







# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTEILUNG  
FÜR  
ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER TIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENDEL  
IN GIESSEN.

---

DREIUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 40 TAFELN UND 141 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A ,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.  
1907.

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1610

# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 1. Juli 1906.)

	Seite
RAUTHER, MAX, Beiträge zur Kenntnis von <i>Mermis albicans</i> v. SIEB. mit besonderer Berücksichtigung des Haut-Nerven-Muskelsystems. Mit Tafel 1—3 . . . . .	1
GEROULD, JOHN H., The Development of <i>Phascolosoma</i> . With plates 4—11 and 4 figures in text . . . . .	77

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 26. November 1906.)

VOLZ, WALTER, Der Circulations- und Respirationsapparat von <i>Monopterus javanensis</i> LAC. Mit Tafel 12 . . . . .	163
KLAPTOCZ, B., Beitrag zur Kenntnis der bei gewissen Chamäleonten vorkommenden Achseltaschen. Mit 1 Abbildung im Text . .	187
MCGILL, CAROLINE, The Behavior of the Nucleoli during Oogenesis of the Dragonfly with Especial Reference to Synapsis. With plates 13—17 . . . . .	207
WEISSENBERG, RICHARD, Über die Önocyten von <i>Torymus nigricornis</i> BOH. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Mit Tafel 18 . . . . .	231
GROSS, J., Die Spermatogenese von <i>Pyrrhocoris apterus</i> L. Mit Tafel 19—20 und 4 Abbildungen im Text . . . . .	269
CRAVENS, MARY R., and HAROLD HEATH, The Anatomy of a new Species of <i>Nectonemertes</i> . With plates 21—22 . . . . .	337
SCHLEIP, WALDEMAR, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von <i>Planaria gonocephala</i> DUG. Mit Tafel 23—24 . . . . .	357

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 20. Januar 1907.)

MRÁZEK, AL., Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von <i>Lumbriculus variegatus</i> GR. Mit 118 Abbildungen im Text	381
SCHEPOTIEFF, A., Die Pterobranchier. Mit Tafel 25—33 . . . . .	463

## Viertes Heft.

(Ausgegeben am 20. Januar 1907.)

	Seite
SCHÄFER, FRIEDRICH, Spermatogenese von <i>Dytiscus</i> . Mit Tafel 34 und 7 Abbildungen im Text . . . . .	535
RIBBING, L., Die distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säugetiere. Mit Tafel 35—36 . . . . .	587
LIVANOW, N., Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Mit Tafel 37 . . . . .	683
RAUTHER, MAX, Über den Bau des Oesophagus und die Lokalisation der Nierenfunktion bei freilebenden Nematoden. Mit Tafel 38 und 7 Abbildungen im Text . . . . .	703
SABUSSOW, H., Über den Körperbau von <i>Planaria wytegrensis</i> n. sp. aus der Umgegend des Onega-Sees. Mit Tafel 39—40 . . .	741

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Beiträge zur Kenntnis von *Mermis albicans* v. Sieb. mit besonderer Berücksichtigung des Haut-Nerven- Muskelsystems.

Studien über die Organisation der Nematoden I.

Von

**Dr. Max Rauther.**

Assistent am Zoologischen Institut der Universität Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel 1-3.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	2
I. Hauptabschnitt: Übersicht der Organisation von <i>Mermis albicans</i> .	
1. Äußere Merkmale . . . . .	4
2. Hautmuskelschlauch . . . . .	6
3. Nervensystem . . . . .	7
4. Verdauungskanal, (Excretion) . . . . .	8
5. Geschlechtsorgane . . . . .	13
6. Leibeshöhle, (Fettzellen). . . . .	14
II. Hauptabschnitt: Beiträge zur Histologie und feinem Anatomie von <i>Mermis albicans</i> .	
1. Haut (Cuticula und Epidermis) . . . . .	17
2. Muskulatur . . . . .	29
3. Nervensystem und Sinnesorgane . . . . .	40
4. Excretionszellen . . . . .	64
Literaturverzeichnis . . . . .	69
Erklärung der Abbildungen . . . . .	72

Die einzige umfassende anatomisch-histologische Untersuchung der durch ihre eigenartigen, an die der Gordiiden erinnernden Lebensverhältnisse bekannten Nematodengattung *Mermis* DUJ., eine Arbeit, die zugleich bahnbrechend für die Nematodenkunde überhaupt war, liegt schon ein halbes Jahrhundert zurück; es waren die eingehenden Schilderungen und vortrefflichen Abbildungen, die GEORG MEISSNER in den Jahren 1854 und 1856 vom Bau der „Gordiaceen“<sup>1)</sup> veröffentlichte, die unter den Zootomen jener Zeit berechtigtes Aufsehen erregten. Denn wenngleich man durch zahlreiche Mitteilungen TH. v. SIEBOLD's die Biologie dieser Würmer ziemlich genau kennen gelernt hatte, so bewegte man sich hinsichtlich ihrer anatomischen Verhältnisse, trotz einiger Angaben desselben Forschers (1848) und besonders DUJARDIN's (1842, 1845), bis dahin fast völlig im Dunkeln. Noch heute sind die MEISSNER'schen Abhandlungen die wichtigste Quelle unserer Kenntnisse über die Gattung *Mermis*. Einige Irrtümer MEISSNER's wurden wenig später (1860) durch A. SCHNEIDER berichtigt. Die zahlreichen Abhandlungen O. v. LINSTOW's, die sich in der Folgezeit mit den Mermiten beschäftigten, haben der morphologischen Erschließung dieser Gruppe wenig hinzugefügt; ihr Verdienst liegt vornehmlich auf systematischem und bionomischem Gebiet. Es bleibt demnach, als von histologischem Interesse, nur noch eine kleine Abhandlung E. ROHDE's zu erwähnen, die sich mit der Verbindung von Muskel und Nerv bei *Mermis* beschäftigt. — Unter diesen Umständen hielt ich es für lohnend, den feinern Bau dieser auch in anatomischer Hinsicht vielfach eigenartigen Nematodengattung einer erneuten Prüfung zu unterziehen, besonders da, wenn man von den Ascariden absieht, durchaus kein Überfluß an ausführlicheren und zuverlässigen Schilderungen der histologischen Verhältnisse bei Vertretern verschiedener Nematodengenera vorliegt. Ich richtete meine Aufmerksamkeit hauptsächlich

---

1) Die Ordnung Gordiacea, die Genera *Gordius* und *Mermis* umfassend, wurde 1843 durch v. SIEBOLD aufgestellt und von MEISSNER übernommen. Schon A. SCHNEIDER (1860) betonte die tiefgreifende anatomische Verschiedenheit der so vereinigten Gattungen und erklärte *Mermis* für die den Nematoden näher verwandte; spätere Untersuchungen haben die Kluft zwischen *Gordius* und *Mermis* immer mehr erweitert und endlich dazu geführt, jenen aus dem System der Nematoden ganz zu entfernen; die Ordnung Gordiacea, die allerdings in einigen Lehrbüchern (z. B. BRAUN, Thierische Parasiten des Menschen, 3. Aufl., 1903) noch aufgeführt wird, ist damit hinfällig geworden.

auf die Ansbildung der ektodermalen Organe — der Haut und des in nahen Beziehungen zu ihr gefundenen Neuro-Muskelsystems, sowie der von jener gelieferten Teile des Verdauungskanal, Oesophagus und Cloake —; der zu einem Reservestoffbehälter umgebildete Mitteldarm und der Genitalapparat wurden nur beiläufig berücksichtigt.

Das Material zu der vorliegenden Untersuchung wurde z. T. im Sommer 1903 in Tübingen erbeutet; dort fanden sich in den Larven und Imagines von *Chrysomela (Lina) populi* L., die in individuenreichen Kolonien die Weidenbüsche am Ufer eines Baches (Steinlach<sup>1)</sup>) bevölkern, parasitische Stadien von *Mermis*, und zwar in jenen so zahlreich, daß deren fast nie eine vergeblich geöffnet wurde, während viele bis zu 3 der Würmer in ihrer Leibeshöhle (Fettkörper) beherbergten. An eingebrachten Käferlarven konnte man beobachten, daß der größte Teil der Schmarotzer vor der Verpuppung auswandert; zur Durchbohrung der Haut werden, wie es scheint, mit Vorliebe die Tracheenstigmen benutzt. In den Käfern findet man die Parasiten seltner und fast nie in mehr als einem Exemplar. Auf diese Tatsache, daß die Würmer in den ausgebildeten Insecten bei weitem spärlicher auftreten als in den Larven, wurde schon durch v. SIEBOLD (1854, p. 205) hingewiesen; offenbar hängt dies damit zusammen, daß überhaupt nur die gar nicht oder schwach infizierten Larven zur Verpuppung gelangen, während bei den reichlicher befallenen die Parasiten schon vor dieser ausschlüpfen und dadurch den Wirt vernichten. Die austretenden Würmer sind von sehr wechselnder Größe, die sich vermutlich nach der Größe des Wirts und der Zahl seiner Bewohner richtet (Länge 8 bis fast 20 cm); alle sind durch einen hakenförmigen Fortsatz am Hinterende als „Larven“ gekennzeichnet und niemals geschlechtsreif. — Im Juni 1904 erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Präparator FÖRSTER in Tübingen eine größere Menge reichlich infizierter Pappelkäfer. Ich ließ die nach und nach aus ihnen auskriechenden Würmer sich in einem flachen Blechgefäß in feuchte Erde vergraben und hielt sie hier 2 Monate lang am Leben. Danach mußte der Versuch aus äußeren Ursachen abgebrochen werden. Die Untersuchung ergab, daß die der Erde nach ca. 6—8wöchigem Verweilen entnommenen Tiere fast die volle Geschlechtsreife erlangt hatten.

Die aus *Chrysomela populi* erhaltene *Mermis*-Art (vgl. „äußere Merkmale“, S. 4) glaube ich mit *M. albicans* v. SIEB. identifizieren zu können; jene Käfer sind zwar noch nicht unter den Wirtstieren dieser Art genannt worden, doch ist deren Liste so groß und mannigfaltig, daß wohl überhaupt keine spezifische Neigung, sondern hauptsächlich das örtliche Zusammentreffen bei der Wahl des Wirts maßgebend ist. Da der freilebende Wurm keine Nahrung aufnimmt, sondern, spiralig eng aufgerollt in der Erde verborgen, nur aus dem Substanzvorrat seines Fett-

---

1) Herrn Prof. Dr. HESSE bin ich für den Hinweis auf diesen Fundort zu Dank verpflichtet.

körpers die Geschlechtsorgane zur Reife bringt, so ist es erklärlich, daß er an Wuchs der eben ausgeschlüpften Larve beträchtlich nachsteht; seine Länge beträgt durchschnittlich 5,5—8 cm.

Numerisches Verhältnis der Geschlechter. Von allen Autoren wird das Überwiegen des weiblichen gegenüber dem männlichen Geschlecht bei *Mermis* hervorgehoben; MEISSNER gab ihr Zahlenverhältnis bei *M. albicans* als 100 : 2 an; bei *M. nigrescens* fand weder VAN BENEDEN (1858) noch SCHNEIDER (1866) unter 200 bzw. 40 Exemplaren ein einziges ♂, wie denn diese auch für eine Reihe weiterer Species noch unbekannt sind. Hierbei handelt es sich um frei auf der Erde nach Regengüssen gefundene Würmer. Um so mehr war ich überrascht, unter meinen der Erde entnommenen Tieren ein umgekehrtes Häufigkeitsverhältnis zu finden: unter mehr als 30 untersuchten Tieren waren nur 5 ♀♀. Sofern nicht etwa die künstlichen Bedingungen, unter denen sich meine Tiere zur Reife entwickelten, einen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung gehabt haben, scheint mir die Auflösung des Widerspruchs in diesen Befunden darin gegeben, daß, nachdem in der Erde die Begattung vollzogen ist, nur die ♀♀ die Wanderung an die Erdoberfläche unternehmen, um dort ihre Eier abzusetzen; da die ♂♂ hierbei unbeteiligt sind, so bleiben sie wahrscheinlich meist in der Tiefe und müssen so den nur die oberflächlich sich findenden Tiere sammelnden Beobachtern entgehen.

Art der Untersuchung. Da die Würmer nicht sofort frisch untersucht werden konnten, so war ich, da Totalpräparate von konservierten Tieren sich als wenig instruktiv erwiesen, hauptsächlich auf die Anfertigung von Schnitten angewiesen. Zur Fixierung erwies sich Sublimat, mit Eisessig oder heiß mit Alkohol, am geeignetsten; ein Teil der Tiere (darunter leider auch die wenigen ♀♀) war mit Formol oder Kaliumbichromat-Eisessig fixiert worden und ließ sowohl hinsichtlich der Erhaltung der Strukturen als auch der Färbbarkeit sehr viel zu wünschen übrig. Gefärbt wurde meist mit Eisenalaun-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, wodurch neben der Kernfärbung eine scharfe Differenzierung der kontraktile, Stütz- und gelegentlich der Neurofibrillen erzielt wurde.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut der Universität Berlin ausgeführt; Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. F. E. SCHULZE spreche ich für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie für mehrfache wertvolle Ratschläge meinen verbindlichsten Dank aus.

## I. Übersicht der Organisation von *Mermis albicans*.

1. Äußere Merkmale. — Der Körper von *Mermis albicans* ist fadenförmig, der Durchmesser geschlechtsreifer Tiere in der Mitte etwa 0,25 mm, das Verhältnis der Länge zur Dicke also durchschnittlich etwa 300 : 1. Gegen das Vorderende (Oesophagealregion) hin ist der Körper verdünnt und endet hier schlank ausgezogen; das Hinterende ist besonders beim ♂ im Bereich der Bursalmuskulatur beträchtlich verdickt und endet mit stumpfer abgerundeter Spitze.

Am Vorderende findet sich genau terminal die kreisrunde Mundöffnung (Durchmesser ca.  $3 \mu$ ), die in eine vom Oesophagus schwer abzugrenzende enge „Mundhöhle“ von ovalem Querschnitt (größerer Durchmesser ca.  $6 \mu$ ) führt. Der Mund ist nicht einfach ein Porus in der Körpercicula, sondern besitzt eine eigne cuticulare Wandung von  $1,25 \mu$  Dicke, die an gefärbten Präparaten hell und homogen bleibt. Um ihn herum stehen, lateral und submedian, 6 Papillen, Vorwölbungen der Hypodermis gegen die Cuticula, die Fortsätze von Sinneszellen aufnehmen, äußerlich aber kaum über die Cuticularoberfläche vorragen. — Die Vulva liegt ventral etwas vor der Körpermitte; sie bildet einen die ganze Körperbreite einnehmenden von einem Cuticularwulste begrenzten queren Spalt. — After und Enddarm fehlen dem ♀ völlig; das ♂ besitzt eine ziemlich lang gestreckte „Cloake“, die jedoch am Grunde nur den Ductus ejaculatorius und dorsal die Spiculascheiden aufnimmt, demnach nicht mehr als Enddarm funktioniert; sie ist theoretisch auf eine Ektoderm-einstülpung zurückzuführen und besitzt eine dünne cuticulare Auskleidung. Die Spicula sind (in der Regel) paarig vorhanden und bieten nach Bau und Lage keine auffallenden Besonderheiten; morphologisch sind sie als Cuticularbildungen aufzufassen, deren Substanz sich jedoch durch größere Härte und eine lebhaft gelbe Eigenfarbe von der Körpercicula unterscheidet. Jedes Spiculum liegt in einer ebenfalls von einer dünnen Cuticula ausgekleideten Scheide und ragt im ruhenden Zustande mit der Spitze nur wenig aus der Cloakenöffnung hervor. Die Angabe von MEISSNER (1854), daß die Spicula einseitig rinnenförmig ausgehöhlt seien und durch Aneinanderlegen eine Penisröhre bildeten, trifft nicht zu; beide sind runde, mit leicht gebogener Spitze auslaufende, hohle „Chitin“-Stäbe, die innen von hypodermalem Gewebe (Matrix) und den Fortsätzen zahlreicher, an ihrer Basis befindlicher Sinneszellen ausgefüllt sind; letzterer Umstand erscheint für ihre funktionelle Bewertung nicht ohne Wichtigkeit. Überraschend häufig, nämlich bei 3 unter etwa 20 näher untersuchten ♂♂, fand sich ein überzähliges drittes Spiculum, und zwar in 2 Fällen in durchaus rudimentärer Form als winziges Gebilde dem einen der normalen Spicula eng angelehnt, jedoch von sonst gleichem Bau; auch MEISSNER (1854) erwähnt zwei solche Vorkommnisse. Im 3. Falle aber lag das überzählige Spiculum median und erwies sich nach Größe, Beziehung zur Muskulatur etc. den beiden seitlichen durchaus gleichwertig. — Auf der Ventralseite des Schwanzendes finden sich beim ♂ Analpapillen in 3 Doppelreihen angeordnet; sie sind an einer

buckelförmigen Erhebung der Cuticula leicht kenntlich; sie verbreiten sich über das Gebiet von der Schwanzspitze bis zur Cloakenmündung und von hier aus noch um eine gleich große Strecke oralwärts. Die seitlichen Doppelreihen dehnen sich weder nach vorn noch nach hinten so weit aus wie die mediane; in letzterer zählte ich bei einem Exemplar 20 (admediane) Papillenpaare, in einer der seitlichen deren 13; dazu kamen noch als vorderer Abschluß der mittlern Reihen eine mediane und eine kurze Strecke hinter der Cloakenöffnung 3 mediane Papillen. Anomalien in der Anordnung sind nicht selten, so rücken aus einer der admedianen Reihen gelegentlich Papillen in die Mittellinie etc.; auch Doppelpapillen kommen vor. Im ganzen dürften also nahe an 100 (96) Papillen vorhanden sein, eine relativ sehr hohe Zahl, die nur von den auch an Körpergröße bei weitem überlegenen großen Ascariden überschritten wird.

2. Der Hautmuskelschlauch. — Die äußere Bekleidung des Körpers liefert eine starke Cuticula von ca. 25  $\mu$  durchschnittlicher Dicke. Ihr gegenüber tritt die Matrix (das Epithel, „Hypodermis“) in der Funktion der Körperbedeckung ganz zurück. In der Region zwischen dem Nervenring und der Cloake zeigt ein Querschnitt stets die Leibeswand in 3 ungefähr gleichwertige „Antimere“<sup>1)</sup> gegliedert: 1 dorsales und 2 seitlich-ventrale; ihre Grenzen bezeichnen 3 zellige Längswülste, ein aus 2 Zellenreihen gebildeter Ventralwulst und zwei aus je 3 Zellenreihen zusammengesetzte (Dorso-)Lateralwülste. Jedes dieser Antimere enthält 2 Längsmuskelfelder, die wiederum durch eine schmale einwärts vorspringende „Leiste“ subcuticularen Gewebes, die keine Kerne enthält, geschieden werden (Dorsal- und Ventrolateral- oder Subventralleisten).

Dieser scheinbar so unzweideutig 3strahlige Bauplan wird nun aber durch verschiedene Momente gestört; 1. erweist sich der ventrale den dorsolateralen Wülsten der Zahl der Zellenreihen nach nicht als ganz gleichartig; 2. bleibt doch das dorsale Muskelfeld den ventrolateralen stets an Größe ein wenig überlegen; 3. treten gegen das Vorder- wie gegen das Hinterende hin neben der Dorsalleiste in geringer Entfernung (Breite von 2—3 Muskelzellen) Nebenleisten auf, „Subdorsalleisten“ (Fig. 9 s. d. l), die von den dorsalen Muskelfeldern je 2 sehr schmale submedianen Streifen ab-

1) Dieser Terminus ist für die gleiche Organteile enthaltenden Sektoren des zylindrischen Leibeschlauchs der Nematoden zuerst von HAECKEL in der Generellen Morphologie (Vol. 2, 1866, p. LXXXII) gebraucht worden.

trennen. Dies scheint bereits darauf hinzuweisen, daß die Dreigliederung des Körperquerschnitts eine sekundär einem heterogenen Symmetrieprinzip aufgeprägte ist. Ferner weist nun die Region vor dem Nervenring und um diesen eine wesentlich abweichende Verteilung des Haut- und Muskelgewebes auf den Leibesumfang auf. Im vordersten Abschnitt (Fig. 4) finden wir nämlich eine sowohl dorsoventral- als bilateralsymmetrische Gruppierung: 4 völlig gleich große Muskelfelder, getrennt durch 4 Hypodermiswülste; von letztern führen die 2 genau lateral stehenden caudalwärts auf die Dorsolateralwülste des Rumpfs, die beiden medianen auf den Ventralwulst, resp. die Dorsalleiste. Weiter oralwärts verdoppelt sich die Zahl der Muskelfelder, indem sich in der Mitte eines jeden (also ventro- bzw. dorsolateral) ein neuer Hypodermiswulst erhebt, der am caudalen Ende mit dem benachbarten Medianwulst sich arkadenförmig verbindet (Fig. 2, 3), „Submedianwülste“; der Subventralwulst geht caudalwärts in die Subventralleiste direkt über, dorsal findet sich keine Kontinuität zwischen dem genau dorsolateralen Subdorsalwulst und der Subdorsalleiste; die letztere beginnt unabhängig schon vor dem caudalen Ende der erstern.

Es scheint demnach, als ob sich in der vordern Körperregion Symmetrieverhältnisse erhalten haben, wie sie bei den Ascariden und andern primitivern parasitischen Formen nicht nur in diesem Körperteil, sondern im ganzen Rumpf vorliegen. In der Hinneigung zu einem (noch unvollkommenen) 3strahligen Bauplan in der Rumpfreion würde *Mermis* Beziehungen zu den freilebenden Meeresnematoden (den sog. „Urolaben“) erkennen lassen, bei denen wenigstens in der Zahl und Lage der Körpernervenstämme die Dreistrahligkeit noch deutlicher ausgesprochen wäre, falls sich das Fehlen des Dorsalnerven und die Existenz von „obern Sublateralnerven“ bestätigt (vgl. ZUR STRASSEN, 1904, p. 338). Auf die reiche Ausbildung der Muskulatur, das Auftreten von Submedianlinien, die Verschiebung des Dorsalnerven-Ursprungs aus der Medianebene auf die „dorsolateralen Wurzeln“, als Tatsachen, durch die sich verwandtschaftliche Beziehungen von *Mermis* einerseits zu den Trichotracheliden, andererseits zu den Urolaben kund geben, sei hier vorausgewiesen. Ich werde bei anderer Gelegenheit auf diese Punkte demnächst zurückkommen.

3. Das Nervensystem, dessen Bauplan an dieser Stelle nur in Umrissen skizziert werden soll, zeigt in seinen Hauptzügen das für die parasitischen Nematoden typische Verhalten. Den Schlundring findet man ungefähr  $\frac{1}{3}$  mm hinter dem vordern Körperpol als

ein schon an Totalpräparaten leicht zu bemerkendes helles Querband. Er befindet sich nicht in genau transversaler Lage, sondern ist mit dem dorsalen Rand etwas nach vorn geneigt. Der Schlundring steht caudalwärts mit 4 Gruppen von Ganglienzellen in Verbindung, die je einem der 4 Längswülste zugeordnet sind: „Dorsal-“, „Ventral“- und „Lateralganglien“. Oralwärts gehen von den Ganglien 6 Nervenbündel aus, die mit ebensoviel Gruppen von Sinneszellen in Verbindung treten. Diese wiederum entsenden ihre sehr langen, perceptorischen Fortsätze zu den 6 die Mundöffnung in lateraler und submedianer Lage umringenden Papillen und andern Sinnesapparaten des Kopfendes. — Aus dem Schlundring entspringen, auf unten eingehender zu beschreibende Weise, 8 Längsnerven des Stamms: je 1 dorsaler und ventraler Mediannerv und jederseits 1 am dorsalen und 1 am ventralen Rand der Seitenwülste verlaufendes Nervenbündel, Sublateralnerven; endlich verläuft neben dem ventralen Mediannerven („Hauptstrang“ des Ventralnerven) jederseits, dem Bauchwulst an- bzw. eingelagert, ein lockeres Nervenbündel, das man als ad-ventralen Nerven bezeichnen könnte; im Text werden sie als „Nebenstränge“ des Ventralnerven behandelt. — Das Schwanzende enthält einen beim ♂ besonders stark entwickelten Ganglienapparat, dessen Zellen sich wieder in 4, den ventralen, dorsalen und lateralen Ganglien des Kopfendes korrespondierende Gruppen einteilen lassen (Anal- und Caudalganglien); durch die Wachstumsverschiebungen im Hinterende, auf die erst später (S. 37) einzugehen ist, sind allerdings ihre Beziehungen zu den entsprechenden Regionen der Leibeswand bzw. den Längswülsten z. T. verwischt.

4. Der Verdauungskanal. — Die Mundöffnung führt in einen engen, mit dünner cuticularer Wand versehenen Oesophagus, an welchem zwei Abschnitte zu unterscheiden sind; der erste, von der Mundöffnung bis kurz hinter den Nervenring reichend, verläuft in der Mittelachse des Körpers; er besteht aus einem dünnen cuticularen Röhrchen von etwa 5—6  $\mu$  Weite, das auf seiner der Leibeshöhle zugekehrten Fläche nur von einer dünnen Plasmaschicht unkleidet ist. Erst in einer Entfernung von 30—40  $\mu$  vom Vorderende findet sich in dieser eine Gruppe von 6 ziemlich nahe beieinander liegenden Kernen (Fig. 3 k); dann folgt wieder ein kernloser Abschnitt, und erst unmittelbar vor dem Nervenring findet man die Wandung wieder von einigen deutlich gesonderten Zellen von blasigem Habitus zusammengesetzt. Dem spärlichen Plasma der offenbar in de-

generiertem Zustand sich befindenden Matrix der Kanalcuticula finden sich fibrilläre, mit Eisenhämatoxylin sich intensiv schwärzende Gebilde unregelmäßig eingelagert.<sup>1)</sup>

Der zweite, hintere Abschnitt des Oesophagus wird durch den in dieser Region schon stark entwickelten Fettkörper (s. u.) aus der axialen Lage gegen die seitlich-ventrale Körperwand gedrängt. In diesem Abschnitt verengert sich das cuticulare Röhrrchen immer mehr und zeigt sich im Querschnitt schlitzförmig zusammengedrückt. Es verläuft exzentrisch innerhalb einer einzigen Reihe von etwa 30 großen hintereinander geordneten „spindelförmigen Zellen“. Der Querschnitt der letztern ist unregelmäßig eiförmig; während die vordersten hinter dem Schlundring ziemlich gering an Umfang bleiben, erreichen die spätern in der bauchig aufgetriebenen Mitte, die den großen Kern enthält (Fig. 9 k), ca. 60 bzw. 27  $\mu$  im Durchmesser und eine Länge von etwa 0,15—0,25 mm. An beiden Enden verjüngt sich ihr Durchmesser bis auf einen dünnen, den Oesophaguskanal umgebenden Plasmasaum. Der Kanal selbst ist als feine Capillare bis in die letzten Zellen zu verfolgen. Genaueres über die Struktur und Bedeutung dieser Zellen soll im II. Hauptabschnitt berichtet werden.

Die Natur dieses Zellenstrangs als Teil des Oesophagus wurde schon von A. SCHNEIDER (1860) richtig erkannt, nachdem zuvor MEISSNER (1854, 1856) eine sehr detaillierte, aber in den meisten

---

1) Leider hatte ich keine Gelegenheit, an jüngern parasitischen Stadien der aus *Chrysomela populi* stammenden *Mermis* den Bau der Oesophaguswandung kennen zu lernen; bei den jüngsten der mir vorliegenden Tiere fanden sich schon den beschriebenen sehr ähnliche Verhältnisse. Ich möchte aber hier eine Beobachtung mitteilen, die ich an einer aus *Feronia* sp. herauspräparierten *Mermis*, deren Zugehörigkeit zu *M. albicans* ich nicht sicher feststellen konnte, gemacht habe. Das betreffende Tier maß über 20 cm in der Länge und ca. 1 mm im Durchmesser. Hier fand sich, daß der entsprechende Schlundabschnitt ein kleines, annähernd 3kantiges Lumen zeigte; seine sehr dicke Wandung wies die radiären Fasersysteme auf, die für den typischen Oesophagus der Nematoden charakteristisch sind; zwischen ihnen mächtige Drüsenbildungen. Eine genauere Beschreibung dieser Verhältnisse behalte ich mir bis zur Vervollständigung meines Materials vor und hoffe dann auch an der *Mermis* aus *C. populi* sichere Belege für die Richtigkeit der Annahme beibringen zu können, daß hier ebenfalls anfänglich ein typischer muskulöser Oesophagus besteht, der am Ende der schmarotzenden Lebensperiode bis auf die cuticulare Auskleidung und geringe Reste der zelligen Bestandteile zurückgebildet wird.

Punkten verfehlte Beschreibung derselben geliefert hatte, an die aber v. LINSTOW's Bemerkung (1899), er halte das chitinöse Schlundrohr „für einen in den Darm versenkten Oesophagus“ noch bedenklich erinnert. Wenn aber SCHNEIDER in seiner Monographie (1866, p. 186) das von MEISSNER gefundene „Centralorgan des Nervensystems“ für einen „Bulbus“ des Oesophagus erklärt, so war MEISSNER in diesem Punkt der Glücklichere. Ebendort (p. 187) hat SCHNEIDER sehr treffend auf die Ähnlichkeit zwischen dem hintern, aus einer einzigen Zellenreihe gebildeten Abschnitt des Oesophagus von *Trichocephalus* und *Trichosomum* mit dem Zellenstrang von *Mermis* hingewiesen. Da wir, wie oben gezeigt (vgl. S. 9, Anm.), Grund zu der Vermutung haben, daß auch bei *Mermis albicans*, wenigstens im Beginn des parasitischen Lebens, der vordere Abschnitt eine muskulöse Wandung besitzt, so wird die Übereinstimmung mit dem Oesophagus jener Formen<sup>1)</sup>, der ständig diese beiden Teile aufweist, fast eine vollkommene.

Der Mitteldarm hat bei *Mermis* eine eigenartige Umbildung erfahren, die in ihm den ursprünglichen resorbierenden Nahrungskanal schwer wiedererkennen läßt. A. SCHNEIDER (1860) erkannte zuerst, daß der sog. „Fettkörper“, obwohl er weder mit dem Oesophagus, noch mit dem Mastdarm in offener Verbindung steht, dem Mitteldarm der übrigen Nematoden entspricht. FEDTSCHENKO (1874), LEUCKART (1876) und BUGNION (1878) haben später dieselbe Ansicht ausgesprochen. Der „Fettkörper“ wird bei unserer Species aus 2 Zellenreihen gebildet, die einander mit breiter Fläche berühren, ohne ein zentrales Lumen einzuschließen (Fig. 9 f. k). Auf einem Längsschnitt bemerkte ich, daß das Hinterende des Fettkörpers sich beim ♂ in einen dünnen Zipfel auszieht, der dorsal vom Ductus ejaculatorius an die Cloakenwand herantritt, genau an der Stelle, an der normalerweise der Darm durch diese einmünden würde. Am Vorderende ist die 2reihige Anordnung der Zellen unregelmäßig,

1) Für *Trichocephalus affinis* ist die muskuläre Natur der Radiärfasern im vordern Oesophagusteil neuerlich allerdings bestritten worden (HEINE, 1900); fast gleichzeitig schreibt aber JÄGERSKIÖLD (1901, p. 58, Anm. 1): „Nebenbei führe ich an, daß ich die Angaben SCHNEIDER's und LEUCKART's, daß der vordere Oesophagusteil bei *Trichocephalus dispar* den für die Nematoden so charakteristischen Bau mit dreischenkligem Lumen und radiären Muskelfibrillen besitze, gegen EBERTH . . . bestätigen kann.“ Leider gibt J. außer sehr genauen Maßen nichts über den feinern Bau und die Funktion des „Zellenkörpers“ des von ihm untersuchten *Trichosomum* an.

bzw. wird ganz aufgegeben. Der Fettkörper erstreckt sich oralwärts bis in die Nähe der Kopfganglien, so daß er also eine beträchtliche Strecke neben dem hintern Zellenstrange des Oesophagus herläuft; doch schon SCHNEIDER hat auf das inzwischen von JÄGERSKIÖLD u. A. mehrfach geschilderte Verhalten bei den Ascariden hingewiesen, bei denen sich Darm und Oesophagus blindsackförmig über ihre Kommunikationsöffnung hinaus fortsetzen; auch finden sich zahlreiche Nematoden (z. B. *Leptodera*, *Pelodera* u. a.), bei denen der Darmkanal von nur 2 Zellenreihen begrenzt wird.

Die enorme Größe der Fettkörperzellen, deren Durchmesser ja dem der Leibeshöhle entspricht, ist durch die massenhafte Aufspeicherung von Reservestoffen bedingt. — Einige Bemerkungen über die feinere Beschaffenheit der Fettkörperzellen mögen hier eingeschaltet werden. Das Plasma zeigt vacuolären Habitus; bei parasitischen Tieren sind die weiten Maschenräume von verschiedenen großen homogenen Kügelchen (von ca. 2,5—9  $\mu$  Durchmesser) ausgefüllt; bei freilebenden sind die Maschen zum Teil leer, und es erscheint in diesem Falle auf Schnitten das Bild eines lockern plasmatischen Netzwerks. Die periphere Zone des Zellinhalts bildet ein grobes mit Eisenhämatoxylin sich tief schwarz färbendes Maschenwerk, das auf dem Querschnitt (Fig. 9) als eine fortlaufende, die Peripherie der Zelle umziehende Punktreihe erscheint. Die Natur dieser chromophilen Rindenschicht scheint mir durch die Befunde GOLDSCHMIDT'S (1904) über den Chromidialapparat der Darmepithelzellen von *Ascaris* aufgeklärt zu werden; finden wir dort die chromophilen Bestandteile besonders dicht an der resorbierenden Oberfläche gehäuft, so sehen wir sie hier, wo die ganze mit der Leibeshöhlenflüssigkeit in Berührung kommende Fläche zur Aufnahme von gelösten Stoffen dient, rings unter der peripheren „Plasmahaut“ verteilt. — Zwischen den Zellen des Fettkörpers bestehen enge spaltförmige Räume, die durch sehr zahlreiche plasmatische Verbindungsfäden überbrückt sind. Diese Intercellularspalten sind erfüllt von Cölomflüssigkeit, die sich durch ihre leichte Tingierbarkeit gut bemerkbar macht; da sich weiterhin bei den Hypodermiszellen ein ähnliches Verhalten ergeben wird, so sei hier auf diesen für den Stoffaustausch der Zellen mit der umspülenden Blutflüssigkeit gewiß nicht gleichgültigen Befund hingewiesen.

Eine bisher übersehene Eigenart der Fettkörperzellen, weitaus der umfangreichsten Elemente im Körper von *Mermis*, ist ihre Viel-

kernigkeit: in jeder Zelle finden sich mindestens 10—15 Kerne von durchschnittlich  $4\mu$  Durchmesser im Plasma verstreut (Fig. 9k); sie sind von kugliger oder ovaler Gestalt und bestehen aus einer großen Anzahl feiner chromophiler Körnchen und einigen größern chromophilen Körpern („Nucleolen“). Leider gaben mir die mir vorliegenden parasitischen Stadien über die Entstehungsart dieser Kerne keinen Aufschluß; es muß also dahingestellt bleiben, ob diese vielkernigen Zellen denjenigen der bei Nematoden häufigen sog. „syncytialen“ Bildungen anzureihen sind, bei denen der ursprünglich einzige Kern der Größenzunahme des Plasmakörpers durch direkte Fragmentierung zum Zweck der Oberflächenvergrößerung entspricht (dieses wäre nach ZIEGLER und VOM RATH<sup>1)</sup> für die Mehrzahl aller vielkernigen Zellen zu erwarten), oder ob die Kernvermehrung auf mitotischem Wege vor sich geht, ohne daß infolge einer „gehemmten Teilungsenergie“, die vielleicht gerade mit der Aufspeicherung der Reservestoffe ursächlich verknüpft ist, der Plasmakörper zur Teilung gelangt.

Die chemische Natur der Reservestoffkügelchen ist mir unbekannt geblieben; um Fett handelt es sich aber bestimmt nicht. — In größern Vacuolen, deren Wand wie die Oberfläche von dem erwähnten chromophilen Netzwerk eingesäumt ist, finden sich, meist zu Drusen vereinigt, tafelförmige Kristalle von rhombischem Umriss, auf die zuerst MEISSNER (1854) aufmerksam machte. Da sie den parasitischen Stadien völlig fehlen und erst mit dem während des Freilebens eintretenden Stoffverbrauch sich bilden, so halte ich sie für regressive Stoffwechselprodukte. Ihre Kristallform stimmt mit der der Harnsäure überein; doch erhielt ich bis jetzt keinen zweifellos positiven Ausfall der Murexidprobe.

Über Excretionsorgane von dem bei den Nematoden häufigsten Typus der „Seitengefäße“ berichtet nur v. LINSTOW (1899, p. 164) für mehrere *Mermis*-Arten (*M. nigrescens*, *hyalinae*, *contorta* u. a.), es verlaufe „in einem der beiden Dorsolateralwülste“ ein Excretionsgefäß, das dicht hinter den Kopfpapillen ausmünde; doch erwähnen MEISSNER, SCHNEIDER u. A. hiervon nichts, auch habe ich selbst derartiges bei *M. albicans* nicht auffinden können. Diesen Mangel teilt das Genus *Mermis* mit den Trichotracheliden, Ichthyonemen und einer Anzahl mariner Formen. Es wird unten erörtert

---

1) Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden, in: Biol. Ctrbl. Vol. 11, 1891, p. 756, Anm. 2.

werden (II. Hauptabschnitt, S. 67), welche Gründe für die Deutung der hintern Schlundzellenreihe bei *Mermis* als Excretionsapparat sprechen; so viel mir bekannt geworden, hat allein BUGNION (1878) die Meinung geäußert, es sei die von MEISSNER als Oesophagus beschriebene enge Röhre „ein Secretionskanal, der sich nur insofern von dem sonst bei Nematoden vorkommenden excretorischen Apparat unterscheidet, als er unpaar ist und weit nach vorn zu ausmündet“. <sup>1)</sup>

5. Geschlechtsorgane. — *Mermis* gehört zu den wenigen parasitischen Nematoden, bei denen sich paarig-symmetrische Gonaden bei beiden Geschlechtern finden, ein Befund, der bei marinen Formen bekanntlich nicht selten ist (neuerdings hat JÄGERSKIÖLD (1901) paarig-asymmetrische Geschlechtsorgane bei *Cycolaimus magnus* ♂ beschrieben, doch ist dies wohl nicht die Regel). MEISSNER (1854, 1856) allerdings berichtet, daß sich beim ♂ ein unpaares Gonadenrohr finde, und läßt eine gelegentlich vorkommende Verdopplung nur als Mißbildung gelten (1854, p. 247); v. LINSTOW (1899, p. 165) verzeichnet ebenfalls nur einen Hoden. Nach meinen Befunden kommt in der symmetrisch-paarigen Ausbildung der Gonaden beider Geschlechter eine vollkommene Homologie zum Ausdruck. Bei ♂ und ♀ findet sich ein in die vordere und ein in die hintere Körperhälfte sich erstreckendes Gonadenrohr, die sich bei beiden ungefähr in der Körpermitte zu einem unpaaren Kanal vereinigen. Beim ♀ ist dieser letztere sehr kurz und von ähnlicher Beschaffenheit wie der Uterus (s. u.); er setzt sich, oralwärts gewendet, in eine kurze und weite Vagina fort, die auf eine Hauteinstülpung zurückzuführen und insofern der Cloake des ♂ analog ist; sie wendet sich in Sförmig leicht gekrümmtem Verlauf zur Vulva. Beim ♂ hingegen verläuft der unpaare, aus der Vereinigung der Gonadenrohre in der Körpermitte hervorgegangene Kanal gerade gestreckt und immer dem Ventralwulst aufliegend bis zum Hinterende, wo er sich direkt in die „Cloake“ fortsetzt; wir wollen ihn als Ductus ejaculatorius bezeichnen, ein Name, der, streng genommen, hauptsächlich dem caudalsten, stärker muskulösen Abschnitt (s. u.) zukommen würde.

Die paarigen Röhren sondern sich in mehrere bei beiden Geschlechtern durchaus homologe Abschnitte, unter denen die Keim- und Wachstumszone der Geschlechtszellen sich deutlich von den bloß ausleitenden oder den reifenden Geschlechtsprodukten zum vor-

1) Citiert nach LEUCKART, in: Arch. Naturg., Jg. 43, Vol. 2.

läufigen Aufenthalt dienenden Strecken abheben. Jene bilden die Hoden und Ovarien im engeren Sinne, diese einen zunächst sich anschließenden engen Samen- bzw. Eileiter, der in einen längeren und weiteren Abschnitt, die Samenblasen bzw. Uteri, übergeht; ebenso entsprechen sich, wie oben gezeigt, der unpaare Abschnitt des Uterus und der Ductus ejaculatorius. — Auf die interessanten Vorgänge der Ei- und Samenbildung sowie auf die feinere Struktur des gesamten Genitaltrakts soll hier nicht eingegangen werden. Bestätigen aber kann ich die Angabe MEISSNER'S (1854), daß die Hoden und Eierstöcke eines umhüllenden Epithels entbehren und nur von einer dicken Grenzlamelle („Tunica propria“ MEISSNER'S) umkleidet sind. Die ausführenden Abschnitte besitzen dagegen ein meist hohes Cylinderepithel, das insbesondere im Uterus und der Samenblase einen drüsigen Habitus aufweist.

Bei beiden Geschlechtern ist fast das ganze Gonadenrohr, mit Ausnahme der die kompakten Massen der Ur genitalzellen enthaltenden blinden Enden, mit muskulösen Hüllen umgeben; die Fasern liegen außerhalb der Grenzlamelle und zeigen meist zirkulären Verlauf. Besonders mächtig ist die Muskelschicht am Eileiter, wo sie einen dicken Mantel zirkulärer und (innerer) longitudinaler Fasern bildet; ebenso ist die Vagina mit einem mächtigen zylindrischen Ringmuskel versehen, unter dem zahlreiche longitudinale Fasern verlaufen. Samenblase und Uterus besitzen kräftige zirkuläre Muskelhüllen. Der lange Ductus ejaculatorius ist nur spärlich mit Muskulatur versehen, deren Fasern vorwiegend längs verlaufen; das etwas verdickte Ende dieses Kanals, das einen kreisrunden Querschnitt aufweist, besitzt dagegen eine kräftige Ringfaserschicht (Sphincter), die den Gang gegen die Cloake abschließt.

6. Leibeshöhle. — Schlund, Darm und Geschlechtsorgane liegen völlig frei in einem vom Hautmuskelschlauch umschlossenen Hohlraum, der besonders am Vorder- und Hinterende ziemlich geräumig ist (Fig. 4, 9, 11 *coel*). Die Umkleidung dieser Leibeshöhle wird im Kopfabschnitt, wo sie bis zwischen die Papillen vordringt (Fig. 1 *coel*), distal von der Epidermis, proximal von der (ja ebenfalls ectodermalen) Schlundwand gebildet; ähnlich verhält es sich in der Schwanzspitze, wo sie entweder (beim ♀) nur von der Epidermis umschlossen wird oder (beim ♂) sich zwischen die (ectodermalen) Transversalmuskeln erstreckt. In allen übrigen Körperregionen wird ein Teil der Hautschicht gegen die Leibeshöhle hin von Längsmuskulatur bedeckt. Niemals jedoch wird diese Muskelschicht zu einem kontinuierlichen

Zylinder, sondern bleibt stets durch die 6 (bzw. 8) hypodermalen Längswülste (bzw. Leisten) unterbrochen. Besonders ist bemerkenswert, daß die Nervenfortsätze der Muskeln die Leibeshöhle frei durchsetzen, wie auch die Ganglienzellengruppen der nervösen Zentren frei in dieser liegen. Eine „Endopleura“ (Mesenterien etc.) fehlt; proximal grenzt die Leibeshöhle unmittelbar an die basale Fläche der Darmzellen und die Geschlechtsorgane. Weder sind Beziehungen des Cöloms zur Gonadenhöhle, die eigne Wandungen und Ausführgänge besitzt, noch zum Excretionssystem festzustellen. Die Leibeshöhle von *Mermis* offenbart sich damit als ein Protocöl, das ohne Zweifel auf ein erweitertes Blastocöl des Embryos zurückzuführen ist.

Inhalt der Leibeshöhle. Bindegewebe fehlt bei *Mermis* vollkommen. Die Leibeshöhle ist überall von einer homogenen Substanz erfüllt, die in die Lücken zwischen den Eingeweiden und der Leibeshöhle sowie in alle intercellulären Spalten eindringt. In der speziell auf *Mermis* bezüglichen Literatur finde ich diese Substanz, die offenbar das Coagulat des im Leben flüssigen Cölominhalts darstellt, nicht erwähnt; dagegen wird bei *Strongylus* (AUGSTEIN, 1894), *Cylicolaimus* (JÄGERSKIÖLD, 1901, p. 14) u. a. über eine homogene „Blutflüssigkeit“ berichtet.

Als „Fettzellen“ muß hier noch gewisser Elemente gedacht werden, die sich im Verlauf der Median- und Subventralleisten nach einwärts von der Muskelschicht, demnach in die Leibeshöhle vorragend, finden. MEISSNER (1854) beschrieb bereits Bau und Verteilung dieser Zellen, die er als „Träger und Vermittler des Stoffwechsels“ betrachtet; er fand sie mit Fettröpfchen erfüllt. Als „Blutkörperchen“ (BUGNION, 1878, v. LINSTOW, 1899, p. 155) dürfen sie aber wohl nicht bezeichnet werden, da sie keineswegs frei in der Leibeshöhle flottieren, sondern, wie ebenfalls MEISSNER (1854, p. 230) schon beobachtete, einen „zarten fadenförmigen Fortsatz“ entsenden, mit dem sie sich an die Körperwand anheften, bzw. sich zu Gruppen vereinigen. Ihre konstante Lage ist zwischen je zwei an die bezeichneten Längsleisten herantretenden Bündeln von Muskelfortsätzen (Fig. 9 f. z): größere Ansammlungen von ihnen finden sich in der Schwanzregion beider Geschlechter (Fig. 12 f. z).

Die Fettzellen sind von plump ovaler Gestalt; eine dünne plasmatische Membran („Crusta“) umgibt den, von großen, auf Schnitten leer gefundenen Vacuolen erfüllten Zellkörper (Fig. 17 f. z); im Mittelpunkt desselben, in eine dichtere Plasmamasse eingeschlossen, liegt der ovale Kern, der zahlreiche chromophile Körnchen in einem

sehr feinen achromatischen Gerüst erkennen läßt, unter ihnen einen größeren „Nucleolus“. Insbesondere in den Zellenhaufen des Schwanzendes sind die Vacuolen außerordentlich groß, so daß sie die verdünnte Zellhaut vielfältig vorbuchten und der Zelle eine unregelmäßige Gestalt verleihen (Fig. 10. 11).

Fassen wir hiernach zusammen, was sich über den morphologischen Wert der Leibeshöhle der Nematoden nach den Befunden an *Mermis* behaupten läßt, so ist es dies, daß sie durchaus die primitiven Gestaltungsverhältnisse des Protocoels, eines durch die Einwanderung (eigentlich nur Einsenkung! vgl. S. 39) spärlicher mesenchymatischer Elemente bereicherten Blastocoels, darbietet. Das „mesoblastische“ Gewebe bildet keine kontinuierliche Auskleidung dieses Hohlraums, — wie es noch neuerdings von GOLDSCHMIDT (1903, p. 6, Anm. 1) für *Ascaris* darzustellen versucht worden ist. Die epitheloide Anordnung der Muskelzellen ist keine primäre, durch die Entwicklung der Muskelschicht aus einem epithelialen Blatt bedingte, sondern das sekundäre Ergebnis der mechanischen Bedingungen ihrer Aktion, bei einem von dem eines „parietalen Mesoderms“<sup>1)</sup> völlig verschiedenartigen Entstehungsmodus.

1) Für die „sekundäre“ Leibeshöhle der Nematoden ist in neuerer Zeit wohl nur SCHIMKEWITSCH (1899) auf Grund einiger zweideutiger Befunde eingetreten. Er hält die Fettzellen von *Oncholaimus* und die phagocytären büschelförmigen Zellen der Ascariden etc. für Reste eines peritonealen Epithels, das den Nematoden, die für „überaus alte Formen“ [!] zu halten seien, in ähnlicher Form, wie es sich jetzt noch bei den Gordiiden findet, ehemals zugekommen sei. Abgesehen von dieser nach meiner Ansicht nicht zutreffenden Auffassung der Cölo- verhältnisse von *Gordius*, muß es als vollkommen hypothetisch und willkürlich bezeichnet werden, die verstreuten Fettzellen von *Oncholaimus* und die 4 phagocytären Zellen von *Ascaris* u. a. für versprengte Reste einer epithelialen Mesodermanlage zu erklären; die vergleichend-anatomischen Befunde, aus denen ich die genetische Zugehörigkeit der Muskulatur zum Ectoderm entnehmen zu müssen glaube (s. II. Hauptabschnitt, S. 37 ff.), scheinen mir in diesem Fall unzweideutiger zu sprechen als die Ontogenese mit ihren höchst fragwürdigen Anklängen „an die Entwicklung des Genito-Mesoderms der Anneliden“. Insbesondere scheint mir die Anheftung der Fettzellen von *Mermis*, die doch wohl in die gleiche Kategorie mit jenen „Cölomocyten“ zu stellen wären, an die Hypodermisleisten, von denen, wie ich weiterhin zu zeigen versuchen werde, die Auswanderung der Muskulatur aus dem epithelialen Verbande vor sich gegangen ist, darauf hinzuweisen, daß sie auf dem gleichen Wege wie jene sich hier gesondert haben. So verschieden auch Form und Lage der phagocytären Zellen bei den freien und parasitischen Nematoden ist (vgl. JÄGERSKIÖLD,

## II. Zur Histologie und feinern Anatomie.

### 1. Die Haut.

Cuticula. — Die äußere Körperdecke von *Mermis* wird von einer relativ sehr dicken, aus mehreren sich different verhaltenden Schichten zusammengesetzten Cuticula gebildet; cuticulare Auskleidung besitzen auch der Oesophagus und die Cloake, desgleichen sind die Spicula Cuticularbildungen besondrer Art. — MEISSNER (1854) unterschied bei *M. albicans* die Schichten der Körpercuticula, in Anlehnung an die in der Wirbeltieranatomie üblichen Begriffe, als Epidermis, Faserschicht und Corium; seiner sehr genauen Schilderung von der feineren Struktur dieser Bildungen fügte CAMERANO (1889) bemerkenswerte Einzelheiten hinzu. — Von außen nach innen lassen sich bei unserer Art 5 Schichten der Cuticula unterscheiden:

1. eine dünne, oberflächlich völlig glatte, helle und homogene Lamelle von kaum 1  $\mu$  Dicke: äußere Rindenschicht (Fig. 13, 14a, *ä. r*);

2. eine mit Hämatoxylin sich tief dunkel färbende Lamelle, etwa doppelt so dick wie die vorige: innere Rindenschicht (*i. r*);

3. eine Schicht, bestehend aus einer einfachen Lage selbständiger paralleler Fasern, die in einer Neigung von ca. 55°<sup>1)</sup> gegen die Längsachse des Tieres den Umfang desselben spiralg umlaufen: äußere Faserschicht (Fig. 13, *ä. f*);

4. eine Schicht den vorigen ähnlicher, aber stärkerer Fasern (von ca. 2  $\mu$  Dicke), die jene unter einem Winkel von ca. 110°, der durch die Längsachse des Tiers halbiert wird, überkreuzen: innere Faserschicht (Fig. 13, 14 *i. f*).

5. eine sehr mächtige (ca. 20  $\mu$  dicke) „homogene“ Innenschicht (Fig. 13, 14, 15 *cut. i*).

1898, NASSONOW, 1900), so finden sie sich doch fast stets in einem für primär, durch plasmatische Zellverbindungen gegeben zu erachtenden Zusammenhang mit der hypodermalen Körperdecke; das Gleiche gilt für die ihnen sicherlich morphologisch nahe verwandten Fettzellen vieler Formen (vgl. TÜRK, 1903, p. 293, *Thoracostoma*); auch JÄGERSKIÖLD (1901) findet die Zellen in der Leibeshöhle von *Cylicolaimus* mit feinen Fäden der Körperwand angeheftet); nur in wenigen der Nachprüfung bedürftigen Fällen (*Oryuris flagellum*, *Ascaris*, nach NASSONOW, l. c.) sollen sich frei bewegliche „Leucocyten“ finden.

1) An konservierten Tieren gemessen.

Die Innenschicht wird durch eine auf Hämatoxylinpräparaten dunkle Membran, die sich auch in die longitudinalen Cuticularleisten fortsetzt, proximal abgeschlossen. (Eine einwärts von dieser Membran sich vorfindende zirkuläre Faserlage, die CAMERANO (1889) entdeckte, ist nicht zur Cuticula zu rechnen, wie dieser Forscher es tut; ihre besonderen Beziehungen zu den Zellen der Längswülste sind unten [S. 22] zu erörtern.)

Über die feinere Beschaffenheit der genannten Schichten läßt sich zunächst an Flächenpräparaten einiger Aufschluß gewinnen. Gelingt es, die beiden Rindenschichten allein zur Ansicht zu bekommen, so sieht man einesteils feinste parallel der Längsachse laufende Linienzüge, eher Reihen feinsten einreihig geordneter Körnchen, andernteils eine senkrecht zu diesen gerichtete dunkle, aber verschwommene Querstreifung, in der sich individuelle Fibrillen oder Bänder nicht unterscheiden lassen. MEISSNER (1854, Fig. 2 u. 4) war es gelungen, nachzuweisen, daß die äußerste Cuticularschicht („Epidermis“) aus in transversaler Richtung langgestreckten sechseckigen Feldern zusammengesetzt ist, von denen je sechs den Umfang des Tiers umspannen. Ich war leider nicht imstande, diese regelmäßige Einteilung der Rindenschicht, in der offenbar der Ausdruck der Beziehungen der Matrixzellen zu ihren Cuticularanteilen zu erblicken ist, bei meinen konservierten Tieren zu bestätigen; vermutlich ist die Struktur am lebenden Material deutlicher; ich konnte sie übrigens seitdem an freilebenden Meeresnematoden allgemein verbreitet beobachten. — Die innere Rindenschicht zeigt auf mit Hämatoxylin gefärbten Querschnitten oft eine dunkle unscharfe Streifung senkrecht zur Oberfläche.

Ein Umstand, in dem meine Befunde sich mit der MEISSNER'schen Beschreibung nicht decken und der mich, da ich kaum annehmen möchte, daß er diesem scharfrichtigen Beobachter entgangen sei, fast an der Identität meiner *Mermis* aus *Lina populi* mit MEISSNER's *M. albicans* zweifeln läßt, ist die ungleiche Stärke der in den folgenden Schichten vorkommenden Fasern (s. o.). Diese liegen in jeder von beiden durch schmale Lücken getrennt nebeneinander; beide Schichten sind jedoch durch eine Kittsubstanz verbunden, die, durch Hämatoxylin intensiv tingiert, auf Querschnitten als dünne dunkle, aber nicht kontinuierliche Lamelle zwischen beide Faserschichten eingeschaltet erscheint. Sie scheint den dickern Fasern und zwar deren distaler Kante anzuhafte; betrachtet man eine solche Faser isoliert im Profil (Fig. 14b), so erkennt man von der dunklen Außen-

kante zwischen die Interstitien der darüber liegenden Faserlage einspringende Fortsätze der verbindenden Zwischensubstanz. Erzielt man Schnitte annähernd parallel dem Verlauf des innern Fasersystems (Fig. 14a), so sieht man, daß die „Kittsubstanz“ durch die zwischen je zwei äußere Fasern einspringenden Fortsätze in Verbindung mit der „inneren Rindenschicht“ tritt, die sich ihr im Verhalten zu Farbstoffen durchaus ähnlich zeigt. — Die Fasern beider Lagen sind etwas höher als breit; auf Wurmquerschnitten, wo ihr Durchschnitt ungefähr kreisrund erscheint, sind sie ja nicht senkrecht, sondern beträchtlich schräg getroffen. Ein schleifenähnliches Umkehren der Fasern in regelmäßigen Abständen, wie es MEISSNER (1854, fig. 2) beobachtete, kann ich in meinem Fall nicht bemerken; die Spiralwindungen der Fasern beider Schichten scheinen durchaus kontinuierlich fortzulaufen.

Wenn die dicke Innenschicht oben als „homogene“ Lage aufgeführt wurde, so soll damit nur gesagt sein, daß sie einen Zerfall in individuelle Fasern nicht erkennen läßt. Eine konzentrische Streifung wurde schon von MEISSNER u. A. auf Querschnitten gefunden und als Folge der allmählichen Auflagerung von Substanzlamellen betrachtet. Flächenschnitte im Niveau der homogenen Schicht zeigen feinste parallele Linien in engen Abständen senkrecht zur Längsrichtung des Tiers. Axiale Längsschnitte lassen eine feine fibrilläre Streifung sowohl parallel als senkrecht zur Oberfläche erkennen, so daß winzige Quadrate, sehr regelmäßig in horizontale und vertikale Reihen geordnet, abgeteilt werden (Fig. 15 *cut. i*). Ähnliches ergibt sich bei der Untersuchung von Querschnitten, nur vermißt man hier die vertikalen („radialen“) Linienzüge, wogegen die horizontalen (zirkulären), etwa 20—30 an der Zahl, sehr deutlich hervortreten. Doch sind auch hier die benachbarten konzentrischen Schichten durch feine dunkle Brücken miteinander verbunden, wodurch ähnliche Vierecke wie im vorigen Bild entstehen (Fig. 13 *cut. i*). Körperlich vorgestellt ergeben diese Liniensysteme den Ausdruck eines in gewissen Richtungen sehr regelmäßig entwickelten Wabensystems, ähnlich wie es von BÜTSCHLI in mehreren Fällen (*Fasciola hepatica*, *Branchiobdella* etc.) als Struktur cuticularer Bildungen nachgewiesen wurde; bei Nematoden scheint dies bisher nicht geschehen zu sein. Dieser Befund erklärt aufs Einfachste die Entstehung des „lamellosen“ Baus auch bei kontinuierlichem Substanzzuwachs und wirft ein gewisses Licht auf die morphologische Bedeutung der Cuticula. Denn wemgleich der berühmte Begründer

der Wabenlehre seine ursprüngliche Ansicht <sup>1)</sup> über die Herkunft der Wabenstruktur in Cuticularbildungen, wonach diese auf die wabige Plasmastruktur der Matrixzelle direkt zurückzuführen sei, später durch eine neue ersetzt hat, die ein selbständiges Auftreten der Wabenstruktur aus rein physikalischen Ursachen in der als homogene Masse abgeschiedenen Cuticularsubstanz annimmt, so scheint doch jene ältere vom physiologischen Standpunkt aus die größere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, schon in Rücksicht darauf, daß die Cuticulae ja in der Tat längst nicht mehr als tote Abscheidungen betrachtet werden dürfen, sondern dauernd verschiedenartigen Wachstumsprozessen und andern Veränderungen unterworfen bleiben, also nicht rein physikalischen Gesetzen unterliegen können, sondern als lebendes Gewebe zu betrachten sind. <sup>2)</sup> Dann würde also eine Alveolenschicht des Matrixplasmas durch allmählich zunehmende Einlagerung apoplasmatischer Teilchen unter Bewahrung ihrer wesentlichsten Struktur zu je einer Cuticularlamelle werden. Rein mechanischen Einflüssen unterliegt sicherlich die Anordnung der Wabekammerchen in der Cuticula; unser Fall ergab, abgesehen von der Ausbildung konzentrischer Lagen, die Anordnung sämtlicher Wabenzellen in transversalen Scheiben, je von der Dicke einer einzigen Kammerschicht.

Am Vorderende springt die Cuticula in den Seitenlinien in je einer starken Leiste nach innen hin vor, der die Zellenreihen der Seitenwülste aufsitzen; man sieht auf Querschnitten 3 dunklere Stränge von der innersten Cuticularschicht, deren Lamellen glatt über die Basis der Leiste hinwegziehen, zu den entsprechenden Zellen der Seitenwülste herantreten (Fig. 13). Die übrige Substanz der Cuticularleisten läßt eine undeutlich wabige Struktur ohne be-

---

1) 1892. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma.

2) A. SCHNEIDER hat in seiner Monographie die letztern Tatsachen bereits sehr treffend gewürdigt; nachdem er bemerkt, daß bisweilen „die Nematoden nach der letzten Häutung auf das Doppelte und Dreifache noch wüchsen, wobei natürlich die Cuticula sich nicht rein passiv verhalten kann,“ schließt er (p. 216): „Wir können also die Cuticularschicht nicht, wie es wohl bei den Arthropoden möglich ist, als ein von der subcutanen (chitinogenen) Matrix abgelöstes Gebild, Secret, betrachten, sondern sämtliche Schichten der Haut stehen noch in einem lebendigen Zusammenhange.“ In ähnlichem Sinn haben sich bekanntlich auch LEYDIG (in: Zool. Anz., Jg. 11, p. 276) u. a. und in jüngster Zeit BIEDERMANN (in: Z. allg. Physiol., Vol. 2, p. 478) über verwandte Bildungen geäußert.

stimmte Ordnung erkennen. Auch gegen den Ventralwulst springt am Vorderende eine sehr schmale Cuticularleiste vor.

