, dabei aber doch in dieser letztern Richtung einer Unterlage aufliegen. Dieser Fall findet sich verwirklicht an solchen Thieren, welche auf den Kiemenblättern Erhebungen in deren Relief zum Ansatzpunkt gewonnen haben. Die Figg. 10 u. 11 stellen uns Beispiele davon dar.

Es sei an dieser Stelle übrigens bemerkt, dass auf den abgeworfenen Häuten sich beide Formen mitunter durch einander vorfinden. Dabei findet man die langgestielten nur an exponirten Kanten. Die Trichter sind bei diesen Exemplaren gewöhnlich schlecht ausgebildet.

### Specieller Bau des Plasmaleibes.

Eine scharfe Abgrenzung im Plasma, welche ein breiteres Ektoplasma vom Entoplasma scheidet, ist nur mitunter deutlich wahrzunehmen. Das Plasma an sich ist fast glashell, wie bei *Spirochona*, und zeigt im Innern Granulationen und stärker lichtbrechende Kugeln, welche theils auf Nahrungskörper, theils auf Producte des Stoffwechsels zurückzuführen sind. *Kentrochona* ist ein sehr günstiges Object zum Studium der alveolaren Structur des Plasmas. Besonders an Präparaten, welche mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin gefärbt sind, kann man mit grosser Deutlichkeit einen Alveolarsaum wahrnehmen (Fig. 12). Dabei erweist sich die Pellicula als Verdickung der nach aussen grenzenden Wand der einzelnen Alveolen. Eine Structur der Pellicula liess sich nicht erkennen.

Das Entoplasma zeigt seine Structur weniger deutlich, weil es gewöhnlich mit Nahrungsvacuolen sehr erfüllt ist. Die in Fig. 12 eingezeichneten Alveolen repräsentiren das Bild der Alveolarschicht, von der Fläche gesehen.

Die von ROMPEL behauptete regelmässige Sonderung im Entoplasma entspricht nicht der Regel. Im Allgemeinen ist die Anheftungsstelle von einer Zone feinwabigen Plasmas umgeben und bleibt frei von Nahrungspartikeln. Ebenso verhält es sich mit der Plasmapartie, welche in den Peristomtrichter hineinreicht. Dieselbe erstreckt sich

ziemlich weit nach oben, so dass nur der äusserste Saum rein pellicular zu sein scheint.

Dieser Randsaum ist auch frei von Wimpern, welche sonst die ganze Innenseite des Trichters auskleiden, während die äussere Oberfläche des Infusors keine solche trägt. Die Cilien sind klein und stehen dicht bei einander; nur am obern Rand, unmittelbar am Beginn jenes pellicularen Saums, steht eine Reihe langer, starker Cilien, welche bis an den Rand des Trichters reichen, ja denselben überragen. Von der Membranellennatur der letztern, welche ROMPEL behauptet, konnte ich mich nicht überzeugen. Die Gesamtheit der Wimpern befindet sich in beständiger Bewegung, welche, von unten beginnend, nach oben fortschreitet und dasselbe schöne Phänomen bietet, welches R. HERTWIG bei *Spirochona* mit dem Wogen eines Kornfelds vergleicht. Eine bestimmte Anordnung der Wimpern, etwa in einem Spiralband, konnte ich nicht wahrnehmen.

Mit Hilfe dieser Cilienbedeckung strudelt die *Kentrochona* Nahrungspartikel in ihren Trichter hinein; ich glaube nicht mit ROMPEL annehmen zu müssen, dass der obern Reihe grosser Cilien die Rolle eines Nahrungsfilters zukommt. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass sie durch ihre Stärke gegenüber den sehr kleinen Cilien der untern Peristomwand allein im Stande sind, Nahrung herbeizustrudeln. Ist dieselbe am Grund des Trichters angelangt, so tritt sie zunächst in einen tassenförmigen Schlund ein, welcher sich plötzlich in einen langen, gewundenen Oesophagus verengt. Durch diesen wird sie hindurch und in das Plasma gepresst, wobei sie von einer Vacuole umschlossen wird. Ein solcher Moment ist in Fig. 1 festgehalten. Die nämliche Figur zeigt uns auch, dass der Oesophagus eine energische S-förmige Krümmung nach rechts macht. Im Allgemeinen sehen wir also eine ziemlich weitgehende Uebereinstimmung mit *Spirochona*. Die Bewimperung erstreckt sich nicht auf die Wand des Oesophagus; sie scheint mir sogar oberhalb des tassenförmigen Schlundanfangs ihre Grenze zu haben.

Eine contractile Vacuole konnte ich nicht beobachten; jedenfalls habe ich trotz aufmerksamen Suchens die von ROMPEL im basalen Theil des Trichters gezeichneten Vacuolen nicht gesehen. Er giebt deren je 3 auf jeder Seite an, hat jedoch ihre Contraction nicht beobachtet. Ich glaube, dass er es dabei mit gequetschten Exemplaren zu thun hatte, welche die beim Absterben von Infusorien regelmässige Vacuolisirung im ganzen Plasma aufwiesen. Da das Vorhandensein einer contractilen Vacuole auch für *Spirochona* bezweifelt wird und

*Kentrochona* noch dazu ein marines Thier ist, so ist es wohl möglich, dass sie überhaupt kein derartiges Organ besitzt.

After und Defäcation habe ich ebenfalls nicht beobachtet.

### Nuclei.

In der Region des Rumpfes, welche sich unmittelbar an den Hals anschliesst, liegt der Makronucleus ventral vom Oesophagus. Derselbe ist stets in der Einzahl vorhanden und am lebenden Thier nur schwer und in schattenhaften Umrissen zu sehen. Gewöhnlich in seiner unmittelbaren Umgebung finden sich 3 bis höchstens 4 Mikronuclei.

Da ich von den letztern nur wenig berichten kann, will ich sie gleich an dieser Stelle abhandeln. Es sind ausserordentlich kleine Gebilde, welche am lebenden Thier überhaupt nicht wahrnehmbar sind. Bei gut differenzirter Färbung sind sie als scharf roth gefärbte, sehr kleine Kreise in der Nähe des Hauptkerns, oft über oder unter demselben gelegen, leicht zu erkennen. Es sind dies die Gebilde, welche ROMPEL für Centrosomen ansah. Durch den von mir gelieferten Nachweis (96) ihrer Theilung und ihr ganzes Verhalten erweisen sie sich als typische Mikronuclei. Eine feinere Structur ist bei ihrem geringen Umfang schwer zu erkennen; manchmal schien es mir, als seien sie, wie die Nebenkerne von *Spirochona*, in eine chromatische und achromatische Hälfte geschieden.

Die Spindeln der Nebenkerne sind im Verhältniss zum Ruhezustand recht gross. Der Vorgang ihrer Theilung verläuft durchaus nicht genau im gleichen Zeitabschnitt wie derjenige am Hauptkern. Gewöhnlich beginnen sie die Spindelbildung, bevor der Makronucleus sich zu diesem Geschäft anschickt, und die Reconstruction der Tochternebenkerne ist oft schon während der ersten Stadien der Hauptkernspindelbildung beendet. Besonders interessante Details konnte ich an ihnen nicht constatiren.

Die Angaben, welche ROMPEL über die Orientirung und den Bau des Hauptkerns im Ruhezustand gemacht hat, stimmen nicht mit der Regel überein. Der Hauptkern liegt gewöhnlich, wie oben erwähnt, in der Region dicht hinter dem Hals, und seine Längsausdehnung steht ungefähr senkrecht zur Längsaxe des Thiers. Weder er noch die Nebenkerne haben irgend einen Einfluss auf die Gestaltung des äussern Umrisses des Infusors. Nur in einigen Fällen, wo der Hauptkern aus unbekanntem Gründen in die Substanz der dorsalen Peristomtrichterwand zum Theil (vgl. Fig. 15) oder ganz eingewandert war, bedingte er selbstverständlich eine Vorwölbung dieser dünnen Wand.

Ebenso wie BALBIANI (95) es neuerdings für *Spirochona* betont hat, zeigt der Hauptkern von *Kentrochona* im Ruhezustand ein sehr wechselndes Bild. Dies bezieht sich nicht nur auf seine äussere Form, sondern ins Besondere auf die Anordnung seiner innern Bestandtheile. Eine Kernmembran ist wie bei den übrigen Infusorien so auch hier jeden Falls vorhanden, doch habe ich sie nicht mit aller Schärfe darstellen können.

Der Hauptkern bietet in seinem äussern Umriss gewöhnlich das Bild eines mehr oder minder gedrungenen Doppelkegels. Die meisten Individuen in meinen Präparaten zeigen uns einen dreitheiligen Kern, bei welchem an einem stark färbbaren mittlern Stück zwei Kegel einer schwach färbbaren, mehr oder minder granulirten Substanz ansitzen. In dem Mittelstück sehen wir die Hauptmasse der chromatischen Substanz des Kerns vereinigt, während die beiden Kegel im Grossen und Ganzen das Achromatin repräsentiren. Doch scheinen sie mir niemals ganz frei von geringen Chromatinbeimengungen zu sein, ebenso wenig wie das Mittelstück von Achromatin.

Wie uns jedoch die Fig. 14 beweist, handelt es sich im Grunde genommen hierbei doch nicht um drei gesonderte Theile des Kerns, sondern wir sehen um einen spindelförmigen Achromatinkörper einen Ring chromatischer Substanz gelagert, welcher letzterer nicht immer allseitig zum Zusammenschluss gelangt. Somit steht diese Form des Ruhekerns in keinem principiellen Gegensatz zu der in den Figg. 16 c, e u. i dargestellten zweitheiligen Form. In diesen Abbildungen sehen wir die beiden Substanzen des Kerns ziemlich scharf in je einer Ansammlung von einander gesondert. Wir finden auch mitunter, wie es auch BALBIANI bei *Spirochona* beobachtete, färbbare und unfärbbare Substanz, ganz von einander getrennt, neben einander liegen. Ich glaube jedoch nicht, dass die beiden Kerne dann vollkommen aus je einer Substanz bestehen, und möchte, statt mit BALBIANI von einem chromatischen und einem achromatischen, von einem vorwiegend chromatischen und achromatischen Kerne reden. Immer lassen sich nämlich in dem sonst als achromatisch bezeichneten Kerntheil feine, mit Safranin färbbare Granulationen nachweisen; diese Angabe gilt nach meinen Erfahrungen nicht nur für *Kentrochona*, sondern auch für *Spirochona*. Dabei ist stets nur von dem ruhenden Kern die Rede.

Derselbe kann noch weitere Configurationen aufweisen, welche sein Aussehen in hohem Grade demjenigen des Makronucleus von *Spirochona* nähern. BALBIANI hat ja auch (95) von dieser Species Kernbilder abgebildet, welche den bisher beschriebenen sehr ähnlich sind;

diejenigen aber, welche ich jetzt erwähnen will, entsprechen mehr dem typischen, früher schon von HERTWIG (77) geschilderten Ruhekerne von *Spirochona*. Die Figg. 16 f, g u. h zeigen eine wachsende Abänderung vom bisher geschilderten Schema, und zwar in der Richtung, dass sich die achromatischen Hauben mit färbbaren Granulationen immer mehr erfüllen. In Fig. 16 f ist nur eine Seite von dieser Veränderung betroffen, während g u. h sie schon an beiden Hälften aufweisen. Ich sehe die chromatischen Brocken nur auf der Oberfläche des Achromatins vertheilt, und so erscheinen mir die Spaltbildungen nur als das durchschimmernde Achromatin einer im Kerninnern durchziehenden einheitlichen Masse. Aehnlich scheint es sich bei *Spirochona* zu verhalten, und es ist wohl möglich, dass ähnliche Bauverhältnisse der achromatischen Substanz wie bei dem Spalt in den Kernen der Oxytrichinen der ganzen Erscheinung zu Grunde liegen. Wie ich mir die Entstehung dieses Bildes denke, werde ich weiter unten bei der Besprechung der Telophasen der Kerntheilung erörtern.

Die Veränderungen, welche der Makronucleus während der Prophasen der Theilung erleidet, gipfeln darin, dass zunächst eine intensive Durchmischung der chromatischen und achromatischen Substanz erzielt wird. Bei der Durchmusterung einer reichen Anzahl von Kentrochonen lassen sich sämtliche Stadien auffinden, welche ins Besondere mit Hülfe der Analogie der *Spirochona* sich leicht an einander anschliessen lassen. Im Allgemeinen sondert sich in der Folge der Kern in zwei Hälften ähnlich wie bei *Spirochona*. Wir erkennen eine Kugel, welche Farbe nur in sehr geringem Grade angenommen hat, und um welche die gefärbte Kernhälfte sich wie eine Kappe auf der einen Seite herüberzieht (Fig. 17 a u. b). Die letztere nimmt dabei ungefähr die Form eines Napoleonhutes an und steht an den Rändern oft weit über die ungefärbte Kugel hinaus. Sie zeigt eine ziemlich dichte Consistenz, immerhin sind im Innern noch Granulationen zu erkennen. Der nicht gefärbte Theil erscheint dagegen ziemlich homogen und zeigt in seiner centralen Partie den Nucleolus, jenes Gebilde, welches ich in meiner vorläufigen Mittheilung als Nucleocentrum bezeichnete. Obwohl ich ihm nicht mehr die Bedeutung zuschreibe, welche mich zu dieser Benennung veranlasste, behalte ich dieselbe bei, einmal, weil er ja thatsächlich während der Prophasen der Theilung die Rolle eines Kerncentrums spielt, und ferner, um das Gebilde von den Nucleolen der Metazoenzellen zu unterscheiden.

Die nächsten Umbildungen treten darin zu Tage, dass sich die tiefgefärbte Kappe allmählich ringförmig um die farblose Kugel (die

Vacuole HERTWIG's) herumlegt (Fig. 17 c, d, e). Wir erhalten damit ein Bild, welches durchaus dem entsprechenden Stadium am Makro-nucleus von *Spirochona* gleicht. In derselben Weise wie bei diesem Infusor verlaufen auch die sich daran anschliessenden stürmischen Strömungserscheinungen, wie sich aus den betreffenden Präparaten erschliessen lässt. Am lebenden Material habe ich es nicht beobachten können; daran hinderte mich einmal die geringere Menge von Material, ferner die Ungunst des Objects und dann die Schwierigkeiten, welche sich der lang andauernden Beobachtung jeglicher Thiere im Meerwasser unter dem Mikroskop entgegenstellen.

Ich finde jedoch im conservirten Material die gleichen Bilder, wie sie die Untersucher von *Spirochona* beschreiben und welche zeigen, dass die färbbare Randzone zahlreiche flammenförmige Fortsätze über die „Vacuole“ oder in das Innere dieses Gebildes entsendet; alle diese sind auf das Nucleocentrum gerichtet und aus der Substanz des färbbaren Rings gebildet, wie dessen bei der Erscheinung auftretende Verschmälerung beweist (Fig. 17 f, Fig. 19).

Ein bemerkenswerther Unterschied gegenüber den gleichen Stadien des Kerns von *Spirochona* ist in dem Umstand gegeben, dass das Nucleocentrum nicht nur diese Periode heftiger Umwälzungen überdauert, sondern auch nicht selten bei den weitem Kernveränderungen seine scharfe Umgrenzung in mehr oder minder hohem Grade beibehält.

Nach der unter so stürmischen Erscheinungen vollzogenen Mischung der beiden Substanzen schliessen sich die Stadien an, welche zur zweipoligen Figur, zur Mesophase der Theilung führen. Wenn wir die Verhältnisse am Plasmaleib des Infusors berücksichtigen, so gehören zu diesen Stadien die Fig. 20—22, Figg. 17 g—l, Fig. 18, 23—26.

Es lassen sich jedoch diese Bilder so wenig mit den Erfahrungen an *Spirochona* in Einklang bringen, dass ich mich scheue, ohne den Vorgang am lebenden Thier verfolgt zu haben, daraus Schlüsse zu ziehen. Alles würde darauf hindeuten, dass die Theilung unter den Erscheinungen einer Kernknospung eingeleitet würde; der Kern bildet sehr häufig einen fingerförmigen Fortsatz gegen die Knospenanlage hin, und am distalen Ende bildet sich allmählich eine kleine Polplatte aus (Fig. 17 l, Fig. 22).

Ebenso wenig konnte am conservirten Material die Frage nach der Herkunft der Substanz der Polplatten gelöst werden. Während manches mir auf einen innigern Zusammenhang mit der „Vacuole“ zu deuten schien, konnte doch die Frage nicht entschieden werden, ob

die Polplatten durch Einströmen achromatischen Materials oder durch Zurückweichen des Chromatins entstehen.

Jedenfalls sehen wir in der nächsten Folge an zwei opponirten Enden des Kerns sich Polplatten ausbilden, deren allmähliches Wachstum die Figg. 23—26 anschaulich machen sollen. Während dieser Vorgänge geht der Kern aus seiner annähernd kugligen bis ellipsoiden Form in eine langgestreckte, bipolar differenzirte Figur über (Fig. 26, 28, 29).

Dabei pflegt das Nucleocentrum zu verschwinden, indem es sich offenbar allmählich auflöst; ich meine dies nicht in chemischem, sondern morphologischem Sinne. Ich glaube nicht, dass dieses Gebilde aus einer specifischen Substanz besteht, welche nun auf die beiden Tochterkerne vertheilt würde. Ich habe vielmehr die Ueberzeugung, dass das Nucleocentrum ähnlich, wie es BALBIANI bei *Spirochona* geschildert hat, aus Chromatin zusammengesetzt ist; ich bin weiterhin der Ansicht, dass wir es eher als eine res effecta, denn als eine causa efficiens auffassen müssen. In wie fern ich jedoch von der Auffassung BALBIANI'S abweiche, hoffe ich demnächst an dessen eigenem Object, von dem mir ein reicheres Material als von *Kentrochona* zur Verfügung steht, nachweisen zu können.