Die Cuticula der parasitischen Würmer hat etwa nur  $\frac{2}{3}$  der Dicke der definitiven Cuticularschicht. Inbezug auf die distale Begrenzung durch eine homogene Lamelle (entsprechend der „äußern Rindenschicht“) und den „lamellosen“ Bau der innern Lagen erweist sie sich dieser ähnlich. Es fehlen ihr aber die „äußere und innere Faserschicht“, dagegen zeigen die konzentrischen „Lamellen“ deutlich einen Zerfall in distinkte Fasern, die sich, ähnlich wie die beiden Faserlagen der freilebenden Tiere, in den benachbarten Lamellen überkreuzen.

Nach dem Verlassen des Wirtstieres findet eine Häutung statt, bei der nicht nur die Körpercuticula ernennt, sondern auch die cuticulare Auskleidung des Schlundes ausgestoßen wird.

Epidermis. — Eine zusammenhängende zellige subcuticulare Schicht wurde bei *Mermis* — wie stets bei den freilebenden und bei manchen andern parasitischen Nematoden (*Bradynema*, *Hedruris* u. a.) — im erwachsenen Zustande meist vermißt, und es erscheint nach einigen neuern Untersuchungen fraglich, ob gewisse Zellen, die auf diesem Stadium mit der cuticularisierten Haut in Zusammenhang gefunden werden, wirklich von einem ektodermalen Epithel herzuleiten sind. Wenn ich mich hier sogleich auf die Seite CAMERANO'S (1889) stelle, der erklärt (p. 769): „il residuo dello strato epidermico propriamente detto è d'uopo cercarlo nelle linee laterali“, so werde ich nicht versäumen dürfen, diese Entscheidung im folgenden noch mit Gründen zu rechtfertigen.

Zunächst ist CAMERANO'S Aussage dahin zu erweitern, daß nicht nur die Seitenwülste, sondern auch der Bauchwulst und die Längsleisten, (deren topographische Beziehungen oben geschildert wurden), als Teile der Epidermis zu gelten haben. A priori ist nun ja wahrscheinlich, daß die „Leisten“, in deren spärlichem Plasma sich keine Kerne finden, nicht unabhängig von den kernhaltigen „Wülsten“ existieren dürften. Leicht nachzuweisen sind aber diese Beziehungen an freilebenden Tieren der mir vorliegenden Species nicht; RONDE'S Angabe, es sei die Subcuticula von *Mermis* „eine einheitliche, von Kernen durchsetzte, überwiegend faserige Protoplasmamasse“ (Muskel u. Nerv II, p. 161), habe ich auf meinen Präparaten, selbst bei ältern parasitischen Stadien, nie bestätigt gefunden. Bei etwas jüngern „Larven“, (am deutlichsten bei der parasitischen *Mermis* aus *Feronia* sp., vgl. S. 9), fand sich eine dünne Plasmaschicht

zwischen Cuticula und Muskulatur, in der die unten zu beschreibenden zirkulären Fasern verliefen, die aber sonst in der Struktur durchaus den Zellen der Längswülste ähnlich war. Weder hier, noch in den Wülsten hat das Gewebe syncytialen Charakter, sondern es gehört 8 Längsreihen wohlgesonderter Zellen an.

Die *Later alwülste* sind aus je 3 Zellenreihen zusammengesetzt, von denen die Kerne der äußern meist in einer Transversalebene, die der innern in den Zwischenräumen je zweier Kernpaare liegen. Die Zellen aller 3 Reihen erreichen mit ihrer Oberfläche die innerste Cuticularschicht, die der mittlern zwar nur mit einem schmalen Fortsatz, wie sie denn auch gegenseitig sich nur mit verschmälerten Enden erreichen. Der einwärts gekehrte Abschnitt der Zellen ist beutelförmig abgerundet (Fig. 13). Das Protoplasma zeigt eine grobwabige Struktur; den Wandungen der Wabenkammern sind vielfach kleine, mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Körnchen eingelagert, insbesondere dort, wo sie die die Zellen nach außen und gegeneinander abgrenzende resistenter Plasmamembran („Crusta“) bilden, und entsprechend an der Wandung eines membranartigen Gebildes, das in meist regelmäßig ovaler Gestalt den Kern umgibt (s. u.). Nur die Zellen der mittlern Reihe lassen solche Einlagerungen vermissen, auch zeigt der wabig-faserige Bau ihres Plasmas meist ein lockeres Gefüge als in den Seitenzellen. Die Wabenkammern sind teils in konzentrischen Lagen um den Kern, teils in senkrecht gegen die Oberfläche gerichteten Zügen gruppiert; in letztern insbesondere sind ihre Kanten meist in Form eines Fasergerüsts ausgebildet, ein Befund, von dem man sich besser an Längs- als an Querschnitten überzeugt. Man erkennt dort, daß derartige Plasmafäserchen aus dem Maschenwerk des proximalen Zellteils zusammenlaufen und sich zu stärkern Fasern vereinigen, die entlang der cuticularen Leiste nach auswärts ziehen, um weiter zwischen der Cuticula und dem Längsmuskelschlauch in eine zirkuläre Richtung umzubiegen. Die zirkulären Subcuticularfasern liegen hier in einfacher Schicht in ziemlich regelmäßigen Abständen nebeneinander, zeigen glatte Konturen und durchaus parallelen, senkrecht zur Längsachse orientierten Verlauf. Auf medianen Längsschnitten erscheinen sie als gleichmäßige Punktreihe zwischen Cuticula und Muskulatur. Diese Fasern sind es, die die Kontinuität<sup>1)</sup> des hypodermalen Gewebes in der

---

1) Eine solche kommt von vornherein nur den Zellen eines ektodermalen äußern Epithels zu, und es ist fast unmöglich, sich vorzustellen,

äußern Umhüllung auch der völlig ausgebildeten *Mermis* bewahren.

Die beiden äußern Zellenreihen der Seitenwülste sind ferner Träger je eines Nervenstämmchens, worauf später noch zurückzukommen ist. Die stärkern geschwärtzten punktförmigen Gebilde, die hauptsächlich am Rande der Zellen sichtbar sind (Fig. 13 *gl. f*), sind als Querschnitte der den Lauf von Nervenfasern begleitenden stützenden Plasmafibrillen („Gliafasern“) zu deuten.

Der Kern der Seitenwulstzellen zeigt meist einen unregelmäßigen Umriß, bisweilen derart, daß er seitlich wie von einer oder mehreren Vacuolen wie eingebuchtet erscheint, öfter aber so, daß von einem zentralen Körper mehrere plumpe Fortsätze ausgehen; im letztern Falle scheint er in einem ovalen Bläschen zu liegen, dessen Wandung von einer dünnen Plasmahaut gebildet und durch angelagerte schwarze Körnchen besonders leicht bemerkbar ist.<sup>1)</sup> Dieses „Bläschen“ ist von einer trüben homogenen Masse erfüllt; augenscheinlich handelt es sich um einen unter dem Einfluß des Kerns sich abspielenden Secretionsvorgang, von dem die Vacuolen ein früheres, das perinucleäre Bläschen ein späteres Stadium repräsentieren; daß die Funktion dieser Zellen nicht eigentlich eine mechanische ist, sondern daß sie an den durch die Haut vermittelten Resorptions- und Filtrationsprozessen den wesentlichsten Anteil

daß mesodermale Zellen sekundär solch enge Beziehungen unter sich und zur Cuticula gewinnen könnten; leicht ist es dagegen, sich zu vergegenwärtigen, daß die Verlagerung der Längsmuskulatur soweit peripher als möglich bei einem so haardünnen Tier für ihre Leistungsfähigkeit von größter Wichtigkeit ist und daß voluminöse Hautzellen, wie die, welche uns hier beschäftigen, unter solchen Umständen passiv (natürlich auf selektivem Wege) in eine zentralere Lage, unter das Niveau der Längsmuskelschicht, gedrängt werden müssen. Analoge Befunde „versenkter Epithelzellen“ sind ja durch BLOCHMANN und seine Schüler bei parasitischen Platoden zur Genüge bekannt geworden; ähnliches findet sich auch gelegentlich bei Mollusken und Echinodermen.

1) Es kann hier zweifelhaft erscheinen, ob nur der unregelmäßige, aus chromophilen Körnern gebildete Körper oder das ganze bläschenförmige Gebilde als Kern zu deuten sei; dessen Wandung würde dann einer Kernmembran entsprechen. Ich möchte mich in dieser Frage nicht definitiv entscheiden, da die scharfe topographische Scheidung der Kernsubstanz vom Plasma bei Nematoden ihre besondern Schwierigkeiten hat, wie die GOLDSCHMIDT'schen Befunde (1904) dartun und wie sich auch noch aus der Betrachtung der Exkretionszellen bei *Mermis* (S. 65 ff.) ergeben wird.

haben, dürfte schon aus dem vacuolären Bau des Plasmas geschlossen werden. Eigentliche Hautdrüsen aber fehlen bei *Mermis* durchaus. — Die eigentliche Kernsubstanz besteht aus kleinen, sehr gleichartigen Chromatinkörnchen, die durch ein blasses achromatisches Gerüst verbunden sind. Es finden sich meist ein großer, bei unregelmäßiger geformten Kernen mehrere kleinere nucleolenartige Körper.

Die Zellgrenzen erscheinen in den Seitenwülsten als doppelt konturierte Linien (zwischen denen der Abstand gelegentlich größer ist, als es Fig. 13 zeigt). Mit stärkern Linsen ist an gut differenzierten Präparaten wahrzunehmen, daß in kurzen Abständen der Zwischenraum durch feine Plasmabrücken überspannt wird, derart daß der Intercellularspalt in zahlreiche in einer Fläche geordnete Wabenkammern zerlegt wird.

Der Ventralwulst dient vornehmlich als Stütz- und Hüllgewebe für die ventralen Nervenfasernzüge; hieraus gehen charakteristische Unterschiede gegenüber den Seitenwulstzellen hervor; das Wabenwerk ist dichter als dort, insbesondere aber sind die fibrillären Differenzierungen darin sowohl zahlreicher als kräftiger als bei jenen ausgebildet; Spuren von secretorischer Tätigkeit fehlen. Die Kerne sind von regelmäßig ovaler, in der Längsrichtung des Wulstes stark gestreckter Gestalt; ihre Struktur entspricht jedoch denen der Seitenwulste. Die Zellen sitzen der Cuticula, die auch hier (wenigstens am Vorderende) mit einer allerdings sehr dünnen Leiste einspringt, mit sehr verschmälerten Enden auf; sicherlich nehmen auch diese Zellen mit ihrem peripheren, „deckenden“ Abschnitt an der Bildung der Cuticula teil. Die Richtung der Stützfibrillen, die in der Peripherie der Zellen am zahlreichsten sind (Fig. 16), ist vornehmlich eine longitudinale (Fig. 17 *gl. f*); senkrecht zur Hautoberfläche verlaufenden Fibrillenzüge teils über die seitwärts gekehrten, teils über die median zusammenstoßenden Zellflächen (*gl. f'*), um an der Basis des Wulstes nach rechts oder links in die verschwindend dünne Subcuticula (zirkuläre Faserschicht) einzulenken. Die medianen Fibrillenzüge fassen, indem sie am Innenrande auseinanderweichen, den Hauptstrang des Ventralnerven zwischen sich. — Die fibrillären Bildungen dienen Nervenfasern als Stütz- und Isolationsgewebe; diese engen Beziehungen zum Nervensystem lassen den Ventralwulst als eine Art von epitheliale Gliagewebe erscheinen (ein weiterer Umstand, der gegen seine gemutmaßte mesodermale Natur spricht). Befremdend ist zunächst hierbei, daß dieses Gliagewebe sich nicht in faserförmigen Ausläufern zwischen die nervösen Elemente eindringt,

daß vielmehr diese in die kompakt bleibenden Plasmakörper der voluminösen Hüllzellen hinein verlagert werden. Einen Befund, der diesen interessanten Vorgang erklärt, zeigen jüngere parasitische Stadien (Fig. 16); dort haben die nervösen, von starken Stützfasern begleiteten Elemente noch eine durchaus oberflächliche Lage, während den Zelleib ein feinwabiges Plasma erfüllt, in dem eine faserige, senkrecht gegen die Cuticula gerichtete Struktur nur leicht ausgeprägt ist (ganz ebenso) verhalten sich zu dieser Zeit die Zellen der Seitenwülste und die ihnen zugeordneten Fasern). Allmählich scheinen sie sich dann vom Rand her tiefer in das Plasma der Hypodermis einzuschnüren. Die Tatsache des intracellulären Verlaufs nervöser Elemente selbst ist auch von GOLDSCHMIDT (1903) für *Ascaris lumbricoides* beschrieben worden; hierhin zielende Beobachtungen haben wohl auch JAMMES' (1902) sehr unklare Vorstellungen von der „substance nerveuse uniforme“ der Subcuticula hervorgerufen.

Die Dorsal- und die Submedianleisten sind hier nur soweit zu berücksichtigen, als sie ebenfalls Teile des Subcuticulargewebes im Dienste des Nervensystems verwendet zeigen. Bei allen enthält das spärliche Plasma schwärzbare Fibrillen, die den Nervenfäsern bis zum Übergang in die Muskelfortsätze folgen und die an der Basis der Leisten wohl direkt in zirkuläre Subcuticularfibrillen übergehen.

Veränderungen der Subcuticula am Vorder- und Hinterende. — Verfolgen wir die Epidermiswülste oralwärts, so zeigt sich zunächst eine gewisse Zunahme des Volumens der Zellen, dann, in der Nähe der Ganglien, auch eine Vermehrung der die Wülste zusammensetzenden Zellenreihen. Auf Querschnitten (Fig. 2—8) scheint es auch, als ob die Zellen z. T. ihre epitheliale Lage aufgäben und sich zu einer kompakten Masse zusammenordneten; Totalpräparate und Längsschnitte überzeugen jedoch, daß alle Zellen peripher die Cuticula erreichen, daß sie aber eine sehr schräge Lage zur Längsachse einnehmen, indem ihr kernhaltiger Abschnitt gegenüber dem distalen Fortsatz nach ein- und rückwärts verlagert ist, so daß beide natürlich nicht in einer Transversalebene getroffen werden können.<sup>1)</sup> Am bemerkenswertesten ist in dieser Region

1) Ich habe überhaupt niemals beobachtet, daß eine Hypodermiszelle, sei es in den Längswülsten oder unter den den Ganglien enger zugeordneten Elementen, den Zusammenhang mit der Cuticula völlig verloren hatte, so daß man auch dort, wo die kernhaltigen Abschnitte der Hypodermiszellen voneinander getrennt oder in tiefere Gewebsschichten versenkt sind, von

(Höhe der postventralen Ganglien) das Auftreten von Kernen auch in der Dorsalleiste und, damit zusammenhängend, deren Vergrößerung zu einem den übrigen gleichwertigen Dorsalwulst (Fig. 8 *d. w.*). Etwas weiter oralwärts sind die 4 Wülste so angewachsen, daß ihre seitlichen Ränder einander berühren, und auf diese Weise bilden sie eine geschlossene Hülle um die Ganglien und den Schlundring. Vor dem Nervenring weichen die 4 Wülste wiederum auseinander, nachdem die lateralen Träger eines, die medianen je eines Paares von Nervenbündeln wurden. Während die Lateralwülste, allmählich sich verschmälernd, in gleicher Weise bis zu den Kopfpapillen verlaufen, verbreitern sich die Medianwülste stark und gewinnen je mit einer schmalen seitlichen Kante Fühlung mit den Subventralleisten (Fig. 3 *s. v. w.*). Wenig weiter oralwärts wird jeder Medianwulst in 3 Wülste gespalten, einen schwächtigen medianen und zwei die Nervenbündel tragende, die in den Submedianlinien weiter zu den entsprechenden Papillen verlaufen (Fig. 2 *v. w., s. v. w.*); die medianen Wülste setzen sich ganz vorn an die die beiden seitlichen Papillengruppen trennende mediane Cuticularbrücke an.<sup>1)</sup>

Die Veränderungen der Hypodermis am Hinterende bestehen hauptsächlich in einer Zerklüftung der die Längswülste bildenden Zellenreihen, derart, daß die einwärts gerichteten Zellabschnitte meist völlig voneinander isoliert als etwa keulenförmige Gebilde zwischen die transversalen Muskelzüge hineinragen (Fig. 11, 12 *st. z.*). Gleichzeitig zeigt sich eine Vermehrung und Verkleinerung der Elemente, die z. T. in engere Beziehungen (als „Hüllzellen“) zu den Sinnesorganen des Schwanzendes treten. Die Anordnung der Zellen in

---

einer epithelmäßigen Kontinuität der freien Zelloberflächen sprechen kann, die einerseits durch die Subcuticularfasern, andererseits durch die cuticularisierten oberflächlichen Zellteile aufrecht erhalten wird (vgl. S. 35, Anm. 3).

1) Differenzen im feinern Bau der die Papillennerven umhüllenden hypodermalen Elemente gelang es mir bei *Mermis* nicht nachzuweisen. Diese Verhältnisse scheinen hier einfacher zu liegen als bei *Ascaris*, an dessen Sinnesorganen neuerdings durch GOLDSCHMIDT (1903) zwei funktionell und histologisch deutlich gesonderte Arten von Hilfszellen (Stütz- und Geleitzellen) unterschieden wurden; auch die Untersuchung der Sinnesorgane von *Anthraconema* durch ZUR STRASSEN (1904) ergab ganz ähnliche Befunde. Bei *Mermis* ist die Zahl der die Papillennerven umgebenden Zellen beträchtlich größer als bei jenen Arten, doch verhalten sie sich, wie es scheint, alle gleichartig und zeigen in der Struktur von den übrigen Zellen der Hypodermis kaum Abweichungen.

3 Wülsten verwischt sich beim ♂ je weiter rückwärts desto mehr; diese Verhältnisse werden erst unter Berücksichtigung der transversalen Muskulatur des betreffenden Körperabschnitts völlig klarzustellen sein. Beim ♀, dem diese fehlt, zeigen sich im Auftreten zelliger Wülste in der Dorsal-, den Subventral- und Subdorsallinien denen am Vorderrande analoge Veränderungen.

Allgemeine Bemerkungen. — Die topographischen und histologischen Befunde an der Hautschicht von *Mermis* gaben keine Veranlassung, die Funktion der „Hypodermis“ als Matrix der Cuticula in Zweifel zu ziehen oder sie als eine vom äußeren Körperepithel anderer Metazoen prinzipiell verschiedene Bildung zu betrachten. Nächst einer im Jahre 1876 von BÜTSCHLI (1876, p. 401) ausgesprochenen Vermutung, — daß „die die Seitenlinien aufbauenden Zellen nicht von dem Ektoderm, sondern wahrscheinlich vom Mesoderm abstammen dürften, daß sie diejenigen Zellen dieses Blattes darstellen, die nicht in Muskelzellen umgewandelt worden sind,“ — gründen sich neuerdings erhobene Bedenken hauptsächlich auf die Beobachtungen ZUR STRASSEN's (1892) bei *Bradynema rigidum* und *Ascaris mystax*, nach denen das Gewebe der Seitenlinien mesodermaler Herkunft wäre und mit der Cuticularbildung nichts zu tun hätte; seitdem sind weder embryologische noch stichhaltige histologische Gründe für diese Ansicht ins Feld geführt worden, zu der sich u. a. K. C. SCHNEIDER (1902), TÜRK (1903), mit Einschränkung auch M. BRAUN<sup>1)</sup> und GOLDSCHMIDT (1903) bekennen und an der (nach einer von TÜRK angeführten mündlichen Mitteilung) auch ZUR STRASSEN festhält.

Es ist also wohl angebracht, bei einer kritischen Erörterung der tatsächlichen Grundlagen für diese Auffassung, soweit sie durch ZUR STRASSEN's Abhandlung geschaffen wurden, etwas ausführlicher zu verweilen. Allerdings treffen wir hier auf die bestimmte Angabe, daß das ectodermale Epithel „unter Auflösung aller seiner Kerne in die innerste Cuticularschicht selbst“ übergehe: „Alles übrige Gewebe entstammt somit dem Mesoderm“ (p. 734). Es sollen während der letzten Larvenperiode, während welcher das Ectoderm „durch das fortgesetzte Wachstum und die damit verbundene Teilung immer dünner geworden und am Ende der Periode überaus schwer nachweisbar ist“ (p. 709), die solange von diesem gebildeten Mittel- und Seitenfelder eine neue Bekleidung durch mesodermale Zellen erhalten, die sich aus der vordem gleichartigen Masse des Mesenchyms differenzieren (p. 710). Wenn ich trotzdem den Hinweis auf die Möglichkeit einer Mißdeutung nicht unterdrücken kann, so bestimmen mich hierzu ZUR STRASSEN's vortreffliche Abbildungen selbst. Wir sehen nämlich auf fig. 88 und 89, tab. 32, Querschnitten durch parasitische Larven von *Bradynema*, die mutmaßlich mesodermalen Zellengruppen der Seiten- und Medianwülste in aus-

1) Thier. Parasiten des Menschen, 3. Aufl., 1903, p. 241; BRAUN ist der Meinung, daß wenigstens die Seitenwülste (bei Ascariden) der „Cutis“ angehören, hält sie also wohl für mesodermalen Ursprungs; ähnlich APÁTHY, 1894, p. 893.

giebigster Berührung mit der Cuticula, vom „Mesenchym“ durch eine scharfe Membran abgegrenzt; ein Ectoderm, das auf diesem Stadium doch noch vorhanden sein soll, von dem auch auf einem Totalpräparat des Vorderendes desselben Stadiums Kerne gezeichnet sind, ist hier nicht angedeutet, ebensowenig auf fig. 90—92, Schnitten durch eine wenig ältere Larve. Dagegen bemerkt man auf Schnitten durch erwachsene Tiere (fig. 98, tab. 33 u. fig. 4, tab. 29) zwischen der homogenen Cuticularschicht und der Muskellage kleine ovale Querschnitte dicht gereiht; es sollen die in Cuticularisierung begriffenen Epithelzellen sein; vergleichen wir damit aber die spärlich zerstreuten Ectodermkerne der fig. 86, also eines Stadiums, auf dem das Epithel schon in starker Rückbildung begriffen sein müßte, jedenfalls keiner regen Zellvermehrung mehr entgegenzusehen hätte, so muß die enorme Zahl und Dichte seiner Elemente dort entschieden befremden. — Auch ZUR STRASSEN glaubt übrigens, daß die Muskulatur direkt die Cuticula berühre: das völlige Vernissen einer Subcuticularschicht hier wie bei den marinen Nematoden hat wohl seinen Grund hauptsächlich in den Beobachtungsschwierigkeiten; wäre der periphere Zusammenhang der Längswülste schon hier nachzuweisen gewesen, so hätte man sich der ectodermalen Natur dieser Bildungen gegenüber wohl kaum so skeptisch verhalten.

Eine Beobachtung ZUR STRASSEN's an *Ascaris mystax* (l. c., p. 738), vom Autor selbst schon mit Vorbehalt mitgeteilt, wonach ein cuticularisiertes Ectoderm sich zwischen „Epidermis“ und „Corium“ einerseits und den gekreuzten Faserschichten andererseits eingeschaltet befinde, ist schon durch VAN BÜMMEL (1895) berichtigt worden. Sollte das „Ectoderm“ von *Bradynema* auf fig. 4 und 98 der ZUR STRASSEN'schen Abhandlung etwa auch nur aus quer getroffenen Diagonalfasern bestehen, Bildungen, die bis jetzt fast durchweg bei den Nematoden gefunden wurden, deren aber gerade für diese Form vom Autor gar nicht erwähnt wird? —

Die Zusammensetzung der Seitenwülste aus je 3 Zellenreihen ist ein Befund von großer Verbreitung bei den kleineren Nematoden (*Bradynema*, *Lecanoccephalus*, *Cylicolaimus*, *Thioracostoma*, *Mermis* etc.). Man wird aber kaum Bedenken tragen, ihnen die vielkernigen Seitenwülste und die Subcuticula der Ascariden zu homologisieren. Der vielkernig-syncytiale Charakter dieser Bildungen kann hierbei kein Hindernis bilden, da nach GOLDSCHMIDT (1904) die Kernvermehrung auf amitotischem Wege geschieht, demnach die Subcuticula nicht einer entsprechend vielzelligen Bildung zu vergleichen ist. Vielmehr kann in diesem Zustand nur die weitere Folge des Bestrebens nach Oberflächenvergrößerung des Kerns erblickt werden, das wir bei *Mermis* u. a. durch unregelmäßig verästelte Kernformen bereits ausgedrückt finden.<sup>1)</sup> Nehmen wir die Dreizahl der Zellenreihen als das

1) Ganz allgemein findet sich bei parasitischen Nematoden die Tendenz zur Bildung von „Riesenzellen“; zur Vergrößerung gewisser einfacher Organe unter großer Sparsamkeit in der Vermehrung der Zellindividuen. Entsprechend den hierdurch entstehenden umfänglichen Plasmamassen finden wir den Kern, im Bestreben, eine möglichst große Oberfläche dem Stoffaustausch verfügbar zu machen, von unregelmäßiger Form, meist in mehr

ursprüngliche und typische Verhalten der Seitenwülste an, so können wir die mittlere Zellenreihe wohl in der von K. C. SCHNEIDER (1902) nachgewiesenen kontinuierlichen „keilförmigen“ Zellenreihe der Seitenwülste bei *Ascaris megaloccephala* wiederfinden und demzufolge das übrige subcuticulare Syncytium den beiden äußern Zellenreihen an die Seite setzen.

## 2. Muskulatur.

*Mermis* gehört — nach A. SCHNEIDER'scher Terminologie — zu den Polymyariern des cölomyaren Typus. Ihre gesamte Muskulatur zeichnet sich sogar durch einen bei parasitischen Nematoden ungewöhnlichen Zellenreichtum aus; könnte man die Vervielfältigung der Elemente des Längsmuskelschlauchs, dem ja die Locomotion obliegt, mit der größern Beweglichkeit der Mermiten gegenüber den reinen Endoparasiten in Beziehung setzen, so versagt doch diese Erklärung gegenüber der Bursalmuskulatur, die hier wie dort lediglich dem Copulationsakt dient und die selbst bei den großen Ascariden nur aus einigen wenigen Zellen gebildet wird. — Die Muskulatur von *Mermis* läßt sich nach topographischen Gesichtspunkten in folgende Gruppen einteilen: 1. die Längsmuskulatur; 2. die Muskulatur des Genitaltracts; 3. die dorso- bzw. latero-ventrale (sogen. Bursal-) Muskulatur des männlichen Schwanzendes; 4. die Retractoren der Spicula; 5. die Muskeln der Spiculascheiden (Protrusoren oder Exsertoren der Spicula) und 6. die Muskelscheide der Cloake. Histologisch gehören das erste, mittlere und letzte Paar der aufgezählten Gruppen je demselben Typus an.

1. Die Längsmuskulatur. Über die Einteilung des Muskelzylinders in 8 Längsfelder, von denen allerdings, abgesehen von dem vor dem Nervenring gelegenen Körperabschnitt, die beiden sub-

---

oder weniger schlanke Ausläufer ausgezogen. Eins der besten Beispiele geben die Kerne der einzelligen Excretionsorgane der Ascariden; z. B. findet sich bei *A. clavata* (JÄGERSKIÖLD, 1894) der Kern in ein Netzwerk chromophiler Substanz aufgelöst, das einen großen Teil der Excretionszelle durchzieht, an sich aber noch im Zusammenhang bleibt. Für die „phagocytären Organe“ der Ascariden haben die Untersuchungen NASSONOW's (1900) ergeben, daß bei gewisser Größenzunahme bei *A. decipiens* die sonst einkernigen büschelförmigen Zellen durch direkte Kernfragmentation zu einer vielkernigen Bildung werden. Auch die mächtigen Fettkörperzellen von *Mermis* beweisen, daß der Kern dem Bedürfnis nach Oberflächenvergrößerung durch Zerfall in eine größere Anzahl gleichartiger Teilstücke gerecht wird. Der zugehörige Plasmakörper behält natürlich dessenungeachtet den Formwert einer Zelle.

dorsalen meist auf ein Minimum reduziert sind (die Autoren. MEISSNER, v. LINSTOW u. A., unterscheiden darum stets nur 6), wurde schon in der Übersicht gehandelt. Oralwärts erstreckt sich die Längsmuskulatur bis in das Ende der Hypodermisarkaden, also bis nahe an die Papillen (Fig. 3 *l. m*). Am Hinterende (Fig. 10—12) endigen die longitudinalen Fasern zuerst ventral, erstrecken sich dagegen in den sublateralen Feldern bis fast in die Schwanzspitze, indem sie sich, wo sie der Transversalmuskulatur begegnen, zwischen die Ansätze ihrer Fasern hineinschieben.

**Histologie.** Die Elemente der Längsmuskulatur von *Mermis* sind schmale, an beiden Enden zugespitzte, mit ihren größten Flächen senkrecht zur Körperwand gestellte Faserzellen. Sie zeigen an der Stelle, wo der Kern liegt, eine (auf dem Querschnitt „kolbige“) Verdickung des Sarcoplasmas am einwärts gekehrten Rand; die kontraktile Rinde ist hier nach innen geöffnet; im Vorderende, wo die Höhe der Längsmuskelschicht überhaupt am beträchtlichsten ist, ragt die Marksubstanz meist nach innen etwas über den Rand der kontraktilen Rinne vor, ohne daß es aber irgendwo zur Bildung voluminöser „Markbeutel“ wie bei *Ascaris* käme. In der Nähe des Kerns entspringt mit ziemlich breiter Basis, dann rasch sich verschmälernd, der Nervenfortsatz (Fig. 17, 22). (Der Angabe von ROHDE [Muskel und Nerv II], daß das Sarcoplasma der benachbarten Muskelzellen an der Innenfläche der Muskelschicht verschmelze und diese als kontinuierliche Schicht überkleide, kann ich nicht beipflichten.) — Die feinere Struktur des Sarcoplasmas ist, in Anbetracht der Kleinheit der Muskelzellen, nicht leicht zu ergründen. Meist läßt es einen feinwabigen Bau erkennen, wobei an der dreieckig gestalteten Basis der Nervenfortsätze die Reihen der Wabenkammerchen gegen den Fortsatz hin zu konvergieren scheinen; an günstigen Eisenhämatoxylin-Präparaten zeigen sich, dem Verlauf ihrer Kanten folgend, feine Fibrillen (Fig. 17), die dann in die Längsrichtung der Faser umbiegen, in ihrem weiteren Verhalten aber nicht verfolgt werden konnten. Es sei daran erinnert, daß K. C. SCHNEIDER (1902, p. 329) ähnliche „Stütz fibrillen“ im Muskelsarcoplasma von *Ascaris* nachgewiesen hat, deren Identität andererseits mit den von APÁTHY durch seine Goldmethode dargestellten, mutmaßlich leitenden, Primitivfibrillen wohl nicht zu bezweifeln ist.

Die kontraktile Rinde, die in der Nähe des Kerns tief rinnenförmig, an den Enden der Faser — die übrigens stets der Hautschicht anliegen — rings geschlossen erscheint, läßt im Querschnitt

eine dichte Querstrichelung erkennen. Die durch Eisenhämatoxylin schwärzbaren Gebilde, die diese verursachen, zeigen bei genügender Differenzierung eine etwa hantelförmige Gestalt (Fig. 13 l. m. 22), jedoch keine weitere Auflösung in einfachere Bestandteile; ob man sie trotz ihrer bedeutenden Dicke als „Myofibrillen“ oder als „Säulchen“ gelten lassen muß, kann demnach zweifelhaft erscheinen. Zwischen je zwei solcher Leisten sieht man je einen hellen Hohlraum, und es scheint, daß die verdickten Ränder durch unscharfe dunkle Fortsätze miteinander in Verbindung stehen. Wahrscheinlich entsprechen die Leisten den verdickten und verdichteten Wandungen der äußersten Alveolenschicht der Muskelzelle, die Zwischenräume also je dem Umfang einer Kammerhohlung. Dieser Auffassung entspricht auch das Flächenbild der kontraktilen Rinde, auf dem die geschwärtzten Längsleisten durch feine Querbrücken verbunden erscheinen, so daß ihrer je zwei eine Alveolenreihe zwischen sich schließen.<sup>1)</sup>

1) Man hat, wohl z. T. unter dem Einfluß der APÁTHY'schen Befunde und Darlegungen, nach denen sowohl die Reizleitung als die Kontraktilität an spezifische fibrilläre Elemente gebunden wäre, vielfach zu einseitig die morphologische und funktionelle Selbständigkeit der „Myofibrillen“ hervorgehoben und ist dadurch einem physiologischen Verständnis der Strukturen der „glatten“ Muskelzelle, welches doch für die quergestreiften Muskeln bereits bis zu einem gewissen Grade erreicht ist, bisher ferngeblieben. APÁTHY selbst ist ja so weit gegangen, die „contractile Substanz“ für „ein intracelluläres Protoplasma product der Muskelzelle“ zu erklären, ja diesem gegenüber nur den Kern und das Protoplasma als „das eigentlich Fortlebende“ gelten zu lassen („Contractile und leitende Primitivfibrillen“, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 10, 1892, p. 364). Die Tätigkeit des quergestreiften Muskelgewebes beruht, nach physiologischer Auffassung, auf den physikalischen Wechselbeziehungen zwischen den dichtern anisotropen und den weniger dichten (leichtflüssigen) isotropen Zonen, welche beiden sich histologisch nur dadurch unterscheiden, daß in jenen die plasmatische (Säulchen-) Substanz, in diesen das Enchylemma überwiegt. Entsprechende Beziehungen dürften bei den glatten Muskelfasern zwischen den „Leisten“, deren scheinbar spezifische Färbbarkeit auch APÁTHY (1893, p. 323), wie mir scheint mit Recht, auf eine dichtere, homogene Beschaffenheit ihres Plasmas zurückführt, und ihrer flüssigen Zwischensubstanz, dem Enchylem der Wabenräume, bestehen; in der Tat hat auch BÜTSCHLI (1892) an der reicher differenzierten kontraktilen Rinde der *Ascaris*-Muskeln Unterschiede in den relativen Dickenverhältnissen der dunklen Platten und der hellen (hier 2 Reihen Wabenzellen umfassenden) Zwischenräume gefunden, aus denen er schließt, „daß die Zustände mit breiteren Platten aller Wahrscheinlichkeit nach von stark contrahierten Zellen stammen, während die schmälere den gedehnten Zu-

Eine Eigentümlichkeit der Muskelzellen von *Mermis* ist es, daß gewisse Leistchen des Innenrands der Faser auf den Nervenfortsatz übergehen und diesen bis zum Nerven begleiten — eine Tatsache, auf die ROHDE (Muskel und Nerv II) zuerst aufmerksam machte. Färberisch verhalten sie sich wie die Leistchen der Muskelrinde; bei Eisenhämatoxylin-Schwärzung erscheint der Fortsatz doppelt konturiert (Fig. 17 *n. f.*), ein Zeichen, daß in der Achse noch ein feiner Faden von „Marksubstanz“ verläuft. Daß die Nervenfortsätze selbst kontraktile seien, ist mir, trotz dieser Leistchen und der von JOSEPH (1882) über die Kontraktilität der Querfortsätze bei *Ascaris* ausgesprochenen Vermutungen, wenig wahrscheinlich; denn wenn sie wirklich Kontraktionen des Körpers „in der Querachse“ verursachen könnten (ein Effekt, der durch die Einschaltung der Subventralleisten bei *Mermis* noch kompliziert würde), so ist doch nicht einzusehen, welchen Zweck solche Aktionen (die bei *Mermis* übrigens auch noch nicht beobachtet wurden) für die normalen Bewegungen des Tieres haben könnten.

Hinsichtlich des Verhaltens der Muskelfortsätze zu den Nervenstämmen ist zu erwähnen, daß je die Muskeln der dorsalen bzw. ventralen Körperhälfte sich zu den Nerven eben dieser wenden, jedoch aus allen 4 ventralen Muskelfeldern teils zu den Subventralleisten, teils zum Hauptstrang des Ventralnerven (Fig. 9). Die vor den Kopfganglien gelegenen Muskelfelder senden, da motorische Längsnerven hier fehlen, ihre Fortsätze rückwärts bis zum hintern Rand des Nervenrings, wo sie, in 8 Bündel zusammengefaßt, unter mannigfachen Durchflechtungen [in jenen eintreten (Fig. 6, 7 *d. m. f.* etc.); und zwar finden sie sich im Zentrum des Rings, von hier aus die zugehörigen motorischen Fasern aufsuchend und mit ihnen verschmelzend. — Das Detail der Verbindung der Muskelfortsätze mit den Nerven ist schwierig zu erforschen. Nach ROHDE (l. c., p. 163) wird sie durch eine polsterartig dem Ventralnerven aufliegende Masse von Muskelmarksubstanz hergestellt; ich vermochte mich von der Existenz einer solchen nicht zu überzeugen; vielmehr sah ich die Nervenfortsätze direkt in den ventralen Hauptstrang eintreten, in dem sie noch eine kurze Strecke weit durch begleitende

stand repräsentieren“. Auch hier dürften also Veränderungen der Oberflächenspannung zwischen dem Plasma der Alveolenwände und dem Enchylem Ursache für Aufnahme des letztern in jenes und dadurch für die Gestaltsänderungen des Muskels sein.

schwärzbare fibrilläre Bildungen kenntlich bleiben (Fig. 17 VN); ob diese aus dem Fortsatz selbst stammen oder Gliafibrillen sind oder ob sie zu den Leisten des Fortsatzes Beziehungen haben, vermag ich nicht zu entscheiden. Über den feinern Modus der Verbindung mit den Nervenfasern ließ sich nichts sicher beobachten.

II. Die Muskelhüllen der Gonadenschläuche. — Abgesehen von der wechselnden Menge und Verlaufsrichtung der Fasern verhält sich die Muskulatur des Genitaltracts an allen seinen Abschnitten gleich: sie besteht aus beiderseits spitz auslaufenden sehr schlanken Elementen, deren kontraktile Rinde meist, z. B. bei den starken Fasern des mächtigen Ringmuskels der Vagina, rings geschlossen ist und deren axiales Sarcoplasma den Kern enthält. Am Genitaltract des ♂, dessen Muskulatur schwächer als beim ♀ entwickelt ist, finden sich die sehr dünnen Platten von Muskelfibrillen der Grenzlamelle des Epithels eng aufliegend, Plasma und Kern auf der nach außen (der Leibeshöhle zu) gekehrten Seite der Faser. — Stets liegen die Fasern außerhalb der dicken Grenzlamelle des Epithels der Gonadenwand in ein- oder mehrschichtiger Anordnung. Ein Zusammenhang dieser Muskelschicht mit dem Hautmuskelschlauch, von dem sie genetisch herzuleiten ist, findet sich nur an den Mündungen der Genitalschläuche, also beim ♀ an der Vulva, beim ♂ am Fundus der Cloake. Von diesen Punkten aus und zwar, wie schon MEISSNER (1854) betonte, ausschließlich vom „Splanchnicus“ (dem „Hauptstrang“ des Bauchnerven), werden sie auch mit Nerven versorgt; im weiteren Verlauf habe ich häufigere Verbindungen mit dem Ventralnerven durch Nervenfasern, wie MEISSNER sie angibt, nicht gefunden.

III. Die transversale Muskulatur. — Als Bursalmuskulatur<sup>1)</sup> kann man die transversalen Faserzüge bezeichnen, die in dem verdickten Schwanzende des ♂, in einer Ausdehnung, die ziemlich genau durch die Verbreitung der Genitalpapillen gekennzeichnet ist, in hauptsächlich 3 Gruppen die Leibeshöhle durchsetzen: 2 lateralen (lateroventralen), deren Elemente, zwischen den Zellen der Lateralwülste wurzelnd, sich mit dem andern Ende zwischen den Längsmuskelfasern des vom Ventral- und den Sub-

1) Eine „Bursa“ im engern Sinn besitzt *Mermis* nicht: nach SCHNEIDER aber kann man unter diesem Namen „alle die Einrichtungen zusammenfassen, welche sich an der Bauchfläche vor und hinter dem After befinden“ (Monographie, p. 241); es liegt demnach kein zwingender Grund vor, den eingebürgerten Namen für die Muskeln, die der Abplattung oder ventralen Einhöhlung des Hinterendes beim ♂ dienen, zu ändern.

ventralwülsten begrenzten Feldes anheften, und einer mehr oder weniger deutlich symmetrisch halbierten medianen (dorso-ventralen), deren Fasern, an der Rückenwand zerstreut inserierend, zur Ventralseite herüberziehen. Vor der Cloakenmündung finden sich fast ausschließlich die erstern, hinter der Cloake gehen die 3 Fasergruppen bald ohne scharfe Grenze ineinander über; sie erstrecken sich bis in die äußerste Schwanzspitze; ihre Aktion bewirkt eine Einziehung der ventralen Körperwand. In der Längsrichtung (des Tiers) sind die transversalen Faserbündel nicht kontinuierlich hintereinander gereiht, sondern ihre Aufeinanderfolge ist in ziemlich gleichen Abständen durch Gruppen versenkter Hypodermiszellen der Seitenwülste unterbrochen.

Den Bursalmuskeln schließen sich nach Herkunft und Funktion eng an einerseits die Retractoren der Spicula, andererseits gewisse Faserzüge, die ich, ihrer mutmaßlichen Bestimmung nach, als Levatoren der Cloake bezeichne. Die letztern (Fig. 10 *tr. m'*) spannen sich zwischen der dorsalen Körperwand, etwas oberhalb der Seitenwülste, und den obern seitlichen Kanten des im Querschnitt plump 3schenkligen Cloakenrohrs aus, auf dessen ganzem Verlauf bis zur Mündung; im wesentlichen unterstützt ihre Kontraktion also die Tätigkeit der Bursalmuskeln. — Die Retractoren der Spicula (Fig. 10 *m. r*) entspringen weit oralwärts, kurz vor den vordersten Lateroventralmuskeln, ebenfalls an der dorsalen Körperwand in den Interstitien der Längsmuskelfasern. Ihre Anheftungspunkte sind über die ganze Breite der Dorsalfelder zerstreut, die Fasern sammeln sich dann aber jederseits zu einem starken zylindrischen Bündel, das sein Ende je an der Basis eines Spiculums findet.

Histologisch unterscheiden sich die 3 besprochenen Muskelapparate sehr wesentlich von dem Längsmuskelschlauch. Wie bei diesem besitzen die Fasern einen Mantel aus einer einfachen Schicht kontraktiler Leistchen; ein Querschnitt (Fig. 23) zeigt die kontraktile Rinde stets rings geschlossen, die Leistchen selbst als punkt- oder kurz stabförmige radiär angeordnete Gebilde, zwischen ihnen ein helles Enchylemma. Der wabige Bau der Rinde erhellt besonders aus Flächenbildern, die zwischen den kräftigen dunkeln Längsstreifen zarte, die einzelnen Kammern abgrenzende Querlamellen erkennen lassen (Fig. 24). Auch diese Muskeln stehen durch allerdings sehr zarte fadenförmige Fortsätze mit den aus den caudalen Zentren entspringenden Nervenzügen in Verbindung (Fig. 11, 12). Ein weiterer Umstand, den allein BÜTSCHLI (1874) für *Ascaris* beiläufig erwähnt hat, scheint mir den Gegensatz der

Bursal- zu den Längsmuskelzellen zu verschärfen: jene haften nicht unter Vermittlung des Subcuticulargewebes, sondern mit beiden Enden direkt an der Cuticula; sie sind mit dieser so innig verwachsen wie die hypodermale Matrix, sie sind eben selbst Matrixzellen der Cuticula und als solche den übrigen nicht zu kontraktile Fasern differenzierten Elementen der ektodermalen Hypodermis völlig gleichwertig.<sup>1)</sup> Die die Cuticula berührenden Enden sind meist, besonders wo sie zwischen den Längsmuskeln inserieren, parallel der Sagittalebene etwas verbreitert; ventral sieht man oft zwischen die einzelnen Faserwurzeln Cuticularleistchen einspringen, die das jeder Faserzelle zugehörige Cuticulargebiet abgrenzen. — Da die durch BLOCHMANN<sup>2)</sup> zuerst aufgeklärten Befunde an der Haut der Cestoden und Trematoden, die durch die bei Hirudineen u. a. beobachteten Verhältnisse vorbereitet werden, dazu führen, den Begriff des „Epithels“ derart zu erweitern, daß allein noch der Zusammenhang der Zellen vermittelt ihrer deckenden Abschnitte (die unter Umständen auch vollständig cuticularisiert sein können), als letzter Differenzialcharakter dieser Gewebsform bestehen bleibt<sup>3)</sup>, da wir also auch kein Bedenken tragen, den mit ihren kernhaltigen Abschnitten mehr oder weniger weit in die Leibeshöhle versenkten Hypodermiszellen von *Mermis* epithelialen Charakter zuzusprechen, so ergibt sich als einfache Konsequenz, daß auch die Elemente der transversalen Muskulatur von *Mermis* unter den Begriff der epithelialen Zellen: Epithelmuskelzellen, fallen.<sup>4)</sup>

Da die Ausbildung der transversalen Muskulatur wie die der Geschlechtsorgane sich erst während der spätern Zeit des para-

1) Es sei hier an die ganz analogen Befunde bei Arthropoden (Insecten, Spinnen, Pentastomen, Myriapoden, Crustaceen) erinnert, die noch jüngst durch die schönen histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen von E. SNETHLAGE (in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905) volle Bestätigung erfahren haben; auch dort ist die gesamte Extremitätenmuskulatur ectodermalen Ursprungs und wie die übrige Hypodermis an der Chitinbildung beteiligt.

2) Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg 1896.

3) „Ich verstehe also unter äußerem Epithel eine Zellschicht, die entweder selbst die äußere Oberfläche des Thierkörpers begrenzt oder auf ihrer Oberfläche eine vom Zellplasma chemisch mehr oder weniger differente Membran erzeugt, die dann ihrerseits den äußeren Überzug des Körpers bildet“ (BLOCHMANN, l. c., p. 3).

4) Ohne hier auf prinzipielle histologische Erörterungen mich einlassen zu wollen, möchte ich doch auf eine mögliche Modifikation dieser An-

sitischen Lebens bzw. während des Freilebens vollzieht, so läßt sich an den „Larven“ ihre Herkunft von der Epidermis noch mit Sicherheit feststellen. Man sieht dort (Fig. 26) die lateralen Hypodermisresiduen (*l. r*) mit dem Ventralwulst durch Brücken hypodermalen Gewebes in Verbindung stehen; die spindelförmigen Zellen (*tr. m*), die diese zusammensetzen und die sich beiderseits durch äußerst feine, schwer nachweisbare Ausläufer an die Cuticula heften, bilden sich zu den transversalen Muskelzellen um.

IV. Die Muskelscheiden der Cloake und der Spiculascheiden (Exsertoren der Spicula) werden aus kontraktile Fasern gebildet, die sich dem Typus der epithelialen Muskelzelle noch deutlicher unterordnen als die Bursalmuskeln. Sie liegen ihrer ganzen Ausdehnung nach der cuticularen Wand der Cloake (Fig. 10 *cl*) bzw. der Spiculascheiden (Fig. 11 *m. e*) in longitudinaler Richtung eng an, als deren epitheliale Matrix. Ihre Zusammenziehung bewirkt demnach die Verkürzung des betreffenden Rohrs. Jede Zelle enthält in der Mitte den schlank ovalen Kern in reichlichem Sarcoplasma; die kontraktile Rinde ist verhältnismäßig schwach entwickelt; Querschnitte von mit Eisenhämatoxylin schwärzbaren Längsfibrillen liegen rings am Rand der Zelle als punktförmige Gebilde zerstreut (Fig. 25). Mit diesem Verhalten des Cloakenepithels steht *Mermis* den übrigen Nematoden, bei denen, soweit bekannt, sich die Muskelzellen der Cloake in subepithelialer Lage finden, völlig vereinzelt gegenüber.

schauung hinweisen. Der Verband der basalen Zellflächen dürfte doch wohl bei der Charakteristik des Epithels nicht vernachlässigt werden, wenn man dieses als eine flächenhafte Vereinigung von Zellen, nicht nur von Zellteilen oder Zellprodukten (Cuticula) definiert; der basale Verband aber ist eine wesentliche Vorbedingung der besondern, den Epithelien zufallenden mechanischen Leistungen: ontogenetisch bei der Bildung epithelialer Organe durch Faltung, Einstülpung etc., dann im fertigen Zustand als begrenzenden Zellenlagen der Hohlorgane; nur wo die Funktion der Körperdeckung durch eine mehr oder weniger mächtige Cuticula übernommen wird, kann gelegentlich eine Lösung des basalen Verbands erfolgen. In Erwägung, daß die im deckenden und basalen Teil zusammenschließenden Zellverbände ontogenetisch wie phylogenetisch den Ausgangspunkt für „versenkte“ Epithelien bilden, wäre es nicht ungerechtfertigt, jene als Eu- oder Orthoepithelien von den abgeleiteten Bildungen, den Metaepithelien, zu scheiden; als Pseudoepithelien wären beiden solche flächenhaft geordneten Zellverbände gegenüberzustellen, die sich nicht aus echten Epithelien herleiten, sondern sekundär durch Zusammenlagerung mesenchymatischer Zellen entstehen.

Unter den 3 Muskeltypen, die wir bei *Mermis* kennen lernten, weisen die Muskelscheide der Cloake und die Spiculaexsertoren ohne Zweifel die primitivste Ausbildung auf. Sieht man aber von der etwas kräftigern Beschaffenheit der kontraktile Rinde bei den Bursalmuskeln ab, so fällt es nicht schwer, in den letztern, auf Grund der gleichen Beziehungen zur Cuticula, jenen nahe verwandte Bildungen zu erkennen. Der Unterschied zwischen beiden beruht dann letzten Endes nur darauf, daß die Spiculaexsertoren etc. ihrer ganzen Länge nach der Cuticula anliegen, während die Bursalmuskeln und ihre Genossen diese nur mit ihren Enden erreichen. Da aber die Verwachsung der letztern mit der Cuticula eine primär durch ihre Rolle als Matrixzelle gegebene ist, es auch ferner nicht denkbar ist, daß eine und dieselbe Epithelzelle an ihren beiden entgegengesetzten Polen je eine Cuticularsubstanz produzierende „Oberfläche“ habe, so folgt, daß beide Ansatzflächen ontogenetisch und phylogenetisch aus einer einzigen hervorgegangen sein müssen. Aus diesem Schluß ergeben sich für die morphologische Beurteilung des Schwanzendes der Nematoden einige weitere Folgerungen: wenn nämlich an der physiologischen Bauch- und Rückenseite des postanaln Leibesabschnitts eine Epithelzelle je einen Teil ihrer Oberfläche hat, so können jene nicht auch morphologisch der dorsalen und ventralen Leibeswand des mittlern Körperabschnitts entsprechen; denn in diesem ist die Oberflächenausbreitung der epithelialen Elemente genau auf die zugehörige Körperhälfte beschränkt. Das Verhalten der eigenartigen „transversalen Epithelzellen“ ist nur dann befriedigend zu erklären, wenn man annimmt, daß der After ursprünglich terminal gelegen habe und daß demnach der ganze ihm jetzt überragende postanale Schwanzabschnitt morphologisch der Dorsalseite angehört. Beim Vorwachsen der dorsalen Körperwand über den After hinaus würden sehnenförmig der sich vergrößernden terminalen Wölbung anfangs ganz anliegende Hypodermiszellen im mittlern Abschnitt die Verbindung mit der Cuticula verloren haben, um diese endlich, bei fortschreitendem Anwachsen des Schwanzabschnitts, nur noch an 2 weit voneinander entfernten Punkten zu bewahren, während gleichzeitig ihre periphere Plasmazone kontraktile Leistchen zur Ausbildung bringt. Analogen Wachstumsvorgängen verdanken die Retractoren der Spicula und die präanaln seitlichen Partien der Bursalmuskulatur ihre Entstehung; letztere gehen aus der (ursprünglich terminalen) Vereinigung des ventralen mit den lateralen Hypodermiswülsten hervor.

Sehen wir also, daß die transversalen Muskelfasern von *Mermis* histogenetisch ohne Schwierigkeit auf die kontraktile Epithelzellen der Cloake als mutmaßliche Ausgangsformen zurückgeführt werden können, so fragt es sich, ob denn die longitudinalen Muskelzellen prinzipiell von jenen zu trennen sind, oder ob sie, wenn auch stark modifiziert, in dieselbe Formenreihe gehören. Die häufige und sorgfältige Durchforschung der Entwicklungsgeschichte der Nematoden hat hinsichtlich des Ursprungs der Längsmuskulatur noch kein sicheres Resultat ergeben. Die meisten Autoren (GOETTE, 1882, u. A., neuerdings NEUHAUS, 1903, p. 680) sehen das „Mesoderm“, d. h. die ventral zwischen „Ectoderm“ und „Entoderm“ der rudimentären Gastrula versenkten Zellenreihen für das Material der gesamten Muskulatur an. Eine Homologie dieser zwischen die äußerste und innere Zellenlage versenkten Zellenmasse mit dem Mesoderm der übrigen Cölomarien darf auf Grund einer oberflächlichen topographischen Ähnlichkeit m. E. nicht angenommen werden. Rein topographisch urteilend konnte man ja sogar die Anlagen des Stomatodäums und Proctodäums, trotz ihres sie dem Ectoderm mit Bestimmtheit zuweisenden histologischen Charakters, für mesodermal erklären. In Wirklichkeit handelt es sich bei ihnen wie bei der ventralen Einschiebung der „Mesodermzellen“ zwischen die Entodermzellen und die äußere Zellenlage um versenkte Ectodermabkömmlinge (also gewissermaßen um mesenchymatische Elemente, wobei jedoch zu bemerken ist, daß nie eine diffuse Einwanderung von Zellen aus dem Epithel ins Blastocöl stattfindet, sondern stets nur eine Einsenkung zusammenhängender Zellenkomplexe unter die äußere Epitheldecke in ganz bestimmten Regionen). Für den ectodermalen Ursprung der mittlern Körperschichten spricht auch der Umstand, daß nicht nur ventral, sondern auch in der dorsalen Mittellinie bei *Ascaris* (nach ZUR STRASSEN, 1896, p. 95) die Einsenkung „primären Ectoderms“ vor sich geht, in dem Maße, daß dieses später völlig von dem nun die äußere Körperhaut bildenden „sekundären Ectoderm“ überdeckt wird. ZUR STRASSEN glaubt, daß „aus dem primären Ectoderm vermutlich das Nervensystem“ seinen Ursprung nehme; sicherlich gelangt dies in ähnlicher Weise durch Einsenkung aus den oberflächlichen Körperschichten in seine profunde Lage; gerade das Ergebnis aber jener von den Seiten her gegen die dorsale Medianlinie sich vollziehenden Einwärtsschiebung von ectodermalen Elementen, der ja die schon vorher stattfindende Einschiebung des „Mesoderms“ an der Ventralseite entspricht, läßt

sich noch aus den Befunden am ausgebildeten Tier mit Sicherheit ablesen. Denn die in Rede stehenden Zellverschiebungen führen in der Tat zu keiner völligen Trennung der primär zusammengehörigen Elemente, um so weniger als die zwischen diesen bestehenden plasmatischen Verbindungen hier eine besonders wichtige funktionelle Bedeutung erlangen. Bei der Beurteilung des Nematodenmesoderms ist bisher auf den höchst eigenartigen Innervationsmodus sehr wenig Wert gelegt worden, die Verbindung zwischen Muskel und Nerv aber scheint gerade ein Merkmal zellgenealogischer Beziehungen zu sein, das nie, wo es vorhanden, als cenogenetisch zweideutig erscheinen kann. Nachdem schon HENSEN 1864<sup>1)</sup> die primäre Kontinuität der Ganglien- und Sinneszellen postuliert und die Ansicht ausgesprochen hat, daß „alle Nerven durch unvollkommene Trennung der Anfangs- und Endzellen entstanden seien“<sup>2)</sup> und GEGENBAUR auch die „motorische Einheit“ Muskel und Nerv auf einen ursprünglichen genetischen Zusammenhang zurückführen zu müssen glaubte, nachdem auch von SEDGWICK, FROMMANN, KLAATSCH u. A. praktische Nachweise für das Bestehen von Zellverbindungen zwischen Blastomeren beigebracht worden sind, darf es wohl für berechtigt gelten, die leitende Bahn zwischen innervierender und innervierter Zelle, gleichviel welchem von beiden Elementen sie histogenetisch angehört, den „Nerven“, für das Abbild derjenigen Bahn zu halten, auf der sich ontogenetisch und phylogenetisch die gegenseitigen Lageveränderungen beider vollzogen haben. So sehe ich denn in der Verbindung der Längsmuskelfortsätze der Nematoden mit den in den Medianlinien zusammengedrängten nervösen Elementen den Hinweis darauf, daß von hier aus die Einwanderung kontraktiler Elemente des Ectoderms ursprünglich stattgefunden hat; ja man wird auch schließen müssen, daß in gleicher Weise die Submedianleisten Ursprungsstellen sich einsenkender Myoblasten darstellen. — Der scheinbar epithelmäßige Verband der Längsmuskelzellen ergibt sich aus dem Umstand, daß die Wirksamkeit der kontraktilen Fasern sich erhöht, je weiter von der Mittelachse entfernt ihr Zug auf die Körperwand angreift; es wird also ein Andrängen der Fasern gegen die Peripherie hin stattfinden müssen, als dessen Folge sich wiederum die Verdrängung der kernführenden Teile

1) Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlarve, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 31.

2) Zitiert nach SCHUBERG: Untersuchungen über Zellverbindungen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74, 1903. •

der Epidermiszellen unter die Muskellage ergibt. Wie sich zeigte, gehören sogar die Muskeln beider Hälften eines ventralen Quadranten verschiedenen Ursprungsgebieten an (Subventral- und Medianlinie), wengleich sie sich später zu einer einheitlichen Schicht verbinden.

Zur Transversalmuskulatur verhalten sich also die Längsmuskeln der Nematoden insofern gegensätzlich, als sie von der Oberfläche abgedrängt als „mesenchymatische“ Elemente weder Anteil an der Cuticularbildung noch überhaupt den Charakter echter epithelialer Zellen haben; sie sind ihnen aber vergleichbar als ursprünglich ectodermale Zellen, die wohl dieselben Stufen der Differenzierung phylogenetisch passiert haben, die wir noch jetzt an dem muskulären Cloakenepithel von *Mermis* repräsentiert finden, die also ursprünglich sich in intraepithelialer Lage befanden.

### 3. Nervensystem.

Bevor wir in die Beschreibung der Teile des Nervensystems im einzelnen eintreten, sei hier nochmals hervorgehoben, daß die engen Lagebeziehungen des Subcuticulargewebes zu den nervösen Elementen, auf die schon bei der Betrachtung der Epidermis selbst hingewiesen wurde, auch im zentralen Nervensystem bewahrt werden. Alles Stütz- und Hüllgewebe der Nerven und Ganglien wird von modifizierten Bestandteilen der Epidermis geliefert; die Lagerung des gesamten Nervensystems von *Mermis* ist demnach eine streng intraepitheliale; allerdings hat es, wie die hypodermalen Elemente selbst, vielfach Verlagerungen erfahren, ohne daß aber hierdurch der Zusammenhang mit dem Mutterboden aufgehoben wäre.

MEISSNER'S Beschreibung des Nervensystems von *Mermis* (1854, 1856) erlangte ihrerzeit eine gewisse Berühmtheit, da sie zum erstenmal ein genaueres Bild von der relativ hohen Entwicklung des Nervensystems gab bei Tieren, bei denen man bis dahin — und selbst noch geraume Zeit danach (LEYDIG, 1861) — die Existenz eines Nervensystems überhaupt zu bestreiten geneigt war. MEISSNER beschrieb 4 Nervenlängsstämme in den Median- und Subventrallinien und schilderte ihre mutmaßlichen Beziehungen zur Muskulatur, wobei er allerdings die Querfortsätze der Muskeln irrtümlich für Seitenäste der Nerven nahm und auch bezüglich der Bedeutung der Submedianlinien in einem Irrtum befangen blieb. Auch seine Darstellung des Schlundrings und des Ganglienapparats (insbesondere fig. 13, tab. 12 der 1. Abhandlung) kann nicht mehr als zutreffend gelten; es ist mir nicht möglich gewesen, die von dem verdienten Forscher ge-

zeichneten Hirnteile mit Sicherheit auf die von mir gemachten Befunde zu beziehen; wahrscheinlich entsprechen die „vordern Kopfganglien“ den Sinneszellengruppen der Papillen; was aber auf MEISSNER'S Zeichnung den Seitenganglien zu vergleichen wäre, vermag ich nicht zu entscheiden; auf Einzelheiten soll noch zurückgekommen werden, ebenso mögen die beiläufigen Angaben ROHDE'S (Muskel und Nerv II) im Verlauf der Darstellung ihre Berücksichtigung finden.

#### A. Das Nervensystem im Vorderende.

Die Ganglien. — Unmittelbar hinter dem Schlundring finden sich, je einem der Hypodermiswülste angelagert und zum Teil in ihm eingebettet, 4 Gruppen von Ganglienzellen, die vermöge ihrer Beziehungen zu den Sinnesorganen des Vorderendes einerseits und den motorischen Rumpfnerven andererseits das nervöse Zentralorgan repräsentieren. Ich bezeichne sie in der bei den Ascariden üblichen Weise als Ventral-, Dorsal- und Lateralganglien, wodurch allerdings nur topographische Einheiten abgegrenzt werden, deren Bestandteile funktionell und phylogenetisch verschiedenen Antimeren<sup>1)</sup> der Leibeswand angehören.

a) Die Lateralganglien. — Die caudale Grenze dieser Ganglien liegt etwa  $60 \mu$  hinter dem Nervenring; die Zellen sind der innern Fläche der Seitenwülste angelagert und z. T. von Fortsätzen des hypodermalen Gewebes umschlossen. Im ganzen enthält jedes Seitenganglion etwa 30—40 Zellen; diese sondern sich in die mehr oralwärts gelegene Hauptgruppe (Fig. 7 LG) und eine geringe Anzahl größerer Zellen, die den caudalen Abschnitt (Fig. 8 LG') bilden (der sich dem Postlateralganglion vergleichen läßt, das ZUR STRASSEN (1904) bei *Anthraconema* beschrieben hat). Die Ganglienzellen der Hauptgruppe haben im Querdurchmesser ca.  $9 \mu$ , der Kern  $3,5 \mu$ , die des caudalen Teils ca.  $12 \mu$ , ihr Kern  $6 \mu$ . Wahrscheinlich sind alle Zellen bipolar; alle entsenden einen, distalwärts gerichteten Fortsatz in das Gewebe des zugehörigen Lateralwulstes, die der „Hauptgruppe“ schräg ventralwärts; dieser Teil der Fortsätze läuft, ein starkes Bündel bildend, ziemlich oberflächlich an der Ventralseite des Hypodermiswulstes entlang (Fig. 7 LVK) bis dicht unter die Cuticula und wendet sich, zwischen dieser und der Muskelschicht hinziehend, zur Bauchseite: an der Basis des Ventralwulstes angelangt, dringen sie in

1) Vgl. I. Hauptabschnitt, S. 6.

diesen ein (Fig. 7, 6 *WLK*) und ziehen von hier schräg dorsal- und oralwärts; nach dem Vorgang von ZUR STRASSEN (*Anthraconema*, 1904) bezeichne ich diesen Faserstrang als *Ventrolateralcommissur* und zwar, da noch 2 weitere in ähnlicher Lage zu unterscheiden sind, als erste. Vereinigt mit den effectorischen Fasern der ventralen Ganglien erreicht er den Schlundring durch die „ventrale Wurzel“ (Fig. 6 *WLK*, *SR'*).

Die distalwärts gerichteten Fortsätze des caudalen Abschnitts der Lateralganglien begeben sich zum dorsalen Rand des Seitenwulsts (Fig. 8 *LG'* rechts); zunächst eine entsprechende Richtung wie die ventralen innehaltend, reichen sie jedoch nur bis zur Basis des Wulsts, biegen dort oralwärts um und lenken nach kurzem Lauf in den Schlundring von dessen dorsolateralem Rand her ein; da dieselbe Stelle auch motorischen Fasern zum Austritt dient, so will ich sie als „dorsolaterale Wurzel“ bezeichnen.

Die beiden betrachteten Faserbündel enthalten die Gesamtheit der effectorischen Zellfortsätze aus den Seitenganglien. Die Fortsätze des andern Zellpols, die receptorischen, halten zunächst einen oralwärts gerichteten Verlauf inne und lassen sich noch der hintern Fläche des Schlundrings entlang als ein wohlgesondertes Bündel starker Fasern verfolgen (Fig. 5 *rec. l*); auf sie, wie auf gewisse dem Lateralganglion vergesellschaftete Sinneszellen, ist später noch zurückzukommen.

b) Das Ventralganglion beginnt etwas weiter caudal als die lateralen Ganglien, es erstreckt sich dagegen oralwärts nicht ganz so weit wie diese; es ist etwas zellenärmer und enthält im ganzen etwa 30 Elemente. Es lassen sich in jeder symmetrischen Hälfte dieses Ganglions 2 allerdings nur unscharf voneinander gesonderte Zellengruppen unterscheiden: je eine unmittelbar hinter dem Nervenring gelegene mediane (Fig. 7 *VG*) und eine weiter caudal gelegene laterale (Fig. 8 *VG'*). Die Zellen der letztern liegen 2 seitlichen Ausbreitungen des Ventralwulsts auf; sie erinnern an die postventralen Ganglien bei *Anthraconema* (ZUR STRASSEN, 1904); ein wesentlicher Größenunterschied der Elemente in beiden Abteilungen ist kaum zu konstatieren. Außerdem sind auch hier noch zahlreiche, schlanke, spindelförmige (Sinnes-)Zellen in den Bauchnerv selbst nahe seiner Ursprungsstelle eingeschaltet, die topographisch auch zum Ventralganglion gerechnet werden können (vgl. Fig. 8, die dunkeln Zellen im Ventralnerven, *VN*). — Die Zellen des Ventralganglions sind ebenfalls wohl stets bipolar; die

effectorischen Fortsätze (Fig. 7 *eff. v*) konvergieren sämtlich gegen die Medianlinie, sind also bei den Zellen der mittlern Gruppe schräg ventralwärts, bei denen der lateralen Partien des Ganglions in ventral offenem Bogen medianwärts gerichtet, um dann, zu einem starken, zwischen die Bauchnervenhälften sich eindringenden Bündel vereinigt (Fig. 6 *eff. v*), nach vorn zu ziehen. Sie treten ebenfalls durch die „ventrale Wurzel“ in den Schlundring ein (Fig. 6 *St'*).

Die receptorischen Fortsätze aus den seitlich-caudalen Zellengruppen ziehen um den Außenrand des Ventralwulstes ventral- und medianwärts (Fig. 8 *rec. v*) und verlassen, an der Basis des Medianwulsts angelangt, die Medianlinie, um ihre in den Lateralwülsten gelegenen Receptionszellen (s. u.) aufzusuchen, so eine 2. Ventrolateralcommisur bildend. Das Verbleiben der sensibeln Fasern aus den medianen Zellengruppen scheint schwieriger festzustellen; vielleicht verlaufen sie, wenigstens zum Teil, den motorischen Fasern des Bauchnerven angeschlossen, caudalwärts, um mit den diesem eingelagerten spindelförmigen (Sinnes-)Zellen in Verbindung zu treten.

c) Das Dorsalganglion (Fig. 7 *DG*) besteht nur aus wenigen Zellen, die sich jedoch durch besondere Größe auszeichnen (Durchmesser ca. 10  $\mu$ ). Sie sind der Innenseite des Dorsalwulsts aufgelagert, etwa in der Gegend, in der die Lateralganglien ihre stärkste Entwicklung erreichen. Auch diese Zellen scheinen nur je 2 Fortsätze zu entsenden, von denen die receptorischen oralwärts ziehen (die Faserquerschnitte am proximalen Rand des Rückenwulsts auf Fig. 5 u. 6), während die motorischen, ähnlich denen aus den Seitenganglien, in das hypodermale Gewebe bis zur Basis des Dorsalwulsts eindringen (Fig. 8 *DN*). Ihre geringe Anzahl erschwert die Verfolgung des weitem Wegs; soviel ich darüber ermitteln konnte, fällt er jedoch ungefähr zusammen mit der unten zu beschreibenden Laterodorsalcommisur; sicher münden auch diese Fasern zunächst in das Schlundringgeflecht und zwar vermittels der dorsolateralen Wurzeln (Fig. 5 *WDK*).

Sensible Nerven und Sinnesorgane. — Die receptorischen Fortsätze aus dem Lateral- und dem Dorsalganglion fanden wir direkt oralwärts gewendet. Sie halten sich zunächst den entsprechenden Epidermiswülsten eng angeschlossen und sind auf Querschnitten noch eine geraume Strecke neben dem Schlundring nach vorn zu verfolgen (Fig. 5, 6 *rec. l*), wie weit sie sich an der Zusammensetzung des Nervenrings beteiligen, vermag ich nicht sicher zu entscheiden, jedenfalls findet eine solche Teilnahme erst oralwärts von

dem motorischen Ringcommissurensystem statt. Kurz vor dem Schlundring findet man die Fasern sämtlich in longitudinaler Richtung, und etwas weiter oralwärts ist die Umordnung in 6 fast gleich starke Bündel vollzogen, derart, daß den Seitenwülsten je 1, den Mittelwülsten je 2 angelagerte Nervenbündel zufallen; die letztern liegen zunächst nahe beieinander, durch eine median einspringende Leiste hypodermalen Gewebes getrennt. In jedes dieser Bündel findet sich nahe dem Ursprung eine Gruppe schlanker bipolarer Zellen eingeschaltet, mit denen ein Teil der in den Bündeln enthaltenen Fasern — wohl alle aus den Dorsal- und Lateralganglien stammenden — in Verbindung treten (Fig. 4 s. z.). Die im Folgenden zu schildernden Beziehungen dieser Zellen zu den Sinnesapparaten des Kopfendes rechtfertigt ihre Bezeichnung als Sinneszellen: zu jeder dort endigenden perceptorischen Faser gehört als Ursprungsort eine dieser spindelförmigen Zellen; „freie“ Nervenendigungen, d. h. solche, die nicht Fortsätze einer Sinneszelle wären, sondern direkt aus den Ganglien oder Nerven stammten, fehlen in der Haut von *Mermis* durchaus. Die Sinneszellen sind, obgleich bedeutend kleiner, in der Struktur den Ganglienzellen sehr ähnlich; der Durchmesser des chromatinarmen, aber mit großem Nucleolus versehenen Kerns, wenig kleiner als die Dicke der Zelle, beträgt etwa  $5 \mu$ . Die Zellen entsenden oralwärts je einen faserförmigen Fortsatz; die von diesen gebildeten 6 Bündel, welche die entsprechenden Sinnesnerven fortzusetzen scheinen (weshalb sie auch von den das Nervensystem der Nematoden behandelnden Autoren nie von diesen unterschieden wurden), dringen tiefer in das Gewebe der Hypodermis ein, so daß die lateralen (*LN*) am äußern Rand dicht unter der Cuticula, die 4 submedianen (*SVN*, *SDN*) in den seitlichen Kanten der Medianwülste liegen.

Weiter nach vorn, nachdem diese Kanten mit den Submedianleisten Fühlung gewonnen haben, gehen die submedianen Faserbündel in die Submedianlinien selbst über (Fig. 3 *SDN*), doch bleiben wohl auch den Medianwülsten einige wenige Fasern erhalten. In dieser Lage (Fig. 2) treffen die 6 Hauptstränge auf die gleich orientierten um die Mundöffnung stehenden Papillen (Fig. 1 *LP*, *SDP*, *SVP*); auch geben sie Fasern ab, die in verschiedenen Radien in die Cuticula eindringen (Fig. 1, 2 *m. f.*, Fig. 3 *p. f.*), unter denen die der „Seitenkanäle“ (*l. k.*) wiederum eine Sonderstellung einnehmen.

Es wurden oben bei der Beschreibung der Ganglien nur flüchtig gewisse kleine spindelförmige Zellen erwähnt, die sich unter

die eigentlichen Ganglienzellen gemischt finden; es handelt sich um eine Anzahl Zellen, die caudal von der medianen Gruppe des Ventralganglions sich zwischen den Fasern des Bauchnerven finden, ferner um einige dem oralen Abschnitt der Lateralganglien unmittelbar angeschlossene kleine bipolare Zellen (Fig. 6 s. z.); endlich kommen hierzu diejenigen gleich beschaffenen Zellen, die dem Schlundring selbst an- bzw. eingelagert sind (Fig. 5 s. z.); solche finden sich zahlreich sowohl auf der oralen als der aboralen Seite. Alle diese Zellen entsprechen nach Größe und Form durchaus den soeben beschriebenen Sinneszellen, und es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß auch sie als solche zu betrachten sind, wenngleich ihre Beziehungen zu den Ganglien und den receptorischen Endapparaten weniger leicht erkannt werden können als bei jenen. Was ich darüber mit einiger Sicherheit zu ermitteln vermochte, ist Folgendes. Zunächst überzeugt man sich leicht auf Längsschnitten, daß nicht alle in den 6 sensiblen Bündeln verlaufenden Fasern vor dem Ring mit Sinneszellen in Verbindung treten, sondern an jenem gestreckt vorbeiziehen und in die Seitenganglien einmünden. Es darf als sicher gelten, daß sie hier mit den im oralen Abschnitt gelegenen Sinneszellen zusammenhängen; erinnern wir uns nun, daß receptorische Zellfortsätze aus den lateralen Partien der Ventralganglien sich zu den Seitenwülsten begaben, so werden wir kaum fehlgehen, wenn wir hier die zu jenen Fasern und Sinneszellen gehörigen Ganglienzellen suchen. Für die dem Bauchnerven eingelagerten Sinneszellen vermuteten wir schon oben die Zentralstelle in den medianen Zellengruppen des Ventralganglions. Wie und wo sie aber ihre peripheren Endigungen erreichen, ob sie, wie es mir nicht unwahrscheinlich ist, sich auch auf dem Wege durch die Subcuticula über die Lateralwülste zu den Kopfsinnesorganen (Seitenkanäle?) begeben, konnte nicht sicher festgestellt werden; während aber die große Zahl der in dieser Region den Bauchnerven auf ähnlichem Wege verlassenden motorischen Nervenästchen meist in 2 seitlichen Strängen von jenem abgeht, macht sich eine gewisse Strecke weit ein medianer Faserzug zwischen ihnen bemerkbar, der vermutlich die receptorischen Fortsätze der Sinneszellen enthält; ihr weiterer Verlauf dürfte sich dem der receptorischen Fasern der seitlich-caudalen Zellengruppen des „Ventralganglions“ anschließen.

Die receptorischen Differenzierungen der Kopfsinnesorgane lassen sich in 2 Gruppen teilen, deren eine sich

hauptsächlich an der Bildung der Papillen beteiligt, während die andere verschiedene sensible Endorgane umfaßt.

1. Die Kopfpapillen. — Über sie äußert sich MEISSNER (1854, p. 228) sehr kurz, sie beständen „durchans aus Nervenfasern, welche hier bis unmittelbar an die Oberfläche der dort sehr verdünnten Haut treten“. In der Abhandlung von 1856 gibt MEISSNER für *M. nigrescens* treffend an, daß jene Sinnesnerven nichts anderes seien als die vordern Ausläufer der „bipolaren Ganglienzellen“ der „vordern Kopfganglien“, während er die hintern Fortsätze durch die Commissuren des Schlundrings hindurch als Nervenfasern in die zu den Muskeln sich verbreitenden Nervenstämme übergehen läßt.

Eine genauere Untersuchung der Papillen ergibt, daß die Hauptmenge ihres Gewebes nicht nervöser Natur ist, sondern hypodermales Hüll- bzw. Stützgewebe darstellt (Fig. 1 *ep*), das mit den Hypodermiszellen der oben betrachteten 6 seitlichen Längswülste in Zusammenhang steht, sich auch in seiner feinern Beschaffenheit nicht wesentlich von der im übrigen gefundenen Struktur dieser Zellen entfernt. Es ist reich an Stützfibrillen, die, wie Längsschnitte lehren, hauptsächlich in longitudinaler Richtung sehr kräftig entwickelt sind. Die „Sinnesfasern“ (wie ich die nervenfaserähnlichen receptorischen Fortsätze der Sinneszellen kurz bezeichnen will) verlaufen innerhalb dieses Mantels von Hüllgewebe dem Außenrand mehr genähert. Nach dem terminalen Verhalten lassen sich von ihnen 2 Arten unterscheiden, die hier zunächst als „innere“ und „äußere“ bezeichnet werden sollen.

a) Die innern Sinnesfasern (Fig. 1, 19 *i. n*) bilden ein schwächtiges Bündel, das wenige Mikra von dem oralen Ende des hypodermalen Papillengewebes nach außen umbiegt und, indem es sich in einen dünnen, scharf zugespitzten Fortsatz auszieht, die Cuticula fast senkrecht zur Längsrichtung durchsetzt. Die Zahl der in dem Bündel vorhandenen Fasern konnte nicht genau festgestellt werden; wie sich der gegen die Peripherie gerichtete Fortsatz zu ihnen verhält, ob er etwa aus der Verschmelzung der Faserspitzen hervorgegangen ist, ließ sich bei der Kleinheit des Gegenstandes nicht entscheiden. An der Stelle, wo er die Oberfläche der Cuticula erreicht, zeigt diese eine flache Einsenkung, während sie über der ganzen Papille etwas aufgewölbt ist.

b) Von den äußern Fasern (Fig. 1 *a. n*) liegt in den submedianen Papillen jederseits eine dem innern Bündel eng an; sie weichen aber, sobald dies seine Richtung gegen die Peripherie eingeschlagen hat, seitwärts von ihm ab und treten gesondert in die

Cuticula ein, deren Oberfläche sie in geringer Entfernung von dem Fortsatz des innern Bündels mit einer feinen Spitze erreichen. Caudalwärts sind die ziemlich starken „äußern Fasern“ nur eine kurze Strecke weit mit Deutlichkeit in dem Bündel der perceptorischen Fortsätze zu verfolgen, dann macht ihr Wiedererkennen Schwierigkeiten; wahrscheinlich aber machen sie hinsichtlich des Verhaltens zu den Sinneszellen keine Ausnahme von den übrigen. Im terminalen Abschnitt aber sind diese Fasern leicht durch eine Hülle einer mit Hämatoxylin sich dunkel färbenden Substanz kenntlich, die sie schon ein geraumes Stück vor ihrem Eintritt in die Cuticula (vgl. Fig. 19 *a. n.*) und auch innerhalb dieser umgibt.

In den Lateralpapillen verhalten sich die äußern Fasern etwas abweichend, allerdings nur insofern, als zu der einen von ihnen — der dorsalen — eine auffallende Bildung hinzutritt, deren bereits SCHNEIDER (1860) als eines bläschenförmigen Gebildes gedenkt und die ich vorbehaltlich als „scheibenförmige“ Faserendigung bezeichnen will (Fig. 19 *sch.*). Über das Wesen dieser winzigen Einrichtung war wenig zu ermitteln; sie erscheint als helle, an das innere Faserbündel angelehnte Scheibe, deren Mitte einen der Peripherie konzentrischen Kreis erkennen läßt; zwischen ihnen liegt eine Anzahl (die gezeichnete Zahl 7 kann nicht für alle Fälle verbürgt werden) dunkel färbbarer Gebilde, die distal eine stumpfe Zuspitzung erkennen lassen, während sie proximal durch feinste fibrilläre Fortsetzungen mit der dorsalen äußern Faser zusammenhängen. Diese verhält sich nach Ursprung und Beschaffenheit genau wie die der andern Seite (Fig. 19 *a. n.*). Distal geht von der „Scheibe“ ein sehr feiner Fortsatz zur Cuticulaoberfläche. In welcher Beziehung die dunkeln Körperchen ihres Rands zu diesem Fortsatz stehen, konnte nicht klar erkannt werden; ihr Zusammenhang mit der äußern Faser macht es aber wahrscheinlich, daß sie als Enddifferenzierungen mehrerer in dieser enthaltener Fibrillen anzusehen sind; die „Scheibe“ selbst würde den Umfang eines flachen Hohlraums bezeichnen, in dem die perceptorischen Endknöpfchen freiliegen.

2. Intracuticulare Sinnesfasern und Seitenkanäle. — Mit den beschriebenen 3 Formen von perceptorischen Elementen innerhalb der Kopfpapillen ist der Sinnesapparat im Vorderende von *Mermis* jedoch noch keineswegs erschöpft. Es findet sich hier nämlich noch eine Anzahl von Fasern, die in den Radien der hypodermalen Längswülste vereinzelt die Cuticula durchsetzen; so dringt

z. B. in die Cuticularbrücke, welche die seitlich-symmetrischen Papillengruppen scheidet, dorsal und ventral je eine solche Faser ein, die durch ihre dunkle Hülle den „äußern Fasern“ der Papillen ähnlich erscheint (Fig. 1 *m. f.*). Das proximale Ende dieser Fasern biegt etwas caudalwärts von den Papillen in das Gewebe der Medianwülste ein (Fig. 2 *m. f.*); diesem ersten Paar folgt weiter caudal noch ein zweites. In ähnlicher Weise geben auch die Submedianwülste Fasern in die Cuticula ab (Fig. 3 *p. f.*); wahrscheinlich erreichen sie alle mit ihrem peripherem Ende die Außenfläche der Cuticula (was bei der Feinheit dieser Fäden und der oft nicht günstigen Schnittrichtung nicht völlig sicher zu entscheiden war).

Auch die Faserbündel der Lateralwülste geben intracuticulare Elemente ab, die, wengleich sie den soeben besprochenen völlig homolog sind, doch wegen der besondern Ausbildung, die sie erlangen, eine spezielle Berücksichtigung fordern. Wahrscheinlich sind sie identisch mit den von MEISSNER abgebildeten Nerven *p* und *q* (1854, fig. 12). Betrachten wir einen ca. 0,1 mm vom Vorderende entfernten Querschnitt, so fallen beiderseits, den Lateralwülsten vorgelagert, 2 helle Kanäle von linsenförmigem Querschnitt auf, die zum Teil von einem ähnlich geformten Körper, dem homogenen Coagulat einer flüssigen Inhaltsmasse, ausgefüllt werden. In dem letztern wiederum bemerkt man je 2 kreisförmige Querschnitte dicker, faserförmiger Gebilde (Fig. 3 *k. f.*), die ich Kanalfasern nennen will. Folgt man diesen oralwärts, so findet man, daß sie in ca. 50  $\mu$  Abstand vom Vorderende den hier blind endigenden Cuticularkanal verlassen und, nach auswärts umbiegend, mit fein ausgezogener Spitze die Hautoberfläche, die hier eine kleine Ein-senkung erkennen läßt, erreichen (Fig. 2 *k. f.*). Verfolgt man sie aber von hier caudalwärts, so gelangt man nach 50—60  $\mu$  an die Stelle, wo die Fasern aus dem Kanal in das Faserbündel der Seitenwülste eintreten. Von hier aus abermals 25—30  $\mu$  caudalwärts bemerkt man beiderseits je eine neue Faser, die sich im übrigen genau so verhält wie die vordern paarweis vereinigten, also sich zum innern Rande der Cuticula wendet und hier, in einen ganz ähnlich wie der vorderen beschaffnen Kanal eingeschlossen, ca. 50  $\mu$  weit caudalwärts verläuft, bis auch sie sich dem lateralen Faserbündel ihrer Seite anschließt. Außer diesen dicken Kanalfasern (sie übertreffen im mittlern Abschnitt alle Sinnesfasern bei weitem an Durchmesser) treten noch dünnere Fasern zu den Seitenkanälen in Beziehung; ich will sie als accessorische oder Neben-

fasern von jenen Hauptfasern unterscheiden. Sie stammen wie die letztern aus den lateralen Bündeln (*LN*), finden sich ebenfalls in den vordern Kanälen zu je zweien (Fig. 2, 3 *k. f'*), in den hintern einzeln neben jenen. Im caudalen Teil der Kanäle liegen sie mehr am Rand derselben, im oralen legen sie sich den Hauptfasern mehr oder weniger dicht an, scheinen aber vor diesen aufzuhören. Auf Hämatoxylinpräparaten erscheinen die beiderlei Kanalfasern ebenfalls von einer dicken dunklen Hülle umgeben; Eisenhämatoxylin läßt diese blaß, man erkennt aber im Innern der Hauptfasern mehrere punktförmige Fibrillenquerschnitte.

Die geregelte Vereinigung zahlreicher receptorischer Fasern in dem beschriebenen Gebilde, die eigenartige Ausbildung der Hauptfasern mit ihrer dicken Hülle sowie deren Verlegung in einen geräumigen, mit flüssigem Inhalt erfüllten Cuticularkanal, erlaubt wohl, es als wahres Sinnesorgan zu bezeichnen und als solches von den zerstreuten receptorischen Fasern, auf die es seinen Bestandteilen nach genetisch leicht zurückgeführt werden kann, abzusondern. — Der gesamte Kopfsinnesapparat von *Mermis* enthält demnach folgende selbständige Teile: 1. die kombinierten Sinnesorgane der Papillen (unter denen die lateralen die höher differenzierten sind); 2. die Sinnesorgane der Seitenkanäle (zwei hintereinander gelegene Paare); 3. solitäre Sinnesfaserendigungen in der Cuticula.

Streifen wir die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Kopfsinnesorgane, so müssen wir allerdings beachten, daß die experimentellen Grundlagen bislang fehlen, wir also höchstens mehr oder weniger wahrscheinlich zu machende Vermutungen über diesen Punkt legen dürfen. Von den meisten Autoren werden die Papillen am Kopfe der Nematoden als Tastorgane aufgefaßt. Schon MEISSNER<sup>1)</sup> wendet

1) Auf p. 228 seiner ersten Abhandlung findet sich folgende, auch heute noch beherzigenswerte Stelle: „Wenn es allerdings auch hier nahe liegt, solche Teile als Sinnesorgane zu betrachten, so ist doch die Bezeichnung derselben als Tastorgane eine sehr willkürliche, und indem dieselbe dabei doch nur für etwas ganz Unbestimmtes und Unerkanntes gebraucht wird, trägt dieser Mißbrauch einerseits dazu bei, den sich mit dem Worte „Tasten“ verknüpfenden Begriff immer unbestimmter und unklarer zu machen, während andererseits die Idee zugleich stillschweigend eingeführt wird, als wären wir zu der Annahme gezwungen, die ganze Thierwelt sei auf die bekannten fünf Sinne beschränkt, und jedes anscheinende Sinnesorgan, das bei irgend einem Thier gefunden wird, müsse

sich gegen ein so summarisches Verfahren; neuerdings hat GOLDSCHMIDT (1903, p. 51) betont, daß bei *Asearis* der morphologischen Verschiedenheit der Papillen auch eine funktionelle entsprechen werde; für die Analpapillen des ♂ und die dorsalen Lateralpapillen, bei denen der Berührungszreiz direkt das Nervenende träge, gibt er die Funktion als Tastorgane zu. Über die COBB'sche Annahme, daß in den Lippenpapillen Geschmacksorgane zu sehen seien, enthält er sich des Urteils.

Auch bei *Mermis* dürfen wir aus der Verschiedenheit der perceptorischen Endapparate wohl auf eine funktionelle Vielfältigkeit schließen; die „äußeren Fasern“ dürften als akzessorische Elemente der Papillen zu betrachten sein und mit den „solitären“, in der Cuticula zerstreuten Fasern wie die Form der Endigung, so auch die Reizqualität gemein haben; diese aber scheinen nach Bau, Lage und Verteilung am meisten mechanischen Einwirkungen ausgesetzt und dürften, da auch ihre Ausbreitung über einen ziemlich weiten Bezirk des Vorderendes sie den zahlreichen zerstreuten Sinnesborsten mariner Formen vergleichbar erscheinen läßt, als *Tangoreceptoren* in Anspruch zu nehmen sein.

Wir sahen oben, daß auch die 3 dicken Fasern, die jederseits in den beiden Seitenkanälen verlaufen, in den wesentlichen Zügen mit den zerstreuten Sinnesfasern übereinstimmen; für ihre physiologische Beurteilung scheint aber, neben ihrer dicken Umhüllung, (die vermutlich schwerer als der flüssige Inhalt des Cuticularkanals ist) vor allem ihre Aufhängung von Wichtigkeit: mit den Enden einerseits an der Cuticularoberfläche, andererseits an den hypodermalen Seitenwülsten befestigt, verlaufen die Fasern im übrigen frei, nur von Flüssigkeit umspült, werden demnach durch Lageveränderungen des Tiers sicherlich beeinträchtigt („gereizt“) werden. Erinnert man sich nun, daß in der Lebensgeschichte der *Mermis* Wanderungen in die Erde und, nach längerem Verweilen, wiederum an die Oberfläche eine wichtige Rolle spielen, daß also eine Orientierung im Raume stattfinden muß, die schwerlich von Tast- oder „chemischen“ Sinnesorganen zu leisten ist, so möchte man wohl vermuten, daß die Fasern der Seitenkanäle ein *statisches Sinnesorgan* repräsentieren. Statocystenähnliche Bildungen kommen nach MARION bei schlammbewohnenden Nematoden öfters vor, wie überhaupt mit Vorliebe bei Tieren, in deren Leben vertikale Ortsveränderungen eine Rolle spielen. Die nahe physiologische Zusammengehörigkeit des Tast- und des statischen Sinnes hätte in den histogenetischen Beziehungen dieser mutmaßlichen Raumsinneszu den Tastfasern ihre Parallele. — Ob das zentrale Bündel der Papillenfaser vielleicht chemische Reize vermittelt, welches die Bedeutung der „scheibenförmigen Endigung“ ist, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Der Schlundring. — Die vorausgehende Schilderung zeigte, daß die effectorischen Fortsätze der Zellen aller Ganglien in den Schlundring eintreten, und zwar vereinigt mit den Wurzeln der

einem dieser fünf menschlichen Sinne zugeordnet werden, wobei dann die Wahl, falls nicht Pigmentflecke vorhanden, immer auf den Tastsinn gefallen ist, welcher schon beim Menschen für Vieles eintreten muß.“

motorischen Nervenstämme; die meisten also von der Ventralseite gemeinsam mit dem Bauchnerven und diejenigen des Dorsalganglions und eines Teils der Seitenganglien mit den dorsolateralen Wurzeln. Ein Entspringen von motorischen Fasern der Rumpfnerven ohne diesen Umweg direkt aus den Ganglien scheint nirgends vorzukommen. Innerhalb des Schlundrings durchkreuzen sich die Fasern in verschiedenen Richtungen, wobei ein zirkulärer Verlauf vorwiegend, aber nicht ausschließlich eingehalten wird (Fig. 5, 6). Insbesondere finden sich z. B. Faserzüge ausgeprägt, die vom ventralen Rand des Rings in schräger Richtung zu den Wurzeln der Dorsolateralcommissur führen (Fig. 5 *WDK*). Das Schicksal der individuellen Elemente in diesem Gewirr zu ergründen ist sehr erschwert, da wegen der dichten Durchflechtung nur sehr kurze Strecken der Fasern zwischen den Grenzebenen eines Schnitts verlaufen, demnach nicht weit in Kontinuität zu verfolgen sind. Trotzdem scheint der Sinn dieser Einrichtung leicht erkennbar, wenn man in Betracht zieht, daß diese Schlundcommissur die Ursprungsstelle und gleichzeitig die einzige nachweisliche Kommunikation zwischen den motorischen Längsnervenstämmen der dorsalen und ventralen Körperhälfte darstellt; es dürfte sich also vorwiegend darum handeln, die von den differenten Sinnesorganen des Vorderendes in den Gangliengruppen hervorgerufenen Erregungen durch Austausch der verschiedenen Antimeren zugehörigen effectorischen Fortsätze für die Innervation der Muskulatur aller Antimere zweckmäßig nutzbar zu machen.

Ursprung und Verlauf der Längsnervenstämme. — MEISSNER (1854) beschrieb bei *M. albicans* den Ursprung von 4 Längsnerven aus dem Schlundring, 2 medianen und 2 weiteren, die in den Subventralleisten verlaufen sollten. ROHDE (Muskel und Nerv II) gibt ebenfalls an, daß die letztern Nervenfasern enthielten; v. LINSTOW (1899) bestätigt wenigstens die beiden Mediannerven.

Der stärkste aus dem Schlundring hervorgehende Nervenstamm ist der Bauchnerv. Seine Fasern sind an seiner Wurzel nicht leicht von denen zu unterscheiden, die vom Ventralganglion zum Schlundring hinziehen; doch nehmen die paarigen Stränge des Bauchnerven diesen gegenüber eine seitliche Lage ein (Fig. 7, 8 *VN*). In der Gegend des Ventralganglions sieht man sie, ventral von der Zellengruppe, in das Gewebe des Bauchwulsts eingebettet verlaufend, näher zusammentreten, doch bleibt eine schmale Scheidewand von hypodermalem Gewebe im vordern Abschnitt des Bauchnerven

noch bestehen, verliert sich aber caudalwärts bald. Dieser verläuft dann als ein kompaktes Bündel von ovalem Querschnitt in der medianen, von den beiden Zellenreihen begrenzten Furche am Innenrand des Bauchwulsts. Er ist von einer dünnen Hülle aus schwärzbaren (Glia-?) Fibrillen umgeben (Fig. 16); vereinzelt sieht man letztere auch zwischen den nervösen Fasern. Da der Bauchwulst noch andere, von diesem medianen Nervenbündel wohl zu unterscheidende, nervöse Elemente enthält, will ich dasselbe als „Hauptstrang“ des Bauchnerven bezeichnen. Wie es scheint, gibt dieser in seinem ganzen Verlauf in die Subcuticula keinerlei Verästelungen ab; an der Vulva läuft er seitlich vorbei, steht aber hier mit zahlreichen auf die Wand der Vagina verschobenen spindelförmigen Zellen und mit der Muskulatur des weiblichen Genitaltrakts in Zusammenhang. Im Vorderende finden sich zahlreiche kleine spindelförmige Zellen (Sinneszellen, vgl. o.) zwischen seine Fasern eingeschaltet.

Vermutlich in gleicher Weise wie der Hauptstrang nehmen vom Schlundring Faserzüge ihren Ursprung; die man im Rumpfabschnitt in das Plasma des Ventralwulsts eingebettet findet, die sich aber außer durch ihre verstreute Lage auch durch ihr Verhalten zur Muskulatur von jenem völlig verschieden erweisen. Ich bezeichne sie als „Nebenstränge“. Bei jüngern (parasitischen) Tieren (Fig. 16) findet man sie den innern und seitlichen Flächen des Ventralwulsts aufliegend, wogegen sie später in diesen mehr einsinken. An der Vulva weichen sie, der Verbreiterung des hypodermalen Ventralwulsts entsprechend, nach beiden Seiten auseinander. In ihrem ganzen Verlauf entsenden sie Nervenästchen, die, den lateralen oder medianen Flächen der Bauchwulstzellen entlang, distalwärts, dann subcuticular zur gleichseitigen Subventralleiste verlaufen.

Die ventralen Sublateralnerven zweigen sich von der Wurzel des Bauchnerven bald nach deren Ursprung ab: ihre Fasern verlassen jederseits in einem starken Bündel den Ventralwulst (Fig. 8 *LVK'*); zwischen Muskulatur und Cuticula hindurchziehend, gelangen sie zum ventralen Rand des Seitenwulsts (*SLN*): dritte Ventrolateralcommissur; in das hypodermale Plasma eingebettet wenden sie sich caudalwärts; auch sie entsenden subcuticulare Fäserchen an die zugehörige Subventralleiste.

Direkt aus dem Schlundring nimmt das dorsale Sublateralnervenpaar seinen Ursprung und zwar vermittelt der dorso-lateralen Wurzeln (Fig. 5 *WDK*). Nahe der Basis des Seitenwulsts biegen diese aus wenigen (etwa 6) Fasern bestehenden Nerven

caudalwärts um, indem sie eine den ventralen Sublateralnerven entsprechende Lage am dorsalen Rand des Wulsts bewahren. Wie weit sich diese Nerven caudalwärts erstrecken, kann ich nicht sicher angeben; am Hinterende sind sie vorhanden (s. S. 58), verschwinden aber vermutlich da, wo die Subdorsalleisten fehlen, zu denen sie in gleichen Beziehungen stehen wie die entsprechenden ventralen Nerven zu den zugehörigen Leisten.

Was den Dorsalnerven betrifft, so läßt sich mit Bestimmtheit sagen, daß er nicht unmittelbar aus dem Schlundring hervorgeht; seine Fasern stammen demnach ebenfalls aus der dorsolateralen Wurzel und erreichen den Dorsalwulst vermittelt einer subcuticularen (Latero-dorsal-) Commissur (Fig. 6 *WDK*, 7 *LDK*). Der Beschaffenheit der Fasern nach ist der Rückennerv dem Hauptstrang des Bauchnerven sehr ähnlich.

Das Verhalten der motorischen Nervenstämme zur Muskulatur. Bekanntlich treten bei Nematoden die motorischen Nerven nicht unmittelbar an die Muskelzelle, sondern jene werden von leitenden Fortsätzen der Muskelzelle aufgesucht. Bei den Ascariden, von denen diese Verhältnisse eingehender beschrieben sind, versorgt der Rückennerv die dorsale, der Bauchnerv die ventrale, zu jener genau symmetrische Hälfte des Muskelschlauchs. Nur wenige Muskelzellen, die zwischen dem Seitenwulst und den dünnen sublateralen Nervenstämmchen liegen, senden ihre Nervenfortsätze zu diesen (BÜTSCHLI, HESSE). Bei *Mermis* liegen interessante Abweichungen von diesem Verhalten vor; zwar ist auch hier das Innervationsgebiet der ventralen Nervenstämme auf den ventralen, das der dorsalen auf den dorsalen Teil der Muskulatur beschränkt; doch findet innerhalb jedes Quadranten eine gemischte Innervation statt, indem gewisse Muskelfortsätze den Mediannerven, andere die Submedianleiste aufsuchen. In der ventralen Hälfte des Muskelzylinders verhält es sich so, daß ein Teil (wie es scheint die Mehrzahl) der aus dem sublateralen Muskelfeld stammenden Fortsätze über die Subventralleiste hinweg zum Ventralnerven (Hauptstrang) zieht, die übrigen zur Subventralleiste selbst; ebenso aus dem submedianen Feld ein Teil zu dieser, die übrigen zum Mediannerven (Fig. 9 *n. f*). Das Herantreten von Fortsätzen an die Subventralleiste scheint immer in gleicher Querebene mit den zum Bauchnerv sich wendenden Fortsätzen zu erfolgen.

Die zur Subventralleiste ziehenden Muskelfortsätze gehen hier in kräftige, mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Fasern über, die

meist sofort gegen die Cuticula hin vordringen. Sie schlagen dann entweder die Richtung zur Ventrallinie ein, um mit den im Bauchwulst verlaufenden nervösen „Nebensträngen“ in Verbindung zu treten (nie mit dem „Hauptstrang“ des Bauchnerven!), oder dorsalwärts zu dem dünnen sublateralen Faserbündel. Wo die Grenze zwischen den Muskelfortsätzen und den ihnen begegnenden subcuticularen Nervenästchen liegt, vermag ich nicht mit voller Genauigkeit zu entscheiden.

Das Verhalten der Muskeln zum Dorsalnerven und den dorsalen Sublateralnerven ist dem für das ventrale System geschilderten sehr ähnlich. Besonders im vordern Körperabschnitt (Ösophagealregion) sind die Subdorsalleisten neben der Dorsalleiste deutlich bemerkbar und geben wie die Subventralleisten Fasern an die von den seitlichen Muskelfeldern herkommenden Fortsätze ab; (die subdorsalen, nur 2—3 Zellen breiten Muskelfelder senden ihre Fortsätze wohl ausschließlich zum Dorsalnerven). Die Fasern der Subdorsalleisten stammen aus den dorsalen Sublateralnerven. Der Dorsalnerv empfängt ebenfalls Muskelfortsätze über die Subdorsalleisten hinweg aus den seitlichen Feldern.

### B. Das caudale Nervensystem.

Die Angaben von MEISSNER (1854, 1856) über das Verhalten des Nervensystems im Hinterende von *Mermis* sind wenig zutreffend und daher lediglich von historischem Interesse. Seine Abbildung fig. 15 tab. 12 der ersten Abhandlung stellt das Schwanzende augenscheinlich eines ♀ von *M. albicans* aufgeschlitzt und ausgebreitet dar und zeigt 3 spindelförmige zellenreiche Ganglien als caudalen Abschluß des dorsalen und der in den Subventrallinien vermuteten Längsnerven; bei *M. nigrescens* sollen nur 2 Schwanzganglien „in der Mitte zwischen den 3 Zellenschläuchen [Längswülsten]“ vorkommen. Wie sich unten zeigen wird, finden sich Ganglienzellanhäufungen nur in den Median- und den Lateralwülsten; mir scheint es nicht ausgeschlossen, daß MEISSNER durch Massen von Fettzellen, die sich ganz regelmäßig in einer der von ihm für die Schwanzganglien beschriebenen ganz gleichen Lage und Anordnung beim ♀ finden, getäuscht worden ist. — Wegen der weitgehenden Verschiedenheiten, die sich bei *Mermis* im Bau des Schwanzendes von ♂ und ♀ finden, muß auch das caudale Nervensystem beider getrennt geschildert werden.

## a) Das caudale Nervensystem des Männchens.

Beim ♂ ist die Ausbildung des Nervensystems im Hinterende eine bei weitem reichere als beim ♀. Die komplizierte, im Dienste des Ejaculations- und Copulationsapparats stehende Muskulatur bedingt eine höhere Differenzierung der Innervationscentren; lassen sich diese zwar unschwer in 4 Gruppen zusammenfassen, die ich ihrer Lage nach als Anal-, Lateral- und Caudalganglien bezeichnen will, so lehrt auch hier wieder, wie bei den Kopfganglien, eine genauere Prüfung, diese scheinbar einheitlichen Gebilde auf verschiedene Anteile zurückzuführen.

Das ventrale Analganglion<sup>1)</sup> findet sich an der Teilung des Bauchnerven, mit einigen Elementen sogar meist auf die Wurzel der Gabeläste gerückt. Es enthält im ganzen ungefähr 20 Ganglienzellen; nahezu die Hälfte (7—8) von ihnen liegt im Medianwulst, etwa in der Mitte des diesem aufliegenden Cloakenrohrs, scheinbar regellos jederseits zwischen die äußern Fasern des Bauchnerven eingestreut. Das Verhalten ihrer Fortsätze ist schwierig festzustellen, doch ist es wegen der Dickenzunahme des Bauchnervenhauptstrangs oralwärts von dieser Zellengruppe sehr wahrscheinlich, daß ein Teil ihrer Fortsätze in jenen nach vorn zu den ihm eingelagerten Sinneszellen verläuft; wie dieser „Hauptstrang“, so scheint auch diese Zellengruppe an der Innervation der transversalen Muskulatur gar keinen Anteil zu haben. — Etwa in der Mitte zwischen der Cloakenöffnung und dem Analganglion liegt jederseits, dem muskulösen Mantel der Spiculumscheide eng angeschmiegt, eine einzelne Ganglienzelle, deren Hauptfortsatz schräg ventralwärts in den entsprechenden Bauchnervenast gerichtet ist; vermutlich ist dieses Zellenpaar ein abgliederter Teil der Hauptgruppe des Analganglions.

Eine diesem gleichfalls zugehörige Gruppe von etwa 10 Ganglienzellen umgibt in Form eines schrägen Rings die vordere Hälfte der Cloake (Fig. 10 g. z). In ihrer Anordnung gibt sich eine auffallende Asymmetrie kund, die dem stets asymmetrischen Querschnitt des Cloakenrohrs entspricht. Während nämlich der linken und der schräg nach links gesenkten dorsalen Fläche des 3kantigen Rohrs meist je 4 Zellen zufallen, die sämtlich Fortsätze nach der ent-

1) Wenngleich dieser Name bei *Mermis*, besonders dem des ectodermalen Enddarms entbehrenden ♀, wenig physiologische Berechtigung hat, so trage ich doch Bedenken, ihn durch einen neuen zu ersetzen, da er für die unzweifelhaft homologe Bildung der Ascariden seit lange in Gebrauch ist.

sprechenden Seite hin abgeben, bleiben der rechten Seite nur 2 bis 3 Zellen; ich konnte mich auf mehreren Schnittserien überzeugen, daß dies kein zufälliger, sondern der typische Befund ist. Die vordersten dorsalen Zellen liegen unmittelbar hinter dem Sphincter, der den Samenleiter von der Cloake trennt. Alle Zellen entsenden Fortsätze, die, der Cloakenwand anliegend, teils oralwärts, teils schräg caudal- und ventralwärts verlaufen; die erstern (effectorischen) liefern vermutlich das oralwärts sich an der Cloakenwand ausbreitende Nervengeflecht (vgl. Fig. 25), das weiterhin die Muskulatur des Genitaltracts versorgt; die receptorischen Fortsätze treten wahrscheinlich zu den in der Basis der Spicula befindlichen Sinneszellen (s. u.), vielleicht auch zu den Analpapillen, in Beziehung. — Ein wirklicher „Analring“ (besser: Cloacalring) besteht demnach nicht; vielmehr nur 2 dorsal über der Cloake sich berührende ungleiche Ringbogen von Ganglienzellen und ihren Fortsätzen. Das unsymmetrische Verhalten derselben zur männlichen Geschlechtsöffnung ergibt eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit dem Verhalten des Bauchnerven an der Vulva (s. o. S. 52).

Die lateralen Analganglien liegen etwa mit der Cloakenmündung in gleicher Querebene, also gegen das ventrale Ganglion beträchtlich caudalwärts verschoben. Sie bestehen jederseits aus nur 3 oder 4 Zellen, die mit schlanken distalen Fortsätzen in den stark zerklüfteten Seitenwulst unterhalb der großen versenkten Hypodermiszellen eindringen, um sich dem „Bursalnerven“ (s. u.) anzuschließen.

Eine wenig scharf begrenzte Gruppe von etwa 10 bis 12 Ganglienzellen liegt hinter der Cloakenmündung, die am weitesten oralwärts vorgeschobenen der Muskulatur des Spicularapparats caudal und dorsal angelagert (Fig. 11 *g. z.*), die übrigen fast im Zentrum des Querschnitts (Fig. 12 *g. z.*), teils ventral, teils lateral ein wenig verschoben. Da sie zweifellos der Ganglienzellengruppe entspricht, die in entsprechenden Lagebeziehungen bei Ascariden zuerst von ROHDE (1885, tab. 1) gesehen und abgebildet, und der von VOLTZENLOGEL (1902) der Name „Caudalganglion“ beigelegt wurde, so übernehme ich diesen auch für die bezeichnete Zellengruppe von *Mermis*. — Es ist nicht leicht zu entscheiden, welchen Antimeren der Leibeswand und welchen Nervenzügen derselben diese Zellen zuzurechnen sind; erinnern wir uns aber an das aus der Betrachtung der transversalen Muskulatur über die morphologische Bedeutung des postanalen Körperabschnitts gewonnene Ergebnis, so

folgt, daß sie nur der dorsalen Körperhälfte angehören können. Tatsächlich entsprechen die medialen und lateralen Untergruppen des Caudalganglions den lateralen und medialen Analganglien der ventralen Nervenzüge; sie gehören also den Bezirken des Dorsal- und der dorsalen Sublateralnerven an. Die Richtung ihrer Fortsätze ist jedoch schwer im allgemeinen zu bestimmen; die der seitlichen Zellen sind distalwärts gerichtet (Fig. 12 *g. z'*) und treten, soweit sie receptorischer Natur sind, mit den seitlichen Sinneszellengruppen (s. S. 60) in Beziehung; die Fortsätze der medialen Zellen verbreiten sich wohl einerseits unter den medianen Sinneszellengruppen andererseits münden sie vermutlich oralwärts in die Bauchnervenäste (s. u.).

Das Verhalten der Längsnerven am Hinterende. — Der Hauptstrang des Bauchnerven (Fig. 10 VN) erfährt gegen das Schwanzende hin eine beträchtliche Verdickung, die sich in der Gegend der vordersten Transversalmuskeln bemerkbar zu machen beginnt und gegen das Analganglion hin ständig zunimmt, indem sie den Durchmesser des Nerven von ca. 7,5 bis auf 25  $\mu$  vergrößert. Diese Verdickung wird hauptsächlich bedingt durch receptorische Fasern, die von den zahlreichen kleinen bipolaren Zellen her, die in den caudalen Abschnitt des Bauchnerven eingeschaltet sind und die als Sinneszellen (s. u.) den Analpapillen zugehören, zu den den Genitaltract mit motorischen Fasern versehenen Zellen des medianen Analganglions ziehen. Auch innerhalb des Analganglions finden sich übrigens zahlreiche bipolare Zellen, die ebenfalls als Sinneszellen anzusprechen sind (Fig. 10 *s. z'*). — Hinter dem Analganglion setzt sich der Bauchnerv in 2 gleich starke Gabeläste fort, unter deren Fasern sich jedoch wohl kaum Fortsetzungen des motorischen „Hauptstrangs“ befinden, sondern die aus Fortsätzen des Anal- und Caudalganglions gemischt sind; hierdurch wird, zumal auch die lateralen Ganglien durch Nervenästchen mit den die Cloake in weitem Bogen umgreifenden Strängen in Verbindung stehen (s. u.), eine dem Schlundring nicht unähnliche Commissur zwischen den caudalen Ganglien hergestellt.

Noch vor der Ausmündung der Cloake spaltet sich jeder Gabelast abermals in ein äußeres und ein inneres Bündel (Fig. 11 VN); letzteres zieht zwischen den dorsoventralen Muskeln hindurch caudalwärts, wie es scheint ohne Beziehungen zu andern Nervenstämmen einzugehen. Das äußere Bündel wendet sich seitlich und tritt, wie soeben schon angedeutet, unter spitzem Winkel an ein in den ver-

einigten Lateral- und Subventralwülsten<sup>1)</sup> verlaufendes Faserbündel („Bursalnerv“), mit dem es gemeinsam caudalwärts zieht.

Die ventralen Sublateralnerven lassen sich in der Nähe des Hinterendes in der gewohnten Lage feststellen; wie weit jedoch ihre aus dem Schlundring stammenden Fasern caudalwärts verlaufen, vermag ich nicht sicher anzugeben; aus ihren oben erkannten Beziehungen zur Längsmuskulatur der ventralen Quadranten dürfen wir aber schließen, daß sie etwa gleichzeitig mit jener ihr Ende finden. Verstärkungen aber, die dem caudalen Abschnitt dieses Nerven seinen besondern Charakter als „Bursalnerv“ verleihen, der als solcher von dem die Körpermuskulatur versorgenden Teil des Sublateralnerven völlig unabhängig ist, erhält er aus den lateralen Analganglien. Mit der Überbrückung der Leibeshöhle durch die lateroventrale Muskulatur und der Vereinigung des Lateralwulsts mit der Subventralleiste geht eine Verlagerung des Sublateralnerven zwischen die dorsalen Enden der schrägen Muskelfasern Hand in Hand (Fig. 11, 12 *SLN'*), die teilweise mit einer Auflösung in mehrere Stränge verbunden ist. Seine Mächtigkeit verdankt der Nerv vornehmlich der Einlagerung sehr zahlreicher Sinneszellen und der von ihnen zu den Ganglien sich begebenden receptorischen Nervenfasern. Bemerkenswert ist das Verhalten der motorischen Fasern zur Bursalmuskulatur; hier ist es besonders schwierig, den Anteil von Muskelfaser und Nerv an den verbindenden Fasern zu bestimmen. Diese verlaufen zunächst in aufgelöster Ordnung innerhalb der hypodermalen Hüllzellen und treten dann ebenso verstreut aus diesen durch das Protocöl an die schrägen Epithelmuskeln unter ziemlich spitzem Winkel heran, wobei sie den Teil der Hypodermiszelle, aus dem sie hervorgingen, zu einem einhüllenden zipfelförmigen Fortsatz ausziehen.

Die Dorsalnerven und die dorsalen Sublateralnerven. Noch in der Gegend des Analganglions findet sich am dorsalen Umfang nur ein einziger Einschnitt der Muskulatur, der den Dorsalnerven enthält. Erst kurz vor der Ausmündung der Cloake treten

1) Man beachte — was im Abschnitt über die Bursalmuskulatur näher ausgeführt wurde —, daß diese schrägen Muskelbündel einschließlich der in sie versenkten Hypodermis- und Sinneszellen, ein von den Längsmuskeln des sublateralen Felds von vornher gewissermaßen unterminiertes Körperepithel bilden, daß also auch dieser Zweig des Gabelasts intraepithelial verläuft.

in einem Abstand von 2—3 Muskelzellen, nicht etwa durch Abspaltung von der medianen, sondern völlig selbständig durch Auseinanderweichen der Muskelfasern die Subdorsalleisten wieder auf. Nervenfäserchen erscheinen in ihnen erst etwas weiter caudalwärts, doch verbinden diese sich, wie es scheint, nicht mit Fortsätzen der Längsmuskulatur, sondern dienen vermutlich ausschließlich der Innervierung der transversalen Muskeln. Für die Retractormuskeln der Spicula konnte beobachtet werden, daß sie ihre feinen Fortsätze meist direkt zu den dorsalen Sublateralnerven senden; ebenso empfängt ein Teil der Bursalmuskulatur seine Nerven in ganz analoger Weise, wie es eben vom ventralen Sublateralnerven beschrieben wurde, vom dorsalen (Fig. 11, 12 *l. w.*).

Alles in allem beweist demnach das caudale Nervensystem eine fast völlige Unabhängigkeit vom cerebralen; die aus seinen Ganglien entspringenden sensorischen Fortsätze suchen ausschließlich die Sinnesapparate (s. u.) des Schwanzendes auf, die motorischen wohl auch lediglich die Bursal- und Cloakenmuskulatur und die des Genitalrohrs. Nur die Lage (in den Median- und den Sublateralinien) haben also diese Fasern (mit geringen Abweichungen) mit den Rumpfnervenstämmen gemein.

Die Analpapillen (Fig. 11, 12 *p*) sind äußerlich durch eine flach buckelförmige Hervorwölbung der Cuticula kenntlich; auch auf der Innenfläche findet sich hier eine wulstförmige Verdickung der letztern. Die verdickte Stelle wird von einem in seinem äußern Teil bauchig erweiterten Kanal durchsetzt, der aber nicht zur Oberfläche durchbricht, sondern, wie es scheint, durch die äußerste homogene Cuticularschicht verschlossen bleibt. Der Kanal ist von hypodermalem Gewebe ausgefüllt, in dem kräftige Stützfibrillen differenziert sind; geeignete Schnitte zeigen, daß es sich um den schlanken Fortsatz einer der mit ihrem kernhaltigen Plasmakörper mehr oder weniger tief zwischen die transversalen Muskelbündel versenkten Hypodermiszellen (Fig. 11, 12 *st. z*) handelt, die schon oben erwähnt wurden (S. 26), hier jedoch noch mit Rücksicht auf die Rolle, die sie bei der Bildung der Sinnesapparate spielen, zu betrachten sind. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der bezeichnete periphere Fortsatz in der Tat den Hauptbestandteil der Papille darstellt; ihr faserig-vacuoläres Plasma wird demnach von der in die Papille eintretenden sensiblen Faser durchsetzt; es entsprechen diese hypodermalen Elemente den Stützzellen, die GOLDSCHMIDT (1903)

in Beziehung zu den perceptorischen Fasern an den Sinnesorganen von *Ascaris* gefunden hat.

Die an den Sinnesorganen des Kopfendes gemachten Erfahrungen ließen erwarten, daß sich auch für die Analpapillen zugehörige Sinneszellen würden feststellen lassen. Bei der großen Zahl von Papillen war es nicht schwer, die perceptorischen Zellen — solche glaubte COBB (1899) in dem kolbig verdickten peripheren Teil der Papillen bei *Ascaris kükenenthalii* bereits entdeckt zu haben — aufzufinden. Es sind ziemlich kleine spindelförmige Elemente (von ca. 5  $\mu$  Durchmesser), die, ähnlich wie die Ganglienzellen, mit einem bläschenförmigen chromatinarmen, aber bedeutend kleinern Kern mit großem Nucleolus ausgerüstet sind; diese Kennzeichen ermöglichen ihre sichere Unterscheidung von hypodermalen Elementen. Die Mehrzahl der Sinneszellen bildet 4 lang gestreckte Gruppen, von denen die beiden äußern, die den lateralen Doppelreihen von Papillen angehören, in der latero-subventralen Hypodermisbrücke, d. h. hauptsächlich in den engen Spalträumen zwischen den schrägen Muskelbündeln liegen (Fig. 11, 12 s. z. l). Die innern Gruppen folgen zunächst dem Bauchwulst, dessen nervösen „Nebensträngen“ sie sich beiderseits anfügen (Fig. 10 s. z); weiter caudalwärts legen sie sich meist den Gabelästen des „Ventralnerven“ an. Meist finden sie sich zu mehreren in „Nestern“ enger vereinigt. — Außerdem finden sich Sinneszellen, wie schon bemerkt, dem Hauptstrang des caudalen Bauchnerven in reicher Zahl eingelagert (Fig. 10 s. z'). Je eine ansehnliche Gruppe von Sinneszellen liegt in der Basis der Spicula (Fig. 10 s. z'').

Ebenso wie die den Kopfsinnesorganen zugehörigen perceptorischen Zellen erreichen auch diese das Endorgan erst mit langen einer Nervenfaser ähnlichen Fortsätzen. Diejenigen der Spicula entsenden die letztern durch die hypodermale „Marksubstanz“ des Spiculums bis in dessen Spitze, wo sie, in die cuticulare Rinde eindringend, endigen (Fig. 11 sp). Die Fortsätze der übrigen Sinneszellengruppen verlaufen bisweilen zunächst eine kurze Strecke longitudinal, dann ventralwärts zur Subventralleiste, bzw. dem (hinter der Cloake in eine Summe isolierter Stützzellen aufgelösten) Ventralwulst, von denen aus sie die zugehörigen Papillen aufsuchen. Die feine perceptorische Faser ist innerhalb der Papillenpulpa unter den geschwärzten starren Stützfibrillen schwer zu unterscheiden, so daß über die genauere Beschaffenheit ihrer Endigung nichts ausgesagt werden kann. Wahrscheinlich hängt mit jeder Papille nur je

eine Sinneszelle zusammen; andernfalls gelangen Doppelpapillen durch die Verschmelzung zweier einfacher zur Ausbildung.

b) Das caudale Nervensystem des Weibchens.

Gegen das Schwanzende hin erfährt der Bauchnerv des ♀ nur sehr geringen Dickenzuwachs; die Einlagerung spindelförmiger Zellen konnte nur ganz selten vermerkt werden. Im caudalsten Abschnitt ist der Bauchnerv durch eine schmale Hypodermisleiste undeutlich in 2 Bündel gespalten. Seinen Abschluß bildet das ventrale Analganglion. Es besteht meist nur aus 4 Zellen, die der innern Fläche des Ventralwulsts aufliegen [es ist also, ebenso wie die sogleich zu erwähnenden lateralen Analganglien, viel zellenärmer als die von MEISSNER (1854, tab. 12, fig. 15) in den Dorsal- und Subventrallinien gezeichneten Ganglien]. Diese Zellen liegen oft in beträchtlicher Entfernung voneinander; auf einer Serie fand sich zwischen dem vordern und hintern Paar ein Abstand von 0,08 mm.

Eine kurze Strecke weiter caudalwärts als das ventrale finden sich den Seitenwülsten aufgelagert die lateralen Analganglien. Sie sind von etwa gleicher Größe wie das ventrale (ich zähle bei einem ♀ rechts 4, links 5 Ganglienzellen). Sämtliche Zellen entsenden Fortsätze, die an der proximalen Fläche oder innerhalb der Lateralwülste caudalwärts verlaufen. — Endlich findet sich gelegentlich im Schwanzende noch eine kleine Gruppe von Zellen („Caudalganglion“), deren Zahl wechselnd und deren Beziehungen zum Dorsalnerven mehr oder weniger deutlich ausgeprägt sind (durch die Richtung der Fortsätze etc.).<sup>1)</sup>

Auch gewisse den Papillen des ♂ vergleichbare Organe ließen sich am Schwanzende des ♀ auffinden; sie bestehen aus einem engen die Cuticula durchsetzenden Kanal, in den Fortsätze von Hypodermiszellen eintreten; das Eintreten von Sinnesfasern konnte ich nicht sicher beobachten. 1 Paar solcher Cuticularkanäle findet sich ventral dicht neben der Medianlinie, kurz hinter dem ventralen Analganglion, ein anderes, dessen innere Mündungen sich trichterförmig erweitert zeigen, unweit von der Schwanzspitze im Bereich der Subventral-

---

1) Wahrscheinlich wird auch das Schwanznervensystem des ♀ viel reicher angelegt, und es erklären sich die schwankenden Befunde an verschiedenen Individuen aus der Ungleichmäßigkeit der Rückbildung. Bei einem Exemplar, das soeben die Larvenhaut abzuwerfen im Begriff war und an dessen Schwanzende keine Spur der männlichen Charaktere (Spicula, Bursalmuskeln) zu erkennen war, fanden sich insgesamt 27 teils zum Caudal-, teils zu den Analganglien gehörige Ganglienzellen.

wülste.<sup>1)</sup> Daß es sich um Sinnesorgane handelt, ist wahrscheinlich; weitere Einzelheiten habe ich nicht untersucht.