Für das Verständniss des Vorgangs der Polplattenbildung sind die Figg. 24, 25 u. 26 wichtig, welche auf einander folgende Stadien darstellen. Man ersieht aus denselben, dass die ganze Umlagerung der Substanzen ziemlich gleichmässig erfolgt. Dabei kommt es häufig vor, dass Chromatinpartikel an die peripheren Enden der Polplatten verschleppt werden; dass wir es hierbei nicht etwa mit Derivaten des Nucleocentrums zu thun haben, beweist einmal die häufig vorkommende Vielheit dieser Gebilde und ferner Bilder wie Fig. 26, wo das Nucleocentrum noch in ganzer Grösse erhalten ist, während zahlreiche chromatische Brocken den Rand der Polplatten einfassen.

Von diesem Stadium aus erreichen wir durch geringfügige Veränderungen den Beginn der Mesophase. Dieselbe ist vor allen Dingen durch das Auftreten einer streifigen Differenzirung bezeichnet; die Streifen ziehen sich von der geradlinigen Basis der einen Polplatte bis zur andern durch. Die Figg. 28 u. 29 zeigen uns ferner deutlich die von den frühern Autoren bei *Spirochona* schon beobachtete Vacuole in der Aequatorgegend der Spindel. Diese ist hervorgebracht durch ein Fehlen von achromatischer Substanz an dieser Stelle. Indem dieselbe sich innerhalb der Kernmembran nach den beiden Polen zu bewegt, wobei sie das an sich bewegungsunfähige Chromatin transportirt,

muss im Aequator eine Lücke entstehen, welche jedenfalls mit wässrigem Kernsaft ausgefüllt ist. Durch diese Erscheinung ist dann die kurz darauf eintretende starke äquatoriale Einschnürung zur Hantelform bedingt.

Das Chromatin, welches den Streifungen entsprechend mikrosomal in langen Reihen angeordnet war, zieht sich allmählich zu zwei ringförmigen Tochterplatten zusammen, welche ein dichtes Gefüge aufweisen.

Die Hantelform des Kerns zeigt nichts besonders Bemerkenswerthes. Die Figg. 31—36 zeigen uns verschiedenartige Bilder, in denen sie auftreten kann. Dabei ist vor allem hervorzuheben, dass die Polplatten nun nicht immer ihre regelmässige, etwa halbkuglige Form beibehalten; sie besitzen offenbar in ihrer achromatischen Substanz eine geringfügige amöboide Beweglichkeit, welche zudem noch durch die Kernmembran behindert wird (Fig. 34, 35).

Ferner enthalten die Polplatten in ihren peripheren Partien chromatische Partikeln in wechselnder Anzahl (Fig. 32—34). Dass ich dieselben als verschlepptes Chromatin auffasse, erwähnte ich schon; ich werde darauf unten noch einmal zurückkommen.

Das Chromatin hat sich in dichten Ringen, an denen nicht die geringste Structur nachzuweisen ist, allmählich immer mehr gegen die Pole verzogen; das nicht gefärbte Verbindungsstück, welches ausser der Membran manchmal noch wenig Achromatin enthält, schnürt sich immer mehr zusammen, bis es an einer Stelle durchreisst. Eine chromatische „Kernplatte“ konnte ich nicht nachweisen; es mag dies aber auch auf mein geringes Material zu schieben sein.

Die nun folgenden Telophasen und die Reconstruction der Tochterkerne verläuft, wie es scheint, in sehr einfacher Weise. Die Anordnungen der Kernsubstanzen ist ja bei den gerade aus einander gerissenen Kernhälften derart, dass nur eine sehr geringe Veränderung erforderlich ist, um das Bild eines ruhenden Kerns herzustellen. Man vergleiche die Figg. 37—41, und man wird sehen, dass, ob nun an der dem Aequator zugewandten Hälfte achromatische Substanz zurückgeblieben ist oder nicht, jeden Falls im Allgemeinen nur eine geringe Streckung des Kerns nothwendig ist, um die Bilder der Fig. 16 zu bilden. Eine principielle Umlagerung der Kernsubstanzen ist nicht mehr erforderlich und erfolgt auch nicht.

An Einzelheiten wäre noch anzuführen, dass wir bei diesen Stadien natürlich auch Kerne mit chromatischen Einschlüssen der Polplatten untermischt finden mit solchen, welche deren entbehren. Ich habe

nun die Ueberzeugung gewonnen, dass durch die Auflösung dieser Chromatinpartikel in kleinere Körner, welche sich über die Oberfläche des Achromatins verbreiten, Bilder des Ruhekerns entstehen, wie sie die Figg. 16 f, g u. h darstellen. Ferner ist nicht uninteressant die Mannigfaltigkeit der Entwicklungsstadien, während deren die Knospe das Mutterthier verlässt. Während die Figg. 37 u. 39 den Kern schon annähernd reconstruirt zeigen, hat derjenige der Fig. 42 der Knospennarbe noch einen langen Fortsatz entgegengestreckt, der, in eine feine Spitze ausgezogen, kaum von dem Tochterkern abgerissen zu sein scheint.

Fassen wir die Hauptdaten, welche sich aus den geschilderten Vorgängen der Kerntheilung ergeben, kurz zusammen, so sind wohl folgende die interessantesten Erscheinungen: Wir sehen in der Kerntheilung von *Kentrochona* eine mitotische Kerntheilung, welche in verschiedenen Charakteren einer Kernknospung zu ähneln scheint. Den angeführten Aehnlichkeiten in den Prophasen kann ich hier noch eine weitere Eigenthümlichkeit hinzufügen. Betrachten wir die Figg. 37—40 genauer, so werden wir erkennen, dass fast in allen Fällen der Kern der Knospe einen erheblich geringern Antheil der beiden Kernsubstanzen empfing, als ihn der Mutterkern für sich behielt. Ich habe dies nicht nur mit dem Zeichenapparat, sondern auch durch eine Reihe von directen Messungen festgestellt, deren Resultate ich am Schluss in der allgemeinen Maasstabelle mittheile.

Ferner sehen wir, dass bei dem ganzen Theilungsvorgang, wie bei den Kernen der Metazoen die achromatische Substanz als Trägerin jeglicher Bewegung functionirte. Sie wies dem unbeweglichen Chromatin Form und Ort an.

### Knospung und Entwicklung.

Ueber die Entwicklungsgeschichte der *Kentrochona* habe ich keine ausreichenden Beobachtungen machen können; dazu müsste man mit Musse und täglich frischem Material am Meeresstrand arbeiten können.

Die Knospung beginnt, ehe man am Kern Anstalten zur Veränderung deutlich wahrnehmen kann. Die Knospe liegt an der einen Seite, rechts oder links vom Peristom und dabei stark auf die Rückenseite des Mutterthiers hinübergeschoben.

Die Peristomanlage tritt zunächst als schmaler Spalt auf (Fig. 8 u. 25), der sich allmählich erweitert (Fig. 6). Indem die Knospe sich auch in der Längenausdehnung vom Mutterthier abschnürt, verlängert sich dieser Spalt, und es wölbt sich der eine Rand wulstig vor. Da-

durch wird am obern und untern Ende eine kreisförmige Mulde abgetrennt, von welchen die obere die Peristomanlage, die untere die Festheftungsstelle bezeichnen (Fig. 5 u. 39). Die weitere Entwicklung am Mutterthier ist in nichts von der Entwicklung der *Spirochona*-Knospe verschieden. Nach der Ablösung schwärmt die Knospe vom Mutterthier weg, um sich bald festzusetzen. Die Bewegung wird vermittelt durch eine Cilienauskleidung der ventralen Rinne, welche schon bei deren erstem Auftreten sichtbar wurde. Um die untere Mulde kann man wie bei *Spirochona* eine radiäre Strichelung erkennen, deren Zurückführung auf das Vorhandensein eines Stäbchenapparats mir nicht gelang.

Ebenso wenig war mein Material ausreichend zum Studium der Entwicklung des Peristoms und des Stiels. Jedoch scheint es mir sicher, dass wie bei *Spirochona* die untere Mulde der Festheftung dient; dabei würde die langgestielte Form in der bekannten Weise sich aufrichten müssen, während die aufliegende Form nur am vordern Ende beim Wachsthum eine Drehung erfahren würde. Von dieser Annahme ausgehend, bezeichnete ich im Vorhergehenden stets die Anheftungsseite bei den Bewohnern der *Nebalia*-Kiemen als ventrale Seite.

An dieser Stelle möchte ich noch erwähnen, dass ich einen primären Zusammenhang der Peristomanlage der Knospe mit dem Peristom des Mutterthiers in keinem Fall nachweisen konnte, vielmehr auch ganz junge Anlagen relativ weit entfernt von dem letztern auffand; da die entsprechenden Stadien von *Spirochona* aber schwer zu beobachten und in conservirtem Material kaum nachzuweisen sind, kann man aus dem Fehlen solcher Stadien in meinem Material keinen Schluss ziehen.

R. HERTWIG hat bei *Spirochona* gelegentlich die Bildung eines zweiten Sprösslings beobachtet, bevor der erst gebildete sich abgelöst hatte. Dies mag wohl auch bei *Kentrochona* vorkommen. Auch WALLENGREN hat solche Fälle von *Heliochona* beschrieben.

Durch fortgesetzte Knospung degeneriren die Nachkommen immer mehr und werden ganz klein und kläglich. Sie besitzen dann gar kein Peristom mehr oder nur den kümmerlichen Rest eines solchen (Fig. 44). Derartige Individuen wandern dann oft durch totale Knospung aus, genau in der Weise, wie der Vorgang für *Spirochona* geschildert wird. Der ganze Makronucleus und sämtliche Mikronuclei begeben sich dann in die Knospe, und es bleiben nur ein wenig Plasma und Theile der Pellicula zurück (Fig. 45).

### Conjugation.

Dass eine ähnliche Form der Conjugation vorkommt wie bei *Spirochona* und *Heliochona*, beweist Fig. 43. Ein gestieltes Individuum ist durch den Trichter mit einem andern verbunden, welches, bereits aufgerichtet, mit seiner Längsaxe die Fortsetzung derjenigen des andern Copulanten bildet. Die Kerne zeigen noch keine Veränderung. Man unterscheidet noch in jedem Thier seinen Makronucleus und seine 3 Mikronuclei.

### Systematische Stellung.

Es ist natürlich unzweifelhaft, dass wir es hier mit einer nahen Verwandten von *Spirochona* zu thun haben. Eine Differenz könnte nur entstehen über die Frage, ob die Aufstellung einer neuen Gattung für unser Infusor nöthig ist. Falls man die Gattung umstossen wollte, müsste man wegen der Morphologie des Peristoms und dessen Stacheln die vorliegende Art eher zu *Heliochona* als zu *Spirochona* ziehen. Ich glaube jedoch, dass die eigenartigen Verhältnisse des Stiels es erlauben, die Gattung noch vorläufig aufrecht zu erhalten.

Da wir in den letzten Jahren eine ganze Reihe neuer mariner Spirochoninen kennen gelernt haben, so ist es nicht ausgeschlossen, dass die nächste Zeit diese Gruppe überhaupt noch mehr anwachsen lassen wird. Daher dürfte eine Revision ihrer Systematik gerade jetzt recht undankbar sein.

Die von ERLANGER (97) in dem Referat meiner vorläufigen Mittheilung angeregte Frage, ob *Kentrochona* vielleicht identisch sei mit KENT's *Stylochona nebalina*, konnte ich nicht lösen, da mir trotz vielfacher Bemühungen KENT's Manual nicht zugänglich war. Die Gestalt der Exemplare vom Putzfuss lässt es immerhin nicht unmöglich erscheinen, dass die Art einmal als *Spirochona* beschrieben wurde. Die Faltenbildungen am Peristom lassen jedenfalls *Kentrochona* gegenüber *Spirochona* als primitivere Form erkennen, und es lässt sich morphologisch von ihr sowohl *Spirochona* als auch *Heliochona* ableiten.

---

**Maasse der *Kentrochona* und ihrer Theile.**

	Grösste Länge	Grösste Breite
Ganzes Thier		
grosse Exemplare . . . . .	40—60 $\mu$	25—38 $\mu$
kleine       " . . . . .	20—25 $\mu$	15—20 $\mu$
die Dicke des Thiers (dorsoventral) = 10—15 $\mu$		
Makronucleus . . . . .	12,5 $\mu$	10 $\mu$
davon Achromatin . . . . .	5 $\mu$	
Chromatin . . . . .	7,5 $\mu$	
Makronucleus einer Knospe (deren Mutterthier einen Kern mit den obigen Maassen besass) . . . . .	7,5 $\mu$	5 $\mu$
Peristomtrichter hoch . . . . .	10—25 $\mu$	28—50 $\mu$
Stiel aufliegender Exemplare . . . . .	2,5—3,5 $\mu$	} 1—2 $\mu$
" langgestielter Exemplare . . . . .	6—15 $\mu$	
Wabendurchmesser		
1) Alveolarsaum . . . . .	1—1 $\frac{1}{2}$ $\mu$	
2) Entoplasma . . . . .	1 $\frac{1}{2}$ $\mu$	

### Literatur.

---

- BÜTSCHLI ('89), Protozoen, in: BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 1.
- BALBIANI ('95), Sur la structure et la division du noyau chez le *Spirochona gemmipara*, in: Ann. Micrographie, 1895.
- BOVERI ('93), Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, in: Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, V. 29.
- CLAUS ('89), Ueber den Organismus der Nebaliden, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 8.
- DOFLEIN ('96), Ueber die Kerntheilung bei *Kentrochona nebaliae*, vorläufige Mittheilung, in: Zool. Anz., No. 510, 1896.
- V. ERLANGER ('95 u. '96), Referate in Zool. Ctrbl., V. 2, p. 76, u. V. 3, p. 309.
- ('97), Referat über DOFLEIN ('96) *ibid.* 1897, No. 3.
- HERTWIG, R. ('77), Ueber den Bau und die Entwicklung von *Spirochona gemmipara*, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 11.
- ('95), Ueber Centrosoma und Centralspindel, in: SB. Ges. Morph. u. Physiol. München, V. 4.
- ('96), Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies, in: Festschrift GEGENBAUR.
- ROMPEL, J. ('95), *Kentrochona nebaliae*, ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, in: Z. wiss. Zool., V. 58.
- WALLENGREN, HANS ('95), Studier öfver ciliata Infusorier, II, in: Acta Soc. Physiogr. Lund, V. 6.
- 

### Nachtrag bei der Correctur.

Während des Druckes der Arbeit erhielt ich noch durch die Liebenswürdigkeit der Herren Proff. BÜTSCHLI und SCHUBERG, welchen ich dafür besten Dank sage, das Buch von SAVILLE KENT, *A manual of the Infusoria* (London 1880—82). Nach dem Vergleich erscheint es mir wahrscheinlich, dass die mangelhaften Abbildungen und die lückenhafte Beschreibung KENT's sich mindestens auf eine Species des gleichen Genus beziehen. Da eine genaue Identificirung jedoch so gut wie unmöglich sein dürfte, erscheint es mir am gerathensten, vorläufig die ROMPEL'sche Gattung beizubehalten.

---

### Figurenerklärung.

#### Tafel 45 und 46.

Bezeichnungen, welche für sämtliche Abbildungen Geltung haben:

<i>b</i> Borste der <i>Nebalia</i> ,	<i>oe</i> Oesophagus,
<i>cr</i> Chromatinbrocken in den Polplatten,	<i>Pa</i> Peristomanlage,
<i>kn</i> Knospe,	<i>Po</i> Polplatten,
<i>m</i> Hauptkern, <i>m'</i> Hauptkern der Knospe,	<i>St</i> Stiel,
<i>μ</i> Nebenkern, <i>μ'</i> Nebenkern der Knospe,	<i>Sta</i> Peristomstachel,
<i>nb</i> Knospennarbe,	<i>v</i> Verdichtung am Ansatz des Stiels,
<i>nv</i> Nahrungsvacuole,	<i>y</i> spätere Anheftungsstelle der Knospe.

#### Tafel 45.

Fig. 1. *Kentrochona nebaliae* ROMPEL. Exemplar von einer Kiemenplatte. Nach dem Leben. ZEISS, Homog. Imm.  $\frac{1}{18}$ , LEITZ Ocular I. *b* Borste der *Nebalia*, *f* Fortsatz des Plasmaleibes des Infusors, *oe* Oesophagus, *nv* frisch gebildete Nahrungsvacuole.

Fig. 2. Desgl. *kn* Knospe, *Pa* Peristomanlage der Knospe.

Fig. 3. Desgl. *sta* Stacheln.

Fig. 4. Desgl. *r* Anheftungsstelle.

Fig. 5. Ein Exemplar von einer Borste des Putzfusses der *Nebalia*.

Fig. 6 u. 7. Desgl. Alle drei nach dem Leben.

Fig. 8. Desgl. conservirt und gefärbt (Borax-Karmin).

Fig. 9. Exemplar von einer Kiemenplatte, um die Anheftung zu demonstrieren (mit Eisenhämatoxylin gef.).

Fig. 10. Untere Hälfte eines Exemplars von einer Kiemenplatte.

Fig. 11. Exemplar von einem Relief der Kiemenplatte.

Fig. 12. Bild der Alveolenstructur nach einem Eisenhämatoxylinpräparat.

Fig. 13. Stadium des ruhenden Kerns.

Fig. 14. Ruhender Kern; zeigt ein nicht ganz geschlossenes Chromatinband.

Fig. 15. Ruhender Kern, zum Theil in die dorsale Wand des Peristomtrichters verschoben.

Fig. 16 a—i. Bilder des ruhenden Kerns; dunkel gehalten ist das Chromatin, hell die achromatische Substanz.

Fig. 17 a—l. Prophasen der Kerntheilung.

Fig. 18. Desgl. (Die sämtlichen Bilder sind von Borax-Karmin-Präparaten und gezeichnet mit Vergrößerung ZEISS  $\frac{1}{18}$ , LEITZ Oc. I od. III).

Fig. 19. Stadium der heftigen Strömungserscheinungen.

Fig. 20. Der Makronucleus beginnt in die Knospe einzuwachsen. Die Mikronuclei in Spindelbildung.

#### Tafel 46.

Fig. 21. Desgl. Das Exemplar enthält 4 Mikronuclei.

Fig. 22. Desgl., etwas vorgeschrittenes Stadium.

Fig. 23. Vacuole in der Mitte des Kerns.

Fig. 24. Beginnende Bildung der Polplatten.