**Histologisches.** — Über den feinern Bau der Ganglienzellen und ihrer Fortsätze habe ich keine speziellen Studien angestellt, doch möchte ich einige Strukturen nicht unerwähnt lassen, die ich gelegentlich beobachtet habe. Erscheint bei bester Fixierung das Plasma der Ganglienzellen fast homogen, so läßt es z. B. nach Formolkonservierung eine gröber wabige (vacuoläre) Struktur hervortreten. In dem plasmatischen Reticulum treten dann nach Eisenhämatoxylin-Färbung scharf begrenzte Fibrillen auf, die sich zu einem lockern intracellulären Gerüst verflechten (Fig. 20). An den Fortsätzen laufen diese Fibrillenzüge zu stärkern Fasern zusammen, die sich insbesondere in den sensorischen Nerven deutlich weiter verfolgen lassen. Den feinern motorischen Fasern scheinen sie nicht überall zuzukommen, denn die Elemente des Hauptstrangs des Bauchnerven zeigen im Querschnitt nur eine helle homogene Substanz; die fibrillären schwärzbaren Gebilde, durch die die dünnen innerhalb des Lateral- und des Ventralwulsts („Nebenstränge“) verlaufenden Nervenfäserchen kenntlich werden, sind höchstwahrscheinlich als Produkte jener, als Gliafibrillen aufzufassen, nicht als Bestandteile der Nerven selbst. Ähnliche Fibrillenzüge wie in den Ganglienzellen zeigen sich auch in den Sinneszellen. In den von oder zu ihnen ziehenden Fortsätzen erkennt man derbere Fasern (Fig. 21a), die beim Eintritt in den spindelförmigen Zellkörper auseinanderweichen und diesen in fast geradem Verlauf durchsetzen; meist sieht man sie auf optischen Querschnitten (Fig. 21b, c) dem Kern dicht aufliegen.

Augenscheinlich sind diese Fibrillen als Neurofibrillen anzusprechen. Ein extracelluläres Gliagerüst, wie es GOLDSCHMIDT (1904 [2]) an den „radiärgestreiften“ Ganglienzellen von *Ascaris* nachgewiesen hat, fehlt in unserm Fall; (vielleicht aber ist, gegenüber dem herrschenden Glauben an die reizleitende Funktion der Fibrillen, die Auffassung des intracellulären Fibrillengerüsts als eines Apparats zur mechanischen Festigung der Ganglienzelle nicht ganz von der Hand zu weisen).

1) Ähnliche Bildungen erwähnt AUGSTEIN (1894) bei *Strongylus filaria*; nach SCHNEIDER (1866) kommt bei Nematoden „sehr allgemein“ zwischen After und Schwanzspitze des ♀ jederseits eine Papille vor.

Vergleichendes. — Was den allgemeinen Bauplan des Nervensystems der Nematoden anlangt, so finden wir die Hauptrumpfnervenstämme wohl stets in der dorsalen und ventralen Medianlinie; nur die freilebenden Nematoden sollen des Dorsalnerven entbehren; während aber der Dorsalnerv bei den — in dieser Hinsicht durch die Arbeiten von BÜTSCHLI, JOSEPH, ROHDE, HESSE allein hinreichend bekannten — Ascariden wie der Bauchnerv mit paariger Wurzel direkt aus dem Schlundring entspringt, finden wir bei *Mermis* seinen Ursprung auf die dorsolateralen Wurzeln verschoben. Sublateralnerven finde ich außer bei *Ascaris* nur für *Lecanoccephalus* von HAMANN (1895) erwähnt; die Angabe von AUGSTEIN (1894) über einen einwärts vom Excretionsgefäß verlaufenden Lateralnerven bei *Strongylus filaria* R. ist ganz vereinzelt und bedarf der Bestätigung. Über die nervösen ventralen „Nebenstränge“, die bei *Mermis*, wie ich zeigte, vom Hauptstrang des Bauchnerven durchaus unabhängige Gebilde sind, finde ich für andere Nematoden nirgends Angaben.

Das Vorhandensein von 4 zusammengesetzten Kopfganglien hinter dem Schlundring in den Median- und Laterallinien scheint ein durch die ganze Klasse konstanter Charakter zu sein (*Ascariden*; *Lecanoccephalus* [HAMANN]; *Anthraconema* [ZUR STRASSEN]; *Mermis*). Commissuren zwischen den Ganglien sind in ähnlichen Beziehungen wie bei *Mermis* von *Ascaris* und *Anthraconema* bekannt; doch fehlen noch detailliertere Angaben über ihre Beziehungen zu den Ganglien- und receptorischen Zellen, Schlundring und Körpernerven, so daß eine weiter ins Einzelne gehende Vergleichung vorläufig unterbleiben muß. — Das System der Kopfsinnesorgane und der vom Schlundring zu ihnen ziehenden Nerven ist wohl überall nach der Sechszahl geordnet. Was man bisher als die „Sinnesorgane“ der Nematoden bezeichnet hat, sind tatsächlich nur die terminalen Differenzierungen der receptorischen Fortsätze der Sinneszellen; diese sind bisher bei den Nematoden zwar öfters als kleine „bipolare Ganglienzellen“ beschrieben, aber wegen ihrer sehr ungewöhnlichen Verlagerung weit unter die percipierende Hautfläche nicht in ihrer Eigenschaft als Sinneszellen erkannt worden. Diese Erkenntnis scheint mir aber insofern von Bedeutung, als bei Wirbellosen kein Fall mit Sicherheit bekannt ist, wo Sinnesfunktionen durch freie Nervenendigungen, also ohne besondere receptorische Zellen, ausgeübt würden (die sensible Natur der in der Haut des Regenwurms nachgewiesenen freien Nervenendigungen scheint mir nicht unzweifelhaft verbürgt); andererseits scheint es mir nicht gerechtfertigt, die deutlichen funktionellen Unterschiede zwischen Sinnes- und Ganglienzellen phylogenetisch zu verwischen; denn der einfachste Reflexbogen, den wir empirisch kennen, nimmt immer mindestens 3 wohl charakterisierte Zellindividuen in Anspruch: Sinnes-, Ganglien- und Muskel- (bzw. Drüsen-, Nessel- etc.) Zelle. Von dieser Regel machen also auch die Nematoden keine Ausnahme. Die ihr scheinbar widersprechende Angabe GOLDSCHMIDT's (1903, p. 14), daß bei *Ascaris* die Fasern der dorsalen Lateralpapille der Lippen vor dem Schlundring keine Verbindung mit „bipolaren Ganglienzellen“ besäßen, an demselben vorbeiliefen und direkt mit den Zellen der Lateralganglien in Verbindung träten, klärt sich so auf, daß eben unter die wahren Ganglienzellen der letzteren noch wahre Sinnes-

zellen gemischt sind, wie es sowohl nach den Abbildungen von BÜTSCHLI den Anschein hat, als auch bei *Mermis* festzustellen war. ZUR STRASSEN (1904) hat am Seitenorgannerv von *Anthracoenema* einen ganz gleichen Verlauf festgestellt und hauptsächlich auf Grund dieser von der übrigen Kopfsinnesorgane abweichenden Innervation die Homologie der obern seitlichen Mundpapille von *Ascaris* mit dem Seitenorgan der freilebenden Nematoden überzeugend dargetan; nur kann ich ZUR STRASSEN nicht beipflichten, wenn er es daraufhin für gerechtfertigt hält, die ganzen „Seitenganglien mit den gangliösen Anschwellungen“ der Kopfnerven „direkt zu vergleichen“. — Im Bau der submedianen Papillen von *Mermis* könnten wohl ziemlich ursprüngliche Verhältnisse zu erkennen sein. Von den hier völlig symmetrischen äußern Fasern scheint bei den Ascariden nur die eine als „ein Nerv ohne deutlichen Endapparat“ (GOLDSCHMIDT) in der ursprünglichen Form vorhanden zu sein; die andere bildet wohl die dorsalen Lateral- bzw. die lateralen Submedianorgane, während den 3 übrigen Paaren von Lippensinnesorganen die zentralen Faserbündel bei *Mermis* zu vergleichen wären. Daß die „scheibenförmige Endigung“ hier, die also dem dorsalen Lateralorgan von *Ascaris* entspräche, zu den Seitenorganen der freilebenden Nematoden in Beziehung zu setzen sein möchte, sei hier nur kurz angedeutet.

Ogleich im Hinterende des ♂ bei den Nematoden ein Ganglienapparat vorhanden ist, der an Mächtigkeit dem des Kopfendes wenig nachsteht, so haben doch die meisten Autoren diesen Gegenstand mit Gleichgültigkeit übergangen, und es sind einzig *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*, deren caudales Nervensystem wir durch HESSE (1892) und VOLTZENLOGEL (1902) etwas genauer kennen gelernt haben. Ein medianes Analganglion, Cloacalring und Caudalganglion entsprechen denen von *Mermis*; ebenso finden sich in der Topographie des Nervenverlaufs im ganzen ähnliche Verhältnisse. Dem „Bursalnerven“ eingelagerte Ganglienzellen entsprechen den lateralen Analganglien von *Mermis*.

#### 4. Die spindelförmigen Zellen des hintern Oesophagus-Abschnitts (Excretionszellen).

Nachdem in der „Übersicht“ die Grundzüge des Baues des Oesophagus geschildert worden sind, erübrigt es sich hier nur noch, die feinere Struktur der großen, den hintern Abschnitt bildenden Zellen im besondern zu prüfen. Genauere Aufschlüsse hierüber lassen sich hauptsächlich durch das Studium von Eisenhämatoxylin-Präparaten gewinnen; solche liegen sowohl der Beschreibung als den Abbildungen (Fig. 18a, b) zu Grunde. — Eingebettet in das Zellplasma, aber stets in diesem eine exzentrische Lage einnehmend, erkennt man auf Querschnitten den von einer dünnen homogenen Cuticula ausgekleideten Schlundkanal. Unter unbedeutender Verengerung seines Lumens erreicht er die letzte, caudalwärts spitz ausgezogene Spindelzelle und endet in ihrer Mitte, in der Nähe des Kerns, blind. Sein

Verlauf ist streng genommen kein intracellulärer, sondern die das Röhrcchen bergende Zelle ist um dieses herum derart zusammengekrümmt, daß in der Tat nur ihre Oberfläche (im Sinn einer epithelialen Zelle) mit der Kanalwand in Berührung kommt. Auf Fig. 18a, b sieht man deutlich die durch eine Doppelreihe feiner geschwärzter Körnchen gekennzeichnete Nahtlinie, an der die beiden freien Zellränder zur Verwachsung gelangt sind. Diese verwachsenen Randflächen sowie die ganze konvexe der Leibeshöhle zugekehrte Zellfläche ist demnach der Basal- und den Seitenflächen einer epithelialen Zelle homolog.

Die äußere Fläche der Zellen ist meist glatt gewölbt, doch finden sich stets an derjenigen Seite, die dem Kanallumen am nächsten liegt, in unregelmäßigen Abständen Fortsätze des Plasma-leibs, die frei in die Leibeshöhle ragen (Fig. 18 rechts unten). Sie schließen stets, je nach ihrem Umfang, eine mehr oder weniger ansehnliche Vacuole ein, deren Kommunikation mit weiter einwärts gelegenen Vacuolenbildungen vielfach beobachtet werden kann. Das freie Ende dieser Fortsätze fand ich stets blind geschlossen; die Vacuolen enthalten stets eine blasse körnige Substanz, oft außerdem noch eine größere oder geringere Zahl sich stark schwärzender stäbchenförmiger, zu unregelmäßigen Gruppen vereinigter Körper (Fig. 18b).

Annähernd zentral in den Zellen liegt der große, sehr unregelmäßig gestaltete Kern. Er ist stets von einem ovalen, meist durch eine Schicht schwarzer Körnchen scharf begrenzten Hof hellern Plasmas umgeben. Der Kern selbst läßt zunächst eine Zusammensetzung aus zahlreichen, einem achromatischen Gerüstwerk eingelagerten chromophilen Körnern erkennen; neben diesen finden sich mehrere, meist sehr ansehnliche nucleolenartige Körper. Die mannigfachen Fortsätze und Ausläufer des Kerns gehen oft in schmale Körnchenreihen über; auf dem in Fig. 18a wiedergegebenen Präparat sind die meisten von ihnen stumpf abgeschnitten; verfolgt man jedoch eine Schnittserie bis zu den seitlichen Anschnitten des Kerns, so überzeugt man sich leicht, daß alle diese Ausläufer nicht nur mit der den ovalen zentralen Hof abgrenzenden Körnchenschicht, sondern weiter mit einem System feinsten Körnchenzüge in Verbindung stehen, die sich, meist eine longitudinale Richtung bevorzugend, durch den ganzen Plasmakörper (aber außerhalb des zentralen Hofes) ausbreiten. Auf den abgebildeten Querschnitten wird von diesem chromophilen Netz nur wenig sichtbar (zahlreiche, dem

Wabenwerk eingelagerte schwarze Pünktchen); besser läßt sich aus Fig. 17 (e. z), an dem longitudinalen Anschnitt einer Spindelzelle, die Verlaufsrichtung der Körnchenreihen erkennen. Auch die äußere, der Leibeshöhle zugekehrte Fläche der Zellen ist mit einer ziemlich dichten Schicht dieser feinen schwarzen Körnchen bekleidet. Die Ausstreuung von chromophilen Körnchen, deren Züge mit dem Kern in dauerndem Zusammenhang stehen und die auch vermutlich aus diesem hervorgegangen sind, durch den ganzen Zellkörper stellt offenbar eine dem Chromidialapparat entsprechende Bildung dar, den GOLDSCHMIDT (1904) in verschiedenen Gewebszellen von *Ascaris* in Form von Fäden, Strängen oder kompakten chromophilen Zonen nachweisen konnte.

Das Plasma erscheint, insbesondere in der den Kern umgebenden Zone, bei guter Konservierung nahezu homogen; stärkere Vergrößerung läßt aber hier sowohl wie im äußern Zellteil ziemlich kleine, aber dickwandige Alveolen erkennen; größere Vacuolenbildungen finden sich hauptsächlich in der Umgebung des Schlundröhrchens. Das hellere Aussehen verdankt der innere, sehr feinvwabige Teil wohl hauptsächlich dem Fehlen körniger Einlagerungen. Die Anordnung der Wabenkammern scheint in der Hauptsache der Richtung des chromophilen Körnchennetzes zu folgen. Insbesondere zeigt sich dies in der Umgebung des Ösophagealröhrchens; es findet sich nämlich, daß die Reihen der Alveolen, begleitet von Körnchenzügen, gegen das Lumen des Kanals konvergieren, vornehmlich auch gegen die Zellenden hin (Fig. 18b). Unter jenen sind solche, die durch ihr helles Aussehen, d. h. das Überwiegen des flüssigen Inhalts der Alveolen gegenüber den plasmatischen Wandungen, besonders ins Auge fallen und die oft beiderseits von Körnchenreihen begleitet sind; durch sie werden oft intracelluläre Abzweigungen des Kanallumens vorgetäuscht; ich habe sie aber nie in offener Verbindung mit diesem gefunden, insbesondere auch jede Andeutung von die Cuticula durchsetzenden Poren vermißt. Wenn also auch diese hellern Reihen von Wabenkammern als die jeweiligen Bahnen des lebhaftesten Transports gelöster Stoffe innerhalb der Zelle zu betrachten sein werden, als „Saftkanälchen“, so findet in ihnen gleichwohl kein freies Strömen, sondern nur ein Übergang durch Diffusion von Kammer zu Kammer statt; und ebenso erfolgt vermutlich die Flüssigkeitsabgabe durch die cuticulare Membran. Die Grenze dieser letztern gegen das umgebende Plasma wird durch eine Reihe größerer schwärzbarer Körner bezeichnet.

Fragen wir uns nach der funktionellen Bedeutung der beschriebenen Bildungen, so müssen wir zunächst berücksichtigen, daß bei der geschlechtsreifen *Mermis* der Schlund seine Bedeutung als Einfuhrkanal der Nahrung längst eingebüßt hat; nicht nur ist der vordere, als Saugapparat dienende Abschnitt gänzlich rückgebildet, sondern es fehlt auch jede Kommunikation mit dem Darm, und wenn man etwa, wie MEISSNER, den hintern Schlundzellen selbst eine verdauende Rolle zuschreiben wollte, so stände dem entgegen, daß die Enge des Schlundröhrchens sich doch zur Resorption so ungeeignet wie möglich erweisen würde. Auf die Ähnlichkeit des Schlunds von *Mermis* mit dem der Trichotracheliden wurde schon hingewiesen; leider wissen wir aber über die physiologische Bedeutung des „Zellenkörpers“ der letztern nur wenig; EBERTH<sup>1)</sup> faßte ihn „als einen besonderen Drüsenkörper“ auf.

Kann nun dem Oesophagus von *Mermis* für die Nahrungsaufnahme keinerlei Wichtigkeit mehr zukommen, so darf doch andererseits nicht bezweifelt werden, daß wir in den „spindelförmigen Zellen“ durchaus funktionstüchtige Elemente vor uns haben. Die unregelmäßig verästelte Gestalt des Kerns und seine Beziehungen zu einem den ganzen Zelleib durchziehenden Netz chromophiler Körnchen lassen auf das Streben nach lebhaftem Substanztausch mit dem Plasma, auf eine intensive chemische Tätigkeit der Zelle schließen. Wir sahen nun, daß mit dem „Schlund“-Kanälchen zahlreiche intracelluläre „Saftbahnen“ in Verbindung traten, in denen ein flüssiger Inhalt von der Peripherie her durch zahllose Plasmamembranen hindurch sickert, bis er endlich nach oft wiederholter Filtration in das Kanallumen übertritt. Die Bewegung der Stoffe in der Zelle würde demnach von der von der Blutflüssigkeit bespülten Außenfläche durch den Plasmakörper zu der dem Kanallumen zugewandten freien Oberfläche gerichtet sein. Vergleichen wir ferner unsere „Spindelzellen“ mit den einzelligen Excretionsorganen anderer Nematoden, von denen JÄGERSKIÖLD (1894) eine größere Zahl beschrieben hat, so ergeben sich überraschende Ähnlichkeiten; man betrachte in der genannten Abhandlung z. B. die figg. 11 (*Ascaris megaloccephala*), 12 (*A. osculata*) und 13 (*A. rotundata*) neben meiner Fig. 18a, und man wird, bei Berücksichtigung, daß ich gewisse Strukturen etwas anders wiedergebe als der Verfasser, leicht die prinzipielle Übereinstimmung herausfinden. Insbesondere sei auf das gleichartige Ver-

1) Untersuchungen über Nematoden, Leipzig 1863, p. 51.

halten der Kernsubstanz, die dort ebenfalls gelegentlich fast ganz in chromophile Netze aufgelöst ist, zum alveolären Plasma hingewiesen. Aus allen diesen Gründen glaube ich in den hintern Schlundzellen von *Mermis* ein den ventral mündenden Excretionszellen<sup>1)</sup> der Ascariden etc. analoges Organ sehen zu müssen, das, wie diese, funktionell dem Wassergefäßsystem der Plathelminthen und den Wasser und gelöste Salze ausscheidenden Abschnitten des Excretionsapparats bei Anneliden, Mollusken, Vertebraten u. a. entspricht. Der andere Teil der als „Excretion“ zusammengefaßten Prozesse, die Ausscheidung der Harnsäure, bleibt, wie wir sahen, bei *Mermis* wahrscheinlich dem „Fettkörper“-Darm vorbehalten.

---

### Nachtrag.

Kurze Zeit nach Absendung des Manuskripts der vorliegenden Arbeit erhielt ich Kenntnis von dem Erscheinen einer Abhandlung von F. G. KOHN, Einiges über *Paramermis contorta* (v. LINSTOW) = *Mermis contorta* v. LINSTOW, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 15, 1905. Hinsichtlich der gröbern anatomischen Verhältnisse befinde ich mich meist in völliger Übereinstimmung mit den vom Verfasser an jener dem Genus *Mermis* nahe verwandten Form erhaltenen

1) Es scheint mir nicht überflüssig, die bedeutende Verschiedenheit der Vorgänge in diesen Zellen von der Secretion in Drüsenzellen zu betonen. Die Funktion der Protonephridienzellen wie der Excretionszellen bei Nematoden ist vorwiegend eine dynamische, die Erzeugung eines Circulationsstroms, der beständig die Bewegung der resorbierten und im Körper mit dissimilatorischen Stoffwechselprodukten angereicherten Flüssigkeit gegen die „Wassergefäße“ hin bewirkt, bei jenen durch den Wimperschlag der Terminalzellen, bei diesen vielleicht durch osmotisch wirksame Stoffe. Selbstverständlich verfahren die Zellen auswählend gegenüber den ihnen zugeführten Stoffen; nie dagegen scheint, wie in Drüsenzellen, eine Umwandlung von Plasmabestandteilen zu Secret stattzufinden, jedenfalls nicht mehr als auch in andern Zelltypen, bei denen ein beständiger Zerfall und Wiederaufbau mit der Lebenstätigkeit Hand in Hand geht. Endlich entbehren Drüsenzellen in der Regel der Oberflächendifferenzierungen, Cilien- und Cuticularsäume. Wichtig scheint mir dieses hauptsächlich gegenüber der landläufigen Ansicht, daß die „Protonephridien“ aus Hautdrüsen phylogenetisch hervorgegangen seien und daß, speziell bei den Nematoden, Hautdrüsen für Excretionszellen vikariieren könnten. Ich werde auf diese Fragen in kurzem noch zurückkommen.

Resultaten, so bezüglich des Baues der Gonade, der Längs „linien“, der Auffassung des Fettkörpers (Darm) etc. Das Nervensystem ist nur ganz skizzenhaft behandelt. Auf die feinere Struktur der Gewebe ist fast gar nicht eingegangen. Widersprechen möchte ich dem Verfasser besonders hinsichtlich seiner Auffassung des Oesophagus, von dem er annimmt, „daß das starre Ösophagealrohr als Kapillare die Nahrungssäfte einsaugt und durch die seitlichen Öffnungen direkt in Berührung mit dem Gewebe des Oesophagus, und zwar mit den großen Seitenzellen . . . bringt, wo dann die Verdauung vor sich geht“; ich habe auf S. 67 auseinandergesetzt, was gegen das Resorptionsvermögen des Schlunds spricht. — Ferner scheint mir die Stellung der 6 Mundpapillen (dorsal, ventral und „über den oberen und unteren Teilen der Seitenlinien“), die KOHN für *P.* angibt, zweifelhaft, da sie nicht nur von den Befunden an den nächst verwandten Formen, sondern von den wohl bei allen Nematoden geltenden Regeln (lateral und submedian) abweichen würde; es dürfte demnach möglicherweise weder CORTI noch SCHNEIDER, sondern der Verfasser selbst hierin „durch die Drehung des Vorderendes irgeleitet“ worden sein.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- (Die mit \* bezeichneten Arbeiten haben nicht im Original vorgelegen.)
- APÁTHY, ST., Über die Muskelfasern von *Ascaris* nebst Bemerkungen über die von *Lumbricus* und *Hirudo*, in: *Z. wiss. Mikrosk.*, Vol. 10, 1893.
- , Das leitende Element in den Muskelfasern von *Ascaris*, in: *Arch. mikr. Anat.*, Vol. 43, 1894.
- AUGSTEIN, O., *Strongylus filaria* R., in: *Arch. Naturg.*, Jg. 60, Vol. 1, 1894.
- \*BUGNION, ED., Notes sur les globules sanguins du *Mermis aquatilis* DUJ., suivies de quelques remarques sur la structure anatomique de cette espèce, in: *Act. Soc. Helvét. Sc. nat.*, Bex, 60. Sess. (1877), 1878 (citiert nach LEUCKART, Bericht über d. wissenschaftl. Leistungen i. d. Naturgesch. d. nied. Thiere 1876–79, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 43, Vol. 2, 1877).
- BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden, in: *Arch. mikr. Anat.*, Vol. 10, 1874.
- , Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 26, 1876.

- BÜTSCHLI, O., Zur Herleitung des Nervensystems der Nematoden, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 10, 1885.
- , Über den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von *Ascaris* etc., in: *Festschrift LEUCKART*, Leipzig 1892.
- CAMERANO, L., Osservazioni intorno alla struttura dell' integumento di alcuni Nematelminti, in: *Atti Accad. Sc. Torino*, Vol. 24, 1889.
- COBB, N. A., Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 23, 1888.
- DUJARDIN, F., Sur les Mermis et les Gordius, in: *Ann. Sc. nat. (2)*, Zool., Vol. 18, 1842.
- , Histoire naturelle des Helminthes, Paris 1845, p. 294—296.
- \*FEDTSCHENKO, A., *Observ. ad anat. gen. Filaria et Mermis*, Moskau 1874 (russisch).
- GOETTE, A., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer, 1882, II. Entwicklungsgeschichte der *Rhabditis nigrovenosa*.
- GOLDSCHMIDT, R., Histologische Untersuchungen an Nematoden, I. Die Sinnesorgane von *Ascaris lumbricoides* L. und *A. megaloccephala* CLOQU., in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 18, Anat., 1903.
- , —, II. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, *ibid.*, Vol. 21, Anat., 1904.
- , Über die Cuticula von *Ascaris*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 28, 1904 (1).
- , Über die sogen. radiärgestreiften Ganglienzellen von *Ascaris*, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 24, 1904 (2).
- HAMANN, Die Nematelminthen, Heft 2, Die Nematoden, 1. Die Gattung *Lecanocephalus*, Jena 1895.
- HEINE, P., Beitrag zur Anatomie und Histologie der Trichocephalen etc., in: *Ctrbl. Bakter.*, Abth. 1, Vol. 28, 1900.
- HESSE, R., Über das Nervensystem von *Ascaris megaloccephala*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 54, 1892.
- JÄGERSKIÖLD, L. A., Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 7, Anat., 1894.
- , Über die büschelförmigen Organe der *Ascaris*-Arten, in: *Ctrbl. Bakter.*, Vol. 24, 1898.
- , Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, in: *Svenska Vet.-Akad. Handlingar*, Vol. 35, No. 2, 1901.
- JAMMES, L., Contributions à l'étude de la couche sous-cuticulaire des Nématodes, in: *Ann. Sc. Nat. (7)*, Zool., Vol. 13, 1892.
- JOSEPH, G., Bemerkungen über Muskulatur, Excretionsorgane und peripherisches Nervensystem von *Ascaris megaloccephala* und *lumbricoides*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 5, 1882.
- , Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, *ibid.*, Vol. 8, 1884.
- LEUCKART, R., *Die menschlichen Parasiten*, Leipzig u. Heidelberg 1876.

- v. LINSTOW, O., Bemerkungen über *Mermis*, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 34, 1889.
- , Weitere Beobachtungen an *Gordius tolosanus* und *Mermis*, *ibid.*, Vol. 37, 1891.
- , Das Genus *Mermis*, *ibid.*, Vol. 53, 1899.
- , Neue Beobachtungen an Helminthen, *ibid.*, Vol. 64, 1904.
- MEISSNER, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Mermis albicans*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 5, 1854.
- , Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen, *ibid.*, Vol. 7, 1856.
- NASSONOW, N., Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 55, 1900.
- NEUHAUS, C., Die postembryonale Entwicklung der *Rhabditis nigrovenosa*, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 37, 1903.
- ROHDE, E., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden, in: SCHNEIDER's Zool. Beitr., Vol. 1, 1885.
- , Muskel und Nerv, I. *Ascaris*, *ibid.*, Vol. 3, Heft 2; II. *Mermis* und *Amphioxus*, *ibid.*, Heft 3.
- SCHIMKEWITSCH, W., Über besondere Zellen in der Leibeshöhle der Nematoden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 19, 1899.
- SCHNEIDER, A., Bemerkungen über *Mermis*, in: Arch. Anat. Physiol., 1860.
- , Monographie der Nematoden, Berlin 1866.
- SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena 1902.
- v. SIEBOLD, TH., Beiträge zur Naturgeschichte der Mermithen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 5, 1854.
- v. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Teil 1, Berlin 1848.
- SPEMANN, H., Zur Entwicklung des *Strongylus paradoxus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Anat., 1895.
- STADELMANN, H., Über den anatomischen Bau des *Strongylus convolutus* OSTERTAG, in: Arch. Naturg., Jg. 58, Vol. 1, 1892.
- ZUR STRASSEN, O., *Bradynema rigidum* v. SIEB., in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.
- , Embryonalentwicklung der *Ascaris megalcephala*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 3, 1896.
- , *Anthraconema*, eine neue Gattung freilebender Nematoden, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7 (Festschrift WEISMANN), 1904.
- TÜRK, F., Über einige im Golf von Neapel frei lebende Nematoden, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 16, 1903.
- VAN BENEDEN, E., Note sur une apparition de vers après une pluie d'orage, in: Bull. Acad. Belgique, Vol. 20, No. 7.

- VAN BÜMMEL, A., Über die Cuticularbildungen bei einigen Nematoden, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Vol. 10, 1895.
- VOLTZENLOGEL, E., Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau des Hinterendes von *Ascaris megaloccephala* und *A. lumbricoides*, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., 1902.
- WANDOLLECK, B., Zur Embryonalentwicklung des *Strongylus paradoxus*, in: Arch. Naturg., Jg. 58, Vol. 1, 1892.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Durchgehende Abkürzungen.

- ä. f* äußere Cuticularfasern  
*a. n* perceptorische Außenfaser der Kopfpapillen  
*ä. r* äußere Rindenschicht der Cuticula („Grenzhäutchen“)  
*b. m* Bursalmuskelzellen  
*cl* Cloake  
*coel* Leibeshöhle  
*cut* Cuticula  
*cut. e* äußere Lage der Cuticula der parasitischen Mermis  
*cut. i* („homogene“) Innenlage der Cuticula  
*cut. l* Cuticularleiste  
*D. G* Dorsalganglion  
*d. m. f* Muskelfortsätze des subdorsalen Felds  
*D. N* Dorsalnerv  
*d. w* Dorsalwulst  
*eff. v* effectorische Fortsätze der Ventralganglien  
*ep* Epidermis (Hypodermis)  
*e. z* „spindelförmige Zellen“ des Schlunds (Excretionszellen)  
*f. k* „Fettkörper“ (Darm)  
*f. z* Fettzellen  
*gl. f* Gliafibrillen  
*g. z* Ganglienzellen  
*h. z* Hypodermiszellen an der Basis der Spicula  
*i. f* innere Cuticularfasern  
*i. n* centrales Sinnesfaserbündel der Kopfpapillen  
*i. r* innere Rindenschicht der Cuticula  
*k* Kern  
*k. f* dicke Sinnesfasern der Cuticularkanäle

- k. f'* Nebenfasern der Cuticularkanäle  
*ki* „Kittsubstanz“ der Cuticularfasern  
*kü* Reservestoffkügelchen des Fettkörpers  
*l. d. f* Muskelfortsätze des dorsalen sublateralen Felds  
*LDK* Laterodorsalcommissur  
*LG* Lateralganglion  
*LG'* caudale Zellengruppe des Lateralganglions  
*l. k* Seitenkanäle der Cuticula  
*l. m* Längsmuskulatur  
*LN* sensorischer Lateralnerv (bzw. Bündel der perceptorischen Fasern)  
*l. v. f* Muskelfortsätze des ventralen sublateralen Felds  
*LVK* Lateroventralcommissur  
*l. w* Lateralwulst  
*m. e* Exsertormuskeln der Spicula  
*m. f* mediane intracuticulare sensible Faser  
*m. r* Retractormuskeln der Spicula  
*n. f* Nervenfortsätze der Längsmuskeln  
*o* Mundöffnung (bzw. „-höhle“)  
*oes* Oesophagus  
*oes'* Lumen des Oesophagus („Excretionskanal“) im Bereich der hintern Schlundzellen  
*p* Analpapille  
*p. f* perceptorische Faser  
*rec. l* receptorische Fortsätze der Lateralganglien  
*rec. v* receptorische Fortsätze des Ventralganglions  
*s* Sarcoplasma  
*s. c. f* Subcuticularfasern  
*sch* scheibenförmiges Sinnesorgan  
*s. d. l* Subdorsalleiste  
*SDN* (sensibler) Subdorsalnerv (bzw. Bündel perceptorischer Fasern)  
*SDP* subdorsale Kopfpapille  
*s. d. w* Subdorsalwulst  
*SLN* Sublateralnerv  
*SLN'* Fasern des ventralen Sublateralnerven am Hinterende („Bursalnerv“)  
*sp* Spiculum  
*sp. s* Spiculumscheide  
*SR* Schlundring  
*s. v. l* Subventralleiste  
*SVN* sensorischer Subventralnerv (bzw. Bündel perceptorischer Fasern)  
*SVP* subventrale Kopfpapille  
*s. v. w* Subventralwulst  
*s. z* Sinneszelle (*s. z. l* laterale Sinneszellgruppen am Hinterende)  
*tr. m* transversale Muskelfasern  
*v. m. f* Muskelfortsätze der subventralen Felder  
*VG* Ventralganglion  
*VG'* seitlich-caudale Zellengruppe des Ventralganglions

VN Ventralnerv („Hauptstrang“)

VN<sup>7</sup> Gabelast des Ventralnerven am Hinterende

v. w Ventralwulst

WDK dorsolaterale Wurzel (Wurzel der Laterodorsalcommissur)

Alle Abbildungen, mit Ausnahme von Fig. 16 und 26, beziehen sich auf *Mermis albicans* im freilebenden Zustand.

Tafel 1, Fig. 1—7.

Serie von Querschnitten durch das Vorderende von *M. albicans* ♂. 550 : 1. Auf allen Figuren sind die nervösen Elemente durch blauen Ton gekennzeichnet, die Ganglienzellen hell, die Sinneszellen dunkler blau.

Fig. 1. Schnitt durch die Kopfpapillen (ca. 25  $\mu$  hinter dem Kopfende). In jeder Papille ist das innere Faserbündel (*i. n*) hell blau, die beiden äußern Fasern (*a. n*) sind dunkel blau wiedergegeben; *ep* hypodermales Hüllgewebe der Papillennerven.

Fig. 2. Schnitt ca. 50  $\mu$  hinter dem Kopfende; *k. f* periphere Endigung der Hauptfasern des linken vordern Seitenkanals. In den Längswülsten zahlreiche Kerne der hypodermalen Hüllzellen.

Fig. 3. Schnitt ca. 0,1 mm hinter dem Kopfende, auf der Höhe der vordern Kerngruppe (*k*) des Oesophagus; Verbindung der Median- mit den Submedianwülsten (*s. v. w*); 8 Längsmuskelfelder.

Fig. 4. Schnitt auf der Höhe der vordern Sinneszellengruppen (*s. z*).

Fig. 5. Schnitt ungefähr durch die Mitte des Schlundrings; am dorsalen Rand der Seitenwülste die Wurzeln der Laterodorsalcommissuren; an der Peripherie der Ringfasermasse bemerkt man die Querschnitte der receptorischen Fortsätze aus den Ganglien. Die zentrale um den Oesophagus gelegene grau gelassene Fasermasse besteht aus den Nervenfortsätzen der 8 vor dem Schlundring gelegenen Muskelfelder.

Fig. 6. Schnitt durch den ventro-caudalen Teil des Schlundrings (*SR*). *WLK* paarig-mediane Einmündung der Lateroventralcommissur (effectorische Fortsätze aus den Seitenganglien).

Fig. 7. Schnitt durch die vordern Zellengruppen der Ganglien.

Tafel 2, Fig. 8—12.

Fig. 8. Schnitt durch die caudalen Zellengruppen der Kopf ganglien. In der Basis des Dorsalwulsts sieht man, neben austretenden effectorischen Fortsätzen der Ganglienzellen (links), eintretende effectorische Fasern (vom Ring zum Dorsalnerven); links am äußern Rand des Ventralwulsts bemerkt man die receptorischen Fortsätze der seitlich-caudalen Zellengruppe des Ventralganglions (zu den Sinneszellen im *l. w*, s. Fig. 5 u. 6). 550 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch die hintere Schlundregion von *M. albicans* ♂. 400 : 1. Die Querschnitte der Nervenfasern in den Sublateral- und ventralen Nebensträngen sind durch blaue Punkte gekennzeichnet.

Fig. 10—12. Querschnitte durch das Schwanzende von *M. albicans* ♂. 400:1. Die nervösen Elemente blau (*g. z* hell, *s. z* dunkel); die farbige Markierung der im hypodermalen Gewebe verstreuten Nervenfasern ist nicht durchaus vollständig, es sind nur die stärkern oder charakteristischen Züge angegeben; auch ist eine gewisse Vergrößerung dieser Elemente, als durch die im Interesse der Übersichtlichkeit unentbehrliche farbige Wiedergabe verschuldet, zu berücksichtigen.

Fig. 10. Schnitt in der Region des nervösen „Cloacalrings“ und der Basis der Spicula.

Fig. 11. Schnitt durch die Mitte der Spicula; *g. z* gehört zum Caudalganglion; *VN'* Abgabe eines lateralen Faserbündels vom rechten Gabelast des Bauchnerven (s. S. 57).

Fig. 12. Schnitt in der Region des Caudalganglions; *g. z* Zellen der medialen, *g. z'* der lateralen Gruppe; man beachte die von den Seitenwülsten zerstreut abgehenden Fasern an die Bursalmuskulatur.

### Tafel 3, Fig. 13—25.

(Sämtliche Figuren sind mit Immersion nach Eisenhämatoxylinpräparaten gezeichnet.)

Fig. 13. Querschnitt durch einen Seitenwulst, angrenzende Längsmuskeln und Cuticula (nahe dem Vorderende). 1000:1.

Fig. 14a. Schnitt durch die äußern Schichten der Cuticula ungefähr parallel den innern Fasern (*i. f*); die äußern Fasern sind quer getroffen und entsprechen den hellen Zwischenräumen zwischen *i. r* und *ki*.

Fig. 14b. Isolierte Faser der innern Lage von der Fläche gesehen, mit am äußern Rand anhaftender Kittsubstanz. 1500:1.

Fig. 15. Stück eines longitudinalen oberflächlichen Anschnitts eines Seitenwulsts, um den Ursprung der Subcuticularfasern zu zeigen. 1500:1.

Fig. 16. Ventralwulst einer parasitischen *Mermis* (sog. „Larve“) von 9 cm Länge. An der Oberfläche der beiden Hypodermiszellen sieht man die Querschnitte von Gliafibrillen, zwischen denen die zerstreuten Nervenfasern der „Nebenstränge“ verlaufen, aus denen auch Fasern in die Subcuticula eintreten; am dorsalen Rand liegt der „Hauptstrang“ des Ventralnerven, an den ein Bündel von Muskelfortsätzen herantritt. Cuticula und Muskulatur bis auf den Umriß schematisch behandelt. 1000:1.

Fig. 17. Frontaler Längsschnitt durch den Ventralwulst; getroffen sind außerdem eine der spindelförmigen Excretionszellen im (nicht axialen) Längsschnitt, Fettzellen und, in Verbindung mit dem an den Hauptstrang (*VN*) des Bauchnerven herantretenden Nervenfortsatzbündel, der Sarcoplasmaanhang einer Längsmuskelzelle. 1000:1.

Fig. 18. a) Excretionszelle, Querschnitt auf der Höhe des Kerns. b) Excretionszelle, Querschnitt gegen das verschmälerte Ende hin. 1000:1.

Fig. 19. Kombiniertes Sinnesorgan der lateralen Kopfpapillen; die „Scheibe“ ist von der Fläche sichtbar. 1200:1.

Fig. 20. Ganglienzellen aus den Kopfganglien; nur je ein Fortsatz ist getroffen. 1800 : 1.

Fig. 21. Optische Querschnitte von Sinneszellen, um die Lage der Längsfibrillen zu zeigen. 1800 : 1.

Fig. 22. Querschnitt einer einzelnen Längsmuskelzelle. 1200 : 1.

Fig. 23. Querschnitte von Retractormuskeln der Spicula. 1200 : 1.

Fig. 24. Stückchen der kontraktilen Rinde einer Bursalmuskelzelle, Flächenansicht. 1800 : 1.

Fig. 25. Kontraktile Epithelzellen der Cloakenwand; ihrer Basis anliegend das aus den Analganglien stammende, den Genitaltrakt versorgende Nervengeflecht. 1200 : 1.

Fig. 26. Anlage der Cloake und der transversalen Muskulatur bei einer parasitischen *Mermis albicans* („Larve“) von ca. 9 cm Länge. *cl* ist die solide Anlage des cuticularen Cloakenrohrs, um die sich die eingewucherten Matrixzellen (Hypodermis, *cp*) strahlenförmig gruppieren; *tr. m* Myoblasten der transversalen Muskulatur; (*g. z*) und (*s. z*) sind wahrscheinlich eingesenkte Ganglien- bzw. Sinneszellen.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Development of Phascolosoma.

(Studies on the Embryology of the Sipunculidae II.)

By

**John H. Gerould,**

Dartmouth College, Hanover, N. H.

With plates 4-11 and 4 figures in text.

## Table of Contents.

	Page
1. Introduction . . . . .	79
2. Development of the Germ Cells . . . . .	81
3. Breeding Season and Egg-laying . . . . .	83
Segregation of Ova and Spermatozoa into the Nephridia . . . . .	83
Ejection of Germ Cells . . . . .	85
Experiments showing the Influence of Light on Egg-laying . . . . .	85
4. Maturation and Fertilization of the Egg . . . . .	86
Polarity of the Egg . . . . .	86
First period: Entrance of the Spermatozoon . . . . .	86
Second period: Giving off of the First Polar Body . . . . .	86
Third period: Formation of the Second Polar Body and the Enlargement of the Sperm Nucleus . . . . .	88
Fourth period: Final Movements of the Pronuclei and their Union . . . . .	90
5. Segmentation of the Egg . . . . .	92
Method and Nomenclature . . . . .	92
First Cleavage and Two-cell Stage . . . . .	93
Second Cleavage and Four-cell Stage . . . . .	94
Third Cleavage and Eight-cell Stage . . . . .	95

	Page
Fourth Cleavage and Sixteen-cell Stage . . . . .	96
Fifth Cleavage and Thirty-two-cell Stage . . . . .	97
Forty-eight-cell Stage . . . . .	98
Forty-eight to Sixty-four Cells . . . . .	98
6. Development of the Embryo into the Trochophore (10—24 hours)	101
Apical Plate . . . . .	101
Sinking of its Marginal Cells . . . . .	102
Growth of the Somatic Plate . . . . .	103
Mesoderm . . . . .	103
Entoderm, and the Closure of the Blastopore . . . . .	104
7. Development of the Trochophore (24—48 hours)	105
Form . . . . .	105
Phototropism . . . . .	105
Apical Plate . . . . .	105
Circlets of Cilia . . . . .	106
Prototroch Cells . . . . .	106
Nervous System . . . . .	107
Mesoderm and Muscles . . . . .	107
Stomadaeum and Proctodaeum . . . . .	110
8. Transformation into the Larva (48—60 hours)	111
Changes of Form . . . . .	111
Shedding of Yolk Membrane . . . . .	111
Formation of Cuticula . . . . .	112
Neuromuscular Structures . . . . .	113
Muscular Activity . . . . .	114
Establishment of the Coelom . . . . .	114
Dissolution of the Prototroch . . . . .	115
Overgrowth . . . . .	115
9. Development of the Larva . . . . .	116
Third and Fourth Days . . . . .	116
Fifth and Sixth Days . . . . .	120
Second Week . . . . .	120
Third Week and Later . . . . .	121
Note on the Post-larval Development of <i>Ph. gouldii</i> . . . . .	123
10. Historical Review . . . . .	123
11. Comparisons and Conclusions . . . . .	126
Comparison with <i>Sipunculus</i> . . . . .	126
Comparison with Chaetopods . . . . .	128
Comparison with Echiurids . . . . .	130
Comparison with Molluscs . . . . .	131
Comparison with the Vermidea . . . . .	133
Conclusions . . . . .	137
12. Summary . . . . .	139
13. Appendix . . . . .	147
A. Generic characters of <i>Sipunculus</i> and of <i>Phascolosoma</i> . . . . .	147
B. Methods . . . . .	148
14. Literature . . . . .	152

## 1. Introduction.

The observations on which this paper is based were made upon the living eggs and young of three species of this Sipunculid, and supplemented by the study of a large amount of preserved material. The two forms to which I have given especial attention are *Phascolosoma gouldii* (DIESING)<sup>1</sup>) of the American coast and *Ph. vulgare* (BLAINV.) of the English Channel. While studying the latter species at the Laboratoire LACAZE-DUTHIERS at Roscoff in Finistère, I gave some attention also to the development of *Ph. elongatum* (KEFERST.), the eggs and larvae of which differ in many points from those described by SELENKA (1875) for this species, so that I am inclined to the opinion that the form which he identified as *Ph. elongatum* at Villefranche is a different species, or variety, from that which was originally described by KEFERSTEIN (1863) as occurring in the British Channel.

Wherever in this paper the species upon which an observation is made is not expressly mentioned, the statement may be understood to apply equally to both *Ph. vulgare* and *Ph. gouldii*. In *Ph. gouldii* I have studied the maturation of the egg and early stages of cleavage, and have followed the development of the trochophores and larvae to the age of a month. *Ph. vulgare*, however, is by far the most favorable for embryological research, of any of the three species that have come under my observation. Its large translucent eggs, when laid, can be artificially fertilized with no difficulty, and, if the eggs are taken from the body cavity during the breeding season, a considerable number of the maturer oocytes can usually be fertilized. I have accordingly made use of this species to repeat and extend my observations on the maturation and fertilization, to study the cleavage, and to follow the development of the trochophore through its metamorphosis, and that of the larva up to the age of six weeks.

Many of the figures which illustrate this paper were drawn during the summer of 1894 at Mr. ALEXANDER AGASSIZ' laboratory at Newport, R. I., where, a year previous to that, I had made a few preliminary observations. Publication has been deferred through my desire to give as complete as possible an account of the life history

---

1) See Appendix A.

of this form, and to arrive at a clearer understanding of the extraordinary features of the development of its near ally, *Sipunculus*.

The work, in conjunction with another problem, was continued under the direction of Dr. E. L. MARK, at Harvard University, during the winter of 1894—1895, and has been carried on subsequently, during the intervals of teaching, at Dartmouth College. Little progress was made, however, until, during a year's leave of absence, I went in the summer of 1898 to Roscoff, where I found *Ph. vulgare* and *Ph. elongatum* exceedingly abundant on the sea-ward border of the mud-flats at Pempoul, where they inhabit stretches of muddy sand that are overgrown with eel-grass. Finding that *Ph. vulgare* is an extraordinarily favorable species for the study of the living egg, I returned to Roscoff during the subsequent summer to work upon this form. At the moment when preliminary difficulties had been overcome and I was making progress in the study of the later cleavage, I was obliged to return to the United States. Repeated attempts, made the following summer (1900) at Cold Spring Harbor L. I., to fertilize the eggs of *Ph. gouldii* failed in practical results, but later in that season, on three occasions, egg-laying occurred in my aquarium at the Marine Biological Laboratory at Woods Hole, and there also once during the summer of 1902.

The difficulty in securing material is insignificant beside that of orienting the eggs. There are no prominent cross-furrows or other landmarks in the segmenting ovum, and one has to rely upon the uncertain position of the polar bodies, and that of the spindles, to determine the situation of the poles. Added to this is the difficulty, if not the impossibility, of obtaining a satisfactory nuclear stain, even though unusual precautions are taken. That one is restricted to glycerine preparations, on account of the thick, highly-refractive yolk membrane, is a further source of inconvenience.

Although the work is still incomplete at certain points, it has seemed best to publish, as a basis of future investigations, the results that have been accumulated up to the present.

I wish to express my gratitude to all who have granted me the hospitality of their laboratories during the prosecution of these studies, and have assisted me in many ways, which, though not recorded here, will not soon be forgotten.

## 2. Development of the Germ Cells.

The ovaries and testes each consist of a fringe-shaped cord, which runs transversely across the base of the ventral retractor muscles near their origin, and extends across the mid-ventral line beneath the ventral nerve trunk. The genital cord consists, as ANDREWS (1890) and others have shown, of irregular masses of germ cells, held together by fibres of connective tissue, and surrounded by coelomic epithelium. A delicate narrow band of the same supporting tissues unites the genital cord to the retractor muscles. The primitive germ cells (Fig. 1) lie in the interior of the cord, the irregular surface of which is covered with masses of cells about to become detached from it.

The oogonia, which become detached from the ovary in the female, measure 25—30  $\mu$  in diameter. These cells are set free either singly or in masses, and are covered with coelomic epithelium, derived from the ovary, which forms a partial follicle.

The oocytes increase in size in the coelomic fluid to five or six times their usual diameter, i. e. to 150—180  $\mu$ . During this period of growth the nucleus occupies a central position in the egg, which at this time shows no indications whatever of polarity. The chromatin throughout this period is in the form of numerous spherical nucleoli of different sizes (Fig. 2), which are scattered irregularly through the nucleus, suspended in the linin network. These spherules of basichromatin, or pseudonucleoli, increase to a certain degree both in size and in number during the growth of the egg, but they do not become transformed during this period, so far as my observations have extended, either into a network or into a spireme. Numerous fine granules of oxychromatin (as shown by their reaction to eosin) appear suspended in the linin network of the youngest eggs. In half-grown oocytes this material may become massed into true nucleoli of a transitory character.

During the period of growth a deeply-staining granular layer appears in that part of the cytoplasm which immediately surrounds the nucleus (Fig. 2). This layer gradually increases in thickness, and extends nearly to the periphery of the cytoplasm. I regard this as an indication that rapid metabolism is going on in the region around the nucleus. Distinct radial fibres extend in half-grown ova (Fig. 2) from this inner layer of densely granular cytoplasm outward to the periphery through a layer which appears less compact, since

it contains larger alveoli and fewer granules than the inner layer. These fibres are probably the product of the intense metabolic activity of the inner perinuclear layer. They are apparently continuous with the fibrous protoplasmic processes, which begin to make their appearance upon the surface of the egg at this stage. These processes (Fig. 61) extend through the pores of the vitelline membrane, or zona radiata (Fig. 2 *z. r.*), which is meanwhile being laid down as a secretion of the cytoplasm. Since the fibrous processes appear simultaneously with the beginnings of the vitelline membrane, one is led to the conclusion that the latter is moulded about their extremities in the process of secretion, and that the pore canals of the zona radiata are the result of their presence. From the fact that, during the process of secretion of the zona radiata, the diameter of the oocyte increases to double its size, it may be inferred that the membrane is meanwhile in a plastic condition.

The mature oocyte both in *Ph. gouldii* and in *Ph. vulgare* is spherical, and 150—180  $\mu$  in diameter. It is covered with a chitinous, highly refractive vitelline membrane 3—4  $\mu$  in thickness. This membrane (zona radiata), as already mentioned, is perforated by numerous pore-canals, from which extend fine protoplasmic processes (Fig. 61). The latter form about the egg an irregular layer, usually somewhat thicker than the zona radiata. They disappear at the time of fertilization, when they are probably retracted into the cytoplasm. In one instance I observed that they had disappeared only from the vegetative half of a developing egg. I have seen no indications that they are ever retained to form cilia. The eggs of *Ph. gouldii* in mass are of a reddish brown color; those of *Ph. vulgare* are pale brown.

The ovum of the smaller species which occurs at Roscoff, *Ph. elongatum*, is ovoid, resembling a hen's egg in shape, opaque, and of a higher specific gravity than that of the other two forms. It is covered with a perforated yolk membrane, but no protoplasmic processes extend through these pores; transparent, nucleated, vacuolated cells adhere to its surface, forming a partial follicle.

Spermatogonia become detached in masses from the genital cord in the male, and undergo their subsequent development while floating in the coelomic fluid. Morula-shaped masses of sperm heads, from which the tails project, may be found in the coelomic fluid of the less ripe males. The structure of the spermatozoon in *Ph. vulgare* has been described by CUÉNOT (1900), who states that the oogonia

and spermatogonia are detached from the reproductive organs in *Ph. vulgare* from September to December. Mitosis does not occur in the ovaries during the summer months, but I have seen evidences of the detachment of oogonia from the ovaries in July. Oogonia and oocytes in all stages of growth are found in the coelomic fluid throughout the summer.

### 3. Breeding Season and Egg-laying.

The breeding season of *Ph. gouldii* at Newport R. I. extends from the middle of June to the middle of August and probably later. Eggs were laid in the laboratory at Wood's Hole, Mass. in 1900 as late as September 3. I am unable to explain the fact that the Wood's Hole specimens, though kept under apparently the same conditions as those employed at Newport and at Roscoff with uniform success, seldom lay. Thus, during the seasons of 1896 and 1897, I did not succeed in inducing a single individual to lay at Wood's Hole, though specimens kept for me simultaneously at Mr. AGASSIZ' laboratory at Newport were laying abundantly. In 1900, during a short stay at Wood's Hole, three layings occurred (Aug. 22, 29, and Sept. 3); in 1902, although observations were constantly made from the middle of July to the last of August, only one lot of specimens made a deposit of eggs, which occurred on the first week in August.

The breeding season of *Ph. vulgare* at Roscoff extends from the middle of June to the middle of September.

Specimens, which are kept free from mud or sand in dishes containing clean, gently-flowing sea water, may be expected to lay during the second night after their capture, when the alimentary tube has already voided its contents. This is almost the invariable rule for *Ph. vulgare* during the breeding season, but *Ph. gouldii* appears to lay as commonly during the first night as the second. I have never observed the egg-laying of these animals in their natural surroundings, either in the aquarium or in the tide pools of the mud-flats where they live.

Ova that are ready for maturation, having the spindle of the first polar body in the metaphase, are swept from the coelom into the nephridia by the action of the cilia, which give rise to strong currents within the nephridium, setting from the nephrostome backward towards its posterior extremity. This is a most interesting process in that both the immature oocytes, which are present in great numbers in the coelomic fluid, and the coelomic corpuscles are

excluded from the nephridium, while the fully grown oocytes are collected there in great numbers.

It is possible at present to give only a tentative explanation of the process of separation of the larger ova from those which are small and immature, and from the coelomic corpuscles. I have observed that the nephridia in *Ph. vulgare* become distended with a clear fluid before they take up the ova or spermatozoa, and that in this fluid currents are maintained on various parts of the inner surface of the nephridium, setting backward toward its free (blind) end. It is probable that this liquid is sea water, which has been taken in through the nephridiopore. That ova in the early stages of maturation probably absorb water while within the nephridium is indicated by the fact of their diminished specific gravity when first removed from it, or when first expelled. Such eggs (*Ph. vulgare*) sink slowly in sea water during the course of a half hour, whereas the largest ova from the body cavity fall immediately to the bottom.<sup>1)</sup>

I have regularly taken advantage of this fact to separate the ova that are capable of fertilization from the smaller eggs and coelomic corpuscles, which float in sea water and may be decanted (See Appendix B). This would tend to show that the clear fluid within the nephridium at such times is sea water. If eggs in the earliest stages of maturation show a tendency within the nephridium to absorb sea water, may it not be assumed that ova at that stage are positively hydrotropic, whereas immature ova are not? On this supposition we may explain why such eggs are caught up from the coelomic currents into the nephrostomal region, and thence are carried into the nephridium.

The mature spermatozoa in the males are likewise collected into the nephridia by ciliary action. The spermatozoa are inactive until extruded into the sea water.

In transparent male specimens of *Ph. vulgare* the nephridia are often filled with sperm, or in the female with ova, several hours before egg-laying may be expected. The nephridia become enormously lengthened and dilated with fluid, so that they extend backward

---

1) When the contents of the coelom are stirred up in sea water, the largest ova sink before the smaller ones, because, as I suppose, their greater momentum enables them better to overcome the friction of the water; the specific gravity of the coelomic corpuscles, however, is less than that of the eggs within the coelom. See Appendix B.

sometimes nearly to the posterior extremity of the body cavity. Into this fluid the reproductive cells are then swept.

Spermatozoa and ova are forcibly ejected into the surrounding sea water through the nephridiopores in a cloud-like jet. Egg-laying is preceded by the shooting forth of sperm by the males in the vicinity. Always active at night, during the ejection of clouds of sperm they make vigorous movements, raising the anterior part of the body from the bottom of the aquarium and swinging it back and forth, so that the jets from the nephridiopores meet with no obstruction. The touch of the spermatic fluid diffused through the water excites the females to eject the contents of their nephridia.

The usual period of egg laying begins about 8—9 p. m., and extends to 4—5 a. m. By keeping specimens during the daytime in an aquarium covered with a dark box, which excluded the light very effectually, I observed that in two cases eggs were laid between 6—7 p. m. and once about 3 p. m. On two occasions egg-laying was apparently inhibited by taking the specimens from the dark chamber and exposing them to the twilight, since they laid no eggs, while others of the same lot, which had not been covered, laid abundantly. In three cases which were favorable for observation, the nephridia of the specimens kept in the dark during the day were more distended than those of others which had been exposed to the light.

From these observations we may conclude that general relaxation of the body, caused by darkness, brings about a distention of the nephridia with fluid, an action which is preliminary to the filling with eggs or spermatozoa; that the time of egg-laying can be hastened only very slightly by keeping the animals in the dark; that removal from extreme darkness to twilight may cause a suspension or inhibition of the process of egg-laying; and finally that there is an established rhythm in this action, which is to a certain extent independent at present of external surroundings. In this connection may be mentioned the changes in color which the prawn *Hippolyte* undergoes twice daily, being azure blue at night and motley-hued during the day. These color-changes have been found by GAMBLE & KEEBLE (1900) to be so established in periodicity that they occur when the specimens are kept continuously in light or in darkness.

#### 4. Maturation and Fertilization of the Egg.

The dissolution of the germinal vesicle and the formation of the first polar spindle (Fig. 3—7) take place in the body cavity, before the eggs are taken into the nephridia. The polarity of the egg now is made evident by the appearance of translucent, finely granular protoplasm at the active pole, which is destined to become the centre of the apical plate of the trochophore. As in *Nereis*, this region is sharply marked off from the yolk-containing cytoplasm (Fig. 14, 15, 17, 19). It extends from the active pole into the centre of the egg, where, in the earliest stage observed, the spindle of the first polar globule, already in the metaphase, lays in a radial position near the surface (Fig. 6).

**First Period: Entrance of the Spermatozoon.** The egg without further nuclear changes is thrown out into the sea water. Although spermatozoa may surround the egg at once, about fifteen minutes usually elapse before one has penetrated through a pore of the thick yolk membrane into the cytoplasm. The penetration of the spermatozoon is perhaps retarded by the presence of the layer of protoplasmic processes, which project through the pore canals of the zona radiata in the unfertilized egg, and which are retracted into the cytoplasm at the time of fertilization. Upon entrance into the cytoplasm, the sperm-head (Fig. 8, 13) immediately rotates to a position in which its long axis is parallel to the surface of the egg. At this time, a small aster containing a minute centrosome appears at the base of the bullet-shaped head, while the acrosome is still visible at the apex (Fig. 13). It is evident from the position of the centrosome that this arises in the cytoplasm in the vicinity of the middle piece.

**Second Period: Giving off of First Polar Body (15—25 minutes after approach of spermatozoon).** During the next ten minutes the undivided astrosphere, with the nucleus following it, passes to the centre of the egg, leaving behind it in some instances a path of visibly modified protoplasm (Fig. 14). The radiating fibres of the sperm aster increase gradually in prominence, and a deeply-staining filament of about the same length as the diameter of the nucleus connects the latter with the centrosome (Fig. 10, 15). This deeply-staining rod or filament is of two or three times the thickness of one of the astral rays. A similar structure has been noted in *Thalassema* by GRIFFIN (1899). Achromatic astral filaments extending

between the sperm nucleus and its centrosome have been found in the mouse by SOBOTTA (1895) and in *Physa* by KOSTANECKI & WIERZEJSKI (1896). MICHAELIS (1897) also found in *Triton* several rays extending from the centrosome to the nuclear membrane of one of the pronuclei, presumably the sperm nucleus.

The presence of this deeply-staining connecting filament in *Phascolosoma* indicates, it seems to me, that chemical action is going on between the sperm centrosome and the nucleus. Whatever may move the aster, we may infer that, in this animal, the aster actively draws the nucleus after it into the centre of the egg by virtue of what is probably chemical attraction.

In forms like *Phascolosoma*, in which the centrosome arises and remains in close connection with the male pronucleus, we cannot regard the sperm centrosome as a purely cytoplasmic phenomenon, that is independent of the nucleus except as it acquires a secondary connection with it, as the researches of MORGAN, MEAD, and WILSON have shown to be the case in certain eggs. It seems rather that a definite substance of active chemical nature is introduced by the spermatozoon into the cytoplasm; and that this substance has a strong affinity for the sperm nucleus, but is attracted still more strongly by the mass of yolk-free protoplasm at the centre of the egg. A chemical stimulus is apparently transmitted by it through the cytoplasm to the spindle of the first polar body, setting into operation the process of karyokinesis.

The spindle of the first polar body at the beginning of this period is in metaphase (Fig. 3—6) with ten chromosomes which have typically the shape of elongated rings or rods, which lie parallel to the length of the spindle. This is the reduced number; for there are twenty chromosomes in the conjugation nucleus and in the spindle of the first cleavage.<sup>1)</sup> I have found that this number, ten, is characteristic of the first maturation spindle in both *Ph. gouldii* and *Ph. vulgare*, and I am informed by my friend Prof. FRANCOU that

---

1) In *Ph. vulgare*, however, I have uniformly found ten chromosomes in the late cleavage and in the gastrula. Thus Figs. 40a and 40b show ten chromosomes at each end of a spindle in anaphase, which has been cut transversely. They lie in a cell of the somatic plate of ectoderm. Cells in other parts of the embryo contain the same number of chromosomes, each of which I regard as bivalent. Such chromosomes in *Ph. vulgare*, however, are not limited, as appears to be the case in certain other forms, to the progenitors of the germ cells.

of Brussels that he has found the same number in the egg of *Sipunculus nudus*. A chromosome in the earliest condition which I have observed is shaped like an elongated link in a chain (Fig. 3, 4), or like a rod fashioned into an ellipse. This ellipse breaks apart in the middle, either completely to form two U-shaped figures with the curves extending toward the poles of the spindle, or partially, i. e. on one side only. In the latter way the ellipses become transformed, as I believe, into the longer straight rods, which terminate in knobs that are bent to one side (Fig. 4). These rod-shaped chromosomes, which are sometimes further modified by other varicosities than those at their extremities, eventually break in two in the middle and diverge towards the respective poles of the spindle (Fig. 7). Thus the formation of the first polar body probably involves a transverse division of the chromosomes of the oocyte, or a „reducing division“ in WEISMANN'S sense. I have not succeeded in following the changes in the chromosomes in the stages preliminary to the metaphase of the first polar spindle; but, at this time, the chromosomes are always, in hundreds of eggs that I have observed, arranged parallel to the length of the spindle. In no case have I seen cross-shaped chromosomes in *Phascolosoma*, such as GRIFFIN described in *Thalassema*, which afforded him evidence of the gradual longitudinal division of the chromosomes. On the other hand my observations agree with those of HENKING (1891) on *Pyrrhocoris* and of PAULMIER (1899) upon *Anasa*. *Phascolosoma* thus affords another example of „Praereductionstheilung“ of KORSCHULT.

Third Period: Formation of the Second Polar Body and the Enlargement of the Sperm Nucleus and of its Astrosphere (25—35 minutes after the approach of the spermatozoon). While the egg nucleus passes from the telophase of the first polar spindle into the prophase of the second (Fig. 9, 10, 16), the sperm nucleus begins to increase in size. The compact mass of chromatin in the sperm head becomes separated into a loose network, as absorption of cell sap into the pronucleus goes on. By the time that the second polar body has been formed, the sperm nucleus has attained its maximum size, and its astrosphere, situated near the middle of the egg, has become enormously enlarged, so that its diameter sometimes exceeds that of the sperm nucleus itself (Fig. 16, 17, 18). It usually consists of two concentric vesicles. A minute deeply-staining centrosome is suspended in the centre of the inner vesicle, and from it linin fibres radiate outward to the periphery

of the astrosphere, thus connecting the two vesicles. Very prominent astral fibres appear at this stage, radiating outward through the cytoplasm on all sides, except toward the animal pole. Some of these astral rays extend to the periphery of the egg.

The second polar spindle, in early prophase, lies parallel to the surface of the egg, beneath the ten vesicular chromosomes (Fig. 9). The latter, which have remained in the form of short bilobed masses since the anaphase of the first polar spindle, now become arranged around the middle of the newly formed spindle in the plane of its equator. By the time that the rotation of the spindle into a radial position has been accomplished (Fig. 10), the ten chromosomes have assumed the form of slender U-shaped rods, which lie about the equator of the spindle, their points extending away from it. Near the base of each limb a fibre of the spindle is attached. The bent rods now break apart in the middle, and the two halves of each chromosome are drawn toward the respective astrospheres (Fig. 11, 12). The division of the chromosomes in the second polar spindle is to be regarded as the termination of the process of their partial longitudinal splitting in the immature oocyte, by which the chromosomes were transformed from rods into elliptical rings. Since it is longitudinal, the process is an equatorial division. Thus, as already stated, the more usual condition of a longitudinal splitting followed by a transverse is exactly reversed in *Phascolosoma*, for in this form the transverse or "reducing" division is accomplished before the longitudinal or "equatorial" division is completed.

The objection to this conclusion may be raised that nothing is known of the arrangement of the chromatin in the oocyte before the first maturation spindle is formed and the splitting of the chromosomes has begun. The history of the changes in the chromatin previous to this time should indeed be known in order to exclude all possibility of error, but I consider it probable that further information in regard to the changes in the oocyte will not alter essentially this interpretation.

It is hardly possible, for example, that the chromosomes of the first maturation spindle in *Phascolosoma* can have undergone such a series of changes as those described by GRIFFIN (1899) in *Thalassema*, in which the rings or split rods lie at first transverse to the spindle, and become drawn out in the metaphase each into the form of a cross. On the contrary, the chromosomes of the first polar spindle in *Phascolosoma* are always rod-shaped or elliptical. They resemble

those of *Prostheceraeus vittatus*, as described by VON KLINCKOWSTRÖM (1897) with the exception of the dagger-shaped elements of the latter.

This observer believes that the hooked chromosomes of *Prostheceraeus*, which are similar to the slender rods with deflected terminal knobs in *Phascolosoma*, have arisen from the elongated rings, which are thought to open out, and thus to give rise to the hooked rods. I agree with him that the rings give rise to the hooked rods, but my observations differ from his in one important respect, viz. that in *Phascolosoma* the rings break in the middle, making the division transverse, whereas in *Prostheceraeus* a longitudinal splitting is said to occur, which would necessitate a breaking apart and opening outward at one end of the ring, though this has evidently not been observed nor expressly stated to occur. VON KLINCKOWSTRÖM'S argument for longitudinal splitting, viz. that the daughter chromosomes of the first maturation spindle are the "mirror-images" of each other is convincing if the elongated rings are unsymmetrical, but it will not apply to *Phascolosoma*, in which symmetrical rings, breaking apart transversely in the middle, also give rise to daughter chromosomes of identical form.

Fourth period: Final Movements of the Pronuclei and their Union (35—55 minutes after the approach of the spermatozoon).

At the end of the telophase of the second maturation division (45 minutes), the egg nucleus consists of a cluster of ten chromatic vesicles, which become fused together to form a single irregularly oval body (Fig. 17, 18). The centrosome usually lies in a fold on that surface of this pronucleus which is directed towards the centre of the egg, and from it delicate radiations extend through the cytoplasm. This centrosome, surrounded by its gradually disappearing radiating fibres, remains close beside the egg nucleus during the final movement into conjugation of the two pronuclei. Probably this centrosome and its aster never entirely disappear, though, while the two pronuclei are approaching their place of meeting, it becomes far less prominent; during this time it lies on one side of the egg nucleus, about  $90^\circ$  from that point which is first to come into contact with the sperm nucleus (Fig. 17—19).

To return to the sperm nucleus: before the final slipping together of the two pronuclei it lies in the centre of the egg, with its large vesicular astrosphere, already described, on that side of it which is directed towards the egg nucleus (Fig. 16—18). I have never

seen evidence that the centrosome within this astrosphere at any time divides. The latter at this time is essentially a large vacuole, containing a centrosome and surrounded by prominent cytoplasmic radiations. It bears evidence that a difference in osmotic pressure has existed between it and the surrounding protoplasm, in that it has absorbed cell sap even faster than the egg nucleus, as shown by its excessive size. It is possible that this osmosis may play some part in the final migration together of the two pronuclei.

The movement of the sperm nucleus towards the active pole results in a flattening of the astrosphere (Fig. 18). The astrosphere and pronucleus now rotate around each other, until they lie side by side, about equidistant from the active pole of the egg. At this time the sperm astrosphere (Fig. 19, *ast. ♂*) becomes reduced in size to a minute hyaline vesicle, evidently by the escape and diffusion of cell sap through the surrounding cytoplasm, which simultaneously closes around and almost touches the centrosome. The centrosome and astral rays, however, undergo little modification.

The two pronuclei now come into contact; a slight vacuole is left behind the egg nucleus at the animal pole in this final movement, a fact which indicates that the movement takes place relatively quickly, and before sufficient time has elapsed for the less fluid part of the cytoplasm to come into a state of equilibrium behind the moving pronucleus.

This process occurs from about fifty until fifty-five minutes after the first contact of the spermatozoon with the egg. If the fifteen minutes which elapse before the spermatozoon penetrates through the zona radiata into the cytoplasm be deducted, the entire time occupied by the process of fertilization in *Phascolosoma* is forty minutes, whereas in *Toxopneustes*, for example, it takes place, according to WILSON (1895), in only eight minutes. This difference may be due in part to the disparity in size between the eggs of the two animals.

The two pronuclei, at the time of their final coming together, are almost identical in size. The asters, however, differ somewhat in prominence. That which accompanies the sperm nucleus (Fig. 19) is composed of long fibres, which extend in somewhat parabolic curves around the pronucleus through the central protoplasmic field of the cytoplasm, and even beyond it into the peripheral yolk-filled region; the aster of the egg nucleus, though more prominent than before the nuclei came into contact, occupies only a small region

near the active pole. While the two nuclei are coming more closely into contact, the two asters become equalized, and the first cleavage spindle, with twenty chromatic filaments about its equator, is presently established.

### 5. Segmentation of the Egg.

The fact that the character of the cleavage in the Sipunculids has been hitherto unknown, except for the few observations of SELENKA (1875), which can be relied upon as accurate only as far as the four-cell stage, has stimulated me to pursue this part of the subject in the face of certain difficulties, chief among which is that of orientation. This, I found, can be managed by beginning observations upon the living egg in the four-cell stage, at which precision is possible, and by making camera drawings, at short intervals, of the changes which ensue in a particular quadrant or group of cells. In the case of the earlier stages, I have repeated these observations many times, and supplemented them by the study of preparations of unstained eggs, mounted in glycerine.

Convenience in comparing one organism with another is of prime importance in nomenclature, and every tendency towards uniformity in this matter should be fostered. Hence I shall employ CONKLIN'S modification of WILSON'S plan, not only because it is convenient and easily followed, but because the general scheme has been used by a large and rapidly increasing number of observers. Following MEAD (1897), CHILD (1900), TREADWELL (1901), ROBERT (1902), TORREY (1903) and others. I shall give each "macromere" a coefficient corresponding to that of the "micromere" of the same generation.

The terms "macromere" and "micromere" have become so widely current, and are so readily understood to mean respectively the quartet at the vegetative pole and the quartets which arise successively from it, that I shall use them in this way in reference to *Phascolosoma*, although their literal meanings do not in general correspond to the actual sizes of the cells designated by them.

The active pole of the egg, indicated by the position of the polar bodies, becomes the middle of the apical plate of the trochophore, and hence I shall refer to it as anterior. Of the blastomeres of the 4-cell stage, *A* and *B* are, respectively, the left and right ventral quadrants of the trochophore; *C* and *D*, the right and left dorsal. These designations of the quadrants, however, only

partially express the facts, for in the posterior hemisphere from the eight-cell stage onward, the cells of quadrant *D* occupy practically the whole of the dorsal side. The manner of cleavage in *Ph. gouldii* and in *Ph. vulgare* is almost identical, as far at least as the 16-cell stage. The descriptions of the later stages of segmentation are based upon the study of *Ph. vulgare*.

The most striking features of the cleavage are (1) the small size of the "macromeres" in the eight-cell stage, the major part of the yolk being concentrated in the first group of "micromeres", and through them transmitted to the trochoblasts. (2) The alternating directions of the cleavage planes up to forty-eight cells, and in certain regions of the egg still further, are in accord with the ordinary type of spiral cleavage. In the division of the intermediate cells in the completion of this stage, however, the direction is radial, but shows a spiral tendency. (3) The rosette, cross, and intermediate cells, which are characteristic of Molluscs and Annelids, are present in the 48-cell stage. (4) The mesoderm pole cell is given off by *4d*, the fourth micromere that arises from the large cell, *D*, of the four-cell stage.

#### First Cleavage and Two-cell Stage.

The spindle of the first cleavage lies horizontally in the midst of the region of finely alveolar protoplasm, which extends from the active pole through the centre of the egg. It lies, therefore, slightly nearer the active than the passive pole.

The first cleavage furrow makes its appearance about one hour and forty minutes after first contact with the spermatozoa, in eggs of *Ph. vulgare* which are laid under ordinary conditions. Three hours may elapse before eggs taken from the body cavity and artificially fertilized reach this stage. The difference in time is due to the fact that eggs in the coelom, unlike those thrown out from the nephridia, are only occasionally found with the spindle of the first polar body already formed. A flattening of the cytoplasm at the active pole first appears; then a slight depression beneath the polar bodies deepens into a furrow, which extends rapidly downward toward the vegetative pole. This divides the egg into blastomeres the volumes of which are about as one to three (Fig. 20). This furrow does not pass through the actual vegetative pole, which lies on the lower side of the larger cell.

## Second Cleavage and Four-cell Stage.

The spindles of the second cleavage (Fig. 20) are markedly laeotropic, and are situated nearer the active than the vegetative pole. They are present simultaneously in the two blastomeres only for a very short time, the smaller cell, *AB*, dividing, in *Ph. vulgare*, from one to five minutes earlier than the larger, *CD*. In *Ph. gouldii* the difference is sometimes even greater.

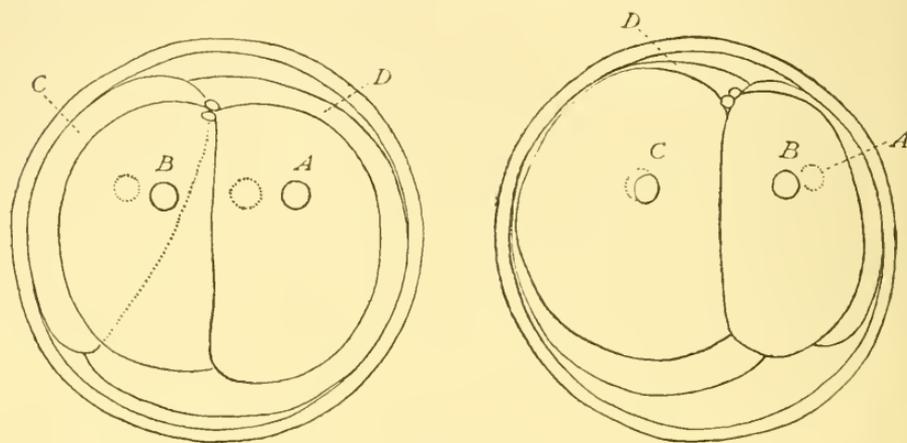


Fig. A.

4-cell stage in *Phascolosoma gouldii*, viewed from the side. 320:1.

The cleavage furrows (Fig. A and Fig. 21) are obliquely meridional, and three of the resulting cells, *A*, *B*, and *C*, are of approximately the same size, whereas *D* has perhaps five times the volume of each of the others. *C*, however, is slightly larger in *Ph. gouldii* than *A* or *B* (Fig. A).

At the end of this stage, the cell *A* swings up obliquely to the left over *D*, until it touches *C* at the surface along a line which O. HERTWIG (1880) and others have called a polar furrow (Fig. B), while its displacement to the left allows the lower extremity of *B* to come into contact with the relatively huge cell, *D*, along another polar furrow. The two furrows are at right angles to each other. The lower furrow, however, is not at the vegetative pole and directly opposite the upper, as is true of the eggs of many animals, but is somewhat on the side of the egg. It is not a prominent line in *Phascolosoma*, and I have found it to be of no value as a line of orientation. There is less mobility in the torsion of the cells in

*Ph. gouldii* than in *Ph. vulgare*, a fact which is probably due to the larger amount of yolk present in the egg of the former.

### Third Cleavage and Eight-cell Stage.

About twenty minutes after the establishment of the four-cell stage, spindles, pointing upward in dextrotropic positions, indicate a preparation for the eight-cell stage (Fig. 21). In *A*, *B* and *C* they lie slightly nearer the vegetative than the active pole; in *D*, however, nearer the active pole.

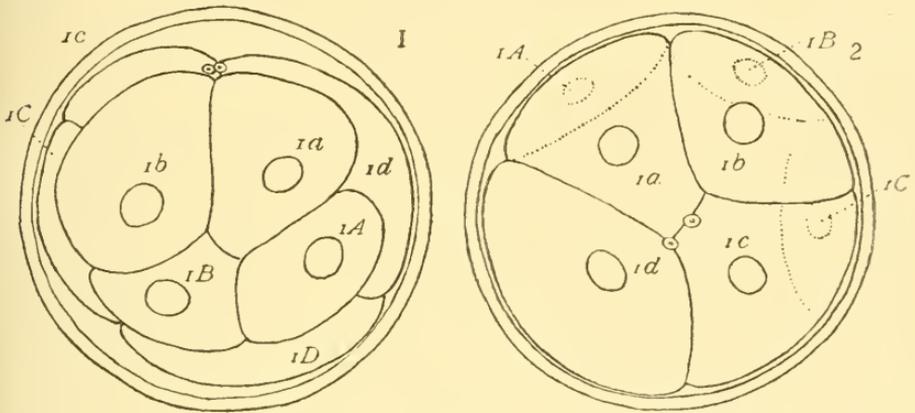


Fig. B.

8-cell stage in *Phascolosoma gouldii*. 1. side view. 2. active pole. 32x: 1.

I believe that a redistribution of the protoplasm, and accordingly of the yolk, takes place in *A*, *B* and *C* at this time, for whereas the nuclei in the resting four-cell stage lie nearer the active pole, the spindles which arise from them now move toward the passive pole. This shifting obviously indicates that the protoplasm, which, during the maturation and fertilization is concentrated at the formative pole, moves slightly towards the other, while a certain amount of the yolk-laden peripheral protoplasm make a compensatory movement towards the active pole. This readjustment is clearly independent of external influences, as, for example, gravity, for it takes place in whatever position the egg may be placed during development. As to its meaning, all that can be asserted at present is that the egg has an inherited tendency to form larger blastomeres at the active than at the passive pole in quadrants *A*, *B* and *C*.

Thus we find that the first quartet of blastomeres, which surround the animal pole in the eight-cell stage, and which may be called "micromeres" for the sake of uniformity of nomenclature, are slightly larger in quadrants *A*, *B*, and *C*, than their sister cells at the vegetative pole.

This redistribution of protoplasm and yolk in the four-cell stage is the first movement towards the differentiation of the large yolk-laden primary cells of the prototroch, which are to arise from the first quartet of micromeres. It is an example of what LANKESTER (1877) called precocious segregation, or the reflection of the later stages of ontogeny upon the earlier, an idea which LILLIE (1899) has admirably brought out in his lecture on Adaptation in Cleavage.

A similar phenomenon has been noted by COE (1899) in the development of certain nemerteans (*Micrura cacca*, *Cerebratulus leidy* and *C. lacteus*), in which the cells of the first quartet are also slightly larger than their sister cells, the "macromeres". The latter, however, unlike the corresponding cells in *Phascolosoma*, are of the same size in each of the four quadrants. A part of the descendants of the first quartet in the Nemertea give rise to the apical plate, and others become flattened and take part in the formation of the extensive exumbrella of the pilidium.

The division of *A*, *B*, and *C*, of the four-cell stage occurs nearly simultaneously, and finally *D*, the largest cell, divides. This is true of both species, except that, in *Ph. gouldii*, *C*, which is in that species slightly larger than *A* or *B*, divides a little later than they, but two or three minutes before *D*. Thus the principle of retardation of cleavage by yolk apparently holds true in the early cleavage of *Phascolosoma*.

#### Fourth Cleavage and Sixteen-cell Stage.

The spindles formed in the blastomeres of the eight-cell stage are laeotropic (Fig. 22, 32). Division of both cells in each of the three quadrants *A*, *B*, and *C* is nearly simultaneous, and there is no appreciable regularity in the succession among the different quadrants. In the dorsal quadrant, *D*, however, *1d* is sometimes the first blastomere of all the eight to divide, whereas *1D* is regularly the last. Spindles of the following cleavage are already formed in most of the cells of the next generation before *1D* has divided; thus a fifteen-cell stage arises in both *Ph. gouldii* and *Ph. vulgare*

(Fig. 33). Since the seven blastomeres of the eight-cell stage which divide first are very nearly equal in size but much smaller than *1D*, which is the last to divide, we have an apparent confirmation of BALFOUR'S principle of the retardation of cleavage by yolk. This idea, however, is so completely contradicted by later cleavage stages in *Phascolosoma*, and by investigations upon other forms, that it cannot be considered at present to have much weight, and, although the posterior dorsal "macromere", *1D*, is much larger than the other blastomeres, its protoplasm cannot be said to contain a larger proportion of yolk than they. The reverse, in fact, is probably true as far as the first quartet of micromeres is concerned, for the latter give rise later to trochoblasts, which show a marked tendency to form yolk.

The anterior hemisphere in the sixteen-cell stage consists of the eight daughter cells of the first quartet of "micromeres" (Fig. 23, 28, 33), which are all of nearly equal size, and larger than any of the cells of the posterior hemisphere, except those in the dorsal quadrant, *D*. They very slightly exceed in size the ventral macromeres, *2A*, *2B*, *2C*, and are considerably larger than the members of the second quartet of micromeres that arise from them (*2a—2c*), which are literally micromeres. In the dorsal quadrant, *D*, however, the remaining member of the second quartet, *2d*, is a huge cell, larger than its sister cell, the basal macromere, *2D*.

The anterior quartet of cells in the anterior hemisphere are to give rise to the apical plate, the posterior quartet to the "primary" blastomeres of the prototroch.

### Fifth Cleavage and Thirty-two-cell Stage.

The regular rhythm of alternating cleavage continues, the spindles which appear in the blastomeres of the sixteen-cell stage being dextrotropic (Fig. 34). The first of the cells to divide are the basal posterior blastomeres (*2A—2C*) which give off the third quartet of micromeres (*3a—3c*) (Fig. 24, 25), which are slightly smaller than the blastomeres of the second quartet. The division of the cells of the second quartet takes place immediately afterward. This division is unequal, resulting in a minute anterior and a larger posterior derivative.

The division of the basal cell in the dorsal quadrant, *2D*, is retarded, as well as that of *2d*, but it finally gives rise (Fig. 37, 38)

to  $3D$  and  $3d$ , the latter being of about the same size as the other blastomeres of the third quartet.

The cells of the anterior hemisphere, although larger than those of the second quartet, divide later, with equal cleavage, so that, when the thirty-two-cell stage is reached, there are in each of the quadrants  $A$ ,  $B$ , and  $C$ , of the anterior hemisphere four relatively large cells of nearly equal size (Fig. 25). These are (1) an apical cell, which is to furnish a blastomere of the rosette and one of the cross, (2) an intermediate cell, which is to form the two intermediate girdle cells, (3) two trochoblasts, which are to divide once more and give rise to the cells of the primary prototroch.

In the posterior hemisphere in each of the quadrants  $A$ ,  $B$ , and  $C$ , are four cells, viz. the two derivatives of the second quartet (a minute anterior and a larger posterior cell), the third micromere, and the basal, or posterior, blastomere. Only one of these four equals in size the blastomeres of the anterior hemisphere, viz. the last-mentioned.

The dorsal quadrant in the anterior hemisphere is like the three others but, in the posterior half of this quadrant,  $2d$ , an enormously large cell, divides unequally (Fig. 37), and the anterior product of this division becomes covered by the trochoblast that lies immediately in front of it (Fig. 38).  $2D$  divides to form  $3d$  and  $3D$ .

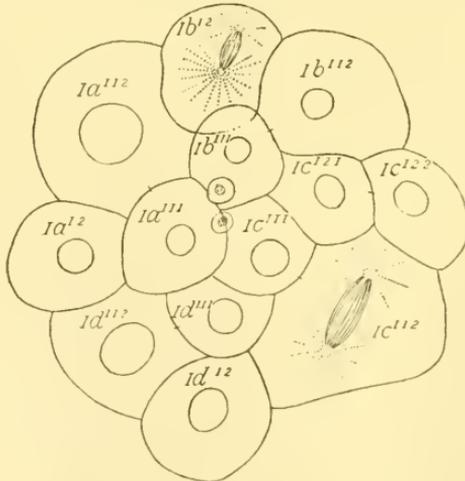


Fig. C.

Apical cells in *Ph. vulgare*. A slightly later stage of the same egg shown in Fig. 35. Rosette ( $1a^{1.1.1}-1d^{1.1.1}$ ). Cross cells ( $1a^{1.1.2}-1d^{1.1.2}$ ) in one which,  $1c^{1.1.2}$ , a spindle is seen. Intermediate mother cells ( $1a^{1.2}-1d^{1.2}$ ). In  $1b^{1.2}$  a radial, slightly laeotropic spindle is present.  $1c^{1.2}$  has already divided. 540:1.

## Forty-eight-cell Stage.

About seven hours after the beginning of fertilization the forty-eight-cell stage is reached (Fig. D), of which thirty-two cells lie in the anterior and equatorial regions (including the primary cells of the prototroch) and sixteen in the posterior. These regions represent respectively the descendants of the first group of (giant) micromeres of the eight-cell stage and of their four sister cells at the vegetative pole. They may be designated roughly as the anterior and posterior hemispheres. The anterior, however, covers more than half of the surface, owing to a flattening and slipping backward of the primary prototroch cells over the blastomeres immediately behind them, and to the sinking of certain cells at the posterior (vegetative) pole. Thus an epibolic invagination begins at this stage.

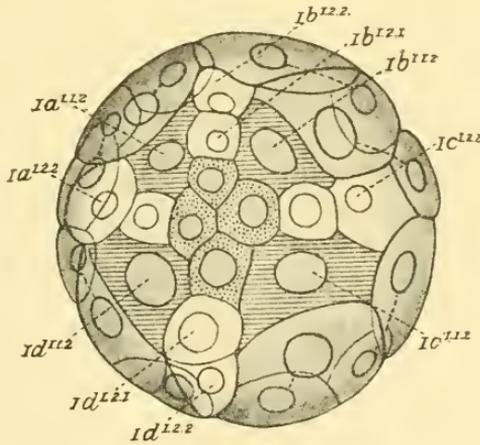


Fig. D.

Cells of the anterior hemisphere in the 48-cell stage in *Ph. vulgare*. Rosette, dotted; intermediate cells, unshaded; cross cells, barred. Primary prototroch cells shown on the periphery (one lacking in quadrant D). Designation of cells is the same as in Fig. C.

The anterior hemisphere consists of two parts, the apical plate and the prototroch, each consisting of sixteen cells. At the centre of the apical plate is a somewhat diamond-shaped "rosette" of four cells. Two "intermediate" cells extend from each apex of the rosette in a radial direction. These twelve blastomeres are all of about the same size, and form a prominent Greek cross, which stretches

across the egg to the prototroch. The arms of the cross lie in the sagittal and frontal planes of the future embryo. The sister cells of the members of the rosette are situated in the angles of the cross. They are  $1a^{1.1.2}$ — $1d^{1.1.2}$ , the cross cells of Annelids.

The spindles which give rise to all of the cells of the anterior hemisphere in the 36—48-cell stage are laeotropic, except those in the "intermediate" cells, which are radial with a tendency to assume the laeotropic position. Up to this point in the segmentation there has been no deviation from the regular alternation in the directions of the successive cleavages in *Phascolosoma*, a law of spiral cleavage first pointed out by KOFOID (1894).

Not only the rosette, but also the prototroch, are remarkable in *Phascolosoma* for the large size of their blastomeres. The sixteen cells of the latter are derived by a laeotropic, equal division of the eight trochoblasts of the thirty-two-cell stage. Immediately after the establishment of the blastomeres, they become flattened, and form a broad band, the posterior edge of which slips backward over the adjacent cells, particularly in the dorsal quadrant, where the large cell of the somatic plate,  $2d^1$ , sinks beneath the surface, and becomes very nearly covered by the prototroch. The primary cells of the prototroch then form a girdle about the egg, which is complete, except that in the mid-dorsal line the trochoblasts of quadrants *C* and *D* barely touch each other at one point, instead of being connected, as at the three other junctions, along a considerable line. It is the ectoderm of this interruption of the prototroch which I have called in an earlier paper (1903) the dorsal cord, and showed to be homologous to the double row of cells beneath the amniotic canal in *Sipunculus*. This canal, as described by HATSCHEK (1883), passes through a mid-dorsal break in the serosa, or, as I have shown it to be, the prototroch.

The completed prototroch contains, as is shown by a study of the trochophore, nineteen cells, or three secondary cells in addition to the sixteen primary cells already described. These three cells are probably the posterior intermediate cells of this stage ( $1a^{1.2.2}$ — $1c^{1.2.2}$ , Fig. D) which already lie in the gaps between the quadrants in such wise as to complete the band. I have not verified this point by finding cilia on these cells, but three trochoblasts, which are distinguished from the others by their smaller size, occupy in the trochophore (Fig. 47) precisely the positions of these three cells in the forty-eight-cell stage.

The sixteen cells in the posterior part of the embryo consist of exactly the same quartets as in the thirty-two-cell stage.

#### Forty-eight to Sixty-four Cells.

My observations at Roscoff were unavoidably broken off at a time when I had followed the cleavage of the egg as a whole only as far as the forty-eight-cell stage, and I have not succeeded in carrying it further with preserved material, which I brought away in abundance. I made there certain observations, however, upon the cleavage in the succeeding stages, the most important being upon the origin of the mesoderm.

A laeotropic division of  $3D$  results in the formation of  $4d$  (Fig. 39). This cell immediately divides at the surface in a right spiral, the anterior of the two nearly equal daughter cells being crowded inward, and the posterior following it, the two forming the teloblasts of the mesoderm.

The sinking of the endoderm plate immediately opposite the ventral arm of the cross (Fig. D,  $1b^{1.2.2}$ ) marks the position of the future stomodaeum. This point and the dorsal interruption of the prototroch (Fig. D,  $1d^{1.2.2}$ ) indicate the plane of bilateral symmetry of the trochophore, which coincides approximately with a line separating quadrants  $C$  and  $D$ , dorsally, and  $A$  and  $B$ , ventrally. Thus the plane of bilateral symmetry corresponds roughly in the anterior hemisphere to the second cleavage plane, but it actually intersects the quadrants  $B$  and  $D$ , since it passes through the arms of the cross that arise from these quadrants. In the posterior hemisphere it approximately bisects quadrants  $B$  and  $D$ .

### 6. Development of the Embryo into the Trochophore (10—24 hours).

This period is characterized by the division of the rudiment of the apical plate into the definitive rosette and a large number of small cells, by the addition of three secondary trochoblasts to the prototroch, by the growth of the somatic plate laterally and ventrally by bilateral cleavage, by the growth of the mesoderm bands, and by the sinking of the endoderm cells and closure of the blastopore.

**Apical Plate.** The divisions of the apical group of cells in the latest stages of cleavage which I have studied (48—64 cells)

already show deviations from the regular alternation in direction. From these cleavages there results a plate of cells of nearly equal size, which surround a diamond-shaped group of four cells that divide no more. This I have called the definitive rosette. It is derived from the rosette of the 48-cell stage probably by only a single division of the cells of the latter. Long flagella, which are apparently of no use in locomotion, make their appearance on these cells at the age of ten hours. At the same time short cilia are formed on the prototroch cells, by the action of which the embryo immediately begins to rotate. I regard the flagella as sensory, probably tactile, organs.

The marginal cells of the apical plate in *Ph. gouldii* at twenty hours temporarily sink away from the yolk membrane, whereas the definitive rosette retains its connection with it, rising as a cone-shaped process in the midst of the sunken area (Fig. 59). The same is evident in *Ph. vulgare* in a less degree, and at a later period (33—36 hours).

I regard this process as similar to that which occurs in the formation of the amniotic cavity of the head in *Sipunculus*. WILSON (1892, p. 398—399) describes the putting forth of the apical cilia in *Nereis* thus: "The egg membrane is at this period separated from the upper side of the embryo by a considerable space. A narrow process is now rather suddenly put forth from the middle of the upper hemisphere (Fig. 60). This process is extended until it comes into contact with the membrane, over a small area from which the cilia are immediately put forth. At this stage the embryo recalls the larva of *Sipunculus* at the time of amnion formation. The space surrounding the apical tuft is, however, soon obliterated, and the larva again becomes spherical and closely surrounded by the membrane. It seems possible, nevertheless, that this peculiar process may give the key to an explanation of the origin of the amnion in other forms." MEAD (1897) notes (p. 268) that in the trochophore of *Lepidonotus* the membrane temporarily "stands out from the body", not only in the region between the prototroch and the „apical tuft", but also behind the prototroch.

These facts indicate that the sinking of the marginal cells of the apical and the ventral plates in *Sipunculus* is not an isolated phenomenon, though the narrow prototroch in *Nereis* and in *Lepidonotus* shows no such resemblance to the serosa in *Sipunculus* as *Phascolosoma* presents.

**Growth of the Somatic Plate.** At the beginning of this period the somatic plate has a somewhat triangular contour, being widest at the posterior pole of the embryo, and diminishing in breadth from behind forward (Fig. 41). Its chief axis coincides with the mid-dorsal line of the embryo, and it is connected in front with the apical plate by a narrow band of small cells, which I have called the dorsal cord of ectoderm. The latter, which fills the dorsal interruption of the prototroch, is represented in *Sipunculus* by the double row of ectoderm cells which HATSCHKE has described as underlying the "Amnioncanal".

The growth of the somatic plate during this period extends chiefly laterad and ventrad by bilateral cleavage. Spindles appear synchronously in corresponding cells of the two sides, their long axes extending parallel to the transverse axis of the somatic plate (Fig. 41, 42). The anterior margin of the plate is covered by the prototroch cells, which soon after their formation flatten out and slip backward over it, but a wide space is left on each side of the body underneath the prototroch cells, where the somatic plate does not reach the apical plate.

**Mesoderm.** At the age of ten hours a single pair of mesoderm cells, the teloblasts, lie beneath the surface of the somatic plate. Each of them thereafter gives rise not only to a band of cells in front, but also probably to the two minute cells situated close to the posterior, mesial, ventral surface (Fig. 40a, 41, 42, e) of the teloblast.

I have not observed the process of formation of these small cells in *Phascolosoma*, but the origin of similar cells in other forms and their close connection with the telomesoblasts in *Phascolosoma* make it highly probable that they are derived from the latter. The mesoderm of the two sides of the body is separated by a long narrow mesial endoderm cell (Fig. 40b *en'drm. d*). Each group of the minute cells lies against the endoderm, at a distance from the blastopore equal to the thickness of the posterior cells of the somatic plate which cover them. This position in relation to the blastopore resembles considerably that which similar cells occupy in *Amphitrite* (MEAD, 1897, textfig. 5), although in the latter they are carried forward by the growth of the mesoderm bands, of which they form a part. Their position in an embryo of fourteen hours is intermediate between that which similar cells occupy in *Nereis*, *Thalassema*, *Dreissensia*, and *Unio* (viz. ventral and posterior to the teloblast, i. e.

on the posterior lip of the blastopore) and that in *Trochus*, *Umbrella* and other Molluscs (viz. anterior to the teloblast and toward the centre of the egg). ROBERT (1903, p. 181) has pointed out that this difference in position may be due to the fact that the telomesoblasts in the former case have not yet sunken in the process of invagination. When this process takes place in *Trochus*, the mother cells rotate slightly, the small cells being carried inward and forward into an anterior position.

The fate of these small cells in *Phascolosoma* is uncertain. They cannot be connected with the formation of the proctodaem, as WILSON (1898) has shown to be the case in *Nereis*, for in *Phascolosoma* the proctodaem is to be formed later, at a considerable distance from the point where these cells are found, and in a position that is dorsal rather than posterior and terminal. I have found no trace of these cells, or of descendants of them, in sections of embryos twenty four hours old (Fig. 43, 45). At fourteen hours they lie compactly between the coelomesoblast and the endoderm. There is no segmentation cavity, and I cannot affirm that they are more closely joined to one layer than to the other. Corresponding cells in other forms take part in the formation of the wall of the archenteron e. g. in *Nereis* and *Aricia* (WILSON, 1898), in *Podarke* (TREADWELL, 1901), in *Thalassema* (TORREY, 1903), and in *Crepidula* (CONKLIN, 1897). In certain Annelids and Molluscs, on the other hand, the first derivatives of the telomesoblasts develop as an integral part of the mesoblast bands, viz. in *Umbrella* (HEYMONS, 1893), *Planorbis* (HOLMES, 1900), *Amphitrite* (MEAD, 1897) and *Arenicola* (CHILD, 1900).

The coelomesoblast in an embryo of fourteen hours consists of groups of three or four large cells of nearly equal size (Fig. 40a, 41, 42). Ten hours later these cells have multiplied and form independent lateral bands (Fig. 43, 45), each with a teloblast still visible at the posterior pole, and already partially differentiated in front into somatic and splanchnic layers.

The endoderm cells at the beginning of this period are flask-shaped, retaining for a long time their connection with the surface at the blastopore by their narrower extremities (Fig. 40a, 40b). A large flat mesial endoderm cell (*en'drm. d*) lies dorsally in the sagittal plane, and separates the two groups of coelomesoblast. The stomatoblasts, immediately in front of the blastopore, are now actively dividing. The closure of the blastopore and the formation of the stomodaem take place between the fourteenth and twenty-fourth

hours by the growth ventrad of the somatic plate and the invagination of the descendants of the stomatoblasts.

### 7. Development of the Trochophore (24—48 hours).

The trochophore is spherical until about the thirty-sixth hour, when the body becomes more sharply convex at the posterior extremity, giving evidence of the more rapid growth at that pole, and a perceptible difference between the antero-posterior and transverse axes is for the first time noticeable. Thus it assumes an ovoid, or top-shaped, form (Fig. 49, 50, 60, 62), the ectoderm of which consists of three distinct parts, the apical plate, prototroch and trunk.

The trochophores during the second day, when the pigment spots appear, begin to be strongly positively phototactic to diffuse sunlight and even to the direct rays of the sun. The embryos of *Ph. vulgare* usually keep close to the surface during this period, twirling on their longitudinal axes and describing at the same time a spiral course through the water. The trochophore of *Ph. gouldii*, however, rises only a little above the bottom of the aquarium, and I am doubtful as to its being pelagic. As soon as *Ph. vulgare* begins to show a marked elongation of the trunk (43—44 hours), it evinces a marked tendency to sink to the bottom of the aquarium, but the rays of the setting sun falling directly upon the trochophores at that time bring them to the surface, where they congregate in the more brightly illuminated regions. As darkness sets in they become evenly distributed through the aquarium, but when brought into a lighted room they rise again to the surface, and gather near the edge next the lamp. The sinking beneath the surface is significant of internal changes which accompany the metamorphosis into the larva that is to follow.

A cuticula in the process of formation is visible during this period beneath the striated yolk membrane (Fig. 50, 59, 60, 86—89). In its incipient stages it is much less highly refractive than the latter, and is distinctly granular.

The apical plate (Fig. 46, 47, 50, 86—89) consists of a circular mass of small cells, surrounding a group of four large cells which I have called the definitive rosette. The latter bear sensory flagella. The rosette occupies the centre of the apical plate in the young trochophore (Fig. 47), but at a later stage (45—48 hours) it lies

near the dorsal edge, adjacent to the cells of the preoral circlet (Fig. 87, 89). This change of position is probably due to the sinking of the cells which lie immediately dorsal to the rosette, in the process of formation of that thickening of the apical plate which is to constitute the supraoesophageal ganglion. The cells of the rosette in *Ph. gouldii* (Fig. 87, 89) are extraordinarily large in comparison with the surrounding cells of the apical plate. This difference in size is less marked in *Ph. vulgare*, in which the rosette cells are smaller than in *Ph. gouldii*. The flagella of the rosette (Fig. 49, 50, 52, 59, 60, 62, 65) are of remarkable length, being nearly, or quite, as long as the transverse diameter of the trochophore (0,13 mm in *Ph. gouldii*).

The cells of the definitive rosette remain undivided, large, and prominent, during the growth of the trochophore. The cells which surround them, however, increase in number by repeated divisions. At the beginning of this period they form scarcely more than a single layer, but at the close (48 hours) they lie in several layers, of which the deeper form the rudiment of the supraoesophageal ganglion (Fig. 86, 87), which, however, is not yet separated from the superficial ectoderm.

A pair of pigment spots appear, at about the thirty-sixth hour, in the superficial cells on the dorsal side of the apical plate, one on each side of the body (Fig. 46, 49, 57, 60, etc.). They form hollow hemispheres which open laterally towards opposite sides of the body, and are composed of reddish-yellow granules.

The two peripheral rows of apical-plate cells bear the preoral circlet of cilia, which in *Ph. gouldii* are large and important organs of locomotion (Fig. 60, 62, 87, 89), whereas in *Ph. vulgare*, in which the postoral circlet plays the more important rôle, they are minute, and cannot be readily distinguished from the adoral cilia of the prototroch.

The prototroch cells are of extraordinary size (Fig. 47, 82). In this respect they much resemble those in *Amphitrite*, as described by MEAD (1897). They consist of sixteen "primary" cells, which originate, as I have already shown, from the first quartet of micromeres, and of three "secondary" cells. They form a complete girde about the embryo, which, upon the sides of the body, is very broad. In front of the stomodaeum, however, it is reduced in width, and in the mid-dorsal line it is still narrower. There the cells of the right and left sides touch each other at a single point.

A narrow longitudinal band of ectoderm, which I have called (1903, 1904) the dorsal cord, extends through this partial interruption of the prototroch (Fig. 47, 89 *cd. d*). In its narrow middle part, where it is overlapped by the prototroch, it consists a double or single row of cells, thus resembling the corresponding cord which underlies the dorsal amniotic canal in *Sipunculus*. It rapidly widens in front, and merges into the apical plate. It is continuous behind (Fig. 89) with the dorsal ectoderm of the trunk. The prototroch cells are covered uniformly with short adoral cilia (Fig. 49, 82).

A narrow band of cells occurs immediately behind the prototroch, which probably gives rise to the larval mesenchyme, or primary mesoderm cells, which become converted in the older trochophore into the prominent circular muscles of this region (Fig. 85) and into the accessory retractors (Fig. 88, 96). Directly behind this band in *Ph. vulgare* is a complete ring of relatively large cells, which bear the postoral circlet of cilia (Fig. 85). A similar row of somewhat prominent cells is visible in sections of *Ph. gouldii* (Fig. 87), but in this species cilia are scantily represented upon them, and the circlet may be regarded as a vestigial structure. There is no paratroch in *Phascolosoma*.

The beginnings of the supraoesophageal ganglion were described in connection with the apical plate from which it arises. The rudiment of the nerve cord arises quite independently of the ganglion, as an unpaired thickening of ectoderm along the median ventral line. The differentiation takes place first along the lateral margin, as in *Sipunculus*. It is an important fact in the consideration of the relationships of the Sipunculids that there is no concrecence of lateral rudiments to form the nerve cord as in Chaetopods, for it is fundamentally a single unpaired band. As soon as the nerve cord in *Ph. gouldii* becomes cut off in front from the overlying ectoderm, it is found to be divided into from two to four distinct segments (Fig. 86, 89).

A pair of pole cells of the coelomesoblast can be distinguished at twenty four hours, immediately behind the stomodaeal invagination. From them the bands extend dorsad and forward (Fig. 43, 45). The mesoderm of the trochophore of thirty-six hours (Fig. 48) completely fills the space in the posterior hemisphere behind the archenteron, and extends forward dorso-laterally beneath the prototroch cells, until it finally touches the dorsal side of the apical plate.

Distinct signs of segmentation of the mesoblast are visible in

sections of the elongated trochophore of *Ph. gouldii* (57 hours) (Fig. 87), but, since this transitory phenomenon is seen at a slightly later period (51—57 hours), I shall discuss it in the next section.

The two pairs of permanent retractor muscles are formed in the very young trochophore, chiefly from groups of ectoderm cells upon each side of the apical plate (Fig. 44, 48). They form a part of the zone of cells which bear the preoral circlet of cilia. These cells of the apical plate become greatly elongated, sink beneath the surface, extend directly backward beneath the prototroch but outside of the still solid bands of coelomesoblast, terminating at four equidistant points in the region of the postoral circlet, two being dorsal and two ventral. The terminal growth of the trunk carries these points further and further back, till they occupy the position shown in Fig. 88. Each muscle consists at first of only three or four elongated cells which, as they sink beneath the surface, become drawn out into spindle-shaped fibres, at the middle of which the nucleus lies in the midst of a little granular protoplasm.

Thus the ectomesoblast cells which give rise to the retractors are derived from the first quartet of ectomeres, as is the case with certain of the myoblasts in *Thalassema* (TORREY, 1902), although they are differentiated in *Phascolosoma* at a later period. It is probable that other ectomesoblast cells in *Phascolosoma* also enter into the formation of these muscles, notably certain ones which lie in the zone immediately behind the prototroch (Fig. 44, 48).

Completely differentiated muscle cells are seen at the earliest in longitudinal sections of trochophores of about thirty-six hours, when the hitherto spherical embryo begins to become elongated. The myoblasts are at that time spindle-shaped, their nuclei lying half way between the apical and somatic plates, and immediately outside of the coelomesoblast. Their position at that time, near the coelomesoblast, invites the conclusion that they may have been derived from cells of the somatic portion of the latter, and I consider that the possibility of the derivation of the middle portion of the retractors from the coelomesoblast is not entirely excluded, though it does not seem probable.

HATSCHEK (1883) assumes that the retractor muscles in *Sipunculus* arise from the somatic layer of mesoderm. When they make their appearance in this animal the coelom has already been formed, and within it the retractor muscles were first observed. HATSCHEK states, however, that he did not see them during the earliest stages of

their development, but only after contractions had begun. „Unter diesen Umständen“, he adds, „ist der Vorgang, durch welchen sie sich vom Hautmuskelblatt abheben, nicht genauer zu verfolgen, und auch der Bau dieser Muskeln kann erst an der durchsichtigeren Larve beobachtet werden“.

The coelomesoblast in *Phascolosoma* is still in a solid, undifferentiated condition after the retractor muscles are formed between it and the ectodermic wall of the trunk. At the beginning of metamorphosis, when the diameter of the trunk is rapidly increasing, and the somatic layer of mesoderm is being carried outward with the bulging of the body wall, the retractor muscles may readily pass through this loose layer into the incipient coelom.

Each retractor muscle retains its connections with the ectoderm in front by a cluster of elongated sensory cells. Thus the muscles and the sense organs through which they are stimulated arise from common rudiments, which are in some respects similar to the Neuro-muskelanlagen which KLEINENBERG (1886) and E. MEYER (1901) have described in *Lopadorhynchus*. I shall describe the form and distribution of these neuromuscular structures in connection with the metamorphosis, when they reach their full development and begin to be functionally active.

Two pairs of accessory retractors are found in the elongated trochophore, in connection respectively with the chief dorsal and ventral retractors (Fig. 88). They each consist of groups of two or three cells of the zone immediately in front of the cells of the postoral circlet. They become elongated, and from the deeper extremity of each a long muscle process grows backward between the mesoderm bands and the ectodermal wall of the body, into which, near the posterior end of the trunk, the branching tips of the process are inserted (Fig. 88). The ventral accessory retractors have branching processes in front, which are inserted into the sides of the stomodaeum, and simple fibrous processes behind, which are attached to the walls of the posterior end of the trunk, near the termination of the chief ventral retractors. The former serve to draw backward slightly the wall of the stomodaeum; and the earliest muscular movement which I have observed in the trochophore was a spontaneous twitching of the wall of the stomodaeum, which must have been due to the action of these muscles.

Circular muscle fibres (Fig. 85) are early developed in the trunk from ectomesoblast cells which, lying immediately beneath the ectoderm,

become elongated in a direction transverse to the length of the body. They have at first the typical spindle shape, with a prominent oval nucleus in the middle of the fibre, but even at the beginning they differ from the myoblasts of the retractors and other longitudinal muscles in that they are distinctly flat. This form becomes modified in the larva into that of a flat band (Fig. 98 *mu. cre*). I have found nothing to suggest that these muscle fibres extend as uninterrupted rings around the embryo, as HATSCHKE (p. 40) describes their appearance in the living *Sipunculus*. He was unable to find the nuclei of these fibres. These muscles are at first strongly developed in the middle of the body immediately behind the prototroch. The circular muscle fibres appear in *Ph. vulgare*, in which the postoral circlet is borne on a row of comparatively large cells, in two bands (Fig. 85), one immediately in front of the cells of the postoral circlet and one directly behind them, as in *Sipunculus*. These myoblasts, after sinking beneath the surface, become covered by the cells of the postoral circlet, and constitute what may be called the middle sphincter. The action of this muscle begins simultaneously with that of the retractors and, as will be explained later, is of great importance in the processes of metamorphosis. The circular muscles do not become developed into a state of functional activity elsewhere than in this special bundle of fibres, until after metamorphosis has taken place. The longitudinal muscles of the body wall are still later in making their appearance.

The formation of the stomodaeum, which takes place at the beginning of this period, has been described in the previous section. The position of the stomodaeum is necessarily changed by the growth of the trunk of the trochophore. Thus it lies at first on the posterior part of the ventral surface, later in the middle of the ventral surface (Fig. 49). It is always separated from the apical plate by a narrow portion of the prototroch, in which respect *Phascolosoma* differs from *Sipunculus*. The prospective stomodaeal cells of the latter, according to HATSCHKE, early sink beneath the prototroch, or serosa, and are thrust forward against the apical plate. Thus in the trochophore of *Sipunculus*, as well as in the larva, the mouth lies slightly further forward than in *Phascolosoma*.

The proctodaeum is not formed until the close of this period, when the trochophore has become much elongated (40—45 hours). A narrow, cylindrical, or conical, process of endoderm grows outward and dorsad from the posterior end of the solid endodermal mass,

and becomes attached to a group of ectoderm cells, which lie near the middle of the dorsal side of the trunk (Fig. 62, 63, 89). This cluster of cells, which is to give rise to the proctodaeum, becomes slightly invaginated during the period of metamorphosis (Fig. 63). No lumen appears in the archenteron until a still later period (5th or 6th day), when the yolk within the endoderm cells has in large measure disappeared. The yolk granules of the archenteron are distinctly finer than those within the prototroch cells.

### 8. Transformation into the Larva (48—60 hours).

At the end of the second day the elongated top-shaped trochophore casts off its yolk membrane, and suddenly assumes a cylindrical form (Fig. 51—53, 62, 65, 68), with a ring-shaped swelling at the anterior end, immediately behind the apical plate. This annular projection is the prototroch, the cells of which disappear rapidly from view during the next few hours. A constriction of the body, due to the contraction of the posttrochal muscle, or middle sphincter, occurs immediately behind the prototroch, giving the young larva a somewhat "wasp-waisted" appearance (Fig. 52, 62, 68). After the disappearance of the prototroch, the larva becomes cylindrical. Fig. 49, 52, 53, drawn from the same lot of living specimens, show this change of form and the disappearance of the prototroch, as well as the replacement of the zona radiata by the cuticula. The most striking features of the metamorphosis, as viewed from the surface, are the shedding of the yolk membrane and the development of muscular activity, particularly the beginning of the introversion of the head.

Shedding of the Yolk Membrane (Fig. 51, 68). At the age of about forty-eight hours the elongated trochophores, as already pointed out, show a marked tendency to sink to the bottom of the aquarium, where they continue to twirl during the metamorphosis. The egg membrane now gives way to the pressure that is exerted upon it by the rapidly growing trunk, and is rent open, usually along the line of attachment of the postoral circle of cilia in *Ph. vulgare*. In most cases the posterior part of the membrane is shed at once, and the postoral cilia of this species soon free themselves by slipping through the pores of the loosely attached membrane or of its pieces. The delicate adoral cilia of the prototroch in many individuals appear to be destroyed during the process, but in sections

of well-preserved individuals, fixed immediately after the yolk membrane was moulted, I have found even these cilia still present, although the deeper portions of the prototroch cells to which they were connected were in an advanced stage of degeneration. The preoral cilia of *Ph. gouldii* are retained (Fig. 65); they appear to slip easily through the attenuated zona radiata. The ruptured yolk membrane usually clings longer to the prototrochal and apical regions than to the trunk, though the reverse is sometimes true. Meanwhile the retractor muscles are beginning to act, and they gradually bring about an oft-repeated introversion of the apical plate, or as we may now call it, the head region. These movements aid materially in sloughing off the membrane from that part of the body. I have often seen a helmit-like remnant of the membrane clinging to the head (Fig. 51 and 68) which reminds one of the conditions shown in HATSCHKE'S fig. 49 and 50 of the shedding of the egg membrane in *Sipunculus*, except that, unlike *Sipunculus*, none of the prototroch cells in *Phascolosoma* are cast off with it. The flagella of the apical plate are often partially broken off during the process of hatching, but in sections of *Ph. vulgare*, fixed soon after the loss of the yolk membrane, I have found them beautifully preserved (Fig. 95. See also Fig. 52, 65). The rapidly repeated movements of introversion of the head soon remove the last tattered shreds of yolk membrane, which may cling to it.

I have already called attention in the description of the trochophore (pag. 105), to the finely granular cuticula, which was formed underneath the yolk membrane prior to its rupture. This can be seen both in the living animal (Fig. 59, 60, 62, 64) and in sections (Fig. 67, 86—88). The egg membrane, therefore, does not become the cuticula of the larva. SELENKA was doubtless in error in stating that in *Ph. elongatum* the egg membrane is not shed, but persists as the cuticula. I was for a time inclined to accept SELENKA'S view, even after considerable study of the living animals, and until, by a close examination of the growing trochophores of each species, I observed in each the whole process of casting the egg membrane, and saw the pore canals in the curled-up shreds, that were clinging to the body and lying in the surrounding water. The persistence of the egg membrane as the larval cuticula in the Chaetopods has been noted by several excellent observers, but my experience with *Phascolosoma* leads me to be skeptical in regard to all such observations (see also EISIG, 1898, p. 95—98).

The shedding of the yolk membrane, and the internal processes of transformation which follow it, are closely connected with muscular activity. I shall accordingly next describe the neuro-muscular structures, which are formed in the trochophore as it approaches the metamorphosis, and are most clearly visible during this period of transition.

In an embryo of *Ph. vulgare* of forty-seven hours, which has shed its yolk membrane and is covered with a delicate cuticula (Fig. 95), nerve fibrils have already begun to develop on the dorsal or inner side of the nerve cord, which is still closely connected with the ectoderm. The supraoesophageal ganglion, similarly connected, may be clearly distinguished in the central and ventral part of the apical region. Nerve fibrils extend from it into the oesophageal connectives, which run backward around the stomodaenum and penetrate, in front, the "Punctsubstance", which constitutes the central portion of its mass. A prominent apical nerve passes from the dorsal part of the ganglion to the columnar yolk-filled cells of the rosette, which still retain the apical flagella.

A parasagittal section through the same embryo (Fig. 96) shows the dorsal and ventral retractors and the neuromuscular rudiments of the trunk. The fibres of the chief retractors (dorsal and ventral) extend into clusters of elongated sensory cells upon the sides of the introvert, in the region of the preoral circlet of cilia. It is these clusters, in their earlier undifferentiated condition, that give rise to the myoblasts of the retractors, as already described. The sense organs of the accessory retractors are smaller groups of columnar cells, which lie laterally, immediately behind the degenerating proto-troch. Certain cells of the postoral band of cilia appear to have a nervous connection with the accessory retractors.

Three pairs of neuromuscular rudiments are found in the trunk, viz.

(1) two spindle-shaped clusters of elongated cells, which lie in the ectoderm on each side of the ventral nerve cord, a short distance behind the postoral circlet (Fig. 96 *n'mu. a. v.*). Each of these antero-ventral neuromuscular rudiments has a muscle process, which extends backward through the coelom to a point near the insertion of the retractors, (2) two smaller groups of cells (Fig. 96 *n'mu. v. l.*), which lie dorsad and laterad in respect to those just described. Muscle fibres extend forward from them into the zone between the proto-troch and the postoral circlet. (3) A pair of single elongated cells in

a dorso-lateral position (Fig. 96 *n'mu. d. l.*). A muscle fibre extends from the tapering base of each forward through the coelom past the retractor muscles into the side of the supraoesophageal ganglion not far from the eye-spot. The presence in the trunk of neuromuscular rudiments in a primitive state of development strongly corroborates the conclusion that the retractor muscles arise from the ectoderm, and not from cells of the mesoblast bands, as HATSCHKE believed to be the case in *Sipunculus*.

The first sign of muscular activity which I have observed in *Ph. gouldii* was a twitching of the retractors in the elongated trochophore of thirty-eight hours (Fig. 64). In the top-shaped trochophore of *Ph. vulgare* at 44–45 hours (Fig. 50) similar movements in the region of the stomodaeum were observed, due, as I have already suggested, to the contraction of the accessory retractors. The muscles thus begin to act before the yolk membrane is shed. The entire prototrochal and apical region becomes drawn backward by the repeated spasmodic twitchings, at first imperfectly and only a little way. Presently, as soon as the coelom is established, complete introversion of this part of the body repeatedly takes place. The circular muscles begin to act as soon as the yolk membrane has been shed. The contraction of the middle sphincter gives rise to the transitory "wasp-waisted" form, to which I have already alluded. HATSCHKE has noted in the corresponding stage in *Sipunculus* a similar appearance.

The reader is now in a position to consider the more fundamental changes which are involved in the metamorphosis viz. (1) the establishment of the coelom, (2) the dissolution of the huge prototroch cells, which is accompanied by (3) the gradual overgrowth of the prototrochal region by the smaller cells of the surrounding ectoderm.

(1) Establishment of the Coelom. The mesoblast bands, which lie on each side of the archenteron at the time of the shedding of the egg membrane (Fig. 87), show clearly in *Ph. gouldii* a division into three or four distinct mesoblastic segments, which lie immediately behind the prototroch. Behind them the mesoderm forms a solid undifferentiated mass. The nerve cord at this time shows a segmentation into a corresponding number of rounded cell groups (Fig. 86), which are to be regarded as ganglia, though I have found no trace of them in the nerve cord of the older larva. This metamerism is probably rendered more evident at this time by the loosening of the tissues, produced by the bursting of the egg membrane. It is

a transitory phenomenon, and there are no external evidences of division into somites. The mesoderm soon becomes split into somatic and splanchnic layers, at first in the anterior segmented portion, and then further back.

(2) Dissolution of the Prototroch. Clusters of yolk granules can be seen in the coelom immediately behind the prototroch, even before the splitting of the mesoblast has been completed. These granules come from the prototroch cells, which degenerate on their inner side, while their nuclei and the superficial portion of their cytoplasm remain for a considerable time intact.

The retractor muscles now begin to contract intermittently, and the introvert (including the entire prototrochal region) is involuted into the coelom, as early as the splitting of the latter permits. The anterior extremity of a contracted individual is therefore the region of the middle sphincter, and it is here that the accessory retractors are inserted. Each act of introversion is completed by the contraction of all these sets of muscles.

Loose masses of yolk granules break off from the inner degenerating side of the prototroch cells, and during the repeated introversions are left within the coelom of the trunk. It is readily seen that the prototroch cells, at each retraction, are at first compressed between the apical plate and the rigid line of the sphincter muscle, and an instant later are turned inside out within the coelom. At the end of this extraordinary process, the entire substance of the prototroch has been transformed into yolk, and been cast into the coelom. The degenerating nuclei of all these cells are also found lying within the coelomic fluid. The nuclear membrane of each contains a homogeneous deeply-staining mass, in which there is usually a large unstained vacuole.

(3) Overgrowth. There is for a short time not only a dorsal but also a ventral interruption of the prototroch. The cells of the apical plate spread backward ventrally to the stomodaeum, and the dorsal cord unites the apical plate to the ectoderm of the dorsal part of the trunk. Thus the prototroch cells occupy two isolated areas, one on each side of the posterior part of the introvert. This region, during the course of the two or three hours which follow, is gradually vacated by the degenerating prototroch cells, and overgrown by the adjacent ectoderm.

This growth takes place chiefly from the dorsal ectoderm in front of the region of the postoral circlet. The posterior part of

the dorsal cord in the older trochophore widens into a broad band. It is this region, especially, which spreads forward on each side beneath the edges of the prototroch. Dorso-lateral proliferations of the apical plate also extend backward beneath the prototroch, and take part in this closure.

Thus the whole mass of the prototroch, which has been gradually converted into yolk or similar metaplastic matter, is passed into the coelom, and the sides of the introvert, which it formerly occupied, are now covered by small flat cells. The shape of these cells bears evidence that the process of concrescence is aided by the flattening of the neighboring cells, accompanied by cell division. A similar process of flattening and spreading superficially was observed in the primary prototroch cells, immediately after the cell division which gave rise to them. The cuticula, which covers the spaces under which the degenerating prototroch cells lie, is slightly thickened and folded after the remnants of the cells have been swept off into the coelom, but the process of breaking away of the cells is so gradual that rarely, if ever, are vacant spaces left beneath it. It adapts itself to the definitive ectoderm, as fast as the latter spreads out beneath it.

The metamorphic process and particularly the dissolution of the prototroch are attended with considerable danger to the young larva. Individuals in which rupture of the head region has taken place are found not infrequently.