Fig. 25. Desgl., etwas fortgeschrittenes Stadium.

Fig. 26. Desgl. Bildung der Polplatten ziemlich vollendet.

Fig. 27. Prophase der Kerntheilung bei einem Individuum vom Putzfuss.

Fig. 28. Mesophase der Kerntheilung; streifige Differenzirung.

Fig. 29. Desgl.

Fig. 30. Desgl., scheinbar aus knospenförmiger Prophase hervorgegangen.

Fig. 31. Chromatin in 2 Tochterplatten gespalten.

Fig. 32—36. Hantelform des Kerns, zur Telophase fortschreitend, indem die Tochterplatten aus einander rücken und die Verbindungsstelle sich verschmälert.

Fig. 37—40. Telophasen der Kerntheilung. Beginn der Reconstruction der Tochterkerne.

Fig. 41 u. 42. Reconstruction der im Mutterthier zurückbleibenden Kerne nach Ablösung der Knospe.

Fig. 43. Copulation. Mit dem Index 1 und 2 sind die jedem der Copulanten angehörigen Kerne bezeichnet.

Fig. 44. Durch fortgesetzte Knospung stark degenerirtes Individuum.

Fig. 45. Desgl., in totaler Knospung begriffen.

## Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

### II. *Kentrochonopsis multipara* n. g. n. sp., ein Infusor mit multipler Knospung.

Von

Dr. Franz Doflein.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

---

Hierzu Tafel 47.

Die Mittheilungen, welche ich über diese neue peritriche Infusorien-species machen will, sind auf ziemlich lückenhafte Beobachtungen gegründet. Das Thier lebt unter den nämlichen Verhältnissen wie *Kentrochona* auf den Kiemenplatten von *Nebalia geoffroyi*; ich fand es erst im Lauf der Untersuchung unter meinem conservirten Material auf, habe daher gar keine Beobachtungen über das Aussehen des lebenden Thiers und seine specielle Biologie anstellen können.

Der Grund, welcher mich veranlasst, meine Erfahrungen trotz ihrer Lückenhaftigkeit und zwar in diesem Zusammenhang zu veröffentlichen, liegt einmal in den engen Beziehungen der Lebensweise und in der Verwandtschaft dieser Form zur *Kentrochona*, dem Gegenstand der vorhergehenden Studie, dann aber vor allem in den merkwürdigen Fortpflanzungserscheinungen, welche in der Art bei ciliaten Infusorien noch nicht bekannt geworden sind.

*Kentrochonopsis multipara* ähnelt in ihrer äussern Erscheinung sehr der *Kentrochona nebaliae* ROMPEL. Man ist zunächst versucht, sie Angesichts der Formvariabilität des letztern Infusors für ein etwas deformirtes Exemplar dieser Art zu halten. Ich war Anfangs geneigt, in der Erscheinungsweise der *Kentrochonopsis* ein Product der Conjugation bei *Kentrochona* zu erblicken. Man wird dies Bildern gegenüber, wie sie Fig. 4 darstellt, verzeihlich finden.

Wir finden jedoch schon von vorn herein unser Infusor durch seine bedeutendere Grösse von *Kentrochon* unterschieden. Fassen wir zunächst die äussere Form ins Auge, so sehen wir wie bei sämtlichen Angehörigen der Familie der Spirochoninen den Körper in 3 Abschnitte getheilt: ein annähernd trichterförmiges Peristom, einen Hals und den eigentlichen Körper.

Das Peristom ist nicht sehr gross, seine Höhe beträgt meist ein Drittel der Körperlänge, seine Breite übertrifft die grösste Breite des Körpers selten, bleibt oft sogar hinter derselben zurück. Der Trichter ist von stark gewulsteten Lippen eingefasst (Fig. 1—3), welche in ihrer Substanz sämtliche Körperschichten enthalten. Diese lippenartigen Ränder setzen sich in eine Anzahl von Stacheln fort. Diese sind es besonders, welche die Aehnlichkeit mit *Kentrochona* herbeiführen. Jedoch scheinen sie von den Peristomstacheln dieses Infusors morphologisch und functionell abzuweichen, indem sie mir den Eindruck machen, weder rein pelliculare Gebilde, noch eigentliche Stützorgane zu sein. Doch enthalte ich mich aus Mangel an genügenden Beobachtungen einer entschiedenen Meinungsäusserung über die Natur dieser Stacheln. Im Innern senkt sich das Peristomfeld ein, und ein enger Endtheil desselben führt zur Mundöffnung. Dieser verengerte Theil entspricht nicht dem Oesophagus, denn er zeigt sich deutlich mit Wimpern besetzt. Das ist auch die einzige Spur von Bewimperung, die ich an meinem Material nachweisen konnte.

Die Form des eigentlichen Körpers, zu welchem der ein wenig eingeschnürte Hals ohne weitere Eigenthümlichkeiten überleitet, ist kegel- bis schlank urnenförmig. Das Hinterende ist abgerundet, und die Befestigung des Thiers auf der Unterlage ist durch einen Stiel vermittelt, welcher kurz vor dem Hinterende von der wahrscheinlich ventralen Fläche entspringt. Dass es sich um die ventrale Fläche handelt, vermute ich zum Theil aus dem analogen Verhalten von *Kentrochona*, zum Theil erschliesse ich es daraus, dass die Knospen, welche im Allgemeinen bei den Spirochoninen dorsal entspringen, auf der dem Stiel abgewendeten Seite liegen.

Der Stiel selbst entspringt ohne weitere Structureigenthümlichkeiten, als höchstens einen einfachen Wulst an seinem Ursprung zu zeigen (Fig. 2). Er heftet sich mit einer geringen Verbreiterung an der Unterlage fest.

Ueber den feinern Aufbau des Plasmaleibs sowie über Vacuolen u. s. w. habe ich keine Beobachtungen.

Auch mit einer detaillirten Schilderung dessen, was ich an den

Kernen beobachtete, will ich mich nicht aufhalten; denn schon bei Gelegenheit der Studie über *Kentrochona* überzeugten wir uns, dass der Aufbau der Kerne sich nur an einem grossen Material verstehen lässt. Immerhin lehrt uns der Vergleich mit *Kentrochona* und *Spirochona*, dass wir es mit einem ähnlich gebauten Makronucleus zu thun haben. Darauf weisen besonders die Figg. 1 u. 4 hin. Wir erkennen Chromatin und Achromatin, und wie Fig. 3 u. 4 lehren, tritt auch ein Nucleocentrum im Verlauf der Theilung auf. Ueberhaupt scheint die Kerntheilung mit derjenigen von *Kentrochona* viele Aehnlichkeit zu besitzen.

Das ruhende Infusor zeigt regelmässig 6 Nebenkerne, deren Vermehrung bei der Knospung zu einem wahren Gewimmel dieser Gebilde führt (Fig. 1, 4 u. 5).

Betrachten wir nun die Fortpflanzung, so können wir vor allen Dingen feststellen, dass bei unserm Infusor sich Veränderungen der Kerne zeigen, bevor der Plasmaleib irgend ein Anzeichen der Knospbildung aufweist. Sämmtliche Exemplare, welche ich in Vermehrung begriffen fand, hatten eine multiple Knospung oder bereiteten durch fortgesetzte Theilung ihrer Nebenkerne eine solche vor.

In Fig. 6 sehen wir ein Thier mit 4 Knospen, Fig. 7 hat deren sogar 7. Bei so starker Knospung zeigt das Peristom eine gewisse Rückbildung, die langen Stacheln verschwinden; wir sehen an demselben allerlei regellose zackige Fortsätze. Bei sämmtlichen von mir beobachteten Knospen zeigten die Kerne deutlich chromatische und achromatische Theile und glichen den Kernen von *Kentrochona*. Jede Knospe erhält wohl regelmässig 6 Nebenkerne; diese lassen sich nicht immer alle auffinden, was darauf zurückzuführen sein wird, dass sie zum Theil unter dem Hauptkern liegen.

Ferner kann man an den einzelnen Knospen deutlich die Anlage des Peristoms erkennen. Es ist eine ventrale Rinne in der nämlichen Weise ausgebildet, wie wir es bei den Spirochoninen stets finden.

Die Knospen lassen sich nicht als verschiedenartig erkennen, doch ist kein Zweifel, dass in den Figg. 6 u. 7 die Entwicklung von rechts nach links fortgeschritten ist.

In der Gegend des untern Endes der ventralen Rinde sind bei den Knospen eigenthümliche Anhäufungen färbbarer Substanz regelmässig vorhanden. In ihrer Anordnung scheinen dieselben ein wurstartig verschlungenes Band zu bilden; eine gewisse Unbestimmtheit in Form und Färbung erinnerte mich Anfangs sehr an die Bilder des bei der Conjugation zerfallenden Makronucleus. Die Anordnung um

die spätere Festheftungsstelle (vergl. besonders Fig. 5) lassen einen Zusammenhang mit dem Stielapparat vermuthen. Jedoch ist mir die eigentliche Bedeutung und Herkunft dieser Substanz räthsellhaft geblieben.

Nach Beendigung der Knospungsthätigkeit bleibt ein Makronucleus im Mutterthier zurück; derselbe nimmt eine bezeichnende Ruheform an (Fig. 7, 8). Es scheinen auch einzelne Mikronuclei zurückzubleiben; nach der Ablösung der Schwärmsprösslinge zerfallen diese wohl, denn sie sind dann nur noch durch unregelmässige Krümel von Chromatin nachzuweisen.

Ueberhaupt weisen die erhaltenen Bilder darauf hin, dass die Infusorien nach dem Acte so intensiver Fortpflanzung den physiologischen Tod sterben. Ich habe keine Spur davon gesehen, dass solche Thiere sich regenerirt hätten, und gerade von solchen verlassenen Mutterthieren hatte ich fast am meisten Material.

Eine derartig multiple Knospung ist bei Infusorien noch nicht bekannt geworden, wenn wir etwa absehen von den Anoplophryen und Benedenien. Diese Fälle kann man aber nicht direct mit der *Kentrochopsis* vergleichen.

Es wäre nun von grossem Interesse, zu erfahren, wie sich die Kerne bei den einzelnen Theilungen verhalten: ob es sich um eine successive Theilung des Makronucleus des Mutterthiers handelt oder ob sich die erst entstandenen Knospen selbständig weiter theilen. Eine eigentliche simultane Knospung, vergleichbar derjenigen bei gewissen Suctorien, halte ich jeden Falls in Hinblick auf die Figg. 4 u. 5 für ausgeschlossen.

Ich glaube, die Aufstellung einer neuen Gattung ist durch die eigenartigen Verhältnisse am Peristom hinreichend begründet; doch will ich sie immerhin, ehe wir die Lebensgeschichte der *Kentrochopsis multipara* genauer kennen gelernt haben, nur als vorläufige Gattung bezeichnen; die grosse äussere Aehnlichkeit mit *Kentrochona* liess mich den Namen wählen. Den Artnamen brauche ich wohl nicht besonders zu begründen.

Die genauere systematische Stellung ist auch noch nicht sicher zu bestimmen, doch gehört die Gattung jedenfalls zur Familie der Spirochoninen.

### Figurenerklärung.

---

#### Tafel 47.

- Fig. 1. Ruhendes Thier. (Bezeichnungen dieselben wie in Studie I.)  
Fig. 2. Desgl., auf einer Borste aufsitzend.  
Fig. 3. Erste Anzeichen der Knospung durch Spindelbildung der Mikronuclei.  
Fig. 4. Beginnende Knospung; eine Knospe gebildet; Hauptkern des Mutterthiers in Theilungsprophase.  
Fig. 5. Beginnende Knospung.  
Fig. 6. Individuum mit multipler Knospung. *N* räthselhafte färbare Substanz.  
Fig. 7. Desgl.  
Fig. 8. Von den Knospen verlassenes Mutterthier in beginnender Degeneration. *y* Brocken chromatischer Substanz.
- 

Von Literatur wäre in diesem Falle nur BÜTSCHLI'S Protozoenwerk anzuführen.

---







Fig. 1.

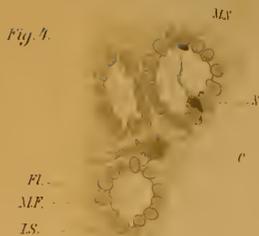


Fig. 4.



Fig. 8.



Fig. 10.



Fig. 13.

Fig. 2.

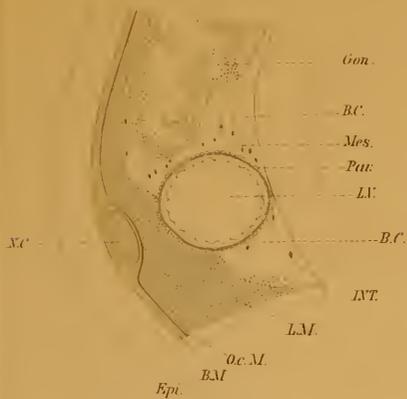


Fig. 9.



Fig. 5.



Fig. 11.



Fig. 14.

Fig. 12.

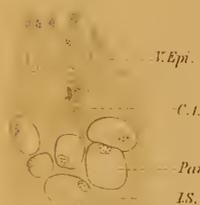


Fig. 7.

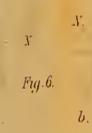


Fig. 6.

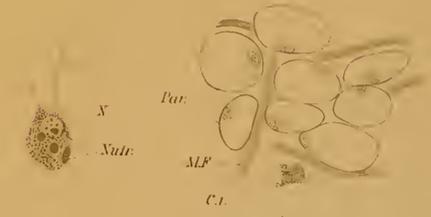
Fig. 6.



Fig. 3.



Fig. 15.









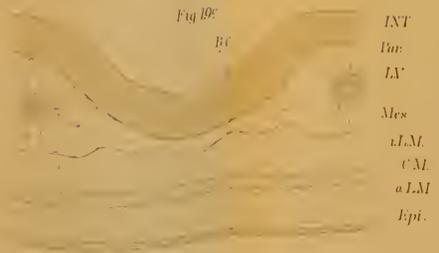
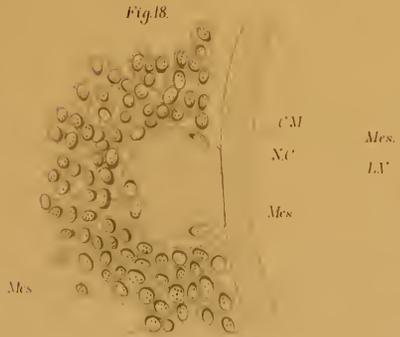
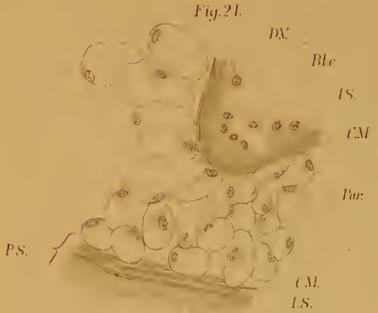
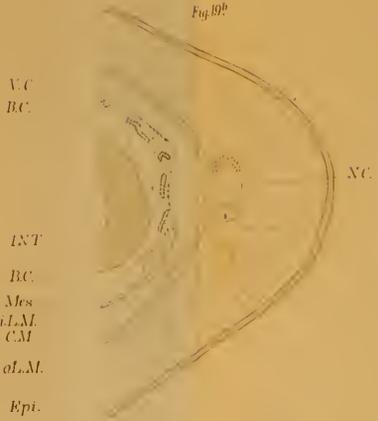
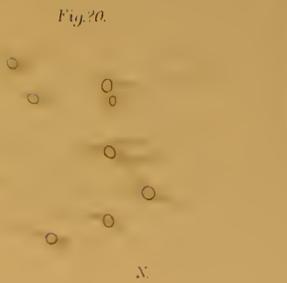
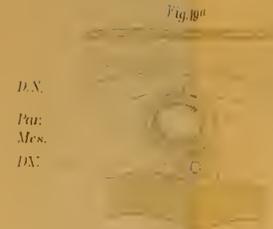
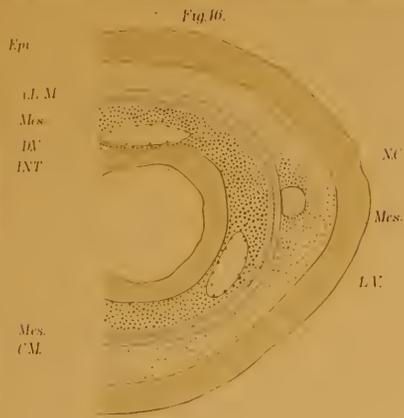








Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31.









Fig. 32.

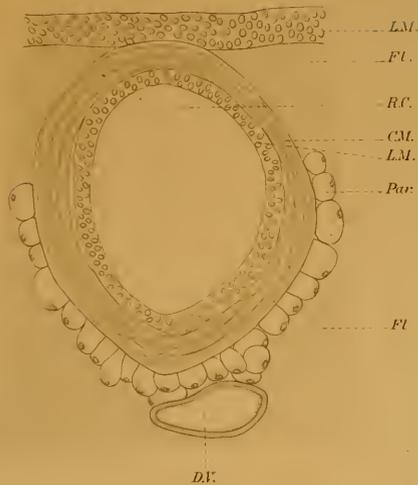


Fig. 33.

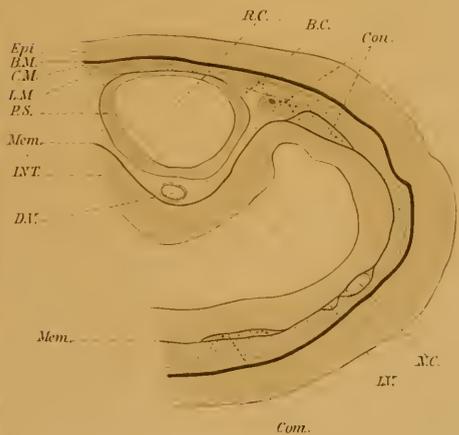


Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 37.

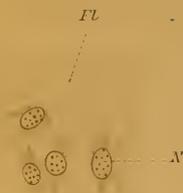


Fig. 38.



Fig. 39.