## 9. Development of the Larva.

### Third and Fourth Days.

The metamorphosis of the trochophore into a cylindrical worm, in which introversion of the anterior part of the body constantly occurs, is completed before the middle of the third day, i. e. less than sixty hours after fertilization of the egg.

The young larva of *Ph. gouldii* (Fig. 65) at the sixtieth hour has already acquired worm-like habits, and moves along the bottom somewhat like the caterpillar of a geometrid moth, alternately attaching the ventral side of the head and a small ventral area near the posterior extremity of the body; and it sometimes creeps along by the action of the preoral circlet and of ventral cilia of the prostomium. The larva of *Ph. vulgare*, however, (Fig. 53—55),

throughout this period twirls on its longitudinal axis, usually near the bottom of the aquarium. This motion, which is due to the action of the postoral cirlet, continues till the larva is about five days old, when the postoral cilia are lost, and the larva, like *Ph. gouldii* at an earlier period, creeps by the action of the ventral prostomial cilia. In other respects the two species keep equal pace in their development.

The larvae of both species at this time (50—60 hours) are about 0.26 mm in length in an ordinary degree of extension, though individuals of *Ph. vulgare* may extend themselves to a length of 0.33 mm, as shown in Fig. 54. The general shape is cylindrical, but the trunk has become expanded with the yolk from the prototroch, which has passed back into the coelom, and now exceeds the introvert in transverse diameter, as much as the prototrochal region in the trochophore surpassed the trunk. In other words, the relative proportions of the trunk and prosoma have become inverted by the displacement of yolk. The floating particles of yolk in the coelom of the living animal, which are kept in circulation by its constant movements, render the body opaque, so that the enteric tube can be distinguished only with difficulty.

Two sorts of coelomic corpuscles are found in the larvae. The larger are identical with the nuclei of the prototroch. They agree in size and in number with these nuclei, which at the close of metamorphosis are cast into the coelom. They are surrounded sometimes by a homogeneous remnant of cytoplasm, as in Fig. 80a, sometimes only by their nuclear membrane. The nuclear contents have undergone only slight changes. They consist of a deeply-staining chromatic reticulum, in the midst of which is usually a nucleolus and a large unstainable vacuole.

These prominent nuclear corpuscles are found in larvae of all ages up to at least a fortnight. During all this time they undergo no change, unless some divide by amitosis. The normal number of these corpuscles (nineteen) was seen, however, in individuals of fourteen days. I have no information as to their fate. Their size corresponds closely with that of the amoebocytes of the adult, and is about half that of the flat blood corpuscles (Fig. 81).

The smaller coelomic corpuscles are of less constant size (Fig. 80b, c). It is probable that they are derived from the coelomic epithelium at the posterior end of the body cavity. The largest of them are found in the younger larvae (80 hours to 7 days). They

are  $8\mu$ — $9\mu$  in length, and contain a spherical nucleus of less than half that size (Fig. 80b). Their size, and the presence of a relatively large and active cytoplasm, distinguish them from the nuclear corpuscles just described. In older larvae (thirteen days) still smaller corpuscles are found, which are about half the size of the last ( $5\mu$  in length), and are probably derived from them by cell-division.

The ventral nerve cord and the supraoesophageal ganglion at this time become separated from the overlying ectoderm (Fig. 95—98). Nerve fibrils form a large part of the dorsal portion of the cord and the central part of the ganglion (Fig. 98), which has in section a finely punctate appearance. The oesophageal connectives also consist mainly of fibrils. The pair of hollow, hemispherical eye spots lie embedded on each side of the supraoesophageal ganglion, with their cavities directed laterad (Fig. 90). They consist of yellowish-red, or garnet-colored, spherules. The optic nerve enters the eye from behind.

**Epidermal Organs.** Oval clusters of ectoderm cells (Fig. 78, 99), the nucleated deeper ends of which project slightly into the coelom, appear at irregular intervals in the body wall of the larva of sixty or seventy hours. The cuticula above some of them is elevated into a slight papilla. The papillae are found at this stage in any part of the body, though they appear to be slightly more abundant at the extremities. These cell clusters evidently become the sensory and glandular epidermal organs of the adult. They undergo only slight changes, except as regards numbers and distribution, during the first month of larval development (Fig. 56—57, 78).

**Nephridia.** No head kidneys, like those of *Polygordius* and the Chaetopods, are found in the trochophore of *Phascolosoma*. I have never found the rudiments of any nephridia whatever in this stage. Even the most favorable sections of the trochophore, like the series from which Fig. 82—84 were taken, afford no evidence of the presence of nephridia.

The single pair of definitive nephridia of the trunk are distinguishable in fact only after the metamorphosis has been completed. There are in the early stages of their development no conspicuous yellow granules, such as are found in the nephridial cells of *Sipunculus*, and the coelom, usually from the beginning, is packed with granules of yolk, so that it is difficult in *Phascolosoma* to trace the nephridia back to their very beginning.

The youngest stage in the development which I have observed, however, is found in a larva of *Ph. gouldii* of sixty-five hours, in which the coelom is already formed, and a layer of somatic mesoderm covers the inner side of the body wall (Fig. 91, 92). A pair of ingrowths, probably of ectoderm, appear in about the middle of the body, one on each side of the ventral nerve cord, and, as in the adult, nearly opposite the anus. A cavity has already appeared in this mass of cells (Fig. 92, 93), and upon it lie certain cells which are unquestionably mesodermal, and which form a part of the coelomic epithelium.

The nephrostome is soon established (85—87 hours in *Ph. gouldii*. Fig. 94), as a channel which passes through the anterior side of the base of the rudiment of the nephridium, the cavity of which it connects with the coelom. The walls of this passage, which later become ciliated, are formed from mesoderm. A narrow tubular nephridiopore becomes visible at about the time that the nephrostome is formed (Fig. 94).

**Musculature.** The two pairs of retractor muscles (Fig. 55—57, 70—78) are inserted in front, by the branching tips of the several fibres of which each consists, into each side of the supraoesophageal ganglion, and are joined to the ectoderm near the posterior end of the body by similar terminations. The anterior attachments of the dorsal and ventral muscles of each side are close together; the posterior attachments are widely separated. The points of origin of the ventral muscles, at the rear, are close to the posterior extremity of the nerve cord, whereas the dorsal pair are attached slightly in front of the others and, on each side of the body, in about the mid-lateral line. By the enormous growth at the posterior pole of the larva, these points of attachment later become situated relatively nearer the anterior end of the body. Each of the fibres of which the retractors consist bears upon its side, about half way between its two extremities, an elongated oval nucleus, embedded in a small mass of undifferentiated protoplasm. These nuclei are distributed along the whole course of the retractor, not only in the middle but also at the ends. At the posterior extremity I have observed in longitudinal sections an oval mass of nuclei, which I believe to be the rudiment of still undifferentiated myoblasts,

One or two muscle fibres, which represent the ventral accessory retractors, lie on each side of the anterior part of the nerve cord, inserted in front into the posterior wall of the stomodaenm, and

behind into the wall of the body a little in front of the middle (Fig. 98).

Circular muscles of the body wall have the form of flat bands, which are concave towards the middle of the body. Each appears in cross-section like a crescentic line of fine dots, which represent the constituent fibrillae (Fig. 98). Immediately beneath the circular fibres are scattered longitudinal muscle fibres, which resemble the fibres of the retractors, rather than those of the circular muscles, in that they are spindle-shaped and not flattened.

#### Fifth and Sixth Days.

The larva at five days (Fig. 66) has a more regularly cylindrical form than during the previous period. *Ph. vulgare* at this time is about 0.5 mm, *Ph. gouldii* 0.42 mm in length, when fully expanded. A prominent, undivided prostomium, flattened on its ventral side which is covered with cilia, projects in front of the mouth. There is also in both species a preoral circlet. The prostomium of the larva of *Sipunculus*, according to HATSCHKE, and as I have observed it in larvae of *S. tessellatus* at Naples, is a much less prominent structure than in *Phascolosoma*. The buccal and anal cavities in the larva under consideration are ciliated. The enteric tube has acquired a lumen, which is filled with a minutely granular substance, which is evidently a fluid derived from the coarser granules of yolk within the surrounding endoderm cells. The body cavity is full of still larger yolk granules of a grayish color, which cling together in masses of various sizes (Fig. 66).

#### Second Week.

The amount of yolk suspended in the coelomic fluid decreases rapidly from the sixth to the eighth day, and the larva, hitherto opaque, becomes so transparent that the alimentary tube, retractor muscles, nerve cord, nephridia, etc. become distinctly visible (Fig. 70, 71).

The simple prostomium of the five days old larva grows out at the end of the first week into two lateral flat projections (Fig. 56, 57a, 71—73), which extend somewhat dorso-ventrally, and upon which the tentacles are later to be developed. A ciliated under-lip is formed beneath the mouth, simultaneously with the two lateral prostomial lobes (Fig. 73).

The body of the larva at the moment of greatest elongation now

presents a bulbous enlargement in front (Fig. 72, 73), which is due to the contraction of the circular muscles of the walls of the middle and posterior portions of the body. This movement is characteristic of the adult in its locomotion by burrowing, and serves to fix the anterior end of the body in the burrow, previous to drawing up the posterior extremity.

Although there is now little locomotion when the animal rests on a glass surface, the introvert, which includes the anterior third of the body, is repeatedly drawn into the body cavity by successive retractions of this region. This is brought about by the contraction of the retractor muscles, and is accompanied by a contraction of the longitudinal muscles of the body wall, a relaxation of the circular muscles of the post-anal region, and a backward flow of fluid in the body cavity. During an introversion the supraoesophageal ganglion comes to lie opposite, or even behind, the anus (Fig. 78).

Evagination of the introvert is produced by the contraction of the circular muscles of the postanal part of the body, whereupon the fluids of the coelom are forced forward and, since the retractor and longitudinal muscles of the body wall relax, the anterior part of the body is forced forward.

Third week and later (Fig. 56, 57, 72—78).

The yolk is almost completely absorbed by the end of two weeks, and from that time onward the larvae, which were kept in an aquarium containing merely pure sea-water, and were thus deprived of their natural nutriment which is contained among the particles of muddy sand, did not increase much in size. From 0,5 mm to 0,6 mm in length at fourteen days, the larvae grew to the size of 0,75 mm at twenty days, after which they did not increase materially in length.

The larva from seventeen or eighteen days onward has a constriction of the oesophagus, at about one quarter of the length of the body behind the mouth (Fig. 56, 57, 72, 73). A pair of delicate muscles, consisting each of only one or two cells, which extend from this region to the ventro-lateral part of the body wall, now make their appearance (Fig. 73, 77, 78 *mu. oe*). A similar muscle attaches the rectum to the body wall (Fig. 78 *mu. ret*). Both the pharynx and the anal part of the intestine are ciliated (Fig. 71, 73). The anterior and posterior ends of the intestine have a markedly smaller diameter than the middle part, which is coiled up in the posterior

portion of the coelom. This middle part consists of a descending and an ascending division. The descending part of the coil passes backward in a left-spiral direction around the ascending portion, which it surrounds loosely.

Large yellow chloragogue cells (Fig. 72—74, 76 *cl. ful*) are disposed in somewhat regular rows along the inner side of the body wall, to which they are attached, each by a small area of its surface, and from which they project into the coelom. Each is filled with yellowish brown granules of various sizes. The function of these cells is probably excretory, the granules being shed into the coelom and taken up by the nephridia, which at this stage have a yellowish or yellowish brown color. I did not observe such cells upon the surface of the intestine, nor did I find any cells of this nature in the larvae of *Ph. vulgare*, although they very likely occur. The nephridia of the latter species are yellowish in color at this period, which is probably due to the presence of similar excretory granules.

The reproductive cells first become evident in specimens between two and three weeks old (19 hours, Fig. 78) as a group of comparatively large cells situated upon the posterior extremity of each of the ventral retractor muscles, and projecting into the coelom.

The chief further modification, which the oldest larvae (of 14—30 days) undergo, is the completer separation of the ventral nerve cord from the body wall and the development of the lateral nerves. These are first developed, and are always most in evidence, at the anterior end of the body. There are no indications of ganglionic enlargements of the nerve cord, nor are the lateral nerves in the larvae given off at regular intervals. Local currents in the coelomic fluid, due to isolated ciliated cells, were observed in the oldest larvae.

The rudiments of epidermal organs, which I have described in connection with the youngest larvae, increase greatly in number during the larval development. Those which have the cuticula above them raised into papillae are still found scattered over the entire body, though they are more abundant and larger at the posterior end. In the latter region in *Ph. vulgare* the papillae are so large and prominent, that they are plainly seen even in the living larvae (Fig. 56, 57). In the larvae of *Ph. gouldii* I have seen the papillae only in whole preparations and in sections (Fig. 78, 79). In larvae of nineteen days two or three slender bipolar nerve cells can be seen in the midst of a group of undifferentiated supporting

cells, at the base of each papilla. The branching canals and intracellular sacs within certain of the glandular epidermal organs, that have been described by M. L. NICKERSON (1899 and 1901) and by CUÉNOT (1900) are not established as early as the end of the first month.

The larva of *Ph. vulgare* differs from that of *Ph. gouldii* in the development, at the age of nearly six weeks, of prominent recurved cuticular hooks, irregularly distributed in a band which encircles the anterior end of the body (Fig. 57). They persist in the adult of *Ph. vulgare* as a characteristic broad band of minute hooks, immediately behind the crown of tentacles. I found no paired awl-shaped bristles, such as were described by SELENKA as occurring in *Ph. elongatum* KEF. in the larvae of that species which I reared from the egg at Roscoff, although I kept them under observation until they had reached the age of ten days (vid. pag. 124). Furthermore no paired bristles were found in *Ph. gouldii* nor in *Ph. vulgare*, although numerous individuals of each of these species were under observation for a month, and in the case of the latter for six weeks.

#### Note on the Postlarval Development of *Ph. gouldii*.

Young specimens of *Ph. gouldii* at Wood's Hole Mass., from 3 cm to 6 cm in length when fully expanded, and probably one year old, are provided with a zone of hooks which encircles the introvert, being separated from the tentacles by a narrow interval. These hooks are clearly visible with a low power of the compound microscope, or even with a hand lens. They are arranged in a band which consists of six or eight irregular rows, are recurved slightly, and of a light brown color. Apparently they are transitory structures, for I have not seen them in the adult, nor do they appear in specimens slightly older, 6,7 cm and 8,0 in length when expanded.

Their arrangement suggests at once the circlet of hooks in *Ph. vulgare*, and is one of the many interesting points of resemblance between these two species, which occur on opposite sides of the Atlantic.

### 10. Historical Review.

The only observations upon the development of *Phascolosoma* recorded earlier than my own (1903, 1904), so far as I can discover,

are those of METSCHNIKOFF (1869) and of SELENKA (1875). The former makes this one statement: "Bei *Phascolosoma* (dessen Entwicklung ich vor Kurzem in Triest beobachtet habe), bildet sich am Embryo sehr früh ein bauchliegender Keimstreif, welcher ganz dieselbe Bedeutung wie bei Chaetopoden hat. Außerdem kommen an ihm solche Wimperapparate zum Vorschein, welche auch bei den meisten Chaetopodenlarven vorhanden sind."

SELENKA studied at Villefranche near Nice the development of a *Phascolosoma* which he calls *Ph. elongatum* KEF., but which is surely not identical with the *Ph. elongatum* which KEFERSTEIN (1863) originally described from specimens collected at St. Vaast. This is the smaller of the two species which are found in great abundance at Roscoff. The egg of the form at Villefranche is described by SELENKA as spherical, surrounded by a perforated yolk membrane, through the pores of which protoplasmic processes project; that of *Ph. elongatum* of the English Channel I have found to be ovate and without protoplasmic processes. I have observed, moreover, that the young larva of the latter form lacks the paired lateral bristles and the cirlet of hooks, which SELENKA found on the prostomium of the southern variety. He observed the giving off of a polar body, or "Protoplasmatröpfchen", which he interpreted as possibly an excretion, and describes the appearance of the egg in the four-cell stage, when it closely resembles that of *Ph. gouldii* and *Ph. vulgare*. The polar globules of the ovate egg of *Ph. elongatum* of Roscoff, however, appear, as I have several times observed, at the blunter pole, and the first cleavage plane divides the ovum obliquely into two cells of unequal size.

SELENKA was unable to follow the segmentation with any clearness beyond the four-cell stage. All of the smaller cells produced by the earlier part of the cleavage, which he believed to represent essentially the ectoderm, overgrow and enclose a large cell (Reservekugel), from which the entoderm and "Blutkörperchen" are said to arise. The large cell, dividing, forms "freie Blutzellen" on the one hand, and in part a solid invagination, the entoderm. A lumen, the outer opening of which is believed to be the mouth of the embryo, is formed in this infolding by the separation of the cells. The endoderm on the second day fuses with the dorsal ectoderm, and the proctodaeum is formed by a breaking through of the latter. It is impossible to identify SELENKA's "Reservekugel" with any particular cell. The difficulties in following the cleavage are so

great that it is not surprising that he overlooked the fact that his "Blutkörperchen" (masses of yolk granules) are derived from the cells of the prototroch, rather than from one of the large cells of the "vegetative" half of the egg, which become covered by the cells of the prototroch.

Cilia appear early, and later form a continuous broad postoral band. A preoral circlet of delicate cilia was observed in the older embryos, and long cilia, which he regarded as abnormal, appear on the apical plate. These later become transformed into (5—8) short bristles, which he believed to be normal, since he found them to be regularly present in the younger embryos. In this connection it should be noted that, in the forms that I have studied, the long flagella are regularly broken off into the form of short processes, as soon as the introversion of the head begins.

SELENKA observed the appearance of pigment spots in the apical plate and the positive heliotropism of the embryo. He found that the nerve cord arises as a ventral thickening of the ectoderm, which he described as continued also in front of the mouth into a conical and hollow prostomium (Kopflappen). In *Ph. gouldii* and *Ph. vulgare* I have found that the prostomium contains the solid rudiment of the supraoesophageal ganglion, in the region where SELENKA'S figure of an optical section shows a cavity. SELENKA was evidently in error in regard to this point, as well as in believing that the yolk membrane becomes transformed into the cuticula, which I have already discussed at length (p. 111). The paired lateral bristles, which he described, I have shown furthermore to be peculiar to the Villefranche form which he studied.

On the fourth day, in SELENKA'S larva, a circlet of 6—9 hook-like setae were formed below the mouth opening and immediately in front of the postoral band of cilia. It is stated that these increase in number, and become the anterior circlet of hooks in the definitive armature of the introvert. The well-rounded blunt extremities of these hooks in SELENKA'S figure, and their position, suggest to me the remains of the egg membrane, which often cling in shreds in this particular region for a considerable time after the rupture of the yolk membrane. Since only momentary glimpses of the head region can be had during the brief intervals of elongation, this mistake would be at least possible. It must be acknowledged, however, that the discovery by him of an older larva, probably of

the same species, with 30—40 similar hooks would tend somewhat to corroborate his other observation.

Finally SELENKA states a tentative opinion that *Phascolosoma* is closely related to the Chaetopods on account (1) of the persistence of the egg membrane as the larval cuticula, (2) the possession of a hollow prostomium, (3) the presence of lateral bristles, (4) the peculiarities of the cleavage, (5) the presence of circlets of cilia and (6) the origin of the nerve cord from a thickening of the ectoderm. I have shown that the first two statements rest probably on errors of observation, and that the third does not apply to three other species of this genus. Nevertheless, the occurrence of such paired bristles, the method of cleavage, the presence of circlets of cilia and the origin of the nerve cord still claim our attention as pointing toward the relationships of *Phascolosoma*, and will be considered in the following section.

## 11. Comparisons and Conclusions.

### Comparison with *Sipunculus*.

These studies have shown not only greater resemblances in the developmental processes of *Phascolosoma* and *Sipunculus* than appeared from the investigations of SELENKA (1875) and HATSCHEK (1883), but have thrown a flood of light upon the hitherto little understood embryonal envelop of *Sipunculus*. In an earlier paper (1903) I have shown that the serosa is simply a highly modified prototroch. The similarity between the serosal or prototrochal cells in the younger embryos of *Sipunculus* (HATSCHEK, 1883, fig. 8—18) and the corresponding cells in *Phascolosoma* (Pl. 35 of this paper) is evident. These ciliated cells adhere to the zona radiata in *Sipunculus*, but the rest of the ectoderm sinks away from it, with the exception of the apical rosette of the larva, thus forming the amniotic cavity of the head, that of the trunk, and the intervening amniotic canal, which passes through the dorsal interruption of the prototroch.

I have shown that the zona radiata in *Phascolosoma* is cast off, a new cuticula previously having been secreted beneath it over the entire ectoderm; that the cytoplasm of the prototroch cells, enclosed by this cuticula is transformed into yolk granules, which are forced backward into the coelom, whereas in *Sipunculus* the prototroch cells (serosa) are cast off with the zona radiata to which they adhere.

SELENKA'S observation that the cuticula becomes the egg membrane, which I have shown to be untrue of at least three species of *Phascolosoma*, was supposed by HATSCHKEK to be corroborated by the fact that the cilia of the postoral circling in *Phascolosoma* penetrate the zona radiata, project beyond the surface of it, and serve as the organ of locomotion, whereas in *Sipunculus* this circling, covered by the serosa, is found within the amniotic cavity. In reality the position of the postoral circling in *S. nudus* and *Ph. vulgare* is identical. It surrounds the trunk in both forms immediately behind the stomodaeum. In the less highly-modified form, *Phascolosoma*, it lies behind the prototroch, separated from it by a narrow interval. In *Sipunculus* the prototroch cells, much before this stage, have slipped past the edge of the somatic plate (vide HATSCHKEK'S figg. 19, 23, etc.), which is destined to give rise to the cells of the postoral circling, and have become the serosa.

My study of the trochophore of *Phascolosoma* and conclusions in regard to the serosa indicate clearly that *Sipunculus* is the more highly modified form and the more divergent from the Chaetopod type. Thus the extraordinary modification of the prototroch in *Sipunculus*, its early separation from the definitive ectoderm, and the sinking of the latter beneath the yolk membrane could have arisen, it seems to me, only from forms like *Phascolosoma* and the Chaetopods, in which the prototroch cells are unmodified in the trochophore, and the definitive ectoderm does not sink beneath the yolk membrane. I have elsewhere suggested (1903. p. 449) that these conditions in *Sipunculus* might have been acquired through the gradual loss of yolk in adaptation to a more active pelagic life. It is entirely conceivable that the yolk-laden trochophore of *Phascolosoma* might thus be transformed into an embryo covered with an amnion, like that of *Sipunculus*. Moreover the occurrence of two different organs associated with the stomodaeum in *Sipunculus*, which makes their appearance in the unhatched embryo, and persist in the larva, but which are not found in *Phascolosoma*, are indications of further differentiation in the embryonic *Sipunculus*.

From the point of view to which these studies have led, it is clearly seen that to compare the newly hatched larva of *Sipunculus* that has lost its prototroch to a trochophore, as KORSCHULT & HEIDER (1890) have done, is to compare stages of unequal advancement, and, as would be expected, these authors note in the larva of *Sipunculus* a great reduction in the prostomial region and a higher grade in

the whole internal organization. The larva of *Sipunculus*, however, should be compared with a larva of *Phascolosoma* immediately after the loss of the prototroch (cf. HATSCHKE's fig. 51 with Fig. 54, 55, 95, of this paper). The mouth in the larva of *Sipunculus* is wide, capacious and nearly terminal, the apical plate thus being crowded slightly backward, whereas in *Phascolosoma* at this stage the mouth is distinctly ventral, the apical plate is terminal, as is generally the case also in Chaetopods, and there is a well-defined prostomium.

#### Comparison with Chaetopods.

If we compare the trochophore of *Phascolosoma* with that of *Amphitrite*, in which the prototroch cells have about the same relative size as in the former, the resemblance between the two forms is most striking. The prototroch in both consists of sixteen primary cells of exactly similar origin; hence they may be regarded as homologous structures. In addition to them there are three secondary prototroch cells in *Phascolosoma* and nine in *Amphitrite*, but, according to MEAD (1897), there is a wide variation in this respect among the Chaetopods. It is thus evident that, since the primary cells of the prototroch in these forms are homologous, the cilia which cover the entire prototroch in a broad adoral band also may be said to correspond. Difficulties arise when we attempt to make comparisons between the preoral and postoral bands of cilia in Sipunculids and in Chaetopods, because we know so little about the exact relations of the cells which bear them. Without this knowledge, comparisons between circlets of cilia must be merely tentative.

The trochophore of *Ph. vulgare*, in respect to the cilia, is probably typical of the Sipunculids. In addition to the adoral cilia of the prototroch cells, it is provided with a postoral circlet of strong cilia almost immediately behind the mouth, and a delicate preoral circlet around the edge of the apical plate. In the latter region only is a prominent circlet developed in *Ph. gouldii*. In *Sipunculus*, on the other hand, the postoral circlet is conspicuous, as it is in *Ph. vulgare*, but according to HATSCHKE's description no preoral band is present. In the trochophore of another Sipunculid, probably *Phymosoma*, which I examined at Naples, I found a postoral circlet of exceedingly long and closely-set cilia. These facts appear to justify the conclusion that the Sipunculid trochophores are directly comparable as regards the cilia to mesotrochal forms of Chaetopods, like *Psymobranchus*.

Besides the resemblance in external form and in the general homology of the prototroch, a still more crucial point of resemblance between *Phascolosoma* and the Chaetopods is the indication of transitory metamerism, which I have observed in the rudiment of the nerve cord and in the mesoblastic bands, in the trochophore of *Ph. gouldii* immediately before metamorphosis. This is so clearly marked in the nerve cord of this species that I feel sure that it is a constant character.

In view of this fact I am inclined to regard the three pairs of lateral bristles, which SELENKA found in *Ph. elongatum* (?) at Villefranche, as indications of metamerism, although they do not occur in the three forms which I studied. A renewed investigation of SELENKA'S variety may show more fundamental signs of metamerism than is furnished by these purely ectodermal structures, which appear to arise, if SELENKA'S account is correct, in a much simpler manner than the setae of Chaetopods.

These evidences of metamerism may be interpreted either as vestiges of a completer metamerism that may have existed in the ancestors of the Sipunculids or, on the other hand, as incipient tendencies of a somewhat primitive organism. If the former supposition be correct, Sipunculids are highly degenerate Annelids that are closely allied to Chaetopods. If the latter view be accepted, they are either primitive Annelids, which stand even nearer the Coelenterata than *Polygordius*, or they constitute a distinct phylum of monomeric Trochozoa.

The idea has been advanced by HEATH (1899) that metamerism in Annelids may have arisen, like the incipient segmentation in *Ischnochiton*, in the dorsal ectoderm of the trunk, and thence have extended laterally to the ventral side. This hypothesis, it is claimed, would account for the unsegmented condition of the ventral nerve cord in *Polygordius*, although there are certainly no signs of early segmentation of the dorsal part of the somatic plate in this form, nor in the Chaetopods. On the other hand, the earliest evidences of metamerism in the ontogeny of the Chaetopods are the rudiments of seta-sacs along the lateral lines of the ectoderm of the trunk, and the simultaneous segmentation of the mesoblastic bands, as has been shown in *Psymmobranchus* (E. MEYER, 1901, p. 256) and in *Nereis* (VON WISTINGHAUSEN, 1891). Metamerism in the Annelids thus makes its first appearance in lateral ingrowths of ectoderm, which

may or may not be accompanied by the segmentation of the mesoblastic bands and of the ventral nerve cord.

The fact that the incipient metamerism in *Phascolosoma* affects chiefly the nerve cord, without any accompanying segmentation of the somatic plate, is not easily reconciled with the idea which HEATH has expressed. Moreover the paired lateral bristles, which SELENKA found in *Phascolosoma*, and which appear to be genuine signs of segmentation, arise along the narrow lateral lines. The dorsal ectoderm is entirely unsegmented.

#### Comparison with the Echiurids.

I agree with HATSCHKE that the Echiurids are Chaetopods. The principal points at which they are differentiated from Sipunculids are:

(1) The formation of the ventral nerve cord from two lateral rudiments,

(2) the character of the retractor muscles,

(3) the terminal position of the anus,

(4) the presence of anal vesicles,

(5) the presence of a head kidney in the trochophore (in *Echiurus*),

(6) the presence of a prostomial proboscis,

(7) the prominent segmentation of the trunk of the trochophore and

(8) the presence of several pairs of nephridia (three or four in *Thalassema*).

(1) The ventral nerve cord in Echiurids, as HATSCHKE (1881) has shown, is established in two parallel rows of cell-groups, the rudiments of ganglia. Thus two independent lateral cords are formed, as in Chaetopods, and secondarily united by the differentiation of a thin middle band from the ectoderm of the mid-ventral line. In Sipunculids, on the other hand, the rudiment of the ventral nerve cord consists of a single median band, as in *Polygordius*.

(2) The ventral retractor muscles in the Echiurids, as described by HATSCHKE and by TORREY (1903), resemble closely those of Chaetopods. Thus in the trochophore of *Eupomatus*, as in Echiurids, ventral longitudinal muscles occur which consist of two parts, one of which is preoral in its attachments, one postoral. The dorsal and ventral retractor muscles of Sipunculids resemble the corresponding muscles of the Molluscs and certain Chaetopods, but have no special resemblance to those of the Echiurids. Indeed one would expect

no similarity, in view of the fact that introversion of the prostomium takes place in the Sipunculids, but not in Echiurids.

(3) The anus in *Sipunculus* and *Phascolosoma* arises from the middle of the dorsal side of the trunk. In this respect Sipunculids resemble *Eupomatus* more than they do Echiurids.

(4, 5) Nothing homologous to the anal vesicles has been demonstrated in Sipunculids, nor have head kidneys been found.

(6, 7) The next two points of difference, that have been urged by earlier writers, have been made less emphatic by my studies on *Phascolosoma*. The young larva of *Phascolosoma* has a distinct prostomium. A still more prominent preoral lobe occurs in a Sipunculid larva, probably of *Phymosoma*, which I studied at Naples. SELENKA found a similar structure in the southern form of *Ph. elongatum*, which he perhaps erroneously described as hollow. The elongated prostomium of the Echiurid, however, appears to have no homologue in the adult Sipunculid. Its position is occupied in *Phascolosoma* by a ciliated sense organ.

Finally, the signs of segmentation in the trochophore of *Phascolosoma* are so much less prominent than the metamerism of the Echiurids, as expressed in the paired lateral nerves of the larva and in the several pairs of nephridia in the adult, as to constitute an additional reason for separating these two groups.

The Echiurid is, in my opinion, a degenerate Chaetopod in which an enormously elongated prostomium has developed, carrying with it the supraoesophageal ganglion and gradually lengthening connectives. TORREY (1903), whose recent studies on the cell lineage of *Thalassema mellita* give an excellent basis for comparison of the Echiurids with other forms, regards them, however, as possibly primitive, citing as evidence in favor of this view the meagre development of the coelomesoblast, the formation of the ectomesoblast from the first quartet, the presence of excretory cells, and the late formation of the anus (p. 217). TORREY'S work shows that a surprising similarity exists between the development of *Thalassema* and that of *Podarke*, a typical Chaetopod with equal cleavage described by TREADWELL (1901), and furthermore that the former presents no distinctly sipunculoid features.

#### Comparisons with Molluscs.

The development of the Sipunculids presents nearly as many points of resemblance to the Molluscs as to the Annelids. This is

particularly true of *Sipunculus*. The embryonal envelop of this form, or serosa, which I have shown (1903) to be simply a highly modified prototroch, and therefore homologous to the velum of Molluscs (cf. MEISENHEIMER, 1901), is cast off bodily during metamorphosis.

The velum (using the term to apply also to cells adjacent to the prototroch region proper) is similarly modified into a membrane having a locomotor and protective function in the Solenogastres (*Dondersia* and *Protonemia*; PRUVOT, 1890 and 1892) and in the Lamellibranchs (*Yoldia* and *Nucula*; DREW, 1899). This organ, like the more typical velum of *Ischnochiton* (HEATH, 1899), of *Teredo* (SIGERFOOS, 1896) and of *Dreissensia* (MEISENHEIMER, 1901), and certain Annelids (*Polygordius*, WILSON, 1890, *Capitella*, EISIG, 1898), is shed during metamorphosis.

In comparing the trochophore of *Sipunculus* (HATSCHKE, 1883) with that of *Chiton*, as described by KOWALEVSKY (1883), one is struck with the similarity between them as regards the invaginations in the posterior lip of the stomodaeum. These infoldings lie in the median plane of the embryo, at the posterior edge of the mouth opening. The outer in each case is a larval glandular organ. In *Sipunculus* it consists of an unpaired duct, at the free end of which a pair of rounded glands are developed out of the epithelial lining of the tubular invagination. The corresponding organ in *Chiton* is a sac-like gland, which opens immediately behind the oral aperture. KOWALEVSKY regards it as the rudiment of the pedal gland. The latter in a heteropod (*Firoloides*, FOL, 1876) is bilobed, and appears to resemble closely the gland in a similar position in *Sipunculus*. The inner invagination, situated behind the first, forms the radular sac in *Chiton*, and corresponds exactly in position to the "Schlundkopf" in *Sipunculus*. A vesicle of mesodermal origin and a pair of clusters of gland cells become associated with the latter. The entire organ entirely degenerates in the larva. Whatever may be the function of the Schlundkopf of *Sipunculus*, its ectodermal part corresponds in form and position to the rudiment of the radular sac, and the accessory glands of the stomodaeum to the pedal gland of Molluscs.

These facts, taken in connection with the general resemblances of the trochophores, lead to the conclusion that the Sipunculids and Molluscs are exceedingly closely related. It further appears that forms which are generally regarded as primitive (Solenogastres,

Protobranchia) possess a highly modified velum. If they are really primitive, the modification of the velum is to be regarded as of cenogenetic rather than of palingenetic significance, which I believe to be true also of *Sipunculus*. In view of the differences between *Sipunculus* and *Phascolosoma* as regards the prototroch, I would venture to predict that typical trochophores, similar to that of *Chiton*, may yet be found among the Solenogastres. *Sipunculus* accordingly is to be regarded neither as a degenerate Mollusc nor as an Annelid, but as a form that is closely allied to the primitive Molluscs and Annelids.

The trochophore of *Phascolosoma* resembles in general the typical trochophore of *Chiton*, *Teredo*, *Patella*, *Dentalium* and other Molluscs, without possessing, so far as I know, any purely molluscan features. On the other hand, the large prototroch cells of *Phascolosoma*, and the postoral cirlet, are distinctly annelid-like.

Taking *Phascolosoma* into account, the Sipunculids resemble in their development the Annelids, particularly the Archiannelida and the Chaetopoda, more than they do the Molluscs, though their relationship to the latter is not distant.

#### Comparison with the Vermidea.

DELAGE et HÉROUARD (1897), in their excellent text book, express the opinion that the Sipunculids are to be regarded as the point of departure of the entire series of worm-like forms which they designate as the Vermidea, whereas the other branch of the "Gephyria", the Echiurids, lead directly to the Annelids. The Sipunculids, with their crown of tentacles, are connected with the Brachiopods, with the Rotifers, and finally with the *Rhabdopleura*, *Cephalodiscus*, *Balanoglossus*, and the Chordata.

LANG (1894) includes the Sipunculids with *Phoronis*, the Bryozoa, and the Brachiopods, in the class which he calls *Prosopygii*.

It is not my purpose in this paper to venture far into the fields of comparative anatomy, or to launch forth upon the treacherous waters of phylogenetic speculation, but I wish merely to express such opinions as I have derived from a comparison of the development of the Sipunculids with that of the other Vermideans.

In the first place my studies seem to show that the Echiurids and the Sipunculids should be separated, the former being Chaetopods, the latter, primitive Annelids, closely allied to the Chaetopods.

It cannot be denied that the Sipunculids show marked resem-

blances to the adult *Phoronis* and to the adult Bryozoa. These resemblances consist chiefly in the appearance of the crown of tentacles, in the position of the anus, the unsegmented body, and in the presence of one or two pairs of nephridia. It is on the basis of these characteristics that LANG constructed the group *Prosopygii*.

But embryology shows that the crown of tentacles of the Sipunculids, which are outgrowths of the preoral lobe, are in no wise homologous with the lophophore of Bryozoa, or with the tentacles of *Phoronis*. In the latter, both the larval and the definitive tentacles, which grow out behind them, are postoral in position, and the epistome represents the prostomium. In the former the extraordinary character of the metamorphosis makes it difficult to establish any homologies whatever, but the epistome appears to correspond to that of *Phoronis*, and the tentacles to the larval, deciduous, tentacles of that form. The position of the anus in the Bryozoa is probably dorsal as in *Phoronis*, but this feature has little value in indicating the affinities of the Sipunculids, for the Priapulids, which LANG considers a the nearest allies of the Sipunculids, have a terminal anus. Finally, I have already pointed out that there is not in the Sipunculids a complete lack of segmentation.

The strongest affinities of the Sipunculids, as shown by their embryology, are with the Annelids, rather than with these aberrant Vermideans. The trochophore of *Phascolosoma* is essentially identical with that of a mesotrochal Annelid, and I am even inclined to think that a closer relationship exists between the Sipunculids and the primitive Molluscs, such as *Chaetoderma*, than with the Vermidean groups represented by *Phoronis*, the Bryozoa and the Brachiopods.

E. MEYER (1904), in a recent speculative inquiry into the origin of the Echinoderms, seeks to show that the hydrocoel in that phylum has arisen from the anterior body cavity of a terebelloid ancestor with resemblances to the "*Prosopygii*" of to-day.

In the *Terebellidae* MEYER'S own observations show that there is an anterior body cavity, consisting of the united cavities of the first five segments, separated by a diaphragm (septum) from a posterior chamber. In brief, the septa in front of the diaphragm, and throughout the greater part of the region behind it, have been suppressed, and a pair of sacs containing diverticula of the anterior cavity extend backward from the sides of the diaphragm. The

definitive hydrocoel of Echinoderms is supposed to be developed from the cavity of the left of these pouches of the diaphragm.

It is of course generally recognized that in *Phoronis* and the Bryozoa a diaphragm divides the coelom into an anterior chamber, or cavity of the lophophore, and a posterior chamber, containing the reproductive elements. MEYER believes that similar conditions are found in the Sipunculids, and assumes that their so-called vascular cavity is equivalent to the cavity of the lophophore. Now it is well known that a striking resemblance exists between the so-called blood-vascular system of the Sipunculids and the water vascular system of the holothurians, particularly the Synaptids. In both a circular canal is found, which communicates in front with the tentacular cavities and behind with diverticula (Polian vesicles of holothurians, intestinal sinuses of Sipunculids). DELAGE et HÉROUARD (1897, p. 15) and CUÉNOT (1900, p. 398) have commented upon this resemblance, and have expressed the opinion that it is due to a secondary adaptation to a life of burrowing in the sand.

However this may be, MEYER follows, in imagination, the evolution of terebelloid stock into the Sipunculids, by degeneration and loss of metamerism, and the development from the latter of *Phoronis* and the Bryozoa. Another branch of the same Annelid stock develops along similar lines until the sipunculid form is nearly reached, when it becomes modified into the ancestor of the Echinoderms.

The scope of this paper does not permit a full account of MEYER'S views. Several questions are suggested by them. The one which is of most immediate interest is this: is there embryological evidence tending to show that the blood vascular system of the Sipunculids corresponds either to the anterior body cavity of Chaetopods, or to the cavity of the lophophore of their Vermidean relatives?

As regards the origin of the blood vascular system of Sipunculids absolutely nothing is known. I have not seen any rudiment of it in the larvae of *Phascolosoma*, and it probably appears very late in the larval, or post-larval, development. Nor have I found any trace of a pair of anterior mesoblastic vesicles, such as MEYER'S hypothesis demands. MEYER, however, makes the interesting guess that the mesodermic vesicle, which HATSCHKE (1883) found in connection with the pharynx (Schlundkopf) of the larva of *Sipunculus*, may be a median, united, pair of anterior coelomic vesicles, and the rudiment of the future blood vascular system. HATSCHKE, however,

not only did not trace this vesicle back to its source, but he states that it degenerates on the ventral side of the oesophagus of the larva, at a stage when the intestinal blood vessel is already visible on the dorsal and left sides of the alimentary tube.

It is of course possible that HATSCHKEK may have overlooked a connection between these two structures, but it is pure assumption to assume, in the face of our present information, that a homology exists between the blood vascular cavity of the Sipunculids and either the anterior body cavity of the Vermidea or that of the Chaetopods.

Whether *Phoronis* and the Bryozoa may have arisen somewhat remotely from terebelloid ancestors does not concern us here. It is sufficient to point out the undeniable fact that the embryology of these animals shows that they are not closely related to the Sipunculids.

Phylogenetic conclusions that are based upon a single system of organs, like the hydrostatic apparatus of the tentacles, without taking into account all the available anatomical and embryological facts that bear upon the problem under consideration, are of little value. Thus, for example, there is apparently a marked resemblance between the *Molpadiidae* and the *Synaptidae*. Both of these families were formerly classed as Apoda, or footless holothurians, because of the absence of ambulacra, the inconspicuous tentacles, and the general form of the body; but a careful study of their entire structure, and a comparison with that of other holothurians, show that these resemblances are a merely superficial adaptation to a life of burrowing in the sand, and that the *Molpadiidae* are exceedingly closely related to the *Cucumariidae*, a family with bushy tentacles and with ambulacra, whereas the Synaptids stand by themselves, remote from other holothurians, their nearest relatives being the *Holothuriidae* (*Aspidochirotae*). (See LUDWIG, 1891, and GEROULD, 1896.)

MEYER'S speculations, though interesting and suggestive, are, I believe, not justified by the facts. The resemblance in the crown of tentacles, the system of canals which are connected with them, and the retractor muscles which cause their involution, are of superficial character, and such as would be expected in diverse forms which live under very similar conditions. Tentacles, and the canals that are connected with them, are extraordinarily unstable, easily modified, structures; and MEYER has taken no account of the multitude of

anatomical and embryological facts which tend to separate the Sipunculids from the Vermidea proper and from the Echinoderms.

### Conclusions.

The superficial resemblance of the larva of *Ph. gouldii*, immediately after metamorphosis, to a rhabdocoelous turbellarian led me at first to consider the possibility of a close relationship between the Sipunculids and the Turbellaria, but after a more precise study of the metamorphosis and of the larval development, I abandoned the idea.

From the comparisons that have here been made the conclusion has been reached that the Sipunculids are either degenerate Annelids, primitive Annelids, or primitive monomeric Trochozoa that are somewhat more closely related to the Annelids than to the Molluscs. The question as to the relationship of the Sipunculids therefore resolves itself thus: (1) are they degenerate or primitive forms, (2) if primitive, should they be classed as Annelids, or as an independent phylum of the Trochozoa?

(1) The Sipunculids, like *Polygordius*, have an unpaired and unsegmented ventral nerve cord, which I believe is to be regarded as the sign of primitive structure. Another primitive character is the retention of the retractor muscles of the trochophore by the adult Sipunculid. These muscles are of such general occurrence in the trochophore of the marine Annelids and Molluscs, that their retention in later life in the Sipunculids indicates clearly, it seems to me, the primitive nature of this group. In brief, the entire organization of an adult Sipunculid is exceedingly simple and trochophore-like. Not only the simple nerve cord and the retractor muscles of the trochophore, but also the single pair of thoracic nephridia, are retained in the adult.

It may be urged, however, that the probable absence of the head kidney in *Sipunculus* and in *Phascolosoma* is an argument against regarding these forms a primitive. As is well known, this organ is found in *Polygordius*, in the Chaetopods generally, and in *Echiurus*, but among the Molluscs it is known to occur only in the Lamellibranchs and a few Gastropods. It has not been observed in the primitive Solenogastres, the Chitones, nor in *Dentalium*. In this state of our knowledge, or ignorance, we are therefore hardly justified in assuming that this nephridium is necessarily found in all primitive Trochozoa.

If, on the other hand, we accept the view that the Sipunculids are degenerate Annelids, how extraordinary it is that they should have lost to such an extent the metamerism of their ancestors! It seems more probable to me that the paired lateral bristles of SELENKA'S larva of *Ph. elongatum*, and the indications of internal metamerism which I have found in *Ph. gouldii*, are an expression of an incipient, rather than of an atavistic tendency. I have been unable to find any traces of segmentation in the trochophore of *Ph. vulgare*, and it is by no means as prominent in *Ph. gouldii* as it is, for example, in the larva of *Echiurus*. The transitory metamerism in *Ph. gouldii* possibly may be due to the compression of the growing trunk within the yolk membrane. When the latter is shed, and the pressure upon the mesoblastic bands and the nerve cord is relieved, segmentation disappears.

(2) The answer to the question, whether the Sipunculids are to be classed with Annelids or as an independent phylum of the Trochozoa, is to be found in the presence or absence of metameric segmentation. The only indications of segmentation in the group, so far as I know, are the three pairs of lateral bristles of SELENKA'S larva, and the transitory metamerism in the rudiment of the nerve cord and in the mesoblast bands in *Ph. gouldii*. On the basis of these evidences of segmentation, we may include the Sipunculids among the Annelids.

I have already shown that they are probably not degenerate Chaetopods, but are more primitive and trochophore-like in their adult structure than the Chaetopods, or even than *Polygordius* and other Archiannelida, which they resemble in the simple structure of the ventral nerve cord. Thus I hold the opinion that the Sipunculids form an offshoot of the annelid stock, that stands nearer the ancestral coelenterate ancestor than do the Archiannelida,<sup>1)</sup> and near the molluscan branch.

---

1) In my preliminary note (1904) I stated the conclusion that the "Sipunculids are to be regarded as forms that have recently sprung from the ancestral Trochozoon". In using the word "recently" I had no intention of referring to the length of time that has elapsed since their differentiation from the hypothetical ancestor of the Trochozoa, but had in mind merely the small amount of modification from the ancestral form which they have experienced. It was an unfortunate expression, since this slight differentiation may have been accomplished during a relatively remote period. When it occurred could, of course, be determined only by the discovery of fossil remains.

## 12. Summary.

Oogenesis and Spermatogenesis. The oogonia and spermatogonia of *Ph. vulgare* and of *Ph. gouldii* become detached in clusters from the ovary and the testis, and fall into the coelomic fluid. The oocyte shows no indications of polarity during its period of growth, the nucleus occupying a central position. The spherules of basichromatin, which are scattered through the nucleus, increase in size and abundance. Granules of oxychromatin become collected together into transitory nucleoli. A dense, finely granular layer of the cytoplasm, which immediately surrounds the nucleus, gradually becomes extended towards the surface of the egg. It is to be regarded as an indication that rapid metabolism is going on in the region of the nucleus. Radiating lines of granules pass outward from this layer through the superficial cytoplasm, and are evidently prolonged into the fine protoplasmic processes, which surround the egg until fertilization has occurred. The chitinous vitelline membrane becomes secreted around the proximal extremities of these processes, and thus the pore-canals of the zona radiata (vitelline membrane) are produced.

The egg of *Ph. elongatum* KEF.<sup>1)</sup> is ovoid, like a hen's egg, more opaque than that of *Ph. gouldii*, which, in turn, contains more yolk than that of *Ph. vulgare*.

Breeding Season and Egg-laying Habits. The breeding season of *Ph. vulgare* at Roscoff extends from the middle of June to the middle of September. That of *Ph. gouldii* at Newport, R. I. begins in the middle of June, and extends to the middle of August, and probably to the middle of September. *Ph. gouldii* seldom can be induced to lay in the laboratories at Wood's Hole, Mass., though the methods employed for keeping the animals are the same as those that I have found at Newport and at Roscoff to be favorable

---

1) This egg is unlike that of the form upon which SELENKA's observations at Villefranche were made, and which he probably wrongly identified as *Ph. elongatum* KEF., for the egg of the southern form is described by SELENKA as spherical. The development of the *Ph. elongatum* of Roscoff, which is evidently the species which KEFERSTEIN (1863) originally described from specimens collected at St. Vaast, on the English Channel, differs also in several respects from that of the Mediterranean form (e. g. in the absence of lateral bristles in the larva). See pag. 124.

for egg-laying, but I have obtained small deposits of eggs at Wood's Hole in August and early in September.

Egg-laying usually occurs between 8 p. m. and 4 a. m. General muscular relaxation and expansion of the body are produced by keeping the animals in darkness during the day. This tends to bring about an earlier segregation of the mature germ cells into the nephridium, and earlier egg-laying, than usual, but these processes have an established rhythm, that is largely independent of present external conditions.

A few hours before egg-laying occurs, the nephridia become distended with a transparent fluid, into which the germ cells are swept from the coelom by the action of the cilia of the nephrostome. The ova in the nephridium have the first polar spindle in metaphase.

Spermatozoa are ejected in cloud-like jets through the nephridiopores. Contact of the spermatozoa with the skin stimulates the mature females in the vicinity, and hastens the deposit of eggs, which are forcibly ejected in showers. Spermatozoa within the coelomic fluid are quiescent, but become motile as soon as they are extruded into the sea water, which stimulates them to activity.

**Maturation and Fertilization.** The bullet-shaped head of the spermatozoon, upon entrance into the cytoplasm, rotates  $180^{\circ}$  about its transverse axis, and a small astrosphere, which contains a minute centrosome, appears at its base in the region of the middle piece. At this time, the protoplasmic processes which surround the egg disappear, and are probably retracted into the cytoplasm. The astrosphere precedes the sperm nucleus to the centre of the egg, while the first polar body is being formed. A deeply-staining rod connects the astrosphere with the nucleus. Having reached the centre of the egg, both sperm nucleus and its centrosome increase greatly in size, but neither of them divides.

The spindle of the first maturation division has ten chromosomes (the reduced number), which have the shape of elongated rings or rods, which lie parallel to its long axis. These rings break apart in the middle by a reduction division, each forming two U-shaped chromosomes, which are characteristic of the second maturation spindle. In the latter, the U-shaped chromosomes lie transversely to the length of the spindle, with the curve of the U touching its equator and with the points directed outward. The chromosomes then become divided, each at the curve of the U, where the spindle

fibres are attached. This is the completion of the process of longitudinal splitting, and is therefore an equational division. Thus, in *Phascolosoma*, the usual order of maturation divisions is reversed. It is an example of what KORSCHULT u. HEIDER, 1890, have called a "Praereductionstheilung".

The sperm nucleus with its large astrosphere awaits in the middle of the egg the female pronucleus. The aster of the latter, which has been derived from the second maturation spindle, becomes smaller, but does not completely disappear. In the middle of the enlarged astrosphere of the sperm nucleus, a minute astrosphere appears, which contains the centrosome, and is immediately surrounded by prominent curved astral fibres. When the two pronuclei meet between the animal pole and the centre of the egg, each is accompanied by its own aster. The position of the respective astrospheres, and the difference in size between the asters which surround them make their identification easy, until equality in size is established between the two. When this occurs, they have already moved to the opposite poles of the plane of contact between the two pronuclei.

Segmentation of the Egg. The most striking features of the cleavage are:

I. The large size of the first quartet of „micromeres”, which in the three quadrants A, B and C (ventral in the embryo) somewhat exceed in size the „macromeres”, or blastomeres at the vegetative pole.

II. The alternating directions of the spindles of segmentation in successive stages up to 48 cells, and in certain regions of the egg still further, which accord completely with the usual type of spiral cleavage.

III. The presence at the active pole in the 48-cell stage of the rosette, cross and intermediate cells, which are characteristic of Annelids, and are represented also in Molluscs and other groups. The rosette and intermediate cells, which are all of nearly equal size, form a Greek cross, which extends across the active (anterior) pole of the egg. The „cross cells” are larger than the others just mentioned, and lie in the angles of this figure. The intermediate cells are formed in the 36-48-cell stage by radial cleavage, which, however, shows a trace of the laetotropic spiral.

Immediately behind these cells, that are destined to form the apical plate of the trochophore, are the sixteen large „primary” cells

of the prototroch, which form a complete girdle around the egg, except that in the mid-dorsal line the cells in the two dorsal quadrants come into contact merely at a point, instead of along a line as is the case at the junctions of the other quadrants.

The cells of the posterior hemisphere at this stage are (1) the daughter cells of the three ventral micromeres of the second quartet (2a—2c), which are to furnish the girdle cells that bear the postoral circlet of cilia in *Ph. vulgare*. (2) the descendants of 2d, the two large cells which give rise to the somatic plate (dorsal in the embryo), (3) the third set of micromeres (3a—3d), which are to form ectoderm, and (4) the common mother cells of both endoderm and mesoderm (3A—3D).

IV. The mesoderm arises from the dorsal representative in the 48-64-cell stage of the fourth group of micromeres (viz. 4d).

V. There is no appreciable segmentation cavity. The trochoblasts flatten out and crowd backwards over the large cells of the somatic plate, and the endoderm cells become covered by the growth of somatic plate in a sort of epibolic gastrulation.

Development of the Embryo into the Trochophore. During this period the apical plate, including the definitive rosette with its sensory flagella, is established. The margin of the apical plate sinks slightly beneath the yolk membrane, as in certain Chaetopods, a process which is similar to that by which the amniotic cavity of the head in *Sipunculus* is formed.

The prototroch is completed by the addition of three secondary prototroch cells, probably the posterior intermediate cells in quadrants A, B, and C.

Growth of the somatic plate extends chiefly laterad and ventrad by bilateral cleavage, spindles appearing synchronously in corresponding cells of the two sides.

The stomodaeum is formed before elongation begins, by an invagination immediately in front of the region of the blastopore, which has been closed by the growth of the somatic plate over it.

The development of the coelomesoblast is described. Two small cells, probably derived from the teloblasts, are situated close to the posterior, mesial, ventral surface of each teloblast, against the endoderm. Similar cells occur in Chaetopods and in Molluscs, where they have been shown to take part in the formation of the wall of the archenteron.

Development of the Trochophore. The trochophores of *Ph. vulgare* and of *Ph. gouldii* are positively phototactic to the direct rays of the sun, as well as to diffuse daylight. The trochophore of *Ph. vulgare* is pelagic in its habits, that of *Ph. gouldii* rises but little above the bottom.

The apical plate consists of a circular area of small cells, in the middle of which is a rosette of four large cells, which bear long flagella. A pair of pigment spots occur in the dorsal side of the apical plate, and the peripheral cells are provided with a circlet of preoral cilia, which are far more prominent in *Ph. gouldii* than in *Ph. vulgare*.

The prototroch consists of nineteen cells, sixteen of which are "primary", three "secondary". They are covered with short adoral cilia. Through the dorsal interruption of the prototroch extends a narrow band of cells, the dorsal cord, which corresponds to a similar band, which underlies the dorsal amniotic canal, in *Sipunculus*.

A postoral circlet of long cilia occurs in *Ph. vulgare*, almost immediately behind the prototroch.

The ventral nerve cord arises as a median unpaired thickening of the ectoderm of the trunk. The supraoesophageal ganglion is formed independently, from the deeper cells of the apical plate. Outgrowths extend forward from the anterior extremity of the ventral nerve cord on each side of the stomodaeum, and unite with the rudiment of the supraoesophageal ganglion, forming the circumoesophageal connectives.

Transitory division of the ventral nerve cord and of the mesoblast into from two to four metameric segments was observed in *Ph. gouldii*.

The retractor muscles are formed from ectomesoblast (primary mesoderm) cells, upon each side of the apical plate, and probably from others in the zone immediately behind the prototroch. They retain connection in front with epithelial sensory cells of similar origin. Two pairs of accessory retractors, derived from ectomesoblast, are associated with the four chief retractors. The circular muscle fibres form a middle sphincter of the body wall. They also arise from primary mesoderm cells.

The proctodaeum is formed in an advanced stage of the trochophore. A terminal process of the solid mass of endoderm grows dorsad, and becomes attached to a cluster of ectoderm cells, which later are invaginated.

Transformation into the Larva occurs at the end of the second day, when the yolk membrane, which has been stretched by the growth of the trunk, is torn open and cast off. The cilia, slipping through the pore canals, are generally uninjured by this process.

The larval cuticula, already of considerable thickness, is formed beneath the yolk membrane before the latter is shed.

The muscular system now includes, besides the chief and accessory dorsal and ventral retractors (in all, eight pairs), three pairs of small neuromuscular rudiments within the trunk, two of which are ventral, one dorso-lateral. The entire apical and prototrochal region is drawn backward by repeated spasmodic contractions of the retractors. Complete introversion of this part of the body takes place as soon as the coelom is established by the splitting of the mesoderm. The circular muscles, particularly the middle sphincter, now become functional.

The prototroch cells degenerate from within outward. Loose masses of yolk granules break off from their inner side, and during the repeated introversions, are left within the coelom of the trunk. Finally the entire cytoplasm of these cells, transformed into yolk granules, and their nuclei also, are passed into the coelomic fluid. The overgrowth of the region vacated by the large prototroch cells takes place chiefly from the dorsal side, backward from the apical plate, and ventrad and forward from the posterior part of the dorsal cord. The process consists partly in cell-division, partly in the flattening and spreading of the cells.

**Larval Development.** The somewhat cylindrical, worm-like larvae creep on the bottom (*Ph. gouldii*), or twirl near it (*Ph. vulgare*). They are opaque from the presence in the coelomic fluid of an abundance of yolk granules, which have been derived from the prototroch cells. Two sorts of coelomic corpuscles also occur in small numbers, the larger of which are probably the free nuclei of the degenerated prototroch cells. They are of the same size as the amoebocytes of the adult. The fate of these larval corpuscles was not traced.

The ventral nerve cord, oesophageal connectives, and supra-oesophageal ganglion now contain fibrillae. The eye spots, the rudiments of the sensory and glandular organs in the skin of the adult, and the larval musculature are described.

The nephridia appear in *Ph. gouldii* at about the sixty-fifth

hour, as ingrowths of ectoderm on each side of the ventral nerve cord, in about the middle of the body. This pair of solid ingrowths is covered with a layer of mesoderm, which is a part of the coelomic epithelium; a cavity appears in the middle of the ectodermal rudiment, and the nephrostome and nephridiopore break through.

The prominent prostomium, flattened on its ciliated, ventral, side, at the end of the first week becomes extended into two lateral flat lobes, upon which in all probability the tentacles are later to be developed.

The yolk granules, which float back and forth in the coelomic fluid during the constant introversion and eversion of the anterior part of the body, are absorbed during the first two weeks, and the larva becomes transparent. The alimentary tube in the young larva is coiled in characteristic fashion, and various points of differentiation appear in it. Both pharynx and rectum are ciliated.

Yellow excretory cells project from the wall of the body into the coelom in *Ph. gouldii*, and yellow granules were observed in the nephridia of *Ph. vulgare*.

The characteristic band of hooks, encircling the anterior end of the body of *Ph. vulgare*, appear at the age of six weeks. Although the adult of *Ph. gouldii* is hookless, young individuals, 3—6 cm in length, are provided with a broad cirlet of hooks like those of the larvae of *Ph. vulgare*, but none could be found upon slightly older specimens.

The larvae show no evidences of metamerism. The paired, awl-shaped bristles, which SELENKA found in the larva of *Ph. elongatum* (?) at Villefranche, do not occur in *Ph. elongatum* at Roscoff.

Comparisons with *Sipunculus* show that the serosa of that form is a highly modified prototroch, that the apical plate with its rosette, dorsal cord of ectoderm in the interruption of the prototroch, and the somatic plate, correspond part by part in the two allied genera. Both *Ph. vulgare* and *S. nudus* have a similar postoral cirlet of cilia in essentially the same position.

The striking differences in development between the two genera are due to the sinking beneath the yolk membrane in *Sipunculus* of the edges of the apical plate, the dorsal cord, and the somatic plate, and the spreading backward and forward, over the sunken areas, of the edges of the flattened prototroch cells. The remnants of the prototroch in *Sipunculus* are shed with the yolk membrane, not passed into the coelom as in *Phascolosoma*.

The conditions that are found in *Sipunculus* could have arisen only from forms like *Phascolosoma* and the mesotrochal Chaetopods with large, but unmodified, prototroch cells. Adaptation of the larva to active pelagic life, accompanied by loss of yolk, would account for the modifications that have appeared in the development of *Sipunculus*.

Comparisons with Chaetopods show that striking resemblances exist between the mesotrochal trochophore of *Amphitrite*, of *Psygmobranchus*, etc., and that of the Sipunculids.

Evidences of metamerism appear in the development of *Phascolosoma*, viz. paired lateral bristles (according to SELENKA'S account of a form found at Villefranche) and transitory internal metamerism in the rudiment of the nerve cord and mesoblastic bands in *Ph. gouldii*, but it should be noted that the rudiment of the nerve cord in Sipunculids is unpaired, unlike that of *Echiurus* and other Chaetopods.

Echiurids are probably degenerate Chaetopods, though there is some evidence that they may be primitive. Sipunculids differ from them in the unpaired rudiment of the nerve cord, in the character of the retractor muscles, position of the anus, absence of anal vesicles, and less evident and fewer transitory somites in the trochophore. The Sipunculids show in their development no stronger resemblances to the Echiurids than to other Chaetopods.

Comparisons with Molluscs. The trochophores of Sipunculids resemble closely those of certain of the more primitive Molluscs. The modifications of the prototroch in *Sipunculus* are strikingly similar to modifications of the velum in Solenogastres and in certain primitive lamellibranchs. The invaginations in the posterior lip of the stomodaeum in *Chiton*, and other molluscs, correspond in form and position to similar infoldings in the trochophore of *Sipunculus*, viz. an anterior (glandular organ) and a posterior (radular sac in *Chiton*, Schlundkopf in *Sipunculus*).

Sipunculids are closely related to the more primitive molluscs, though they resemble still more completely the Archiannelida and the Chaetopods.

Comparisons with Vermidea. Sipunculids are much less closely connected with *Phoronis*, Bryozoa and the Brachiopods than with Echiurids and other chaetopods, the development of these vermideans being widely aberrant from that of Annelids and Molluscs.

There is no embryological evidence at present in support of

E. MEYER'S view that the blood vascular system of the Sipunculids corresponds to the anterior body-cavity of the Chaetopods, or to the cavity of the lophophore of *Phoronis* and the Bryozoa, or to the hydrocoel of the Echinoderms.

Conclusions. That the Sipunculids are probably primitive forms is shown by their unpaired, unsegmented, ventral nerve cord, by the retention in the adult of the principal retractor muscles of the trochophore, and of the single pair of thoracic nephridia. The entire organization of the adult is exceedingly simple and trochophore-like.

The transitory metamerism of the trochophore of *Ph. gouldii* is not necessarily to be interpreted as a sign of degeneration from a fully segmented type, but it may, and probably does, indicate merely a near relationship to that type, an incipient tendency toward metamerism.

Sipunculids are Annelids that are closely allied to the Chaetopods and to primitive molluscs, but are even simpler in structure than the Archannelida.

### 13. Appendix.

#### A. Generic characters of *Sipunculus* and *Phascolosoma*.

The name *Phascolosoma gouldii* KEFERSTEIN has been employed in this paper instead of *Sipunculus gouldii* POURTALÈS, because the basis of distinction between these two genera, which was made by SELENKA (1883—1884) and followed by ANDREWS (1890), breaks down when applied to this species. That is to say, the mere division of the longitudinal musculature of the body wall into distinct bands is a wholly insufficient reason for separating *Ph. gouldii* from its close ally *Ph. vulgare*, which it strikingly resembles in external features and internal structure, not only in the adult condition, but also throughout the course of its embryonic and larval development. On the other hand *Ph. gouldii* and *Ph. vulgare* differ widely from *S. nudus* in external features, in several points in internal structure (vide WARD, 1897, p. 177), and especially in their development. A thorough revision of the *Sipunculidae* is needed, which shall take into consideration embryological facts, such as the difference in structure and fate of the prototroch, as well as fundamental differences in adult structure.

The distinctive features of *Sipunculus* may be briefly summarized as follows: a tentacular fold is present, without isolated tentacles; a median-dorsal unpaired epithelial tube in the adult opens upon the surface, immediately behind the tentacular fold, and leads backward to a cerebral sense organ, which is situated anterior and ventral to the brain; bicellular glands occur in the skin, but no hooks are found in the integument of the introvert. The prototroch cells of the embryo become modified into an embryonal envelop, which is cast off with the vitelline membrane.

*Phascolosoma* has numerous flattened, isolated, finger-shaped tentacles, a ciliated sense organ (nuchal organ), situated on the surface immediately dorsal to the circlet of tentacles, and probably homologous to the cerebral organ of *Sipunculus*, a pair of tubes, leading to pigmented or unpigmented photic organs situated on the dorsal surface of the brain. no bicellular glands in the skin, recurved hooks in the introvert either in the adult or at some period in the development. The yolk-laden prototroch cells of the trochophore degenerate, and their substance passes into the newly formed coelom of the young larva.

### B. Methods.

Living *Phascolosomas*, that are removed from the water and covered with a mass of wet eel-grass, remain in a fresh condition even after several hours of transportation. They should be washed free from mud, and placed in large crystallizing dishes full of fresh sea-water. The dishes may be placed either at the bottom of an aquarium, in such positions that the delivery tube shall not send a current directly upon the worms, or the water in the crystallizing dishes may be aerated by a gentle air-stream. An aquarium like those at Roscoff, constructed with an upright escape tube, which passes through the bottom of the tank, and which may be easily raised or lowered, is indispensable, for the water in the aquarium thus may be easily kept at a constant low level, and the aquarium may be cleaned quickly without being moved. The dishes which contain the worms should be frequently cleansed of the muddy sand and fecal matter that are voided by the worms. *Phascolosoma* rarely lays during the first night after its capture. On the second night, when egg-laying is usually to be expected, the intestines have been nearly emptied, and eggs that are free from dirt may be taken from the bottom of the glass dishes.

When egg-laying begins, great care should be taken to avoid an excess of sperm. When a shower of eggs is thrown out by a female, it is well to catch them in a small dish before they have time to settle, and to transfer them into a large quantity of fresh sea-water. Otherwise, if the water is white with sperm, superfetation is likely to occur, or the embryos later become covered with a growth of bacteria.

**Artificial Fertilization.** Large individuals should be opened, and the contents of the coelom of each allowed to fall into a small vessel of sea-water. When a female with an abundance of eggs is found, the maturer oocytes should be allowed to settle to the bottom, whereas the smaller oocytes and coelomic corpuscles should be decanted after a few seconds, and before they have had time to sink. After several washings, the eggs will be ready for fertilization.

The vessels into which the coelomic fluid of males have fallen should stand for several minutes, until the coelomic corpuscles have settled. A small quantity of water is then to be poured from the top of each vessel that proves on examination to contain active spermatozoa. This mixture of active sperm from several individuals should be added sparingly to the dishes which contain ova. In a successful fertilization a very small proportion of the eggs will be found to develop.

By this method, one is able to study in the daytime the cleavage of the beautifully transparent egg of *Ph. vulgare*. Owing to the difficulty in distinguishing with certainty the poles of the egg after the four-cell period, I was obliged to begin each series of observations with this stage. This makes it necessary to keep the egg under continuous observation for five or six hours, in order to carry the cleavage to the 48-cell stage. I did this by encircling the eggs with a soft thread which supported the cover glass, while a free end served as a wick to supply fresh seawater to replace that which was lost by evaporation. Eggs thus treated live only four or five hours, owing to the increasing salinity of the sea-water in the preparation. ZIEGLER'S compressorium, or some similar apparatus, is therefore desirable for observing the later stages.

For cytological work in which it is desirable to have a large proportion of the eggs fertilized, it is necessary to await a deposit of mature eggs by the female, or to secure an individual in which the nephridia are distended with eggs. I have frequently found,

in the late afternoon, males of *Ph. vulgare* in which the nephridia, full of sperm and enormously elongated, could be distinguished through the translucent walls of the body. The nephridia of females in this condition, however, are rarely visible through the body-wall.

Rearing of the Larvae. When the trochophores have risen to the surface of the aquarium they should be transferred to a crystallizing dish of fresh sea-water, so that they may descend to a clean bottom after metamorphosis. Thereafter it is only necessary to siphon or pour off the water once or twice each day, and to keep the dishes covered. The use of *Ulva* and other algae, as ordinarily employed, is not to be recommended, for they serve only to foul the bottom of the aquarium, which should be kept scrupulously clean. The young worms get sufficient oxygen from the large volume of fresh sea-water in which they should be kept. Thus, by transferring the larvae occasionally to clean dishes, they will live for a month or more in excellent condition. By the end of the second week the yolk supplies are nearly exhausted, and growth would probably be facilitated if the larvae could be reared thereafter in muddy sand, but I have never succeeded in finding again specimens that I had placed under such conditions.

Fixing Fluids. LANG'S formula of three parts of 5% solution of corrosive sublimate in sea-water, plus one part of glacial acetic acid, was used with excellent results in preparing eggs for the study of maturation and fertilization. HERMANN'S platino-aceto-osmic mixture was also found useful, though not so reliable as the aceto-sublimate mixture.

For the study of cleavage, eggs were fixed in the following solutions: micro-nitric, PERENYI'S, aceto-sublimate, FLEMMING'S, and saturated solution of corrosive sublimate in sea-water. The difficulty of staining after the use of any of these reagents will be discussed below.

In studying the trochophores and larvae, aceto-sublimate, HERMANN'S platino-aceto-osmic, and PERENYI'S mixtures gave excellent results. Saturated solution of corrosive sublimate, used without acetic acid, is not to be recommended. In order to fix the larvae in extended condition, it is necessary to use the fixing fluid hot, or to stupify the animals with some anaesthetic. I have used chloral hydrate for this purpose with good results.

Staining. No satisfactory nuclear stain for the early stages of cleavage was obtained after any of the fixing fluids mentioned

above, though the stains and methods of staining employed were very numerous. FLEMMING's fluid for one minute, followed immediately by ORTH's picrocarminate of lithium, and aceto-sublimate, followed by MAYER's acid haemalum (or haemacalcium), are noteworthy as producing slight, though still unsatisfactory, nuclear stains.

The later stages of cleavage are more susceptible to differential staining than the earlier, and fairly good whole preparations in balsam can be made of the trochophores.

For the study of cleavage I therefore recommend first of all the living egg, in default of that, unstained eggs, mounted in glycerine. Since the thick and highly-refractive yolk membrane renders the microscopic image of the egg indistinct in balsam and even in glycerine preparations, it may be removed by using a 3% LABARRAQUE'S solution, which dissolves the membrane in about two hours. If used with extreme care, with the eggs previously properly fixed, it will not injure the protoplasm, and may be found useful.

For staining sections of eggs, trochophores, and larvae I have used principally HEIDENHAIN'S iron haematoxylin. For whole mounts any good haematoxylin stain may be used. I have found a supplementary staining with picric acid useful in differentiating the yolk, with which the coelom of the larva is filled.

For orienting and embedding embryos, I have found of great value R. W. HOFFMANN'S (1898) modification of PATTEN'S method, which consists in orienting specimens on rectangular bits of glass in droplets of a mixture composed of collodion and clove oil, and fixing with xylol or benzole.

### Literature.

- ANDREWS, E. A., 1890, Notes on the anatomy of *Sipunculus gouldii*, POURTALÈS, in: *Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ.*, Vol. 4, No. 7.
- CHILD, C. M., 1900, The early development of *Arenicola* and *Sternaspis*, in: *Arch. Entw.-Mech.*, Vol. 9.
- COE, W. R., 1899, Development of the pilidium of certain Nemerteans, in: *Trans. Connecticut Acad.*, Vol. 10.
- CONKLIN, E. G., 1897, The embryology of *Crepidula*, in: *J. Morph.*, Vol. 13.
- CUÉNOT, L., 1900, Le Phascolosome (*Ph. vulgare*), in: BOUTAN, *Zoologie descriptive*, Vol. 1, chap. 14, p. 386—422, Paris.
- DREW, G. A., 1899, Some observations on the habits, anatomy and embryology of members of the Protobranchia, in: *Anat. Anz.*, Vol. 15, No. 24.
- EISIG, H., 1898, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 13.
- FOL, H., 1876, Études sur le développement des Mollusques. Hétéropodes, in: *Arch. Zool. expér.*, Vol. 5.
- GAMBLE, F. W., and F. W. KEEBLE, 1900, *Hippolyte varians*: a study in colour-change, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, (N. S.), Vol. 43, No. 172.
- GEROULD, J. H., 1896, The anatomy and histology of *Caudina arenata* GOULD, in: *Bull. Mus. comp. Zool.*, Vol. 29; and *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, Vol. 27.
- , 1903, Studies on the embryology of the Sipunculidae, I. The embryonal envelope and its homologue, in: MARK Anniversary Volume, Art. 22.
- , 1904, The development of *Phascolosoma*, Preliminary Note, in: *Arch. Zool. expér.*, (4), Vol. 2, Notes et Revue, No. 2.
- GRIFFIN, B. B., 1899, Studies on the maturation, fertilization and cleavage of *Thalassema* and *Zirphaea*, in: *J. Morph.*, Vol. 15, No. 3.

- HATSCHEK, B., 1878, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 1.
- , 1881, Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus etc., *ibid.*, Vol. 3.
- , 1883, Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus, *ibid.*, Vol. 5.
- HEATH, H., 1899, The development of Ischnochiton, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat.
- HENKING, H., 1891, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten, II. Pyrrhocoris, in: Z. wiss. Zool. V. 51.
- HERTWIG, O., 1880, Die Chaetognathen; eine Monographie, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 14.
- HEYMONS, R., 1893, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea, in: Z. wiss. Zool., Vol. 56.
- HOFFMANN, R. W., 1898, Zur Orientirung kleinster mikroskopischer Objecte, in: Z. wiss. Mikrosk., Vol. 15.
- HOLMES, S. J., 1900, The early development of Planorbis, in: J. Morph., Vol. 16.
- KEFERSTEIN, W., 1863, Untersuchungen über niedere Seethiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12.
- KLEINENBERG, N., 1886, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus, *ibid.*, Vol. 44.
- V. KLINCKOWSTRÖM, A., 1897, Beiträge zur Kenntniss der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 48.
- KOFOID, C. A., 1894, On some laws of cleavage in Limax, in: Proc. Amer. Acad. nat. Sc. (N. S.), Vol. 21.
- KORSCHULT, E., und K. HEIDER, 1890, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Specieller Theil, Jena.
- , 1902—1903, idem, Allgemeiner Theil, Jena.
- V. KOSTANECKI, K., u. A. WIERZEJSKY, 1896, Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 47.
- KOWALEVSKY, A., Embryogénie du Chiton Polii (PHILIPPI) avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons, in: Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Vol. 1, No. 5.
- LANKESTER, E. R., 1877, Notes on the embryology and classification of the animal kingdom, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 17.
- LILLIE, F. R., 1899, Adaptation in cleavage, in: Wood's Hole biol. Lectures, Boston, Mass.
- LUDWIG, H., 1891, Ankyroderma musculus, eine Molpadiide des Mittelmeeres, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51.
- MEAD, A. D., 1897, The early development of marine Annelids, in: J. Morph., Vol. 13.

- MEISENHEIMER, J., 1901, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* PALL., in: Z. wiss. Zool., Vol. 69.
- METSCHNIKOFF, E., 1869, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), Vol. 14, No. 8.
- MEYER, E., 1887, Studien über den Körperbau der Anneliden, 1—3, in: Mitth. zool. Station Neapel, Vol. 7.
- , 1888, idem, 4, *ibid.*, Vol. 8.
- , 1901, idem, 5, *ibid.*, Vol. 14.
- , 1904, Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulacralen Wassergefäßsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
- MICHAELIS, L., 1897, Die Befruchtung des Tritoneies, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 48.
- NICKERSON, M. L., 1899, Intracellular canals in the skin of *Phascolosoma*, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat.
- , 1901, Sensory and glandular organs in *Phascolosoma gouldii*, in: J. Morph., Vol. 17.
- PAULMIER, F. C., 1898, Chromatin reduction in the Hemiptera, in: Anat. Anz., Vol. 14.
- , 1899, The spermatogenesis of *Anasa tristis*, in: J. Morph., Vol. 15, Suppl.
- PRUVOT, G., 1890, Sur le développement d'un Solenogastre, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 111.
- , 1892, Sur l'embryogénie d'une *Proneomenia*, in: *ibid.*, Vol. 114.
- ROBERT, A., 1902, Recherches sur le développement des Troques, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 10.
- SELENKA, E., 1875, Eifurchung und Larvenbildung von *Phascolosoma elongatum* KEF., in: Z. wiss. Zool., Vol. 25.
- , 1883—1884, Die Sipunculiden, in: SEMPER's Reisen Philippinen, Th. 2, Vol. 4.
- SIGERFOOS, C. P., 1896, Notes on the organization of the larva and the postlarval development of Ship-worms, in: Johns Hopkins Univ. Circ., No. 126.
- SOBOTTA, J., 1895, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 45.
- TORREY, J. C., 1902, The early development of the mesoblast in *Thalassema*, in: Anat. Anz., Vol. 21, No. 9.
- , 1903, The early embryology of *Thalassema mellita* (CONN), in: Ann. New York Acad. Sc., Vol. 14.
- TREADWELL, A. L., 1901, The cytogeny of *Podarke obscura* VERRILL, in: J. Morph., Vol. 17.
- WARD, H. B., 1891, On some points in the anatomy and histology of *Sipunculus nudus* L., in: Bull. Mus. comp. Zool., Vol. 21, No. 3.

- WILSON, E. B., 1890, Origin of the mesoblast-bands in Annelids, in: J. Morph., Vol. 4.  
 —, 1892, The cell lineage of Nereis, *ibid.*, Vol. 6, No. 3.  
 —, 1895, Atlas of fertilization and karyokinesis, New York.  
 —, 1898, Cell lineage and ancestral reminiscence, in: Ann. New York Acad. Sc., Vol. 11.  
 v. WISTINGHAUSEN, C., 1891, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii, Th. 1, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 10.

---

### Explanation of Plates.

---

All figures were drawn with the aid of the ABBÉ camera lucida.

#### Abbreviations.

- an* anus  
*ast* ♂ astrosphere of the sperm nucleus  
*ast* ♀ astrosphere of the egg nucleus  
*bl'po* blastopore  
*cd. d* dorsal cord of ectoderm  
*cl. ful* yellow chlorogogue cells  
*cl. rpr* reproductive cells  
*coel* coelom  
*con't. cre'oe* circumoesophageal connective  
*cp'cl. coel* coelomic corpuscle  
*ere. p'or* postoral circlet of cilia, or cells bearing these cilia  
*ere. pr'or* preoral circlet of cilia  
*cta* cuticula  
*e* small cells probably derived from a telomesoblast  
*ec'drm* ectoderm  
*en'drm* endoderm  
*en'drm. d* large median-dorsal endoderm cell  
*gn* supraoesophageal ganglion  
*ms'drm* coelomesoblast  
*mu. cre* circular muscle fibres  
*mu. oe* muscle fibres attached to the oesophagus  
*mu. ret* muscle fibres attached to the rectum  
*mu. rtr. ac* accessory retractor muscles  
*mu. rtr. d* dorsal retractor muscle  
*mu. rtr. v* ventral retractor muscle  
*n'mu. a. v* antero-ventral neuromuscular organ  
*n'mu. d. l* dorso-lateral neuromuscular organ

- n'mu. v. l* ventro-lateral neuromuscular organ  
*nph* nephridium  
*nph'po* nephridiopore  
*nph'st* nephrostome  
*nu* ♂ sperm nucleus  
*nu* ♀ egg nucleus  
*nu. pr'trch* nucleus derived from a prototroch cell  
*n. v* ventral nerve cord  
*oc* eye spot  
*os* mouth  
*pap* papilla of an epidermal organ  
*pre'd* proctodaeum  
*pr'trch* prototroch. or cells bearing the prototroch (adoral cilia)  
*ros* rosette  
*stm'd* stomodaeum  
*tab. apx* apical plate  
*tab. so* somatic plate  
*rt* yolk granules  
*z. r* zona radiata (vitelline membrane).

## Plate 4.

The figures were drawn from sections of eggs that had been fixed by the following mixtures: Fig. 10, 16 and 19 HERMANN's platino-aceto osmic; Fig. 17, picro-nitric; the remaining figures, sublimate acetic. The sections were stained with iron-haematoxylin, except that shown in Fig. 1, in which case borax carmine was used. Fig. 1—6 and 17 are of *Ph. gouldii*, the others are of *Ph. vulgare*.

Fig. 1. Ovarian egg, showing an astrosphere. 1460 : 1.

Fig. 2. Egg from the coelom, showing the inner and outer layers of cytoplasm and a thin yolk membrane. 1020 : 1.

Fig. 3. Chromosomes of the first maturation spindle, as viewed from the side. 2500 : 1.

Fig. 4. Similar to Fig. 3.

Fig. 5. Chromosomes of the first maturation spindle, as seen in a cross section of the spindle. 2500 : 1.

Fig. 6. First maturation spindle. 880 : 1.

Fig. 7. Late anaphase of the first maturation spindle. Twenty-one minutes after fertilization. 2500 : 1.

Fig. 8. Budding off of the first polar body. The sperm nucleus is also visible. Twenty-one minutes. 670 : 1.

Fig. 9. Reconstruction of the spindle after the formation of the first polar body. Twenty-one minutes. 670 : 1.

Fig. 10. Second polar spindle and sperm nucleus with enlarged astrosphere near the centre of the egg. Thirty-five minutes. 1580 : 1.

Fig. 11. Chromosomes of the second polar spindle in metaphase, as seen in a section oblique to the long axis of the spindle. 2500:1.

Fig. 12. Second polar spindle in anaphase. 2500:1.

Fig. 13. Rotation of spermatozoon. Sixteen minutes after the approach of the spermatozoon. 1460:1.

Fig. 14. Path of modified protoplasm left by the sperm nucleus. Twenty-five minutes. 670:1.

Fig. 15. Egg of the same age as in Fig. 14. 670:1.

Fig. 16. Forty minutes after fertilization, showing enlarged sperm aster and nucleus. 670:1.

Fig. 17. Egg of *Ph. gouldii*, immediately before the union of the two pronuclei. 670:1.

Fig. 18. Similar stage in *Ph. vulgare*. Fifty minutes after fertilization. 670:1.

Fig. 19. Conjugation of pronuclei. Fifty-five minutes. 670:1.

#### Plate 5.

The figures were drawn from the living egg of *Ph. vulgare*, with a magnification of 328 diameters.

Fig. 20—25 show the changes in quadrants *A* and *B* in a living egg, seen from the side. The chief axis in the eggs in this series of figures is not precisely vertical, the active pole lying in each  $10^{\circ}$ — $15^{\circ}$  to the left of the mid-vertical line. Fig. 20 two cells; Fig. 21 four cells; Fig. 22 eight cells; Fig. 23 sixteen cells; Fig. 24 twenty-four cells, six in each quadrant, of which two apical cells and two trochoblasts are in the active hemisphere. Fig. 25. Trochoblasts,  $1a^{2.1}$  and  $1a^{2.2}$ , about to divide to form primary cells of the prototroch.  $2a$  and  $2b$  are about to give off minute cells to the left.

Fig. 26. Side view of living egg to show quadrants *C* and *D* in the four-cell stage.

Fig. 27. The same. Eight-cell stage.

Fig. 28. *C* quadrant. 16-cell stage.

Fig. 29. The same, 28-cell stage; posterior trochoblast flattens out and covers  $2c$ .

Fig. 30. Posterior hemisphere, 16—28-cell stage.

Fig. 31. The same egg, 28 cells.

Fig. 32. Active pole, 8—16-cell stage.

Fig. 33. 15-cell stage, active pole.

Fig. 34. 16—28-cell stage, active pole. The same egg as that shown in Fig. 32 and 35.

Fig. 35. 32—48-cell stage, showing the beginning of the formation of the rosette by the laetropic division of  $1a^{1.1}$ — $1d^{1.1}$ . This has been

accomplished in quadrants *C* and *D*,  $1c^{1.1.1}$  and  $1d^{1.1.1}$  being rosette cells. The "intermediate" cells are being formed by the division of quartet  $1a^{1.2}$ — $1d^{1.2}$ , spindles being seen in  $1b^{1.2}$  and  $1c^{1.2}$ . Compare with Text Fig. C, which shows the completed rosette in this same egg.

Fig. 36. *D* quadrant in 8—16-cell stage.

Fig. 37—39. Development of *D* quadrant, and formation of *4d*, drawn from a single egg.

#### Plate 6.

Drawings of actual sections of embryos of *Ph. vulgare* with the exception of Fig. 41, which is a surface view. The magnification of each figure is 790:1.

Fig. 40a. Parasagittal section of an embryo fourteen and a half hours old, showing the blastopore, somatic plate and dorsal cord (in the interruption of the prototroch). The nucleus of the pole cell of the mesoderm, lying in the adjacent section, is drawn in dotted lines. Three coelomesoblast cells and the two small entomesoblast cells, which are connected with the pole cell, are shown.

Fig. 40b. Sagittal section of the same embryo, showing no mesoderm. A large dorsal endoderm cell, flattened laterally, separates the two mesoderm bands, one of which is shown in Fig. 40a.

Fig. 41. Surface view of the somatic plate of an embryo fourteen and a half hours old, killed with PERENYI's fluid and mounted unstained in glycerine. This shows, somewhat diagrammatically, the principal cells and the bilateral cleavage of the somatic plate. The mesoderm cells of the left side are drawn in dotted lines.

Fig. 42. Frontal section immediately dorsal to the blastopore of an embryo fourteen and a half hours old, showing the three more dorsal mesoderm cells of each side and, in dotted lines, the pole cells, which lie at a lower level. The larger cells of the somatic plate are undergoing bilateral cleavage.

Fig. 43. Obliquely sagittal section of an embryo twenty-four hours old, showing the establishment of the stomadaeum, a mesoderm band, prototroch, somatic plate, etc.

Fig. 44. Part of a longitudinal section of an embryo twenty-four hours old, showing the origin of a (ventral) retractor muscle from cells of the apical and somatic plates, adjacent to the prototroch.

Fig. 45. Cross section of an embryo twenty four hours old, showing prototroch, mesoderm bands already split into somatopleure and splanchnopleure, endoderm, and dorsal cord of ectoderm.

#### Plate 7.

Trochophores and larvae of *Ph. vulgare*, drawn from living specimens, except Fig. 47, 48 and 49.

Fig. 46. View of the anterior hemisphere of a trochophore of thirty-three hours, showing structures which appear at a deep focus, viz. dorsal cord, pigment spots, apical sense organ, stomadaeum, etc. 280 : 1.

Fig. 47. Similar view of a slightly older embryo (thirty-six hours), showing the nineteen cells of the prototroch, the apical plate, definitive rosette and dorsal cord of ectoderm in the interruption of the prototroch. Drawn from a preparation. 300 : 1.

Fig. 48. Frontal section of a trochophore (thirty-nine hours) to show the origin of the dorsal retractor muscles. 280 : 1.

Fig. 49. Ventro-lateral view of an embryo, forty-five hours old, showing adoral and postoral cilia, etc. 300 : 1.

Fig. 50. Ventral view of a trochophore about forty hours old. 300 : 1.

Fig. 51. Embryo of about fifty-three hours, undergoing metamorphosis and in the act of casting off the yolk membrane (*z. r.*). 300 : 1.

Fig. 52. Dorsal view of an embryo of forty-nine hours, undergoing metamorphosis. The yolk membrane has been shed, and the prototroch cells are degenerating; their substance is gradually being taken up by the coelom in the form of yolk granules. 300 : 1.

Fig. 53. Similar view of a slightly older embryo in which the annular enlargement, due to the prototroch has nearly disappeared, the cells of the latter having degenerated completely. 300 : 1.

Fig. 54. Side view of a slightly older embryo (sixty hours). 280 : 1.

Fig. 55. Parasagittal section of a larva of sixty hours.

Fig. 56. Side view of a larva three weeks old, showing supraoesophageal ganglion, ventral nerve cord, lateral nerves, alimentary tube, retractor and circular muscles, nephridium, surface papillae, prostomial lobes, etc. 280 : 1.

Fig. 57. Similar view of an older larva of five weeks and six days, showing internal organization and hooks on the introvert. 280 : 1.

Fig. 57a. View of the mouth and lobes of the prostomium from in front. 280 : 1.

Fig. 58. Nephridium of a larva five weeks old, as seen in an optical section of the wall of the body. 400 : 1.

#### Plate 8.

Trochophores and larvae of *Ph. gouldii*. Magnification 384 : 1, except that of Fig. 63, which is 1200 : 1. All figures are from living specimens, except Fig. 63.

Fig. 59. Surface view of trochophore, twenty hours after fertilization of the egg. No eye spots have yet appeared.

Fig. 60. Side view of trochophore 36—40 hours old, showing adoral band of cilia, in front of which a preoral band is being formed, apical flagella, stomadaeum, and one of the pigment spots. The cuticula is being secreted beneath the striated yolk membrane.

Fig. 61. Optical section of yolk membrane of an unfertilized egg.

Fig. 62. Trochophore forty-eight hours old, showing circlet of long preoral cilia, proctodaeum, etc.

Fig. 63. Longitudinal section through the proctodaeum of a larva, immediately after metamorphosis, showing a slight invagination.

Fig. 64. Trochophore of the same stage that is shown in Fig. 62, viewed from the side, and slightly compressed to show the coelom, in which yolk granules have already appeared. The dorsal pair of retractors have begun to act, and cause a twitching of the body wall at the point indicated by the arrow. The larval cuticula is present beneath the yolk membrane.

Fig. 65. Side view of larva immediately after metamorphosis and sixty hours after fertilization of the egg. The specimen was somewhat compressed. The future introvert lies in front of the arrow. Partial introversion now takes place.

Fig. 66. Side view of a larva, five days old.

#### Plate 9.

The figures are all of *Ph. gouldii*.

Fig. 67. Parasagittal section of an embryo during metamorphosis. Masses of yolk granules are breaking away from the degenerating prototroch cells and are passing backward into the newly formed coelom. The dorsal and ventral retractors are represented in a state of partial retraction. 280 : 1.

Fig. 68. Surface view of a slightly older stage than that shown in Fig. 67 (forty-three hours old), showing the casting off of the yolk membrane. 280 : 1.

Fig. 69. Trochophore of thirty-six hours. This figure has the same magnification as Fig. 70, 72, 73, 76 and 77, and is introduced to show the relative size of the trochophore and larva. 230 : 1.

Fig. 70. Larva, six and a half days. The yolk granules and other corpuscles that are found in the coelom have been almost entirely omitted in the drawing, which was made from a preparation. 230 : 1.

Fig. 71. Larva, nine days. 280 : 1.

Fig. 72. Larva, seventeen days. Yellow excretory cells begin to appear on the inner surface of the body wall. 230 : 1.

Fig. 73. Larva, twenty days. 230 : 1.

Fig. 74. Yellow excretory cells, which project into the coelom from the inner surface of the wall of the body. Areas of adhesion to the body wall are indicated by\*. 680 : 1.

Fig. 75. Optical section of the nephridium of a larva of twenty-four days. The ciliated nephrostome is shown. No nephridiopore could be detected. Area of attachment is at\*. 680 : 1.

Fig. 76. Larva, thirty days. 230 : 1.

Fig. 77. Larva, thirty days, with the posterior part of the body in a somewhat contracted condition. 230 : 1.

Fig. 78. Larva, nineteen days, with the introvert retracted, showing epidermal papillae, circular muscles, reproductive cells, etc. Drawn from a preparation. 230 : 1.

Fig. 79. Yolk granules from the coelom of a young larva of sixty-five hours. 900 : 1.

Fig. 80. a. Coelomic corpuscles (nuclei of prototroch cells) from a larva of eighty hours. b. Coelomic corpuscles from a larva of six and a half days. c. Small coelomic corpuscles from a larva of thirteen days. Magnification of all is 900 : 1.

Fig. 81. Corpuscles from the coelom of an adult *Phascolosoma*, for a comparison of the size with that of the larval corpuscles shown in Fig. 80. 900 : 1.

#### Plate 10.

Sections of the trochophores of *Ph. vulgare* and of *Ph. gouldii*.

Fig. 82—84. Series of cross sections of the trochophore of *Ph. vulgare*, forty-six and a half hours old. 455 : 1.

Fig. 82. Cross section through the region of the stomodaeum and of the prototroch cells.

Fig. 83. Cross section through the region of the postoral circling, showing nuclei of the retractor muscles lying in groups within the coelom, the ventral nerve cord, etc.

Fig. 84. Cross section through the region of the trunk.

Fig. 85. Tangential section, showing the superficial cells in the equatorial region in a trochophore of *Ph. vulgare* of forty-four and a half hours. Behind the large yolk-laden cells of the prototroch are shown the two parts of the middle sphincter muscle, between which lies a row of cells which bear the postoral circling of cilia. 830 : 1.

Fig. 86. Nearly sagittal section of an elongated trochophore of *Ph. gouldii*, fifty-one hours old, showing the ruptured yolk membrane, cuticula, segmented rudiment of the ventral nerve cord, etc. 455 : 1.

Fig. 87. Parasagittal section of a slightly older trochophore (*Ph. gouldii*, 57 hours) showing segmentation of the coelomesoblast, etc. 455 : 1.

Fig. 88. Parasagittal section of the same embryo, showing the degenerating prototroch cells, retractor muscles, etc. This is a combination of two sections. 455 : 1.

Fig. 89. Sagittal section of the same trochophore (57 hours), showing the rudiments of the ventral nerve cord, proctodaeum, etc. 455 : 1.

#### Plate 11.

Fig. 90. Obliquely frontal section of the prostomium of the larva of *Ph. vulgare*, sixty-three hours old (before the outgrowth of the lateral

lobes), to show the supraoesophageal ganglion and one of the pigment spots with the optic nerve. 930 : 1.

Fig. 91. Obliquely frontal section of a larva of *Ph. gouldii* of sixty-five hours, showing the rudiment of a nephridium (which is shown again in Fig. 92). 455 : 1.

Fig. 92. Rudiment of nephridium. 1200 : 1.

Fig. 93. Rudiment of a nephridium from a frontal section of a larva of *Ph. gouldii*, eighty hours old (see Fig. 98). 1200 : 1.

Fig. 94. Rudiment of a nephridium from a frontal section of a larva of *Ph. gouldii*, eighty-seven hours old. 1200 : 1.

Fig. 95. Sagittal section of a larva of *Ph. vulgare* toward the end of the period of metamorphosis (forty-seven hours). The yolk membrane has been shed, but remnants of the prototroch cells still remain. The proctodaeum has been established. Nerve fibrillae are evident in the ventral nerve cord and circumoesophageal connectives. 455 : 1.

Fig. 96. A combination of sections of the same larva as in Fig. 95, to show the chief and accessory retractor muscles and the dorsal and ventral neuromuscular organs. 455 : 1.

Fig. 97. Parasagittal section of a larva of *Ph. gouldii* of sixty-three hours, showing a nephridium. 455 : 1.

Fig. 98. Sagittal section of a larva of *Ph. gouldii* of eighty hours. 455 : 1.

Fig. 99. Section of the body wall of a larva of *Ph. gouldii*, five and a half days, showing an epidermal organ. 1000 : 1.

Fig. 100. Transverse section of a larva of *Ph. gouldii*, of four and a half days, showing a nephridium and the ventral nerve cord. 455 : 1.

# Der Circulations- und Respirationsapparat von *Monopterus javanensis* Lac.

(Reise von Dr. Walter Volz.)

Von

Dr. **Walter Volz**,  
Privatdozent an der Universität Bern.

Mit Tafel 12.

## Einleitung.

Im August 1902 befand ich mich, von Java und Sumatra kommend, einige Zeit in Singapore und hörte zufällig durch einen dort ansässigen schweizerischen Kaufmann, Herrn LEUTHOLD, der sich längere Zeit in Cochinchina aufgehalten hatte, von einem bemerkenswerten Fisch. Herr LEUTHOLD teilte mir mit, daß dieses Tier im Innern von Anam vorkomme und sich während der ganzen Trockenzeit in einem selbst gegrabenen Loch in der Erde aufhalte. Er hatte diese Beobachtung während einer Jagd gemacht, indem er eben dazu kam, als Anamiten den Fisch ausgruben. Über das Äußere desselben konnte er mir keine weiteren Mitteilungen machen. Da es mir nicht ganz unmöglich schien, hier einen bisher unbekanntem Dipnoer vor mir zu haben, beschloß ich eine Reise nach Saigon. Ich benutzte dazu den Umweg über Bangkok und vernahm zufällig, daß der betreffende Fisch auch hier vorkomme.

Es dürfte vielleicht für denjenigen, der niemals im Falle war, in einem fremden Land zu sammeln, einiges Interesse haben, zu sehen, mit welchen Schwierigkeiten man da gelegentlich zu tun hat.

Ich erlaube mir deshalb, die Stelle meines Tagebuchs, welche über die Erlangung des betreffenden Fisches handelt, wörtlich wiederzugeben:

„Meine Erkundigungen bei verschiedenen Europäern ergaben verschiedene Resultate. Von der einen Seite sagte man mir, der Fisch heiße Pla tjon; es stellte sich aber später heraus, daß dies der bekannte Ikan gabus der Malayen ist, der sicher keinen Winterschlaf hält und zu den *Ophiocephalidae* gehört. Andere versicherten, das Tier habe einen breiten Kopf, am Maul mehrere Bartfäden. Diese Art ist aber in Malayisch Indien ebenfalls gemein und gehört zu den *Siluridae* (*Clarias*). Am 28. August begab ich mich in Bangkok auf den Markt, sah die beiden Fische, kaufte vorsichtshalber je einen davon und vernahm von Herrn M's. Chinesen, daß keiner von ihnen, wie ich schon vermutete, der Gesuchte sei, sondern daß derselbe Pla Rai heiße und aussehe wie eine Schlange.

Auf dem Markt hatte ich einige davon gesehen und begab mich nun sogleich dorthin, um dieselben zu kaufen. Der erwähnte Chinese, dem ich sie vorwies, behauptete, daß dies die richtige Art sei. Im Hotel legte ich alle 3 Arten in mein Waschbecken und rief nach und nach, stets unabhängig voneinander, Malayen, die lange in Siam lebten und malayisch sprechende Siamesen und fragte sie, welcher von den 3 Arten sich im Schlamm eingrabe und darin längere Zeit zu verweilen vermöge. Alle bezeichneten in übereinstimmender Weise den aalartigen als den Gesuchten. Ich kaufte nun auf dem Markte alle, die ich finden konnte, im ganzen 1 Dutzend.

Sie sind am Bauch orange-gelb gefärbt, oben dunkel, sehr glatt und ohne Schuppen. Sie besitzen nur eine Kiemenöffnung. Flossen fehlen völlig. Auf dem Trockenen können sie sich ohne Schaden lange halten und sich langsam bewegen. Als ich z. B. von der Apotheke, in welcher ich einige passende Konservierungsgläser gekauft hatte, zurückkam und mein Zimmer betrat, erschrak ich im ersten Moment, denn überall auf dem Boden lagen die schlangenartigen Fische umher, weil sie während meiner Abwesenheit das Waschbecken verlassen hatten.“

Nach Europa zurückgekehrt, fand sich zu meiner Überraschung, daß der betreffende Fisch nicht nur keine neue Art darstellt, sondern daß er in Südost-Asien sogar weit verbreitet und häufig ist, daß auch da und dort einige Notizen über seine Biologie zerstreut sind und daß er auch anatomisch untersucht wurde. Es handelt sich nämlich um

*Monopterus javanensis* LAC.

Trotzdem sich aber manche Zoologen mit diesem Fische beschäftigt haben, war doch bisher unbekannt, daß er einen eigentlichen „Trockenzeitschlaf“ hält. Auch seine anatomischen Verhältnisse sind noch nicht genügend untersucht, wie meine weiter unten stehenden Auseinandersetzungen zeigen werden, und infolge davon kennt man seine Respirationsapparate nur unvollkommen. HYRTL (18), p. 46, sagt von ihm, „ich nehme keinen Anstand, den *Monopterus* für den am unvollständigsten atmenden Fisch zu halten.“

Herr Dr. FRITZ SARASIN teilt mir in verdankenswerter Weise über *Monopterus* folgende interessante Beobachtungen mit: „Wir haben in der Nähe von Makassar (Celebes) dieses Tier mit der Hacke aus der Erde gefischt. In der trockenen Jahreszeit (April bis Oktober) trocknen dort die Reisfelder völlig aus. Wenn man durch ein solches Reisfeld geht, so bemerkt man, daß die Eingebornen von Stelle zu Stelle große Gruben von 1—2 m Tiefe angelegt haben. Gefragt, zu welchem Zwecke, antworten sie: Zum Fischfang. Wenn nämlich die Reisfelder langsam austrocknen, so ziehen sich die Fische nach diesen Gruben, welche am längsten Wasser enthalten, zusammen und werden dort zur leichten Beute. Aber noch mehr, wenn endlich auch diese Gruben staubtrocken daliegen, so wird der Fischfang mit der Hacke fortgesetzt. Je größer die Trockenheit, um so tiefer muß in die Erde gegraben werden, um noch Fische zu erhalten.“

*Monopterus* bohrt sich runde Gänge im Boden bis in eine Tiefe, wo die Erde Feuchtigkeit enthält. Die von der Oberfläche ausgehenden Gänge dienen denn auch als Zufuhrkanäle für Luft, und wir werden kaum irren, wenn wir annehmen, daß die in dieser Ruhezeit selbstverständlich bedeutend herabgesetzte Atmung vornehmlich eine Hautatmung sein wird. Setzt man solche aus der Erde gegrabene Tiere in Wasser, so schwimmen sie sofort munter umher, als ob sie unter den normalsten Verhältnissen gelebt hätten.“

### Biologie.

*Monopterus javanensis* LAC., der „Lindung“ der Malayen oder „Pla Rai“ der Siamesen ist ein Bewohner des Süßwassers von Süd- und Ost-Asien. Nach DAY (10), p. 71, soll er auch im Brackwasser, in Ästuarien, vorkommen. Vom asiatischen Festlande wurde er gemeldet aus Chusan, Birmah, Arrakan, Siam, Malakka, Cochinchina, China, ferner bewohnt er Natuna, Bintang, Sumatra.

Bongka, Borneo, Java, Celebes, Formosa, die chinesischen Inseln und Japan.

Über seine Lebensweise habe ich in der Literatur nichts Zusammenhängendes gefunden.

DAY (10), p. 71. schreibt über *Monopterus*: „This eel is numerous at Chusan, in streamlets, canals, and estuaries. As it is a favourite article of food it is kept by the inhabitants of Chusan in large jars, with fresh water. But it is capable of living a considerable time out of water. It is of voracious habits, feeding on smaller fishes, and it takes hooks baited with earthworms“ (CANTOR).

BRIDGE u. BOULENGER (4), p. 598, erwähnen bei Besprechung der *Symbranchidae* folgendes von *Monopterus*: „Although the South American *Symbranchus* has been observed to live in marshes which periodically dry up, the fish burying itself in the mud like a *Lepidosiren*, the branchiae are fully developed on the four branchial arches. In *Monopterus*, of similar habits, the branchial laminae are rudimentary, and on three arches only. No accessory breathing organ is known to exist.“

Was ich von der Lebensweise dies Fisches kenne, beruht nicht auf eignen Beobachtungen. Ich zitiere deshalb die Stelle meines Tagebuchs, die über *Monopterus* handelt, weiter, indem dort dasjenige, was ich von Siamesen und Malayen Siams erfahren konnte, niedergeschrieben ist: „Diese Fische werden von den Chinesen und Siamesen gern gegessen. Sie bewohnen die Kanäle, welche mit dem Menamfluß in Verbindung stehen. Bäche und Sümpfe und dringen von hier aus in die überschwemmten Reisfelder ein. Zu Beginn der Trockenzeit ziehen sie sich mit dem weichenden Wasser zurück bis an die tiefsten Stellen der Felder, wo die Feuchtigkeit am längsten zurückbleibt und graben sich dann in die Erde ein. Wie sie dies tun, wie lange sie arbeiten usw. konnte ich nicht erfahren. Die Europäer wußten darüber nichts, und mit den Eingebornen konnte ich nicht lange genug sprechen. Die Fische werden auf folgende Weise gefangen: Zur Regenzeit beißen sie an die Angel. Zur Trockenzeit aber suchen die Eingebornen in den Feldern nach ihnen. Wo eine Anzahl dieser Fische im Boden vermutet wird, wird mittels einer langen, 2zinkigen eisernen Gabel sondiert, indem man dieselbe von Zeit zu Zeit in den Boden steckt. Hat man einen Platz gefunden, an dem Fische vorhanden sind, so wird ein Loch gegraben, oft 1—1½ m tief, und man holt sie mittels eines Netzes herauf. Diese Tiere sollen in den Löchern monatelang aushalten können

und erst bei Beginn der Regenzeit wieder herauskommen. Die Fische sollen auch wandern. — Ich konnte auch konstatieren, daß sie, während sie in den Körben lagen, ein Geräusch hervorbringen, das aus dem Mund zu kommen scheint und nicht sehr laut ist.“<sup>1)</sup> So weit mein Tagebuch aus Siam. An einer andern Stelle über Sumatra finde ich in meinen Notizen, daß mir *Monopterus* auch in Palembang in die Hände kam. Ich legte die Tiere damals in der Eile in ein Gefäß ohne Wasser und wurde zufällig während zweier Tage verhindert, mich mit ihnen zu beschäftigen. Nach dieser Zeit fand ich sie noch lebend vor.

Eine interessante kurze Notiz finde ich bei DUNKER (12); p. 187 schreibt er von *Monopterus* aus Malakka: „Mir nur als echter Süßwasserfisch bekannt. Das Exemplar des Hamburger Museums fing ich, als es sich mit der vordern Körperhälfte außerhalb des Wassers am Ufer sonnte.“

Wir sehen aus dem Gesagten also, daß wir es bei *Monopterus javanensis* mit einem amphibisch lebenden Fisch zu tun haben, und an solchen sind die Tropenländer ja nicht arm. Besonders sind in Südost-Asien und dem malayischen Archipel eine Menge von Teleosteen bekannt, die kürzere oder längere Zeit auf dem Trocknen zu leben vermögen. Ich selbst brachte davon eine ganze Anzahl mit<sup>2)</sup>, z. B. *Periophthalmus*, *Boleophthalmus*, die Angehörigen der Familie der *Labyrinthici*, *Luciocephalus*, verschiedene *Ophiocephalidae*, verschiedene *Siluridae*, z. B. *Clarias* etc. Über mehrere davon sind am Zoologischen Institut der Universität Bern Untersuchungen angestellt worden<sup>3)</sup>, die leider aus verschiedenen Gründen nicht in meiner „Reise“ aufgenommen werden konnten.

Alle Fische, die sich längere Zeit außerhalb des Wassers aufhalten können, besitzen sog. „akzessorische Branchialapparate“ und sie alle sind nach der Auffassung von SAGEMEHL (23) u. A.

1) TAYLOR (27), p. 313 und 314 berichtet etwas Ähnliches von *Amphipnous*. Er sei nämlich imstande, ein schwach zischendes Geräusch zu erzeugen, das dann entstehe, wenn die Luft mit Gewalt aus den Atemsäcken getrieben werde. — Der von *Monopterus* erzeugte Ton ist nicht zischend.

2) VOLZ, W., Fische von Sumatra (Reise von Dr. WALTER VOLZ), in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Syst., 1903, p. 347—420.

3) BÖHME, R., Über den Intestinaltractus von *Clarias melanoderma* BLEEKER, Inaug.-Dissertation, Bern 1904.

MEYER, P. E., Die Kiemenhöhle und das Kiemengerüst bei den Labyrinthfischen, Inaug.-Dissertation, Elberfeld 1904.

Schlammbewohner. *Monopterus* machte bisher den Eindruck, als ob er von der erstern Regel eine Ausnahme mache, als ob ihm also Apparate, die an Stelle der längst bekannten rudimentären Kiemen die Atmung übernehmen, fehlten. Ich werde weiter unten zeigen, daß diese Annahme eine irrige ist, indem bei ihm der Darm, und zwar die hintere Partie desselben, in den Dienst der Respiration tritt.

*Monopterus jaranensis* LAC. ist der einzige Vertreter seiner Gattung. Er gehört mit *Symbranchus* in die Familie der *Symbranchidae*, die zusammen mit derjenigen der *Amphipnoidae* die Unterordnung der *Symbranchii* bildet.<sup>1)</sup> Es scheint mir aber, daß man *Monopterus* mit ebenso großem Recht wie *Amphipnous* von der Gattung *Symbranchus* abtrennen dürfte und zu einer eignen Familie, den *Monopteridae*, erheben könnte. Was die wichtigste systematische Literatur anbelangt, so verweise ich auf GÜNTHER (14), p. 13 u. 14.

### Anatomie.

*Monopterus jaranensis* ist mehrmals anatomisch untersucht worden und noch mehr die ihm relativ nahestehende Gattung *Amphipnous*. Die wichtigsten Arbeiten verdanken wir J. MÜLLER (21) und HYRTL (18). Sie beschäftigten sich namentlich mit den eigentümlichen Circulationsverhältnissen, welche, was die vom Herzen wegführenden Gefäße, also die Aorta ascendens und die zuführenden Kiemenarterien, anbelangt, ziemlich gut bekannt sind.<sup>2)</sup>

JOHANNES MÜLLER (21) entdeckte, daß bei *Monopterus* die Aorta descendens gebildet wird vom 4. Kiemenbogengefäß, gleich wie er dies auch für *Amphipnous cuchia* nachgewiesen hat: p. 199 sagt er darüber: „Eine dem *Cuchia* nahestehende Gattung der aalartigen Fische, *Monopterus*, mit nur drei Kiemen ohne Lunge hat zufolge unseren Beobachtungen am angewachsenen vierten kiemenlosen Kiemenbogen einen starken Aortenbogen von der Arteria branchialis zur Aorta, so daß bei diesem Tiere nur  $\frac{3}{4}$  des Blutes atmen,  $\frac{1}{4}$  Körperven Blut aber der Aorta zugeführt wird“, und weiter p. 246: „Er [*Monopterus*] hat 3 kleine Kiemen, der vierte Kiemenbogen ist angewachsen, trägt keine Spur einer Kieme und an ihm liegt

1) BRIDGE and BOULENGER (4), p. 597.

2) Ich werde den von SPENGLER (25), p. 737 (Anmerkung) empfohlenen Ausdruck „abführende Kiemenarterie“ an Stelle des sonst üblichen und verwirrenden Terminus „Kiemenvene“ gebrauchen.

ein von der Arteria branchialis direkt zur Aorta verlaufender starker Aortenbogen, wie beim *Cuchia*. Der Lungensack des *Cuchia* fehlt.“

Aus erstem Zitat geht hervor, daß MÜLLER das Herz von *Monopterus* als rein venös ansah. Er schließt dies eben aus dem Befund bei andern Fischen. Die letztangeführte Stelle enthält eine kleine Unrichtigkeit, indem nämlich auch dem 4. Kiemenbogen die Kiemen nicht vollkommen fehlen, wie wir später sehen werden (Taf. 12, Fig. 2).

STANNIUS (26) benutzt nun in seinem ausgezeichneten Buch die MÜLLER'schen Angaben, indem auch er annimmt, das Herzblut von *Monopterus* sei rein venös, und er spekuliert infolgedessen unrichtig, wenn er p. 231 ausführt: „Sowohl dann, wenn das Herz bloß venöses Blut, als auch dann, wenn es gemischtes Blut enthält, können aus seinem Kiemenarterienstamm Gefäßbögen abgehen, welche direkt in die Aorta einmünden. Die erstere Bedingung ist beobachtet worden bei der der Lungen entbehrenden Gattung *Monopterus*, die zweite bei den *Dipnoi*. In ersterem Falle erhält sich eine Anordnungsweise perennierend, welche bei andern Fischen transitorisch ist und nur ein gewisses Entwicklungsstadium charakterisirt.“ STANNIUS zitiert dann v. BAER<sup>1)</sup> und VOGT<sup>2)</sup> und sagt: „Es entstehen aus dem Vordertheile des Herzens zwei Gefäßbögen (Arcus aortici: Aortenwurzeln); diese umfassen den Schlund, setzen nach vorn als Carotiden sich fort und vereinigen sich hinter dem Schultergürtel zur Aorta. — Bei *Bidellostoma* hat MÜLLER noch Überreste dieser primitiven Aortenwurzeln angetroffen.“<sup>3)</sup>

1) v. BAER, K. E., Entwicklungsgeschichte der Fische, p. 20.

2) VOGT, C., Embryologie des Salmones, p. 212—213.

3) Merkwürdigerweise findet sich bei STANNIUS (26) ein arger Widerspruch, *Amphimous cuchia* betreffend, der sich, was die Bildung der Aorta anbelangt, gleich verhält wie *Monopterus*. Er berichtet nämlich über die Beobachtungen von TAYLOR (27) auf p. 231: „TAYLOR hatte die Beobachtung gemacht, daß bei dem mit Lungensäcken versehenen *Amphimous cuchia* jederseits zwischen dem kiemenlosen 4. Visceralbogen und dem Os pharyngeum inferius ein Aortenbogen aus der Arteria branchialis direkt in die Aorta sich begeben.“ Vorher, p. 217, schrieb er aber unrichtigerweise, nach TAYLOR gehe bei *Amphimous cuchia* „zwischen den oberen Enden des Zungenbeins und des ersten Kiemenbogens jeder Seite eine Blase ab, welche hinter dem Kopfe, zu jeder Seite des Nackens liegt. Sie ist sehr gefäßreich und erhält ihre Gefäße aus Kiemenarterien; die aus der Blase austretenden Gefäße vereinigen sich zur Bildung der Aorta.“

Das Blutgefäßsystem von *Monopterus* wird nun ziemlich ausführlich behandelt von HYRTL (18). Seine Resultate will ich besprechen indem ich meine eignen Beobachtungen wiedergebe.

Zur Untersuchung benutzte ich hauptsächlich ein Exemplar von 60 cm Länge. Da ich die Tiere, um einer guten Konservation sicher zu sein, in 4% Formalinlösung getötet hatte, nachdem ihnen der Bauch ein Stück weit geöffnet worden war, später sehr hart und zu Injektionen ungeeignet fand, legte ich ein Exemplar mehrere Monate lang in ganz schwachen Alkohol. Nach längerem Liegen in dieser Flüssigkeit wurde das vorher sehr steife Tier nach und nach geschmeidig und die harten Blutmassen in den Gefäßen wieder aufgeweicht. Ich injizierte nun mit einer Masse, die mir Herr Prof. Dr. H. STRASSER, Direktor des anatomischen Instituts in Bern, empfohlen hatte und die sehr einfach herzustellen ist. Ein beliebiges Quantum von Celloidin-Normalsyrup<sup>1)</sup> wird mit etwa ebensoviel Rizinusöl gut gemischt und diesem Gemenge so viel Zinnober beigefügt, daß eine nicht zu dickflüssige intensiv rote Masse entsteht. Das Rizinusöl verhindert ein zu schnelles Dickwerden des Celloidinsyrups. Man kann damit in kaltem Zustande injizieren. Allerdings dringt die Lösung nicht bis in die Kapillaren, aber, bei frischen Objekten doch bis in sehr feine Gefäße ein, wie Versuche, die von uns an frischen Fröschen und Fischen gemacht wurden, beweisen. Um die Injektionsmasse zur Erstarrung zu bringen, genügt das Einlegen in Wasser oder schwachen Alkohol.

Die Einspritzung fand in die ventrale Aorta statt, unmittelbar über dem Bulbus.

### Circulation.

Das Herz von *Monopterus* liegt, im Gegensatz zu den meisten übrigen Fischen, nicht cephalisch, sondern ist ziemlich weit nach hinten verschoben, wie wir das von allen langgestreckten Tieren (Cyclostomen, *Ichthyophis*, Schlangen etc.) kennen. Bei einem 60 cm langen Exemplare finde ich zwischen der Schnauzenspitze und der Ansatzstelle des Bulbus arteriosus eine Distanz von 6,5 cm. Auch das Herz ist, wie bei den meisten langgestreckten Tieren, in proximo-distaler Richtung verlängert. Es besteht aus einer Vorkammer, die in Form zweier seitlicher „Ohren“ den Ventrikel nach vorn um-

1) STRASSER, H., Die Nachbehandlung der Serienschritte auf Papierunterlage, in: Z. wiss. Mikrosk., Vol. 19, 1902, p. 344.

faßt (Taf. 12, Fig. 1). Der Bulbus ist sehr deutlich, und das Perikard setzt sich bis auf ihn fort. Herz und Bulbus liegen nahe der ventralen Körperoberfläche, und auch die Aorta ascendens verläuft im Beginn nicht sehr tief. Später, gegen den Kiemenkorb zu, steigt sie mehr dorsalwärts an, indem sie sich unter dem Schultergürtel einsenkt. Dem Schultergürtel dicht angelagert und von ihm nicht durch einen Zwischenraum getrennt, verläuft der 4. Kiemenbogen.<sup>1)</sup> Die beiden Kiemengefäße, die ihn versorgen sollten, ziehen auf der distalen Seite des 4. knöchernen Bogens um den Schlund herum und verbinden sich, ohne sich aufzulösen, auf der dorsalen Seite des Darmes zur Aorta. Wir haben also hier das eigentümliche und, außer bei *Amphipnous*, im ganzen Wibeltierstamme sonst nirgends beobachtete Verhalten, daß die Aorta descendens aus dem 4. Kiemengefäß hervorgeht. Nach HYRTL (18), p. 45, verbinden sich die Aortenwurzeln am 7. Wirbel, und nach ihm soll die rechte von der linken gut um das Dreifache an Stärke übertroffen werden. Bei dem von mir untersuchten Exemplare war dies nicht der Fall; hier ist im Gegenteil die rechte Radix aortae etwas dicker als die linke, wenn schon nicht so bedeutend, wie dies HYRTL angibt. Nach letzterem Autor geben die beiden Bogen, schon während sie den Schlund umgreifen, „kleine Äste (die linke selbst einen größeren), in die Muskelschicht ab, welche den 4. Kiemenbogen mit dem Schultergürtel verbindet.“ Ich habe makroskopisch keine solchen Äste bemerken können, doch zeigt die mikroskopische Untersuchung, daß die HYRTL'sche Beobachtung vollkommen richtig ist, allerdings habe ich nur äußerst feine Seitenzweige gefunden. Die Aortenwurzeln liegen dem 4. knöchernen Bogen auf dessen distaler Seite bis da, wo er ziemlich plötzlich gegen den Rücken zu umbiegt, dicht an (Taf. 12, Fig. 2). Hier aber verlassen sie ihn, drehen sich wieder etwas nach innen und oben (Taf. 12, Fig. 1), folgen eine kurze Strecke parallel dem Oesophagus, medianwärts von der Vena jugularis, ziehen dann dorsal vom Anfangsdarm der Wirbelsäule entlang und vereinigen sich endlich zu der Aorta descendens. Ich habe weiter oben gesagt, daß nach meinem Befunde der rechte Aortenbogen den linken an Größe eher etwas übertreffe. Dies ist

1) Ich spreche in dieser Abhandlung von den Kiemenbogen stets in rein beschreibendem Sinne, ohne Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte. Der 4. Kiemenbogen würde dem 6. Bogen des Embryos entsprechen, der 3. dem 5. usw.

wohl der Fall da, wo die Gefäße noch dem knöchernen Bogen entlang laufen. Weiter hinten aber, nach ihrer Umfassung des Darms, übertrifft der linke den rechten in der von HYRTL geschilderten Weise.

Die beiden Aortenbogen geben unterwegs nun noch einige stärkere Gefäße ab, von denen ich auf Taf. 12, Fig. 1 nur ein Paar (*Sc*) abgebildet habe, die ich als *Arteriae subclaviae* deute. Außerdem wäre noch zu erwähnen ein Paar Arterien, die man mit den *Arteriae vertebrales* der höhern Wirbeltiere vergleichen kann.

Kaum haben sich die beiden Aortenwurzeln vereinigt, so zweigt sich von der in der Mittellinie normal nach hinten verlaufenden *Aorta descendens* auf ihrer rechten Seite ein mächtiges Gefäß ab, das beinahe die gleiche Weite besitzt wie die *Aorta* selbst, es ist die *Arteria coeliaca* (Fig. 1 u. 4 *ac*). Dieselbe zieht auf die dorsale Seite des Darms, folgt ihm hier ein Stück weit, zieht dann mehr auf seine rechte Seite, dorsal von der Leber, schmiegt sich auf der rechten Seite eng an die Gallenblase an und verläuft allmählich unterhalb der Milz mehr ventralwärts zwischen Darm und Ovarium (es handelt sich bei dem untersuchten Tiere um ein Weibchen). An den Eierstock gibt sie etwas Blut ab, namentlich aber an den Darm in reicher Menge und besonders gegen dessen hinteres Ende hin, indem sie immer dünner wird.

Auf diese Verhältnisse werden wir bei der Untersuchung der Respiration zurückzukommen haben.

HYRTL erwähnt dieses wichtige Gefäß (p. 47) von *Monopterus* nur ganz beiläufig,<sup>1)</sup> dagegen beschreibt er dessen Verlauf ausführlich bei Besprechung von *Amphipnous*.

Die Distanz zwischen den Aortenwurzeln und dem 3. Kiemengefäße beträgt ca. 3,5 mm. HYRTL schreibt über diesen Bogen: „Aus jedem Seitenaste dieses Paares entspringt, bevor er die für ihn bestimmten Kiemenbogen erreicht, eine nicht unansehnliche Schlagader, welche gerade nach hinten läuft, sich mit dem Anfangstück des Aortenbogens kreuzt und mit jener der andern Seite parallel an der untern Wand des Oesophagus hinzieht und bis in die Nähe des Magens sich verfolgen ließ.“ Ich habe dieses Gefäß auf

1) Ich kann vielleicht hier anführen, daß etwa am 13. oder 14. Wirbel sich rechts und links von der *Aorta* je ein langer, schlanker Muskel ansetzt. Dieses Muskelpaar verläuft über die Aortenwurzeln und setzt sich weit oben, mit langen Sehnen, an der Dorsalseite des Oesophagus an. Ihre Funktion ist mir unbekannt.