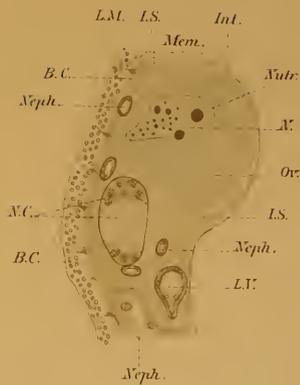


Fig. 40.

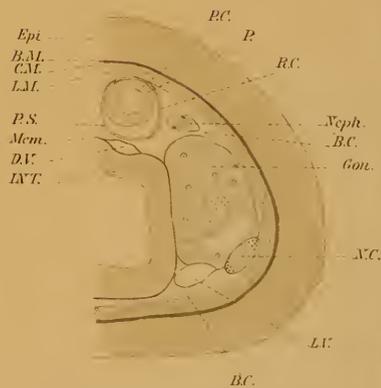
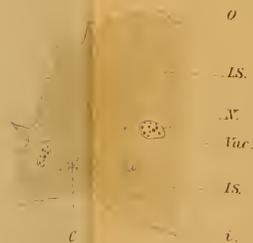


Fig. 36.









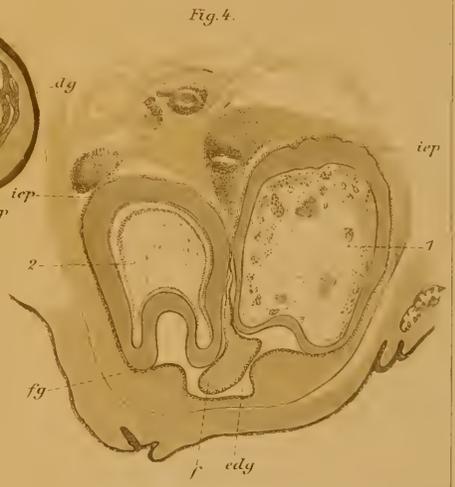
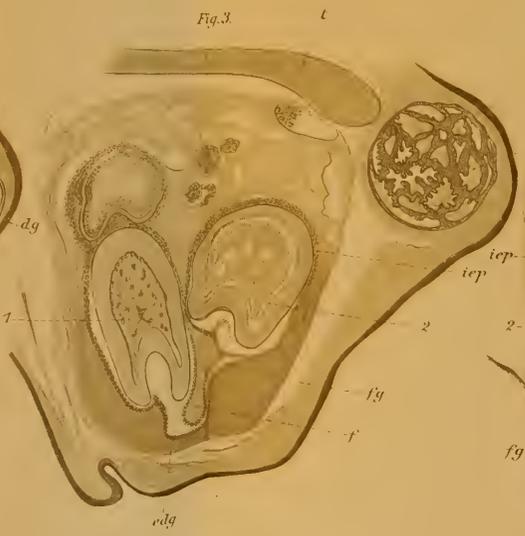
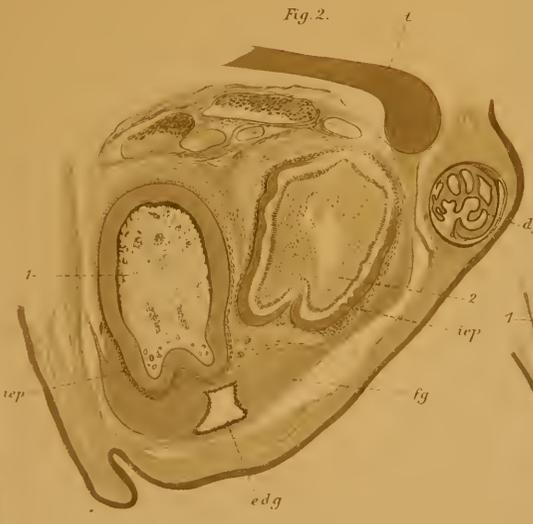
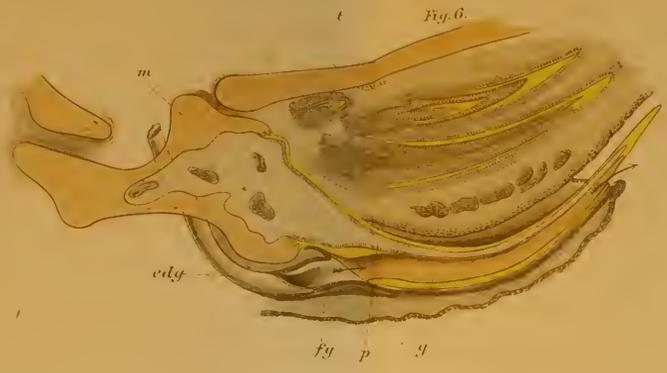
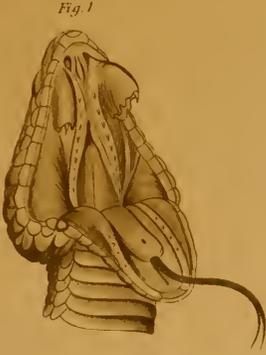








Fig. 13.

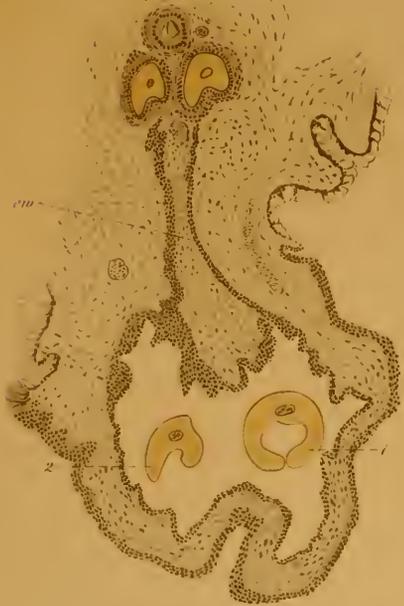


Fig. 7



Fig. 10.

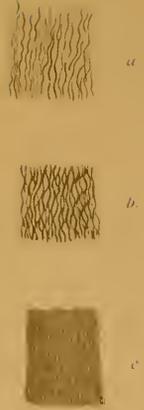


Fig. 12.

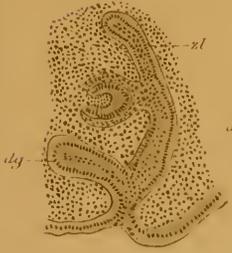


Fig. 11.



Fig. 8.

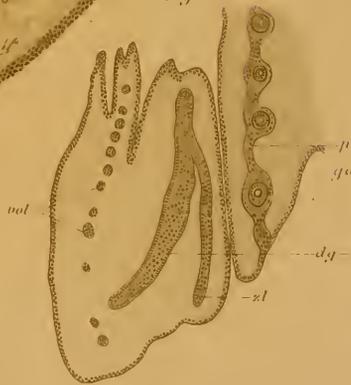


Fig. 9.









Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 19.



Fig. 18.











5

6



1

2

3

4



7

8

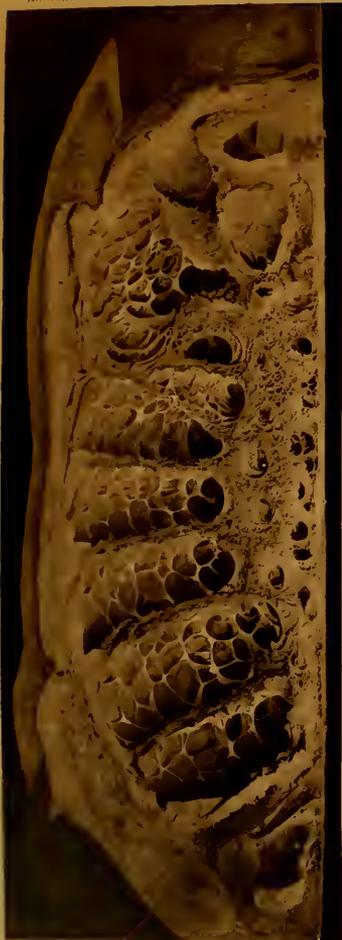
9

10









13

Ph Uhl, Phot



14

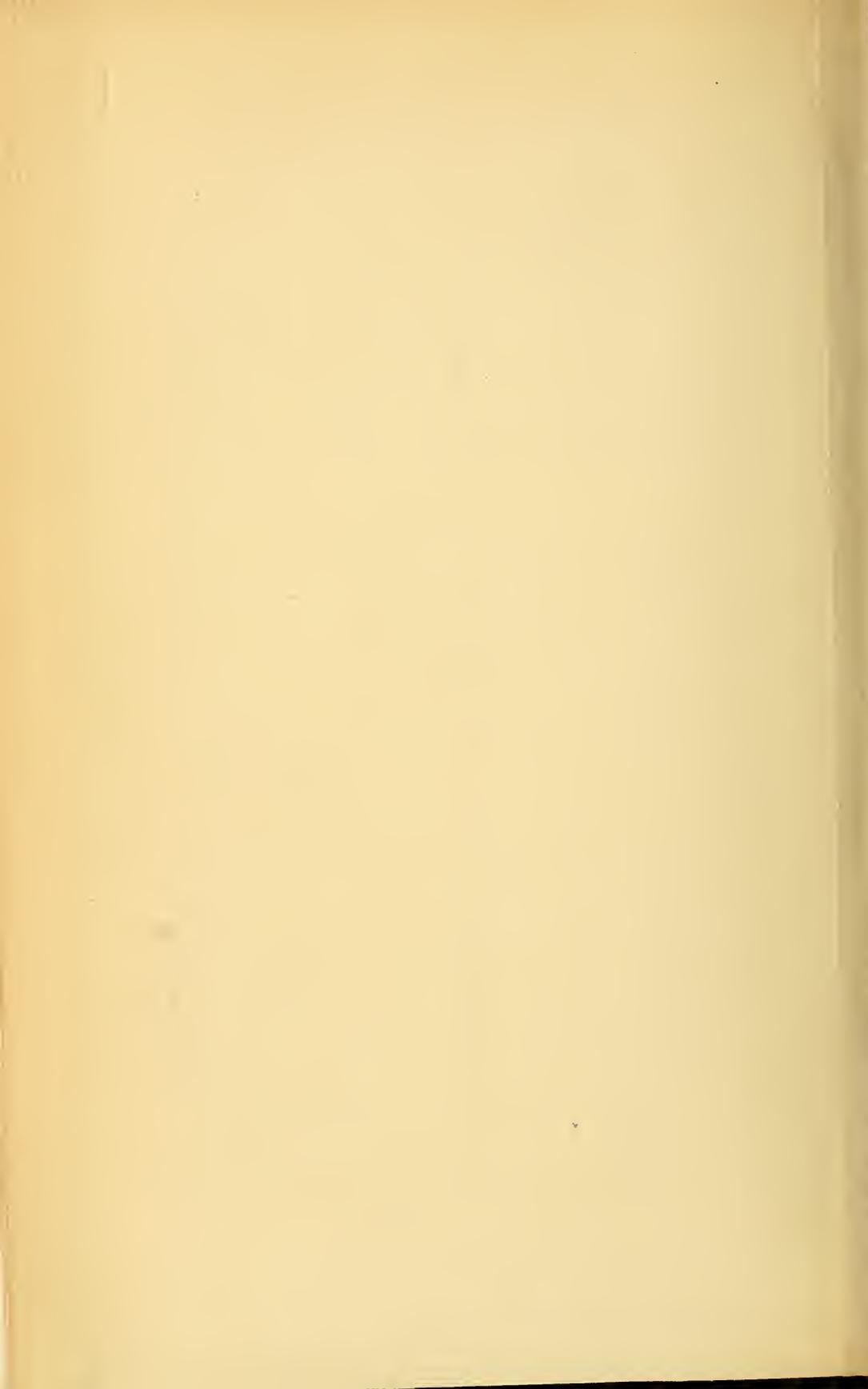


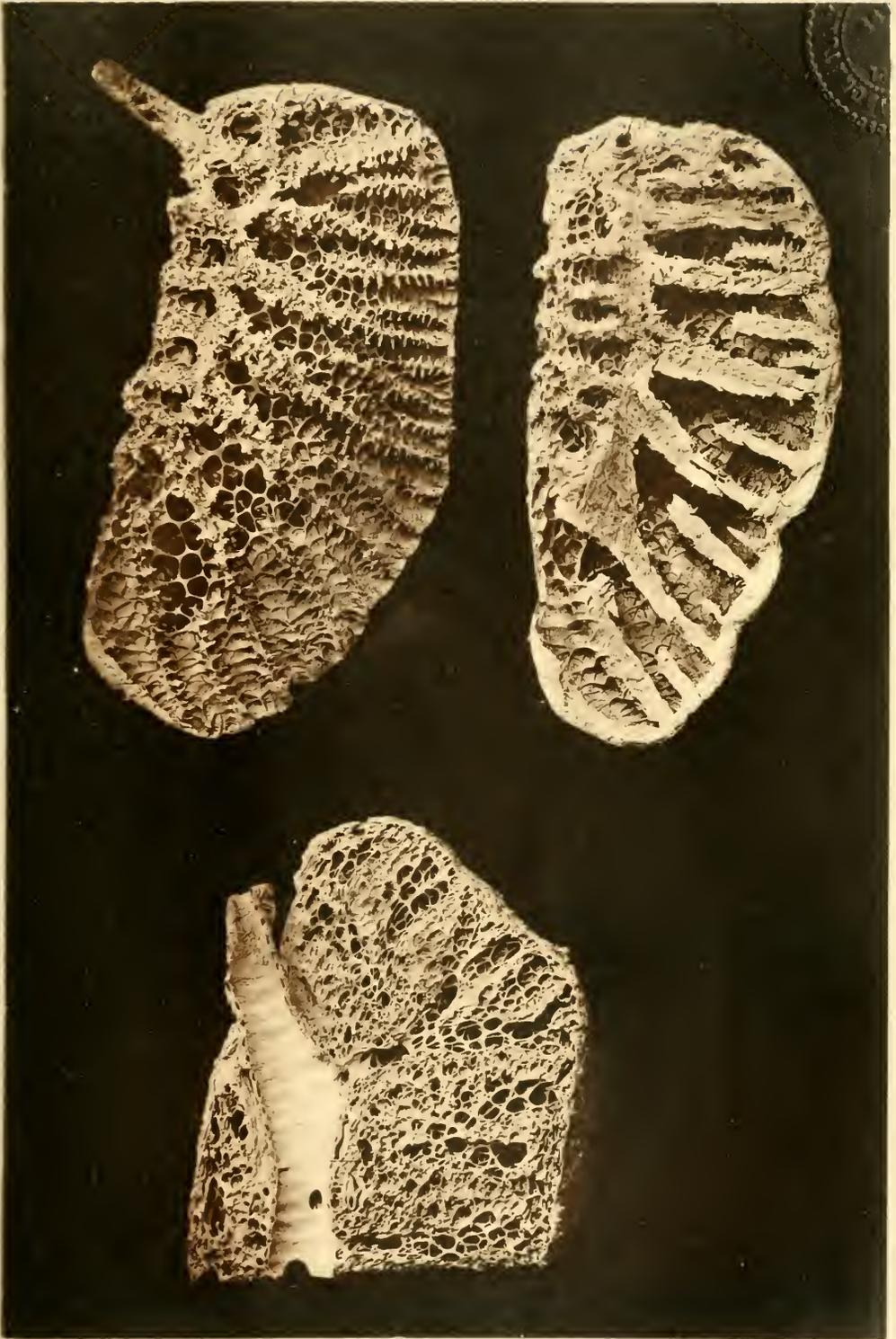
11



12

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.











18

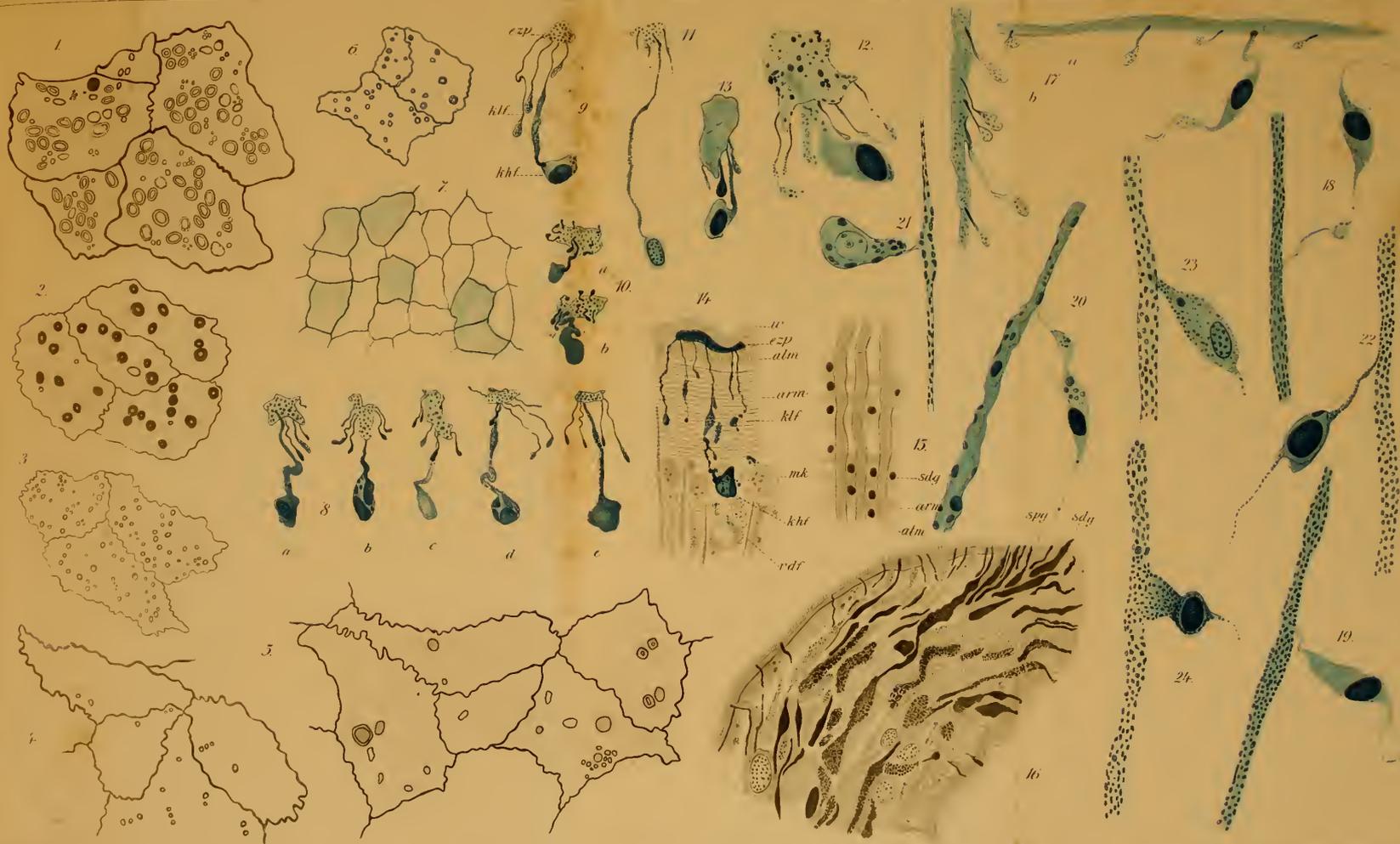
19



20

21



















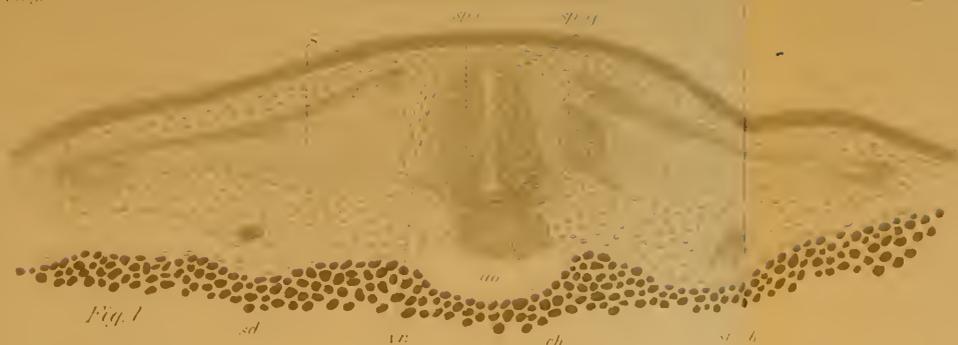


Fig. 1



Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5



Fig. 6

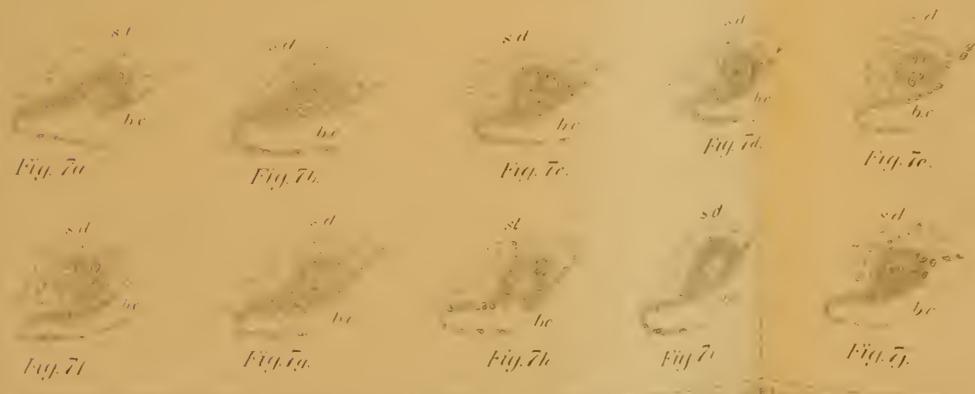


Fig. 7a

Fig. 7b

Fig. 7c

Fig. 7d

Fig. 7e

Fig. 7f

Fig. 7g

Fig. 7h

Fig. 7i

Fig. 7j



Fig. 8a

Fig. 9a

Fig. 8b

Fig. 9b

Fig. 8c. coc. p

Fig. 9c

Fig. 8d. coc. p

Fig. 9d

Fig. 8e

Fig. 9e

Fig. 8f

Fig. 9f

Fig. 8g

Fig. 9g

Fig. 8h

Fig. 9h

Fig. 8i

Fig. 9i



Fig. 11.

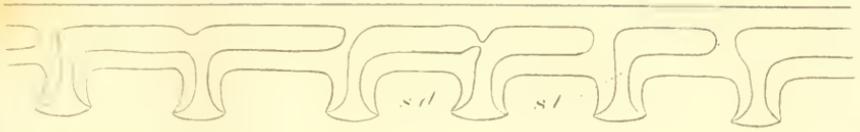


Fig. 10.

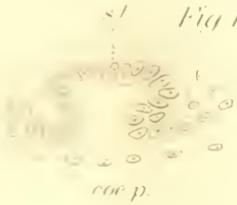
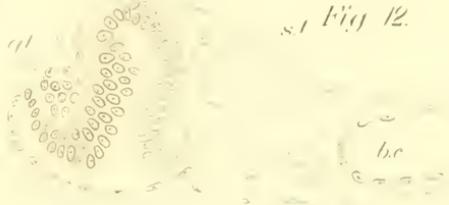


Fig. 12.



qt

coc.p.

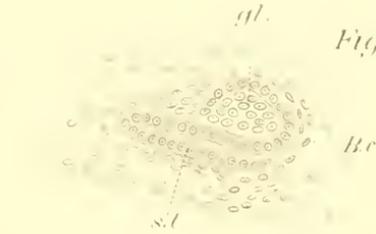
Fig. 13.

Br.



s.d.

Fig. 14.

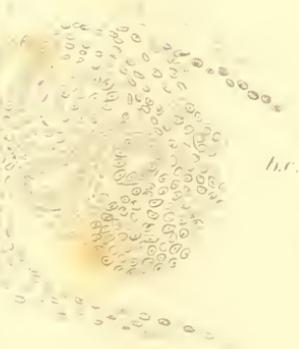


qt.

s.t.

Fig. 15.

prt.



h.c.

Fig. 16.



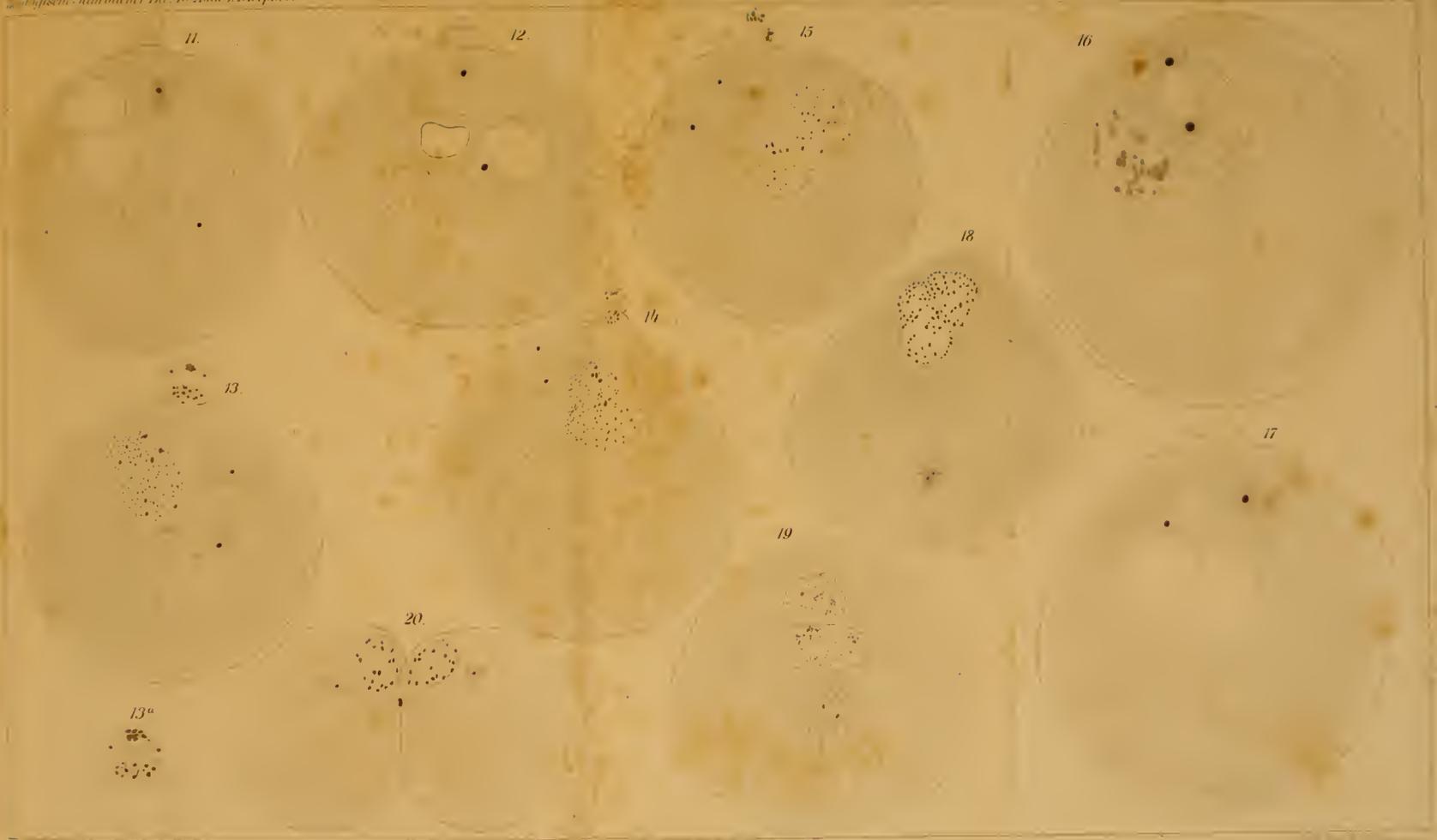
h.c.

prt.

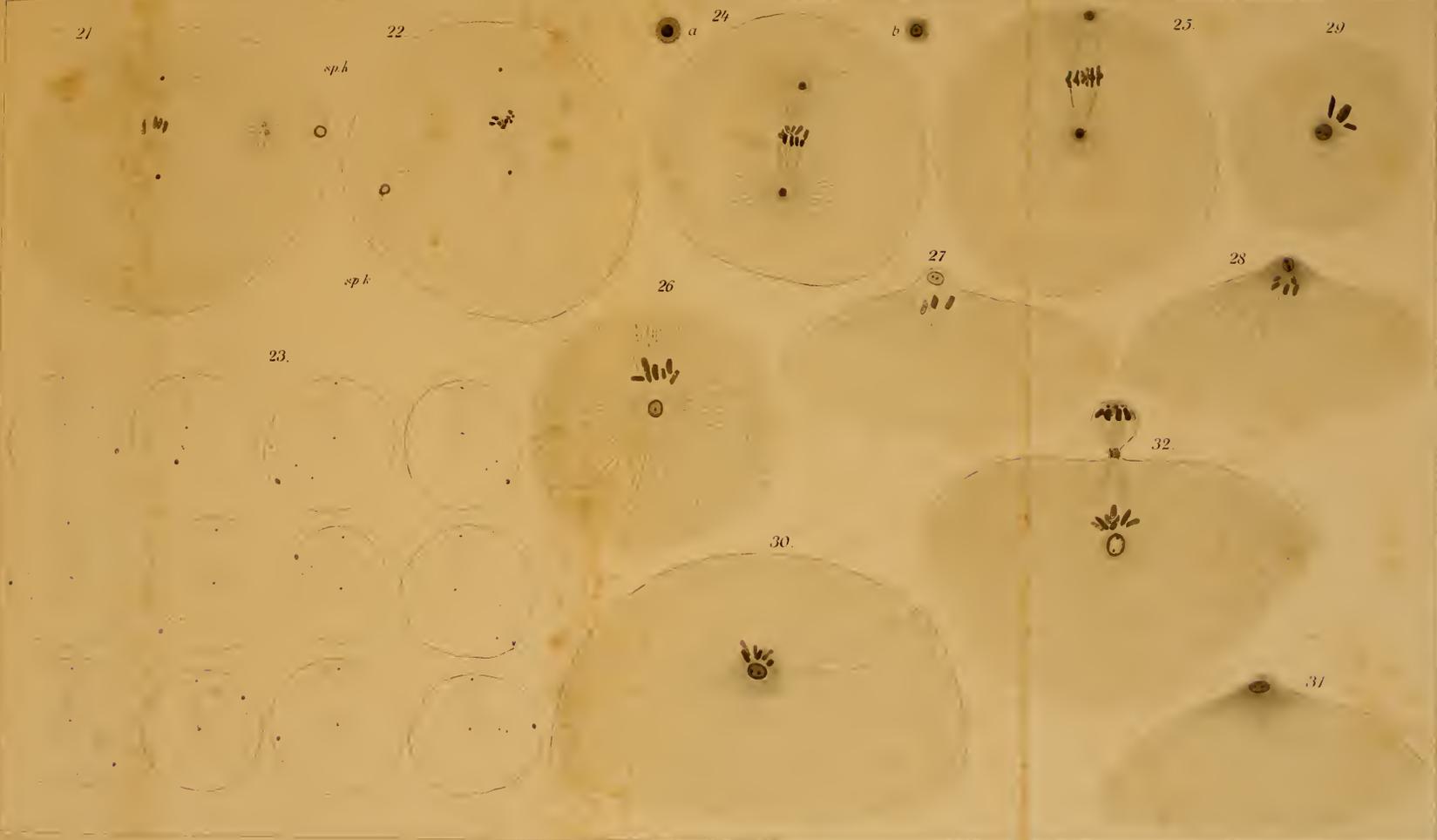














33.

35

37

40

34.

36.

41.

44<sup>b</sup>

42

44<sup>a</sup>

36<sup>a</sup>

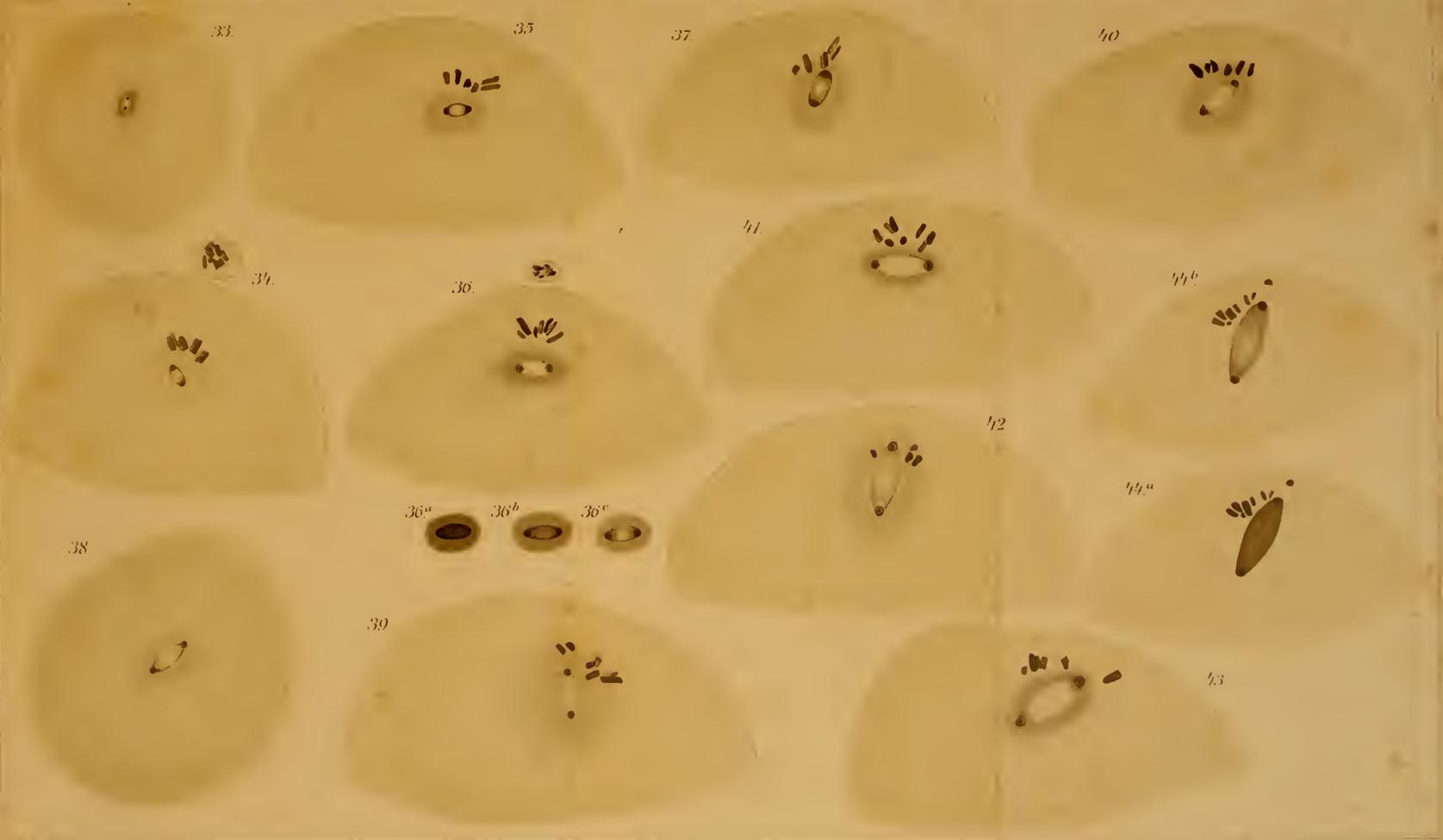
36<sup>b</sup>

36<sup>c</sup>

38

39

43

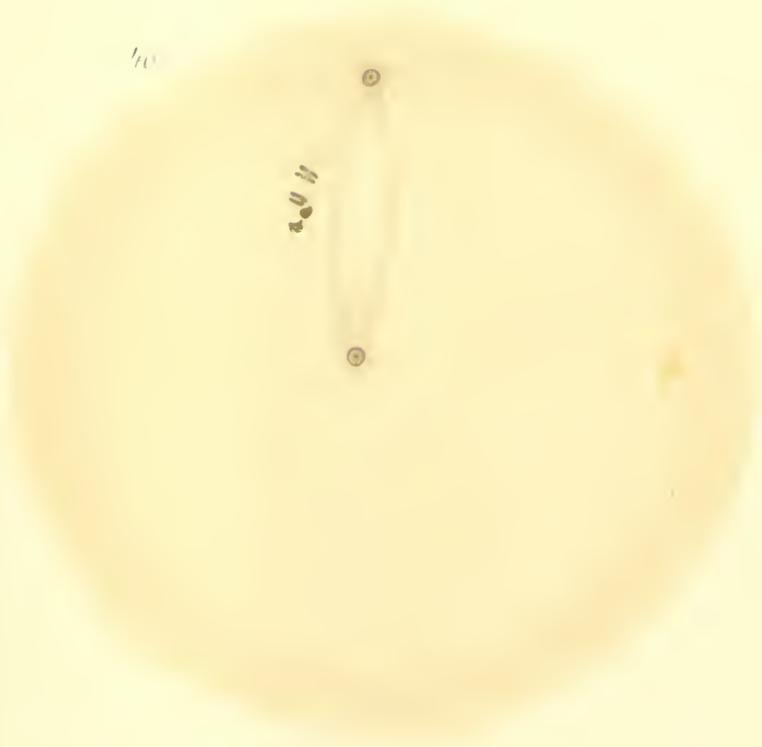




17



18



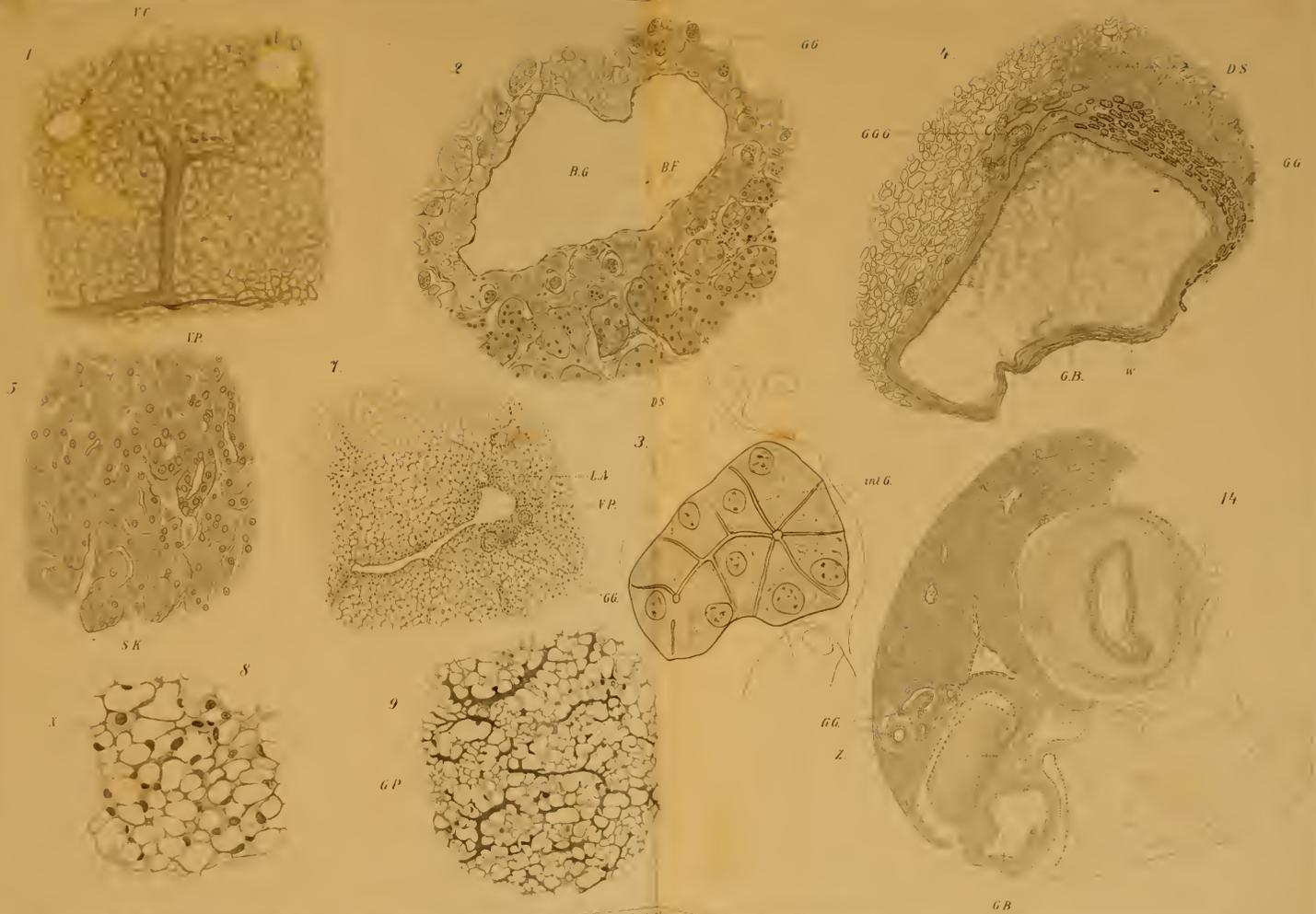


















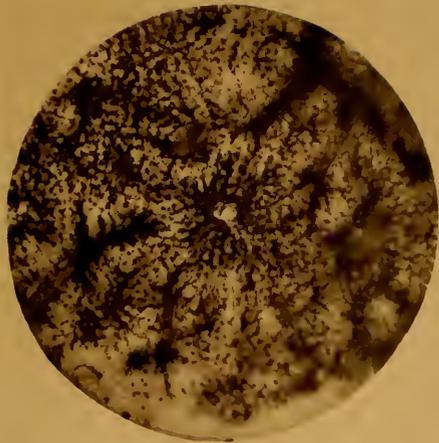


Fig. 10.



Fig. 6.

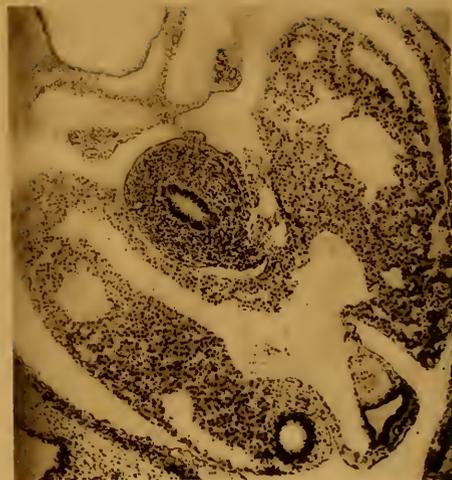


Fig. 12.

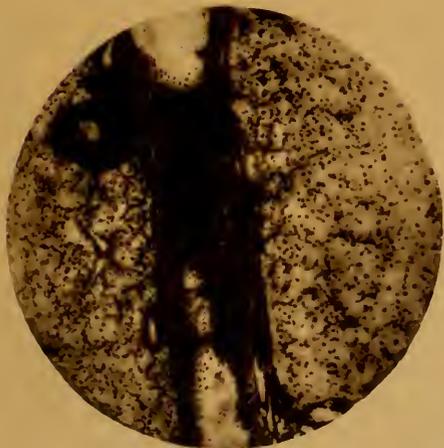


Fig. 11.

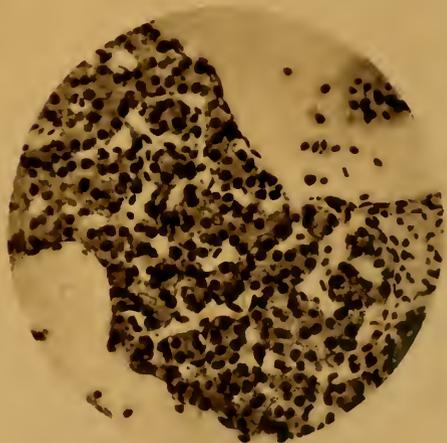
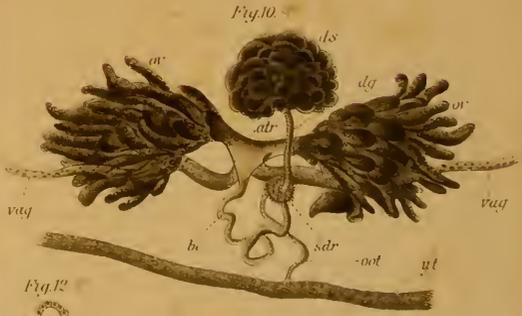
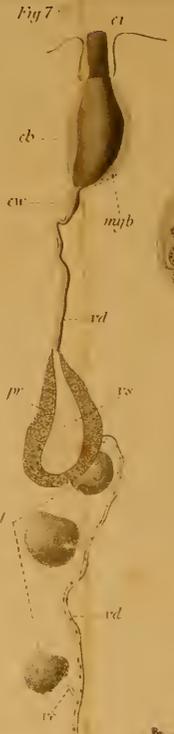
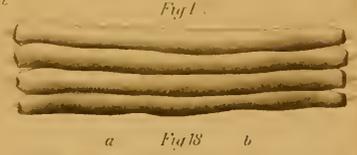
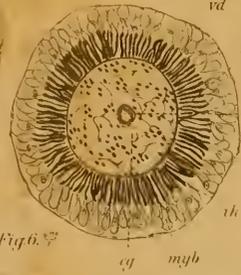
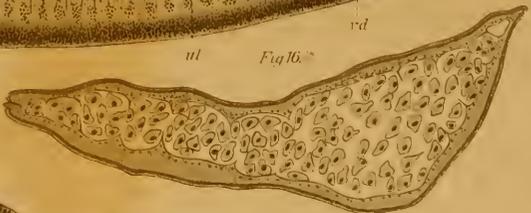
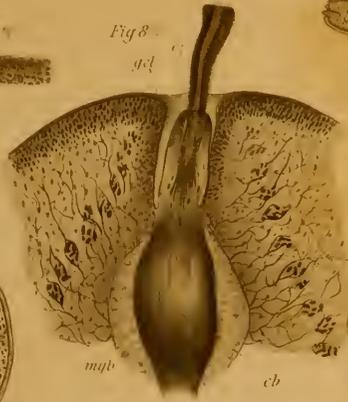
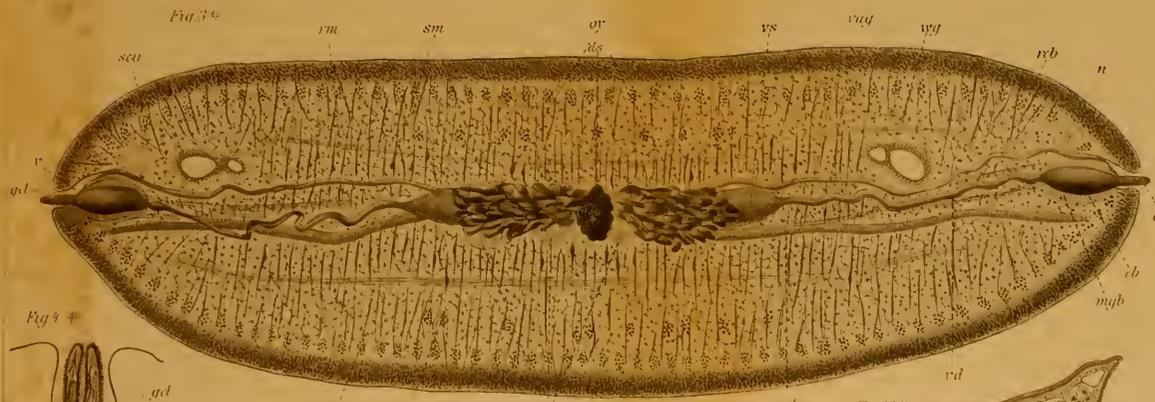


Fig. 13.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

crayondruck v. J. B. Schöbner, München.







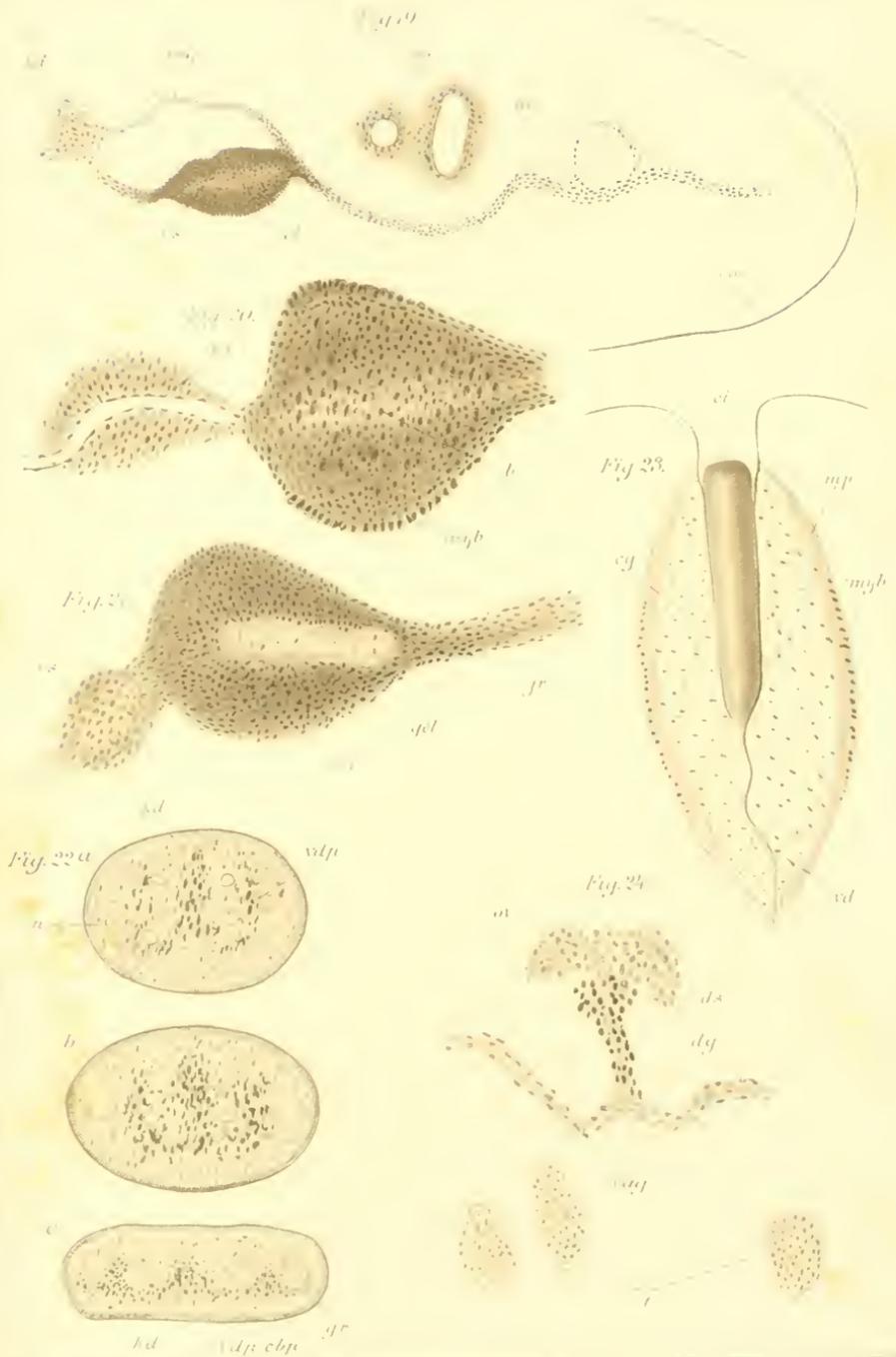










Fig. 1.



Fig. 3.



Fig. 2.



Fig. 4.



Fig. 5.

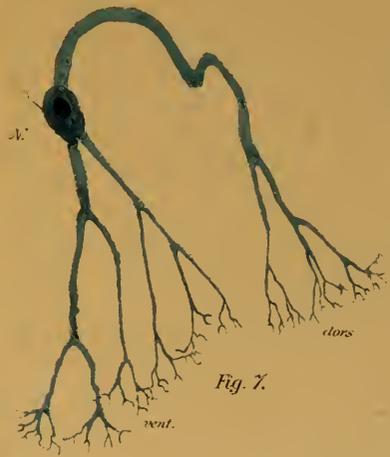


Fig. 7.



Fig. 6.









Fig. 13.



Fig. 14.

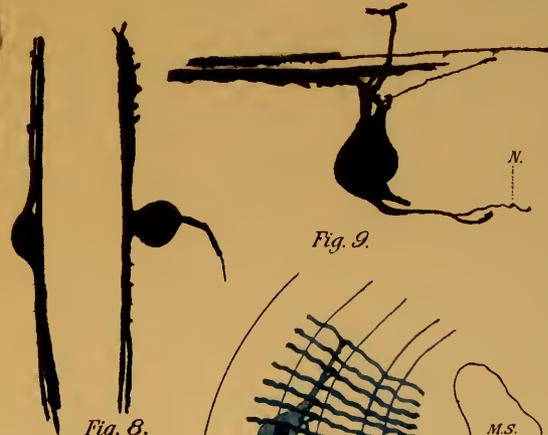


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 8.

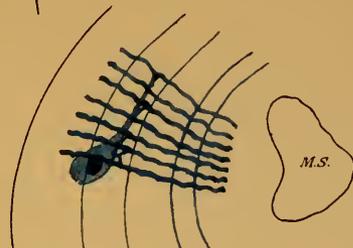


Fig. 16.

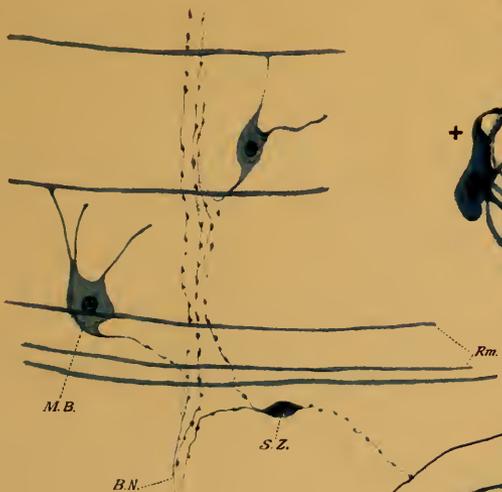


Fig. 15.



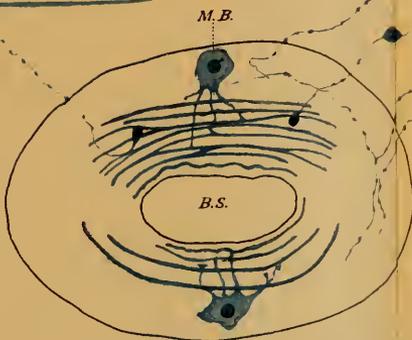
Fig. 12.



Fig. 11.



Fig. 17.









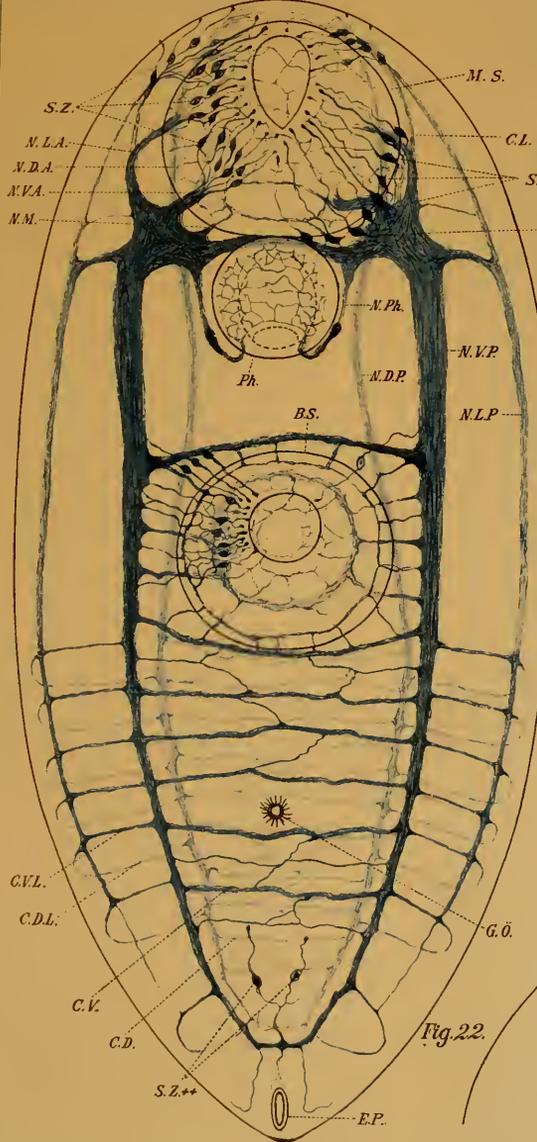


Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 20.



Fig. 21.

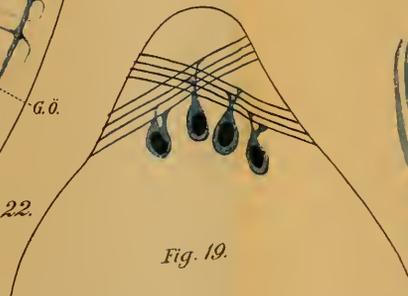


Fig. 19.

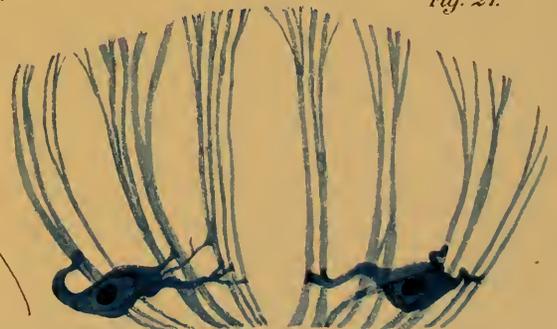


Fig. 18.









Fig. 26.

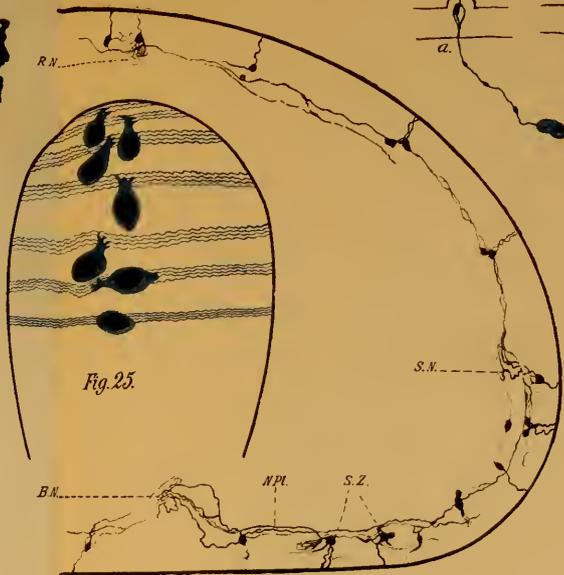


Fig. 25.

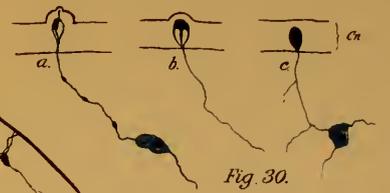


Fig. 30.

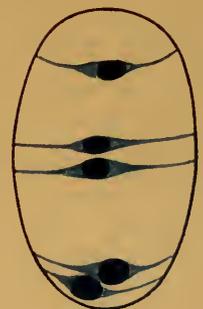


Fig. 24.

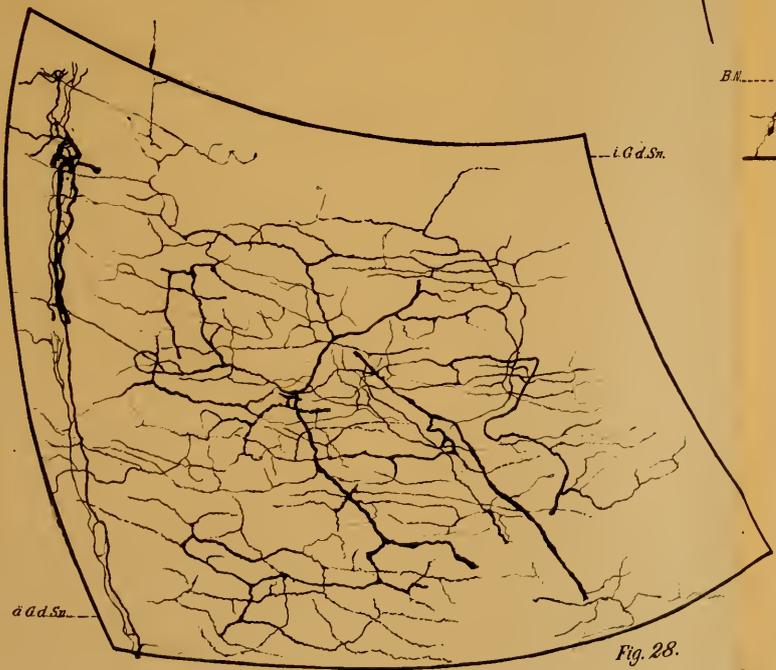


Fig. 28.



Fig. 27.





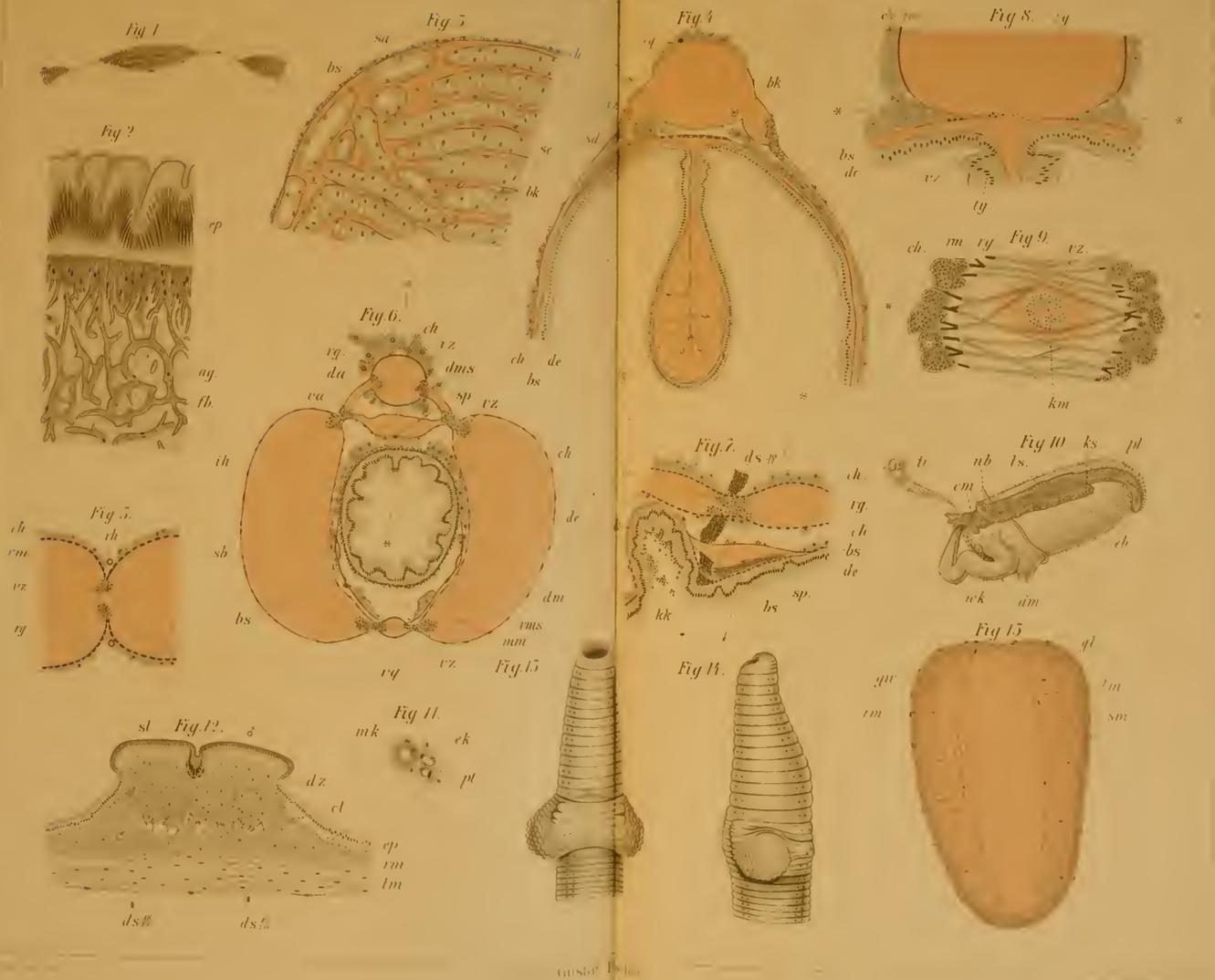












Gustat 13















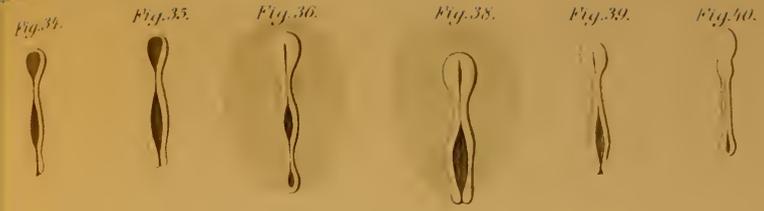
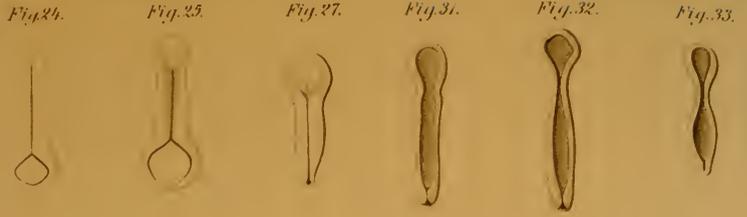


Fig. 41.

Fig. 42.

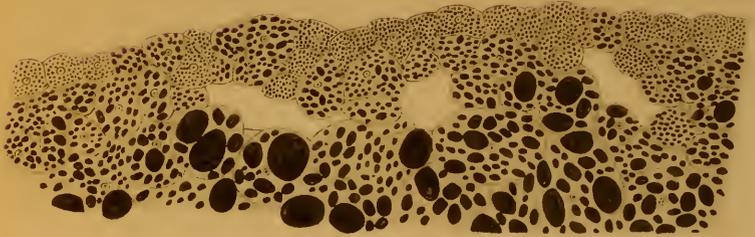
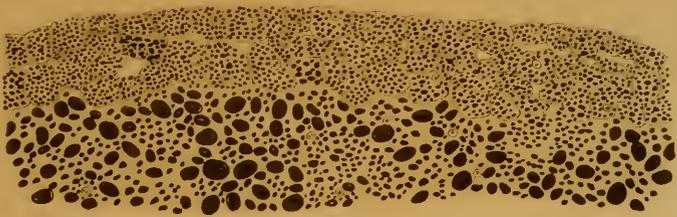


Fig. 43.

Fig. 44.

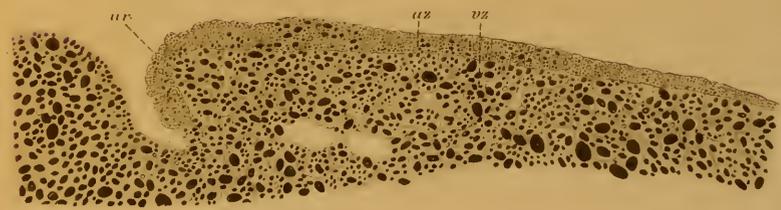
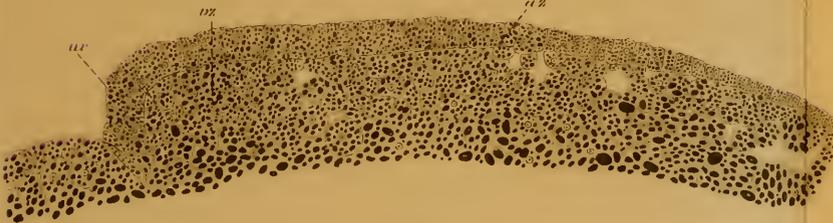


Fig. 45.

Fig. 46.

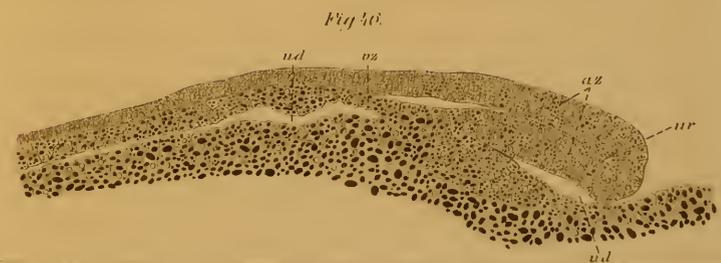
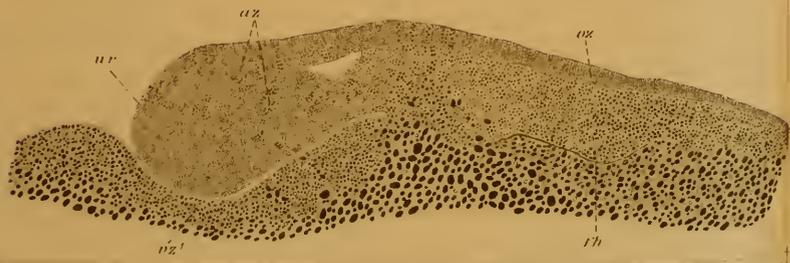








Fig. 47.



Fig. 49.



Fig. 51.

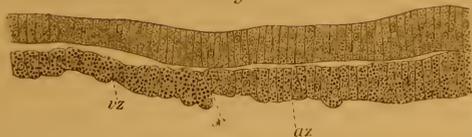


Fig. 52.

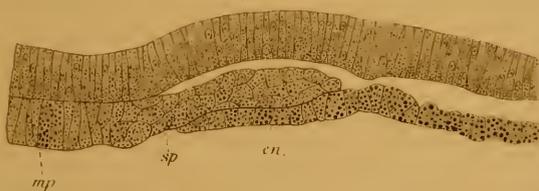


Fig. 57.

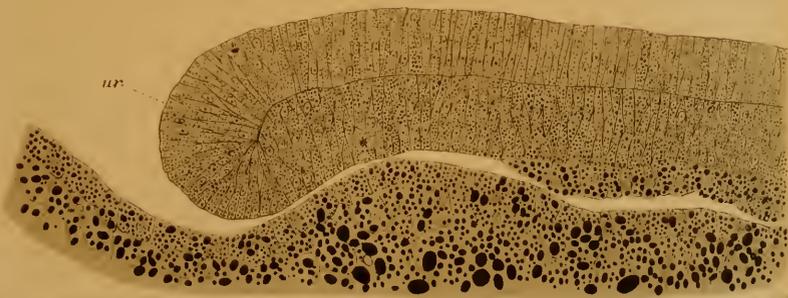


Fig. 48.

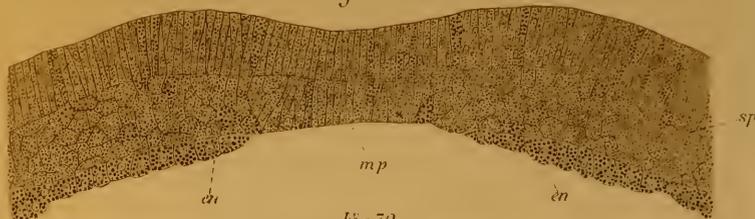


Fig. 50.



Fig. 53.



Fig. 54.

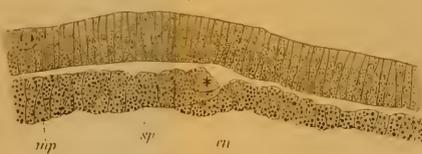


Fig. 55.

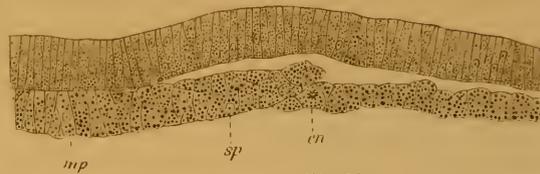


Fig. 56.

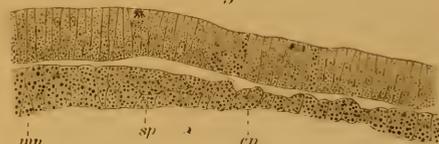


Fig. 58.









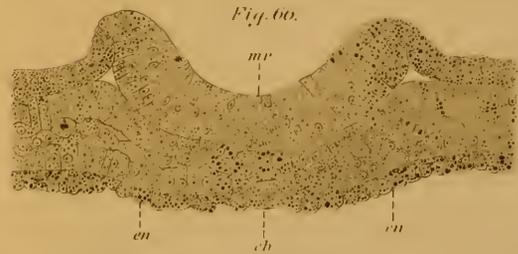
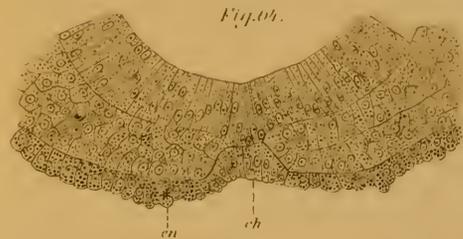
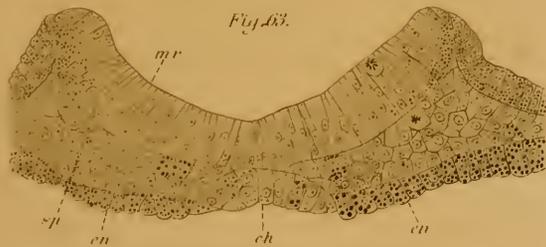
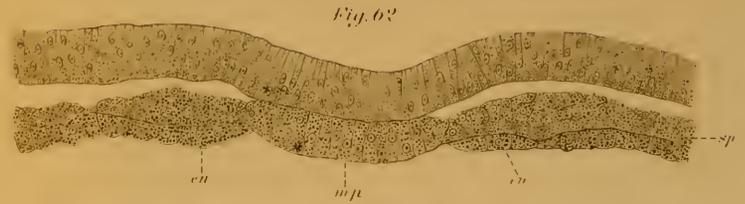
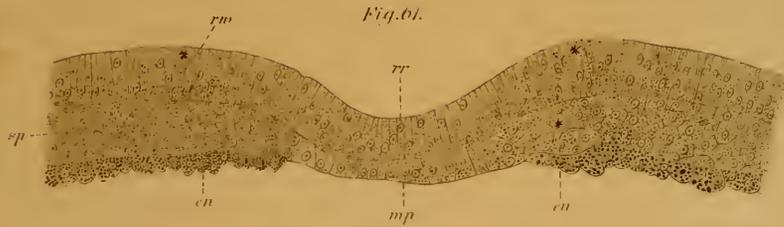
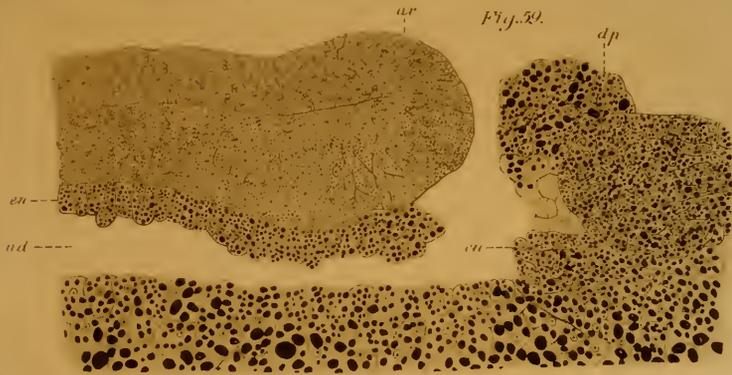








Fig. 1. <sup>60x</sup>

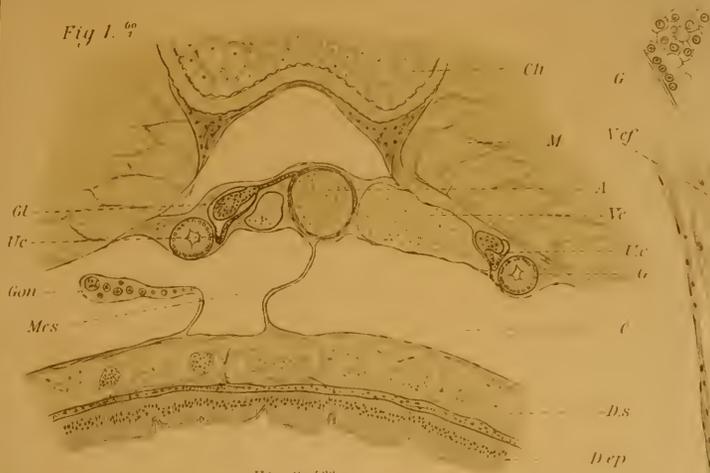


Fig. 3. <sup>200x</sup>



Fig. 2



Fig. 7.



Fig. 4. <sup>150x</sup>



Fig. 5.



Fig. 6. <sup>30x</sup>

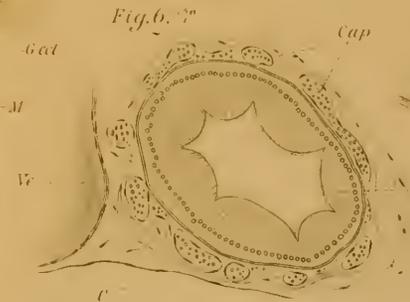


Fig. 8. <sup>150x</sup>



Fig. 9. <sup>30x</sup>



Fig. 10. <sup>150x</sup>



Fig. 11. <sup>150x</sup>

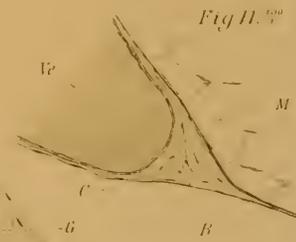








Fig. 16. ♀



Fig. 14. ♀



Fig. 15. ♀



Fig. 13. ♀



Fig. 12. ♀

B  
Vsin  
X  
GL.V  
Ca.V  
C

Fig. 17. ♀

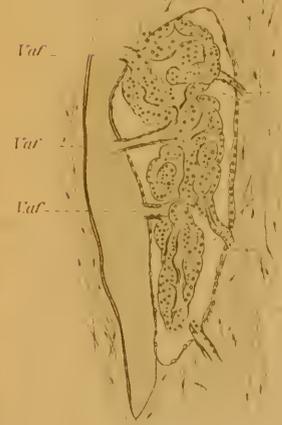


Fig. 18. ♀

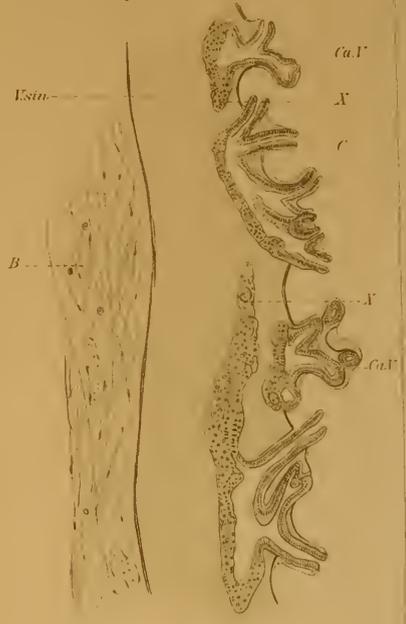


Fig. 19. ♀









Fig. 20. <sup>100</sup>



Fig. 21. <sup>100</sup>

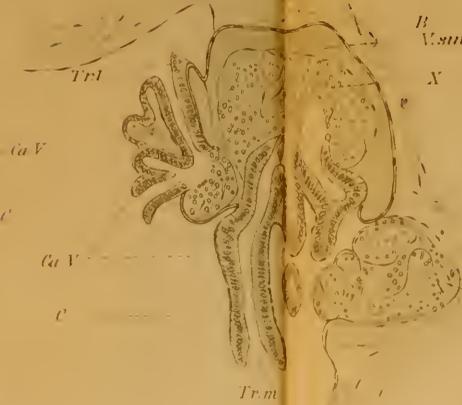


Fig. 25. <sup>100</sup>



Fig. 21. <sup>100</sup>



Fig. 22. <sup>100</sup>

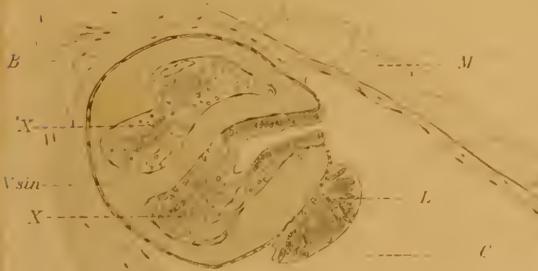
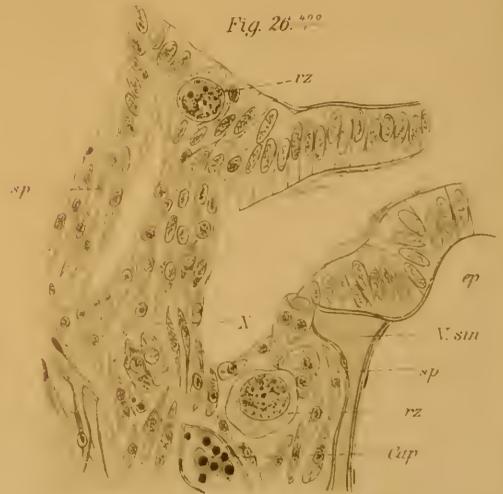


Fig. 23.



Fig. 26. <sup>100</sup>













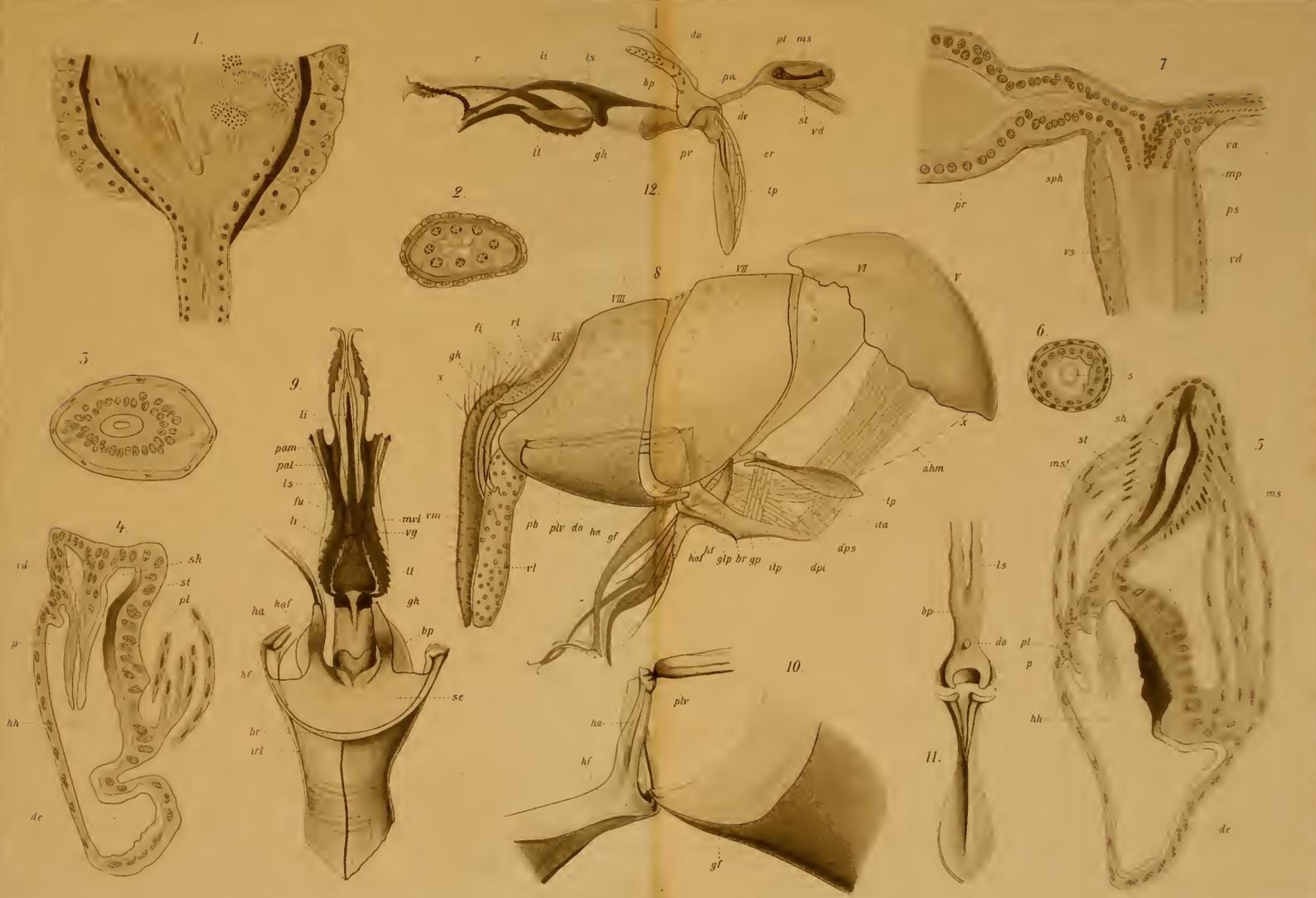
































Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 31.

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 41.

Fig. 40.

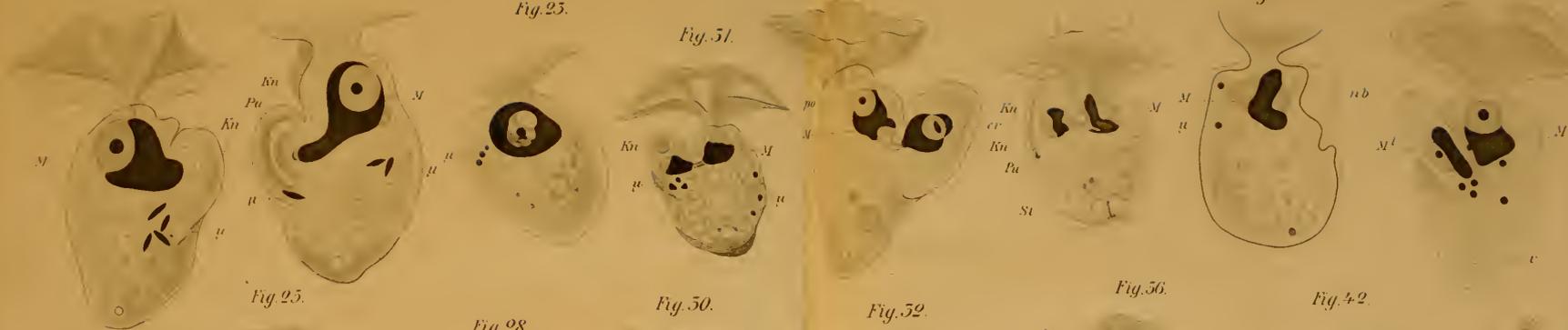


Fig. 25.

Fig. 28.

Fig. 30.

Fig. 32.

Fig. 36.

Fig. 42.

Fig. 45.

Fig. 24.

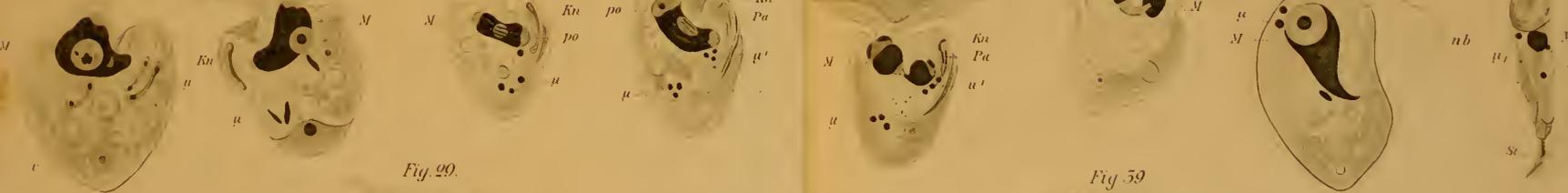


Fig. 29.

Fig. 33.

Fig. 39.

Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 38.

Fig. 44.

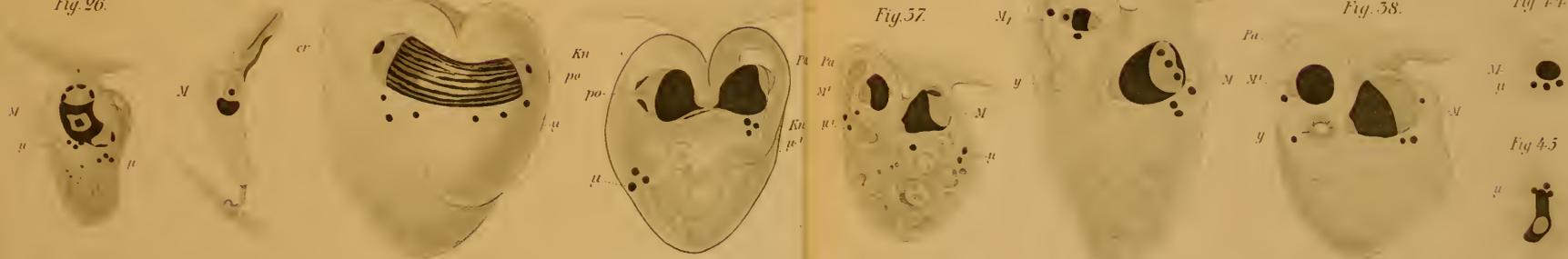




Fig. 1.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 2.



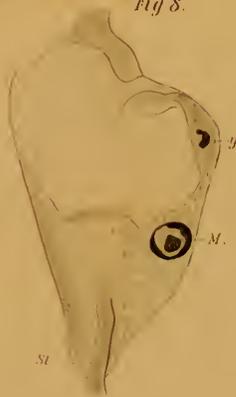
Fig. 7.



Fig. 3.



Fig. 8.













1597

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04287