Taf. 12. Fig. 1 u. 4 mit *x* bezeichnet. Es entspringt, wie aus jenen Zeichnungen ersehen werden kann, dicht am Truncus, zieht dann ventralwärts über die Radix aortae nach hinten zum Anfangsdarm, ganz wie es HYRTL beschreibt. Unterwegs gibt dieses Gefäß aber noch zwei kleinere Seitenäste ab, wovon der eine gegen die Mittellinie hin, der andere lateralwärts den Schlund versorgen. Letzteres Gefäß zieht gegen eine Vene zu, die, rasch dicker werdend, sich in die Vena jugularis ergießt (Fig. 1), so daß man anfänglich glauben könnte, hier stehe das Arterien- mit dem Venensystem in direkter Kommunikation. Das mit *x* bezeichnete Gefäß des 3. Bogens läßt sich übrigens bei meinem Präparate nur etwa 15 mm weit von seinem Ursprunge auf der ventralen Seite des Oesophagus verfolgen. Die 3. zuführende Kiemenarterie selbst ist kaum stärker als das sich von ihr abzweigende Gefäß. Sie verläuft mehr nach außen vom knöchernen Bogen als die 4. und verhält sich in dieser Beziehung wie die Gefäße des 1. und 2. Bogens (Taf. 12. Fig. 1). Unterwegs gibt sie, nach HYRTL, „nur äußerst feine und unbedeutende Ästchen an die diesen Bogen umhüllende Schleimhautdecke“ ab, welchen Befund ich nach der mikroskopischen Untersuchung nur bestätigen kann. Es findet also keine Auflösung in Capillaren statt. Das Gefäß folgt dem knöchernen Bogen, nur wenig dünner werdend, um dann sein Blut in die obere Wand des Schlundes zu ergießen.

Was die ersten beiden Kiemenbogen betrifft, so habe ich der HYRTL'schen Beschreibung kaum etwas beizufügen. Das zweite Kiemengefäß ist nicht stärker als das dritte. Seine Ursprungsstelle vom Truncus liegt ca. 4 mm vor derjenigen des dritten Bogens. Es verläuft genau gleich wie das des letztern, löst sich aber etwas stärker auf als jenes. HYRTL beobachtete „24 kammförmig gestellte, fast capillare Zweigchen“, die „in die fadenförmigen, kurzen und spärlichen Kiemenblättchen, welche am mittlern Drittel dieses Kiemenbogens aufsitzen“, eindringen. Ich konnte dies makroskopisch nicht so deutlich sehen, namentlich nicht eine genaue Anzahl feststellen. Doch zeigten die mikroskopischen Bilder, daß sich dieser Gefäßbogen stellenweise stark auflöst. — Außer diesen feinen Abzweigungen ist kein Seitenast, wie wir ihn beim dritten Bogen beobachteten, vorhanden.

Von den drei vorderen Kiemenbogengefäßen ist das erste das stärkste. Es entspringt ca. 9 mm vor dem Abgang der Aortenwurzeln, d. h. der Truncus spaltet sich hier in zwei Teile. Makroskopisch läßt sich sehen, daß die dem knöchernen Bogen entlang

verlaufende Partie sich etwas auflöst und schwache Seitenzweige abgibt, was ich auf Taf. 12, Fig. 1 in etwas übertriebener Weise angedeutet habe. Sehr bald nach der Spaltung des Truncus in die beiden vordersten zuführenden Kiemenarterien geben diese auf jeder Seite je ein starkes Gefäß ab, das ich als Carotis (*C*) bezeichnet habe. Dasselbe beschreibt HYRTL vollkommen richtig, wenn er sagt, es bildet „in seinem Lauf nach vorn einen nach innen concaven Bogen, durchbohrt das untere Ende des Zungenbeinhorns und verästelt sich, wie bei *Amphipnous*, im Boden der Mundhöhle, in der Zunge (wo die rechte und linke Zungenarterie am hintern Ende des Os entoglossum bogenförmig anastomosiren), im Gaumen, Racheneingang, Kiemendeckelgerüste, im Gehirn und Auge und in den äusseren Weichteilen des Schädels, somit im ganzen Kopfe“. Die Injektionsmasse drang allerdings bei meinem Präparate nicht in alle diese Verzweigungen ein, und ich habe deshalb den genauen Verlauf der Carotis nicht weiter untersucht. Der andere, dem knöchernen Bogen entlang verlaufende Teil des Gefäßes gibt also einzelne Seitenzweige in die rudimentäre Kieme ab und verläuft dann, wie die zweite und dritte Kiemenarterie, in die obere Schlundwand.

Nachdem wir nun über das Herz und die von ihm wegführenden Gefäße orientiert sind, erübrigt uns nur noch ein ganz kurzer Blick auf das Venensystem.

Die Venae jugulares sammeln das Blut im Kopfe und kommen von dessen dorsaler Seite her. Sie verlaufen dann unterhalb des Kiemenkorbes etwas gegen den Bauch zu und legen sich hier dicht an die Aortenbogen, an deren lateraler Seite sie gegen das Herz hinziehen. Sie nehmen, nach HYRTL, „nebst den Venen des ersten, zweiten und dritten Kiemenbogens, welche höchst unansehnlich sind, noch sehr stattliche Schlund- und Mundhöhlenvenen“ auf. Da also die abführenden Kiemengefäße nicht in die Aorta dorsalis münden, ist die Rückbildung der Kiemen im morphologischen Sinn viel weiter gediehen als im physiologischen; denn für eine Wirbeltierkieme im morphologischen Sinn ist der Nachweis notwendig, daß die abführenden Gefäße in die dorsale Aorta gelangen.

Die hinteren Cardinalvenen, welche das Blut des Schwanzes und der Nieren sammeln, sind außerordentlich mächtige Gefäße, die größten Gefäße des ganzen Tieres. Sie verdecken von der Bauchseite her die Aorta descendens, legen sich weiter gegen das Herz zu rechts und links von derselben, verdünnen sich gegen die distale

Herzspitze etwas und ergießen sich dann rechts und links in die Vorkammer, d. h. in den dorsal gelegenen Sinus venosus.

Die Vena portae verzweigt sich namentlich sehr stark am Hinterende des Darmes und verläuft dicht neben der Arteria coeliaca bis zur Milz und Gallenblase, von wo sie eine Zeitlang auf der linken Seite, ventral von der Leber, dann nach dem Rücken hinzieht und hier durch reichliche Verästelungen das Blut an die Leber abgibt.

Die Vena hepatica mündet von links ins Herz. Nach HOCHSTETTER (16), p. 137 kommen bei den Knochenfischen niemals Verbindungen der Lebervenen mit den Cardinalvenen vor.

### Respiration.

Die geschilderten Circulationsverhältnisse waren im großen ganzen schon HYRTL bekannt, wenschon er auf einzelne Teile des Gefäßsystems mehr Gewicht gelegt hat, als ihnen zukommt und andere Partien dafür mehr vernachlässigte. So erklärt es sich, daß seine Auffassung des Blutkreislaufs in einzelnen wichtigen Punkten eine irrige ist. Er glaubt, daß außer der geringen Respiration in den 3 vorderen Kiemenbogen, hauptsächlich „die Capillargefäße der Mund- und Schlundschleimhaut, vielleicht auch jene der äusseren Kopfhaut, den Heerd eines respiratorischen Vorganges bilden, welcher ja überall vorkommen kann, wo Capillargefäße mit atmosphärischer Luft in Wechselwirkung treten. Ist doch der respiratorische Sack des *Cuchia* auch nur ein Diverticulum des Rachens. Nur auf diese Weise käme arterielles Blut in den Strom der Kopfvenen und die beschriebenen Ramifikationen der Kiemenarterien extra branchias verlieren dadurch ihr Paradoxes“.

Wir werden weiter unten sehen, daß die HYRTL'sche Annahme, es finde in der Schleimhaut des Schlunds u. s. f. eine Atmung statt, vollkommen richtig ist, daß diese aber dem Sauerstoffbedürfnis unseres Fisches doch nicht genügen könnte. Wir wissen zwar, daß die Hautatmung namentlich bei den Amphibien eine außerordentliche Rolle spielt, und BETHGE (2) zeigt in überzeugender Weise, daß beim lungenlosen *Spelerpes fuscus* die Atmung besorgt wird durch die Capillaren der Mund- und Pharyngealhöhle zusammen mit denjenigen der Haut. HYRTL hat vollkommen Recht, wenn er sagt: „wenn man die aus dem ersten, zweiten und dritten Kiemenbogen zu den Jugularvenen gehenden kleinen Kiemenvenen mit der Größe des Thieres vergleicht, so erscheint es fast unmöglich, daß die durch diese Venen gelieferte, höchst geringe arterielle Blutmenge dem Er-

nährungsbedürfniss des Thieres genüge.“ Und da er kein anderes Respirationsorgan fand, so tut er den obigen Ausspruch, daß *Monopterus* der am unvollständigsten atmende Fisch sei, womit er diesem Tier eine viel zu große Bescheidenheit inbezug auf Sauerstoff zuschreibt.

Die Kiemen von *Monopterus* sind rudimentär [vgl. MÜLLER (21), STANNIUS (26), HYRTL (18), DAY (10) etc.]. Die äußere Kiemenöffnung ist unpaar, aber in der Mitte, unter der Kiemenhaut, durch ein Septum in 2 Teile getrennt [STANNIUS (26), p. 214]. Hebt man den Kiemendeckel auf, indem man die ihn festhaltende Haut mit dem Messer noch etwas löst, so gewahrt man nur 3 Kiemebogen. Zwischen den 3. und 4. Bogen schiebt sich die Körperhaut des die beiden äußern Öffnungen des Operkelapparats verbindenden Isthmus herein, so daß man, um den 4. Kiemenbogen mit seiner großen Arterie wahrnehmen zu können, erst diese Haut wegpräparieren muß. Es wird deshalb der letzte Bogen von dem Wasser, das zwischen ihm und dem 3. durchströmt, nur innen, gegen die Kiemenhöhle zu, gespült. Die Spalte zwischen den 2 letzten Bogen ist am größten, bei 2 von mir gemessenen Exemplaren beträgt ihre Länge 11 mm. Am kleinsten ist diese Öffnung zwischen dem 2. und 3. Bogen, wo sie nur 5 mm mißt. Zwischen dem 1. und 2. Bogen beträgt die Länge bei dem einen Exemplar 9, bei dem andern 6 mm. Zwischen Zungenbeinbogen und 1. Kiemenbogen liegt dagegen eine weite Kiemenspalte, die bei *Amphimous* geschlossen ist. Nach MÜLLER (21), p. 230 fehlen *Monopterus* Pseudobranchien.

Die 3 vordern, z. T. also freien Kiemenbogen haben im Querschnitt etwa die Form von Messerklingen. Die stumpfe Fläche ist gegen das Darmlumen, die kantige gegen außen gerichtet (Taf. 12, Fig. 2). Der äußere Rand ist sehr scharf und zeigt, mit Lupenvergrößerung von der Fläche betrachtet, bei den beiden vordern, am deutlichsten beim 1. Bogen, wenig gut ausgeprägte, wellenförmige Zähnelung. Zu jedem dieser stumpfen Zähne tritt einer der oben erwähnten Seitenzweige des Kiemengefäßes. Ich zähle am 1. Bogen ca. 18 Seitengefäßchen und Zähnchen, am 2. etwas mehr (HYRTL gibt für diesen Bogen 24 Gefäßzweige an). Der Außenrand des 3. Bogens, von dem wir wissen, daß sich seine Arterie von allen 3 vordern Bogen am wenigsten auflöst, ist messerscharf, ohne Zähnelung. Der 4. Bogen ist, wie ich schon anführte, von einer Haut bedeckt. Am 2. Bogen, der allem Anschein nach noch am besten respiriert, läßt sich sowohl mikroskopisch als auch makro-

skopisch an seinem lateralen Rand. gegen die Umbiegungsstelle hin, die Kiemennatur noch dadurch deutlich erkennen, daß etwa 3 oder 4 der Zähnchen auch noch in proximo-distaler Richtung gespalten sind, also noch an die gewöhnliche Teleosteerkieme erinnern.

Diese Kiemen sind also nicht, wie allgemein angenommen wird, vollständig rudimentär, und die Kiemenstrahlen fehlen nicht vollkommen, wie man nach DAY (10), p. 70 glauben könnte, wenn er schreibt „DARESTE observed a complete absence of branchial laminae“.

Die Kiemenbogen werden nach außen umgeben von einer im allgemeinen sehr zähen Haut, die an einigen Stellen glatt, ohne Falten zu bilden, sich über die Kiemen hinzieht. An andern Partien aber beginnt sie sich mehr oder weniger stark zu falten: es entsteht ein eigentliches Atemepithel. Man wird bei Betrachtung dieser Verhältnisse erinnert an die Ausführungen von GOETTE (13), welcher bei Besprechung der Kiemenbogen der Knochenfische, speziell des Lachses, p. 558, schreibt: „An jedem Kiemenwulst zeigt sich kurz vor dem Erscheinen der Kiemenräden, also zuerst nur im mittleren Teile des Bogens, eine stumpfe Längskante, und auf jeder Seite der letzteren eine nach innen vorgewölbte Epithelverdickung. Anfangs zieht der Aortenbogen noch ganz glatt unter den Epithelpolstern dahin; dann erscheint stellenweise ein Zipfel des Gefäßes, der gegen ein Polster gerichtet ist und alsbald die Erhebung einer höckerförmigen Kiemenanlage zur Folge hat. Will man die Kiemenbildung erst mit diesen Höckern beginnen lassen, so geht die Gefäßbildung voraus; mit eben so viel oder noch größerem Recht kann man jedoch schon in der Epithelverdickung eine Vorbereitung zur Kiemenbildung erblicken.“

Ich möchte nun die Verhältnisse, wie sie bei *Monopterus* vorliegen, nicht als erste Entwicklungsstadien von Kiemen aufgefaßt wissen, sondern als Rudimente von Kiemen, deren Reduktion mit dem Auftreten einer neuen Atmung begann, somit das Resultat einer neu eingeschlagenen, zu Zeiten aquatilen, zu andern Zeiten terrestrischen Lebensweise ist.

Dieses Atemepithel, das sich mit Hämalaun sehr intensiv färbt, findet sich hauptsächlich auf der distalen Seite der Kiemen, ohne aber der proximalen Hälfte vollkommen zu fehlen. Es überzieht zudem auch den vierten Kiemenbogen, nämlich in seiner innern, der Kiemenhöhle genäherten Partie, so daß also auch der 4. Bogen atmet, was schon daraus hervorgeht, daß sein Gefäß einige Seitenzweige abgibt. Außerdem aber findet man Atempapillen auch an

der Schleimhaut der dorsalen Schlundwand (Fig. 2). Unter diesen Erhebungen bemerkt man ein feines und dichtes Geflecht von Blutgefäßen, die sich in Capillaren bis dicht unter das Epithel fortsetzen. Aus dem ganzen anatomischen Bau dieser Papillen und der dazu gehörigen Blutgefäße kann mit aller Sicherheit auf einen Gasaustausch, wie ihn schon HYRTL angenommen hat, geschlossen werden.

Zwischen dieser äußern, stellenweise zu Atempapillen sich erhebenden Haut und dem knöchernen Kiemenbogen findet man ein dichtes Bindegewebe, stellenweise einige Muskelfasern und die großen zuführenden und kleinern abführenden Kiemenarterien. Statt einer langen Beschreibung verweise ich auf Taf. 12, Fig. 2.

### Darmatmung.

Ich habe früher bemerkt, daß diese Respirationsverhältnisse dem Sauerstoffbedürfnis von *Monopterus* kaum genügen dürften, und ich wandte meine Aufmerksamkeit deshalb derjenigen Partie des Darmes zu, die reichlich mit Blut aus der Arteria coeliaca versorgt wird, indem ich schloß, es möchte vielleicht bei unserm Tiere Atmung im hintern Darmabschnitt stattfinden.

Es ist bekannt, daß eine ganze Anzahl von Teleosteern ganz verschiedener Familien eine Darmatmung besitzen. JOBERT (19) bespricht z. B. den Vorgang und die Einrichtung zur Luftatmung bei *Callichthys asper*, den er in der Umgebung von Rio de Janeiro beobachtete. Dieses Tier nimmt atmosphärische Luft auf, die es im Darm durchatmet, und entleert die Kohlensäure durch den Anus nach außen. Er berichtet weiter über andere Fische des Amazonas, welche Luft atmen. Sie sind dazu gezwungen, weil das Wasser, in dem sie leben, oft eine Temperatur von 40° überschreitet und der darin enthaltene Sauerstoff zur Atmung nicht genügt. Die Tiere kommen deshalb oft an die Oberfläche, um atmosphärische Luft zu schöpfen. Außer *Callichthys asper* atmen auch andere Vertreter dieser Gattung gelegentlich mit dem Darm, weiter ebenfalls die Gattung *Doras*.<sup>1)</sup>

1) Ich möchte hier nebenbei erwähnen, daß nach JOBERT in der Schwimmblase von *Sudis gigas* (*Arapaima gigas* CUV.) eine komplementäre Luftatmung stattfindet. GÜNTHER (14), p. 379 schreibt in der Diagnose der Gattung *Arapaima* „Air-bladder (?)“. Eine Schwimmblase ist also nach JOBERT vorhanden und ähnlich gebaut wie bei der verwandten Gattung *Heterotis* EHBG. aus Afrika.

Das bestbekannte Beispiel für eine Atmung im hintern Teile des Darms ist *Cobitis fossilis* L. LORENT (20) hat dieses Tier ziemlich genau untersucht und bewiesen, daß es nach der Anatomie und Histologie seines Darms wohl imstande sei, hier atmosphärische Luft zu atmen, was übrigens durch vorherige Untersuchungen schon so gut wie erwiesen war. *Cobitis* kann also in sauerstoffarmem Wasser die Kiemenatmung ergänzen resp. ersetzen. Es ist LORENT allerdings nicht gelungen, den Gefäßverlauf genau zu erkennen, und wir bleiben nach seinen Angaben eigentlich im unklaren, welche Gefäße dem Darm das venöse Blut zu- und welche das arteriell gewordene Blut wieder abführen. Über den Gefäßverlauf sagt LORENT, p. 431: im dorsalen Mesenterium „verläuft die hintere (schwächere) vena portae vom Darm aufwärts zum linken Leberlappen. Die vordere stärkere liegt dem Darne nahezu an und verläuft in der soeben erwähnten Peritonealfalte. Diese vordere vena portae senkt sich in den rechten Leberlappen, und verläuft noch eine Strecke weit an dessen, dem Magen zugewandten Fläche, indem sie hier noch mehrere von dem Magen herantretende Äste aufnimmt“; und p. 432: „Die Gefässverzweigungen am Darm sind schon äusserlich als zahlreiche zu erkennen... Makroskopisch lässt sich bei natürlicher Injection über den Gefässverlauf feststellen, dass von den doppelten venae portarum zahlreiche Äste an den Darm herantreten, in Abständen von  $1\frac{1}{2}$ —2 mm und, mehr weniger circular verlaufend, sich dann zahlreich dichotomisch verzweigen.“ Das ist das wesentlichste, was LORENT über den Gefäßverlauf von *Cobitis* berichtet.

Um die Anatomie der hintern Darmhälfte kennen zu lernen, untersuchte ich ein Darmstück von *Monopterus*, ca. 5 cm vom After entfernt, und zum Vergleich benutzte ich dieselbe Darmpartie eines gleich langen Aals. Der Darm ist hier sehr dünn. Seine Breite beträgt (bei einem etwa 60 cm langen Exemplar) 1,75 mm, seine Höhe 2 mm. Beim Aal sind die gleichen Maße 4,5 mm resp. 5,5 mm. Wir haben gesehen, daß die Arteria coeliaca im hintern Körperabschnitt ventral vom Darm hinzieht. Sie besitzt 5 cm vor dem Anus einen Durchmesser von 0,9 mm. Der Darm besteht aus den drei bekannten Schichten (Taf. 12, Fig. 3), einer zu äußerst gelegenen Längsmuskulatur von 0,09 mm Dicke, darunter die gleich dicke, circular verlaufende Muskelschicht, und hierauf folgt die äußerst stark entwickelte Mucosa. Beim Aal ist die Mucosa, im Vergleich zu den beiden übrigen Schichten, ungleich viel schwächer ausgebildet. Das Darmlumen ist begrenzt von einem außerordentlich

niedern Epithel, ähnlich wie es LORENT von *Cobitis* beschreibt. Schon makroskopisch kann man bemerken, daß die Arteria coeliaca eine Menge von Seitengefäßen an den Darm abgibt. Diese Seitenzweige verästeln sich nun außerordentlich stark und durchbrechen die äußere Muskelschicht. Sie ziehen sich auch durch die Ringmuskulatur des Darms, aber, auffälligerweise, kann man hier weit seltener Gefäße durchdringen sehen als zwischen den Längsmuskelbündeln (Fig. 3). Ich lasse dabei die Frage, ob es sich um intraepitheliale Gefäße handelt oder nicht, außer acht. Was das Verhalten in der Mucosa anbelangt, so gebe ich das, was LORENT von *Cobitis* sagt, wieder, da es ebenfalls auf *Monopterus* paßt: „Die Blutgefäße nun durchbohren die Muscularis und verzweigen sich, häufig sinusartige Räume bildend, in der Submucosa, die Verzweigung ist eine äusserst zahlreiche, dichotomische und es steigen von hier aus die Capillaren in die Höhe, dringen ins Epithel ein, verzweigen sich dort in mannigfaltiger Weise und bilden ein im Epithel gelegenes dichtes Capillarnetz, so zwar, dass die Kuppen des Netzes ganz oberflächlich liegen, nur bedeckt von den platten, oberflächlichen Zellen.“ Gleich wie wir dies für die Arteria coeliaca beschrieben haben, verhält sich nun auch die das Darmblut wegführende Vena portae. Auch sie verzweigt sich in zahlreiche und feine Gefäße. Aus dem ganzen anatomischen und histologischen Aufbau der hintern Darmpartie und der zu- und abführenden Blutadern scheint klar hervorzugehen, daß hier eine respiratorische Tätigkeit wohl möglich und daß deshalb der Fisch in seinem Sauerstoffbedürfnis nicht nur von den stark rückgebildeten Kiemen oder der Hautatmung seines Kopfes abhängig ist. Ich glaube, daß die hintere Hälfte des Darms ausschließlich respiratorische Funktionen hat. Darmzotten, wie wir sie beim Aal reichlich vorfinden, fehlen bei *Monopterus* gänzlich, und die Mucosa ist nur in relativ schwache Falten gelegt (Fig. 3). Das im Darm arteriell gewordene Blut wird alsdann, meiner Meinung nach, durch die Vena portae nach der Leber und von hier durch die Vena hepatica ins Herz geleitet.

### Schlußbetrachtung.

Nachdem wir nun wissen, daß *Monopterus javanensis* einen Trockenzeitschlaf hält, also ein amphibisches Leben führt, und nachdem wir gesehen haben, daß außer den nur schwach atmenden, rückgebildeten Kiemen auch der Enddarm respiratorische Funktionen übernommen hat, fragen wir uns nach der Zusammensetzung des

Bluts in den einzelnen Gefäßen und im Herzen und nach dem Circulationsverlauf. MÜLLER (21) hat, nach Analogie mit andern Fischen, angenommen, das Herzblut von *Monopterus* sei venös. Vorausgesetzt, dies wäre der Fall, so müßten auch alle vom Herzen wegführenden Gefäße, die Aorta ascendens, der Truncus, die zuführenden Kiemenarterien, die Aortenwurzeln und die dorsale Aorta, die Subclaviae, Vertebrales und die Arteria coeliaca venöses Blut führen. Wir würden dann vorn in den Kiemenbogen und der ihnen benachbarten Mundschleimhaut arterielles Blut entstehen sehen, das durch die abführenden Kiemenarterien nach den Venae jugulares geleitet würde. Diese Jugulares nehmen aber auch das Venenblut des vordern Körperabschnitts auf, ihr Inhalt ist also gemischt aus einer geringern Menge von arteriellem mit einer größern Menge von venösem Blut. — Der Inhalt der Art. coeliaca wird nach dem Darm, hauptsächlich dem Enddarm geführt, hier durchgeatmet und durch die Vena portae und V. hepatica das arterielle Blut dem Herzen zugeleitet.<sup>1)</sup> Endlich findet eine Zufuhr von rein venösem Blut aus den Venae cardinales zum Herzen statt, so daß wir in diesem Zentralorgan finden: gemischtes Blut aus dem Kopfe, arterielles Blut aus dem Darm und venöses Blut aus Schwanz und Nieren. Die von HYRTL (18) gewählte Überschrift „Amphibienkreislauf von *Monopterus*“ ist also in physiologischem Sinn durchaus berechtigt. Wir haben also, und das läßt uns *Monopterus* nicht mehr als den am unvollständigsten atmenden Fisch erscheinen, nicht nur im Herzen, sondern auch in den beiden Aorten, den Kiemenbogengefäßen, den Arteriae subclaviae, vertebrales und der A. coeliaca gemischtes Blut, ferner im distalen Teil der Venae jugulares (vgl. die schematische Fig. 4). Da also auch der Kopf gemischtes Blut erhält, und zwar vom Herzen aus, so wäre eine gleich gute Ausbildung der Kiemen, wie bei den übrigen Fischen, überflüssig.

Die Circulationsverhältnisse, wie wir sie beim ausgebildeten *Monopterus* in der Vena hepatica finden, erinnern uns an das Verhalten beim Embryo. Dort führen die Venae omphalo-mesentericae das Blut von der Oberfläche des Dottersacks (und zwar arterielles) und aus den Darmwänden nach dem Herzen zurück [WIEDERSHEIM (29)]. Aus ihnen werden später die Venae hepaticae, die venöses

1) Nach den Angaben von BUNGE (5) werden in der Leber hauptsächlich Zucker und verwandte Produkte aufgespeichert, und es scheint mir deshalb wohl möglich, daß das arterielle Blut, ohne wesentlich an Sauerstoff ärmer zu werden, die Leber passieren kann.

Blut enthalten. Bei *Monopterus* bildet der 4. resp. 6. Aortenbogen, ohne sich in der Kieme aufzulösen, infolge der starken Reduktion der vordern Bogen, die Aorta dorsalis. Die Kiemen sind ebenfalls rudimentär, dementsprechend entsteht sekundär die Darmatmung, und die Vena portae enthält infolge davon arterielles Blut, oder vielmehr gemischtes, weil die vordern Abschnitte des Darms nicht atmen. Wie sich nun dieses Blut zum Stoffwechsel der Leber verhält, ist eine physiologische Frage.

Auf welche Weise übrigens die zur Atmung nötige Luft in den Darmkanal eindringt, kann ich nicht entscheiden, vermutlich aber durch den Mund. Sollten dabei die auf S. 172 (Anmerkung) erwähnten Muskeln eine Rolle spielen?

Außerordentlich interessant wäre die Untersuchung von Embryonen dieses interessanten Fisches, da sie allein uns über die Frage, wie die Verbindung der vordern Kiemenbogen mit der Aorta aufhörte, Aufschluß geben kann. Ich bin auch geneigt anzunehmen, daß die Schwimmblase von *Monopterus* schon rudimentär geworden war, bevor er sich genötigt sah, sich an die Luftatmung anzupassen. Auch dies wäre vielleicht auf embryologischem Wege entscheidbar.

---

Ich möchte zum Schluß noch kurz auf eine Arbeit von BURNE (6) zu sprechen kommen. BURNE (p. 54) macht darauf aufmerksam, daß bei den meisten Fischen, welche akzessorische Respirationsapparate zur Luftatmung besitzen, dieselben ihr Blut aus dem 4. Kiemenbogen erhalten, also von jenen Gefäßen, welche später die Lungen mit Blut versorgen. Eine Ausnahme davon würden machen *Saccobranchnus singio* und *Amphipnous*. Was den erstern anbelangt, so fand HYRTL (17), daß auf der rechten Seite der 4., auf der linken der 1. Kiemenbogen die Atemsäcke dieses Tieres mit Blut versorge.<sup>1)</sup> HUBRECHT<sup>2)</sup> hat diese Angabe für *S. singio* bestätigt. TAYLOR (27)<sup>3)</sup> hat aber bei letzterer Art die gleiche Kiemenbogengefäßverteilung beschrieben, wie sie BURNE (6) für *Saccobranchnus fossilis* nachwies, nämlich: „The forth [Arterie] on both sides is considerably larger than the others, and, after coming along the

1) Vgl. die Figur bei BRIDGE u. BOULENGER (4), p. 295.

2) Vgl. DAY, F., in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.), Vol. 13, p. 198.

3) p. 308 sagt er von *Saccobranchnus (Silurus) singio*: „Jeder dieser Canäle hat ein großes Gefäß, welches, wie Injectionen beweisen, eine Fortsetzung des Astes der Kiemenarterie ist, der zum hinteren Bogen geht.“

fourth gill-arch, is continued upon the ventral wall of its respective air-sac.“ Falls sich also TAYLOR'S Angaben als richtig und diejenigen HYRTL'S und HUBRECHT'S als unrichtig erweisen würden, so bildet *Saccobranchus singio* ebenfalls keine Ausnahme von denjenigen Fischen mit akzessorischem Atemapparat, die denselben vom 4. Arterienbogen aus versorgen, und es wäre dann, außer den „Darm-atmern“, einzig *Amphipnous cuchia* in diesem Fall. BURNE zeigt nämlich, daß solche Fische, die ihre Respiration im Darm besorgen, das Blut dahin durch die Aorta abgeben, daß sie also ebenfalls zu den Ausnahmen gehören. Inbezug auf sie sagt er (p. 55), „here, of anywhere, one would expect to find variation, for the distance of the modified organ [Darm] from the pharynx suggests the probability that the blood-supply to the newly acquired lung might be procured from some already existing neighbouring vessel, rather than directly from the distant aortic arch.“

*Monopterus* würde also eigentlich auch zu den Ausnahmen gehören. Aber da die Arteria coeliaca von der Aorta descendens schon dann abzweigt, nachdem sich letztere kaum aus der Verschmelzung der beiden 4. Kiemenbogen gebildet hat, so erhält der akzessorische Atemapparat, der Darm, das Blut eigentlich fast direkt von den 4. Bogen. Seine Ausnahmestellung ist deshalb in dieser Hinsicht keine allzugroße.

---

Herrn Prof. Dr. J. TANDLER in Wien danke ich für die freundliche Durchsicht des Manuskripts.

---

## Literaturverzeichnis.

1. AYERS, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer, in: Jena. Z. Naturwiss., Vol. 18 (N. F., Vol. 11), 1885, p. 479—527.
2. BETHGE, E., Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus; mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, 1898, p. 680—707.
3. BOAS, E. V., Über die Arterienbogen der Wirbeltiere, in: Morphol. Jahrb., Vol. 13, 1887.
4. BRIDGE, T. W. and G. A. BOULENGER, Fishes, in: The Cambridge Natural History, Vol. 7, London 1904.
5. VON BUNGE, G., Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Leipzig 1901.
6. BURNE, R. H., On the aortic-arch system of Saccobranchus fossilis, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 25, 1896, p. 48—55.
7. DAY, F., Observations on some of the freshwater fishes of India, in: Proc. zool. Soc. London, 1868.
8. —, Geographical distribution of Indian freshwater fishes, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 14, p. 534—579.
9. —, On the fishes of India, in: Proc. zool. Soc. London, 1888, p. 258—265.
10. —, The fauna of British India, including Ceylon and Burma. — Fishes. — Vol. 1, London, 1899.
11. DOBSON, G. E., Notes on the respiration of some species of Indian freshwater fishes, in: Proc. zool. Soc. London, 1874, p. 312—321.
12. DUNKER, G., Die Fische der malayischen Halbinsel, in: Mitt. naturhist. Mus. Hamburg, Vol. 21, 1904, p. 133—207.
13. GOETTE, A., Über die Kiemen der Fische, in: Z. wiss. Zool., Vol. 69, 1901, p. 533—577.
14. GÜNTHER, A., Catalogue of the fishes in the British Museum, Vol. 8, 1870.
15. —, An Introduction to the study of fishes, London 1880.
16. HOCHSTETTER, F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische, in: Morphol. Jahrb., Vol. 13, 1888.
17. HYRTL, J., Zur Anatomie von Saccobranchus singio, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 11, 1853.
18. —, Über den Amphibienkreislauf von Amphipnous und Monopterus, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 14, 1858, p. 39—48

19. (JOBERT), Rapport sur un mémoire de M. JOBERT relatif à la respiration aérienne de quelques poissons du Brésil, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 86, 1878, p. 935—938.
20. LORENT, H., Über den Mitteldarm von Cobitis fossilis LINN., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 15, 1878, p. 429—441.
21. MÜLLER, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, dritte Fortsetzung: Über das Gefäßsystem, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1839, p. 175—303.
22. RIESS, A., Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen, in: Arch. Naturg., Jg. 47, Vol. 1, p. 518—550.
23. SAGEMEHL, M., Die accessorischen Branchialorgane von Cittarinus, in: Morphol. Jahrb., Vol. 12, 1887, p. 307—324.
24. SAUVAGE, H. E., Considérations sur la faune ichthyologique des eaux douces de l'Asie et en particulier de l'Indo-Chine, in: Ass. franç. Avancement Sc., 6<sup>me</sup> sess., Le Havre 1877, Paris 1878, p. 615—620.
25. SPENGLER, J. W., Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7 (Festschr. WEISMANN), 1904, p. 727—749.
26. STANNIUS, H., Handbuch der Zootomie, 1. Heft, Zootomie der Fische, Berlin 1854.
27. TAYLOR, J., Über die Athemorgane und die Luftblase gewisser Fische im Ganges, in: Isis (OKEN), 1835, p. 307—315.
28. WEYENBERGH, H., Über den Kiemenapparat der Symbranchidae, in: Zool. Anz., Vol. 4, p. 407—409.
29. WIEDERSHEIM, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1902.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 12.

Fig. 1. *Monopterus javanensis* LAC.

Circulationsapparat des Vorderteils des Körpers von der Ventralseite. 2:1. Die roten Gefäße führen vom Herzen weg, die blauen zum Herzen zurück. Die Farbe läßt nicht auf den Inhalt des Blutes schließen (vgl. Fig. 4).

Die angedeutete Gefäßauflösung im 1. Kiemenbogen (I) ist etwas übertrieben.

*I—III* 1.—3. zuführende Kiemenarterie, *IV* = *R.A* 4. zuführende Kiemenarterie = Radix Aortae, *A* Atrium des Herzens,

*Ac* Arteria coeliaca, *Ad* Aorta descendens, *BA* Bulbus arteriosus, *C* Carotis, *L* Leber, *Oe* Oesophag, *P* Pericardium, *RA = IV* Radix Aortae, *Sc* Arteria subclavia, *V* Ventrikel des Herzens, *VA* Ventrale Aorta, *Vc* Vena cardinalis, *Vjd* Vena jugularis dextra, *Vjs* Vena jugularis sinistra, *r* Arterie des 3. Kiemenbogens.

Fig. 2. *Monopterus javanensis* LAC.

Sagittalschnitt durch die 4 Kiemenbogen. Die Bogen sind auf der ventralen Seite überall an Stellen getroffen, wo sich zwischen ihnen Kiemenspalten finden; auf der dorsalen Seite dagegen kann man sehen, daß sie miteinander verwachsen sind. Das Atemepithel ist deutlich an seinen Falten erkennbar, darunter bemerkt man zahlreiche Gefäßverzweigungen. Die Gefäße sind meist mit Blut gefüllt, die knöchernen Bogen erkennt man an ihrer geschichteten Struktur.

*I—IV* 1.—4. Kiemenbogen, *AE* Atemepithel, *AKA I—III* abführende Kiemenarterien, *K I—IV* knöcherne Kiemenbogen, *RA = IV* 4. Kiemenbogen = Radix Aortae, *ZKA I—IV* zuführende Kiemenarterien.

Fig. 3. *Monopterus javanensis* LAC.

Querschnitt durch den Darm, 5 cm vor dem After. Man bemerkt sehr gut die Verzweigungen der Arteria coeliaca (*Ac*) und der Vena portae (*Vp*) und die Art, wie die feinen Gefäße in die Muskulatur des Darms eindringen und sich dort dichotomisch verästeln.

*Ac* Arteria coeliaca, *Cm* circuläre Muskelschicht, *DI* Darm-lumen, *Lm* longitudinale Muskelschicht, *M* Mucosa des Darms, *Vp* Vena portae.

Fig. 4. *Monopterus javanensis* LAC.

Schematische Darstellung der Circulationsverhältnisse. Auf der rechten Seite ist die Niere und die Vena cardinalis weggelassen, die Vena jugularis dextra nur zum Teil gezeichnet. Die Farben zeigen die Verteilung des Blutes im Körper (rot = vorwiegend arteriell, blau = venös, braun = gemischt). Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an.

*I—IV* 1.—4. Kiemenbogen, *Ac* Arteria coeliaca, *Ad* Aorta descendens, *BA* Bulbus arteriosus, *C* Carotis, *CV* Vena caudalis, *D* Darm, *DC* Ductus Cuvieri, *L* Leber, *N* Niere, *RA = IV* Radix aortae = 4. Kiemenbogen, *Sc* Arteria subclavia, *V* Ventrikel des Herzens, *Vc* Vena cardinalis, *Vh* Vena hepatica, *Vjd* Vena jugularis dextra, *Vjs* Vena jugularis sinistra, *Vp* Vena portae, *r* Arterie des 3. Kiemenbogens.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Beitrag zur Kenntnis der bei gewissen Chamäleonten vorkommenden Achseltaschen.

Von

Dr. B. Klaptoecz in Wien.

Mit 1 Abbildung im Text.

---

In der Sitzung der Pariser Société Philomatique vom 22. Juli 1893 teilte F. MOCQUARD mit, daß er bei *Chamaeleo campani*, einem madagassischen Tiere, „Achseltaschen“ („poches axillaires“) entdeckt habe, tiefe Gruben unmittelbar hinter dem Grunde der Vorderextremitäten, die, 4 mm tief, sich mit einer etwas gefalteten Öffnung von 2 mm im Durchmesser nach außen öffnen. Die Wände dieser Tasche stehen in Verbindung mit dem übrigen Tegumente, sind farblos (décoloré) und mit kleinen, weichen, wenig widerstandsfähigen Körnenschuppen bedeckt. In den Gruben fanden sich vielfach Epidermisreste.

Bei einer diesbezüglichen Untersuchung ergab sich, daß Achseltaschen von demselben Bau, nur in den Verhältnissen der Tiefe und Breite von der erwähnten abweichend, auch bei andern Chamäleonten vorhanden sind.

Unter den (damaligen) Chamäleonten des Pariser Museums fanden sich sehr deutliche Achseltaschen bei:

- Chamaeleo campani* GRANDIDIER  
„ *cucullatus* GRAY; hier am stärksten ausgeprägt  
„ *gallus* GÜNTHER  
„ *furcifer* VAILL. et GRAND.

<i>Chamaeleo nasutus</i>	D. B.	
„ <i>pardalis</i>	CUV.	
„ <i>lateralis</i>	GRAY	
„ <i>labordii</i>	GRAND.	} ziemlich schwach ausgeprägt
„ <i>brevicornis</i>	GÜNTHER	
<i>Rhampholeo spectrum</i>	BUCHOLZ	

Weniger deutliche fanden sich bei:

<i>Chamaeleo minor</i>	GÜNTHER
„ <i>bifidus</i>	BROGNIART
„ <i>vulgaris</i>	DAUDIN

Dann führt MOCQUARD noch die übrigen 19 *Chamaeleo*-Arten und 1 *Rampholeo*-Art an, die, damals im Besitze des Pariser Museums, keine Spur von Achseltaschen aufwiesen.

MOCQUARD weist darauf hin, daß alle *Chamaeleo*-Arten mit deutlichen Achseltaschen auf Madagascar und die benachbarten Inseln beschränkt sind und daß *Chamaeleo vulgaris*, das eine sehr wenig deutliche Achseltasche besitze, die einzige nicht auf Madagascar vorkommende Art sei, während andererseits wieder diese Insel auch von einer beträchtlichen Zahl achseltaschenloser Chamäleonten bewohnt werde. *Rhampholeo spectrum* dagegen, das auch eine deutliche Achseltasche habe, sei ein „west-afrikanisches Tier“ (nach neuern Beobachtungen auch am ost-afrikanischen Festland weit verbreitet).

Am Schlusse seiner Abhandlung bemerkt MOCQUARD noch: Da sich die Achseltaschen in beiden Geschlechtern finden, können sie keine Geschlechtscharaktere sein. Wenn eine Erklärung der Achseltaschen auch nur von einer zukünftigen anatomischen Untersuchung zu erhoffen sei, so werde man in der Zukunft doch mit ihnen als Speciesmerkmalen rechnen müssen.

Diese Bemerkung mag wohl auch BOULENGER veranlaßt haben, die Systematiker vor einer Überschätzung der Achseltaschen zu warnen. Er sagt (l. c.):

„The Recorder would warn students of this group against basing species upon this character alone, which he finds to be unreliable.

In two out of three specimens of *C. polleni*, the pit is well marked; and it is sometimes present sometimes absent in *C. vulgaris* and *brevicornis*, of which species he has been able to compare a large number of specimens.“

Obige Mitteilung MOCQUARD'S wurde aus dem Grunde so ausführlich wiedergegeben, weil sie bis jetzt die einzige geblieben ist,

die sich eingehend mit diesem Gegenstande befaßt. Seither wurden die Achseltaschen nur in der Systematik erwähnt und verwertet.

In WERNER'S „Prodromus einer Monographie der Chamaeleonten“ finde ich Achseltaschen bei folgenden Arten erwähnt:

mit den Zusätzen:

<i>Chamaeleo lateralis</i>	
„ <i>campani</i>	
„ <i>pardalis</i>	„tief“
„ <i>labordi</i>	„tief“
„ <i>cucullatus</i>	
„ <i>nasutus</i>	„beim ♂ stärker als beim ♀“ „einer der Hauptunterschiede von dem sehr ähnlichen <i>Ch. fallax</i> “
„ <i>voeltzkowi</i> BOETTGER	„tief“
„ <i>guentheri</i> BLNGR.	„tief“
„ <i>oustaleti</i> MOCQUARD	„einer der Hauptunterschiede von <i>Ch. verrucosus</i> . BOULENGER hält indes beide Arten für identisch“

Die 3 letztgenannten Arten sind seit dem Erscheinen der Arbeit MOCQUARD'S entdeckte, aber auch durchwegs madagassische Formen. Es sind aber auch betreffs länger bekannter Arten Unterschiede zwischen den Angaben MOCQUARD'S und WERNER'S zu finden. WERNER gibt für *Ch. cephalolepis* GÜNTHER und *Ch. polleni* PETERS, beide von den Comoren, seichte Achseltaschen an, während MOCQUARD beide Arten ausdrücklich unter denjenigen anführt, die auch nicht die leiseste Spur einer Achseltasche aufweisen. Andererseits erwähnt WERNER der Achseltaschen nicht bei:

*Chamaeleo gallus*  
 „ *furcifer*  
 „ *brevicornis*  
*Rhampholeo spectrum*,

für die MOCQUARD deutliche, und bei den 3 oben erwähnten Arten, für die MOCQUARD weniger ausgeprägte Achseltaschen angegeben hat. Da WERNER das einzige bekannte, im Pariser Museum befindliche Exemplar von *Chamaeleo furcifer* — dasselbe, von dem MOCQUARD die Achseltaschen erwähnt, — nicht persönlich untersucht hat, klärt sich die Divergenz der Angaben bei dieser Art leicht auf.

Bei *Chamaeleo gallus* dagegen, das dem achseltaschenführenden *nasutus* sowie den achseltaschenlosen *fallax* und *boettgeri* nahe steht, erwähnt WERNER ausdrücklich: „Achseltaschen fehlen in beiden Geschlechtern“.

Was diese letztere sowie die noch übrigen Divergenzen in den Angaben der beiden Autoren betrifft, so teilte mir Herr Dr. WERNER auf eine Anfrage gütigst mit, „daß sie jedenfalls durch Variabilität der Tiere in dieser Beziehung zu erklären seien und daß es sich bei den betreffenden von ihm untersuchten Tieren wohl auch um zu geringfügige Vertiefungen gehandelt habe, als daß er sie einer besondern Erwähnung für wert erachtet hätte.“

Diese unzweifelhafte Variabilität rechtfertigt jedenfalls die Ansicht BOULENGER'S, daß die Achseltaschen systematische Merkmale von nur beschränktem Werte seien; es wird dadurch aber auch wahrscheinlich gemacht, daß sie auch in ökologischer Beziehung für ihre Träger von nicht zu großer Bedeutung sind, falls sie eine solche überhaupt haben sollten.

Da, wie bereits erwähnt, die Achseltaschen bisher nicht zum Gegenstand anatomischer Studien gemacht worden waren, entschloß ich mich, sie zu untersuchen auf Anregung meines sehr verehrten Lehrers, Herrn Dr. WERNER, dem ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte, sowohl für das stete Interesse, das er meiner Arbeit angedeihen ließ, wie auch insbesondere dafür, daß er mir das wertvolle Material zur anatomischen Untersuchung aus seiner eignen Sammlung zur Verfügung stellte, sowie er mir auch gestattete, diese selbst durchzusehen. Daraus, daß diese seit dem Erscheinen seiner oben erwähnten Arbeit in Bezug auf Chamäleonten eine wesentliche Bereicherung erfuhr, erklären sich wohl auch einige Abweichungen von seinen Angaben, die indes wieder nur die große Variabilität der Achseltaschen klarzulegen geeignet erscheinen.

Achseltaschen fanden sich außer bei den auf der nebenstehenden Tabelle erwähnten Tieren, indes meist von geringerer Deutlichkeit als bei diesen, noch bei folgenden Chamäleonten der Kollektion

WERNER:

*Ch. polleni* von Mayotte (Comoren)

♀, 105 mm, leichte Höhlung

♂, 135 mm, fast nichts

*Ch. cephalolepis* von Grand Comoro

♀, 125 mm } leise Spuren

♂, 150 mm }

*Ch. brevicornis*, Madagascar

♀, 280 mm } keine Spuren

♂, 330 mm }

♀, 205 mm } Achseltaschen von etwa 2 mm Tiefe

♂, 260 mm }

*Ch. minor* von Betsileo, Madagascar

♂, 117 mm, Achseltaschen angedeutet

*Ch. melleri* GRAY von Usambara (Ost-Afrika)

530 mm, ganz seichte, rundliche, den menschlichen Achselhöhlen vergleichbare Vertiefungen

*Ch. oshaugnesseyi* GÜNTHER, Madagascar

♀, 350 mm }  
♂, 400 mm } schwache Höhlung

*Ch. gallus*, Madagascar

♀, 90 mm, keine Spur!

♂, 107 mm, Achseltaschen in nach vorn gespanntem Zustand der Vorderextremitäten<sup>1)</sup> noch über 1 mm tief

*Ch. gastrotaenia* BLNGR.; Madagascar

Junges, 40 mm (wovon die Hälfte auf den Schwanz), in normalem Zustand Spuren von Vertiefungen, die beim Nachvorspannen der Vorderextremitäten verschwinden

♀, 115 mm } in beiden Geschlechtern nicht tiefe, aber immerhin  
♂, 145 mm } deutliche Achseltaschen.

Dagegen konnte ich weder bei einem 330 mm langen ♂ von *Ch. bifidus* noch bei *Ch. vulgaris*, für welche beide Arten MOCQUARD allerdings wenig ausgeprägte Achseltaschen angibt, auch nur Spuren von solchen entdecken. Bei *Ch. vulgaris* ist dieses Resultat um so bemerkenswerter, als ich von dieser Art 11 Exemplare beiderlei Geschlechts in der wechselnden Größe von 71—275 mm untersuchte, die der verschiedenartigsten Herkunft waren, nämlich von Malaga, aus Marokko, von Oran, aus Algerien, Tunis, Tripolis, Ägypten, Syrien und von Smyrna.

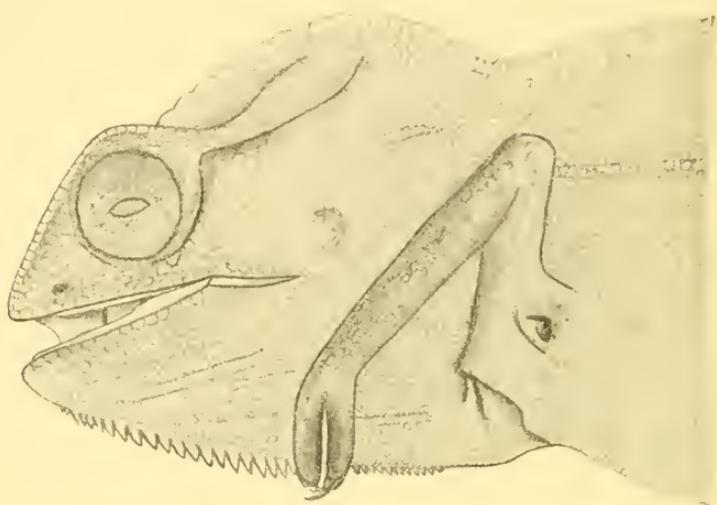
Den Arten des Genus *Brookesia* GRAY fehlen Achseltaschen durchgängig.

Was die Gattung *Rhampholeo* GÜNTHER anbelangt, so vermißte ich unter den 3 untersuchten Arten die Achseltaschen vollständig bei *Rh. kerstenii* PETERS, während ich bei einem 90 mm langen Exemplar von *Rh. spectrum* (♂ aus Kamerun), für welche Art MOCQUARD deutliche Achseltaschen angibt, solche nur angedeutet fand; am mächtigsten scheinen sie bei *Rh. brevicaudatus* (MATSCHIE) entwickelt, insofern 1 Exemplar von 72 mm Länge (wovon allerdings nur sehr wenig auf den ungewöhnlich kurzen Schwanz kommt) solche von annähernd 2 mm Tiefe und 1 junges Tier von 34 mm Länge Achseltaschen aufwies, die, wenn bei der geringen Größe des ganzen

1) Dadurch werden die Achseltaschen wesentlich verseicht.

Objekts auch nicht genau meßbar, verhältnismäßig entschieden größer waren als beim größern, eben erwähnten Tier.

Unter sämtlichen Chamäleonten, bei denen ich Vertiefungen der Haut, die wirklich die Bezeichnung „Achselfaschen“ verdienen, fand, ist *Rh. brevicaudatus* die einzige nicht in Madagascar heimische Art. Sie lebt vielmehr am afrikanischen Festland und zwar hauptsächlich in Deutsch und Britisch Ost-Afrika.



*Chamaeleo lateralis* GRAY. ca. 2mal vergrößert.  
Extremität vorgezogen, um den Eingang in die Achselfasche zu zeigen.

Bei der makroskopischen Betrachtung der Arten, welche ausgeprägte Achselfaschen führen, ergibt sich: Die Achselfasche liegt, wie zum Teil bereits MOCQUARD erwähnte, hinter dem Grund der in der Regel dem Körper eng anliegenden Vorderextremitäten, aber nie ganz in der Mitte, sondern immer etwas ventralwärts verlagert.

Ihre genauern Verhältnisse gestalten sich, namentlich unter Berücksichtigung von *Ch. guentheri* und *lateralis*, welche beiden Arten allein mir in einer genügenden Anzahl von Exemplaren vorlagen, um vielleicht etwas allgemein Gültiges über die im einzelnen sehr wechselnden Charaktere der Achselfaschen sagen zu können, folgendermaßen: die Achse der Achselfasche, also die Linie, in der die Tasche ihre größte Tiefe erreicht, liegt windschief zur Längsachse des Tiers: bei *guentheri* sich etwas ventro-dorsal nach vorn erhebend (bei *lateralis* horizontal oder aber im weitern Verlauf wieder nach abwärts, ventral,

gerichtet, also gebogen, so daß man in diesem Fall von einer Achseltaschenachse eigentlich nicht sprechen kann) schließt ihre Projektion auf die Transversalebene mit der Längsachse des Tiers einen mit seinem Scheitel nach vorn gerichteten Winkel von etwas weniger als  $45^{\circ}$  ein.

Die unverletzte Achseltasche besteht in der Regel aus einem äußern, mehr oder minder halbvoiden Teil und einer tiefer, in einer dorso-ventral verlaufenden Ebene gelegenen Spalte.

Was das Integument betrifft, so möchte ich erwähnen, daß die von MOCQUARD als „décolorées“ bezeichneten, die Achseltasche auskleidenden Körnenschuppen bei sämtlichen mir vorliegenden Tieren einen schmutzig gelben Ton zeigen, mögen die umliegenden Hautpartien welche Farbe immer haben.

Am kleinsten sind sie in der Höhle, indes auch in der Umgebung derselben und an der ganzen Hinterseite der Vorderextremitäten kleiner als an den übrigen Körperstellen.

Erwähnen möchte ich noch, daß sich beim Herauspräparieren der Achseltaschen das dieselben auskleidende Integument sehr leicht von den darunter gelegenen Gewebspartien abtrennte — vielleicht nur eine Folge der Alkoholkonservierung — und daß das Herz dem innersten Teil der Tasche nahe liegt.

Die Größenverhältnisse der Höhlung sind untereinander wie auch im Verhältnis zur Größe der Tiere — auch bei derselben Art — sehr variabel; in einem der von mir untersuchten Fälle, bei einem *Ch. guentheri*-♀, sind sogar die Taschen desselben Tiers auffallend asymmetrisch (nicht zu verwechseln mit der oft vorkommenden, scheinbaren Asymmetrie, die dadurch zustande kommt, daß die oben erwähnte Spalte, der tiefst gelegene Teil der ganzen Tasche, mit Hautresten erfüllt und verdeckt ist, wodurch nun die ganze Vertiefung wesentlich seichter erscheint).

Jedenfalls aber ergibt sich bei einer Vergleichung der Achseltaschenmaße trotz aller Variabilität die Tendenz derselben mit zunehmendem Alter und Größe der Tiere verhältnismäßig geringer zu werden, wie dies aus der Rubrik „Verhältnis der normalen Achseltaschentiefe zur Gesamtlänge des Tiers“ der beigegeführten Tabelle klar ersichtlich ist. Eine auf dieselbe Tatsache hinweisende Erscheinung bieten ja auch die 4 bereits erwähnten *Ch. brevicornis*-Exemplare, von denen die beiden jüngern deutliche Achseltaschen aufweisen, während an den ältern nicht einmal Spuren solcher zu sehen sind.

Maße in Millimeter n.<sup>1)</sup>

	<i>Chamaeleo lateralis</i>			<i>guentheri</i>		<i>pardalis</i>		<i>campani</i>		<i>onstalei</i>							
	pulchus	♂	♂	Zool. Mus. d. Univers.	♀	♂	Collection WERNER	Zool. Mus. d. Univers.	♀	♂	♂						
	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER	Collection WERNER						
Schnauzenspitze bis zum vordern Ursprung der Vorderextremitäten	7	17	20	22	32	35	34	55	55	55	55						
Von hier bis zum vordern Ursprung der Hinterextremitäten	13	36	41	55	65	67	70	105	111	103	100						
Von hier bis zum Schwanzende	28	56	82	106	125	141	145	220	236	230	245						
Gesamtlänge	48	109	147	183	222	243	249	380	402	388	400						
Tiefe der Achseltasche in normalem Zustand	1,5	2	3,5	4	3	3	5,5	8	6	6	7						
Größter Durchmesser d. Achseltaschenöffnung in normalem Zustand	—	2,5	2	2,5	3	2,5	4	6,5	7	3	8						
Tiefe der Achseltasche bei größtmöglicher Spannung derselben	—	—	2,5	3	2	2	4	6	5	4	4,5						
Größter Durchmesser d. Achseltaschenöffnung bei größtmöglicher Spannung derselben	—	—	—	3,5	2,4	2,4	5	8	7,5	3,5	9						
Verhältnis der normalen Achseltaschentiefe zu der Gesamtlänge des Tiers	1 : 32	1 : 54,5	1 : 40	1 : 42	1 : 48	1 : 45,75	1 : 33	1 : 41	1 : 74	1 : 37,4	1 : 48,6	1 : 45,27	1 : 47,5	1 : 67	1 : 18,6	1 : 55,4	1 : 72,7

1) Diese genauen Maße können natürlich nicht als absolut richtig gelten, da sie ja von in verschiedenen Lagen konservierten Tieren stammen. Bezüglich der Maße der Achseltaschentiefe ist zu bemerken, daß, da die Gewebe leicht nachgeben, auf den subjektiven Druck viel ankommt.

Bezüglich der Tabelle sei noch bemerkt, daß der „größte Durchmesser der Achseltaschenöffnung in normalem Zustand“ zu dem „größten Durchmesser der Achseltaschenöffnung bei größtmöglicher Spannung derselben“ um einen Winkel gedreht erscheint, der in der Regel nur wenige, mitunter aber auch ungefähr 90° beträgt.

Am Gerippe eines zu diesem Zweck skeletierten *Ch. guentheri*-♀, desjenigen, das auch die asymmetrischen Achseltaschen aufwies, konnte ich weder am obern Teil des Humerus noch am angrenzenden der Scapula irgend welche Besonderheiten wahrnehmen.

An Schnitten untersuchte ich beide Achseltaschen eines jungen und eines erwachsenen ♀ *Ch. lateralis*; leider waren beide Tiere einfach in Alkohol konserviert gewesen und der Zustand der Gewebe daher auch für eine grobhistologische Untersuchung gerade nicht der beste; es ließen sich verschiedene Färbemethoden, aber keine spezifischen Nervenfärbungen anwenden.

Die Schnitte, deren Dicke zwischen 6 und 12  $\mu$  variiert, wurden in allen 3 Ebenen geführt.

#### Schuppenform und -größe (nach den Schnitten).

Beim jungen Tier ähneln die Schuppen in der Umgebung der Achselhöhle in der Form denen des übrigen Integuments, sind aber bedeutend kleiner als jene. Man könnte hier von einer halbkreisförmigen Grundgestalt sprechen, von der indes oft Abweichungen zu konstatieren sind, und zwar meist zu gunsten der Höhe, so daß also solche Schuppen verhältnismäßig schmaler sind. Stellenweise finden sich 1 oder 2 kleinere Schuppen zwischen denen von regelmäßiger Größe.

Selten kommt es vor, daß eine Schuppe der andern dachziegelartig aufgelagert ist. In der Richtung zum Eingang in die Achselhöhle wird die Form der Schuppen immer unregelmäßiger; am Grunde ist sie so wenig regelmäßig, daß sich schwer etwas Gemeingültiges sagen läßt. Im allgemeinen sind die Schuppen hier etwas niedriger als die am Eingang der Höhle stehenden, dabei aber bedeutend schmaler. Manchmal stehen sie loser, dann wieder in dichtern Gruppen beisammen. Ganz am Grund der Höhle finden sich die kleinsten Schuppen.

Beim erwachsenen Tier sind die Schuppen ungefähr 3mal so groß wie beim kleinen und variieren in der Form noch mehr als bei jenem.

Im dorsalwärts liegenden Teil der Achseltaschenumgebung ist

die Höhe der Schuppe bald dem Durchmesser gleich, bald doppelt so groß, bald wieder viel geringer (segmentförmige Schuppen).

Auch hier finden sich mitunter zwischen 2 größern Schuppen eine bis mehrere kleine.

Im ventral gelegenen Teil der Achseltaschenumgebung sind die Schuppen durchschnittlich spitzer als die oben erwähnten.

Auch beim erwachsenen Tier sind die Schuppen in der Höhle viel unregelmäßiger gestaltet als am Eingang in dieselbe. Meist Beckig, nach oben zugespitzt, dann wieder an der Spitze etwas verbreitert, also trapezförmig, sind sie ganz am Grund der Höhle viel flacher und segmentförmig.

### Epidermis.

Die Epidermis ist im Schuppental gewöhnlich von derselben Mächtigkeit wie auf der Schuppenhöhe. Andernfalls ist sie meist auf der Schuppenhöhe mächtiger als im Schuppental, selten umgekehrt.

Beim jungen Tier ist der Unterschied im Bau der Epidermis in der Achseltasche und außerhalb derselben nicht groß.

In der Achseltasche ist das Stratum profundum viel gleichmäßiger als in der Umgebung derselben, manchmal ein geradezu gleich breit bleibendes Band. Doch kommt es auch vielfach vor, daß die äußere Seite der Profundum-Zellen kappenförmig abgerundet sind, daher im obersten Teil nicht dicht aneinander schließen.

Das Stratum corneum besteht in beiden Fällen aus mehreren übereinander liegenden Schichten abgeplatteter Zellen von der genugsam bekannten spindelförmigen Gestalt: in der Mitte, wo der Kern liegt, aufgetrieben verzüngen sich diese Zellen nach beiden Seiten hin. Die dem Profundum zunächst befindlichen Zellschichten sind natürlich weit weniger stark abgeplattet als die höher liegenden; ebenso nimmt die Deutlichkeit der Kerne von unten nach oben ab.

Die Epidermis des erwachsenen Tiers unterscheidet sich von der des jungen Tiers — von dem ganz nebensächlichen Vorkommen zweier Epidermisgenerationen abgesehen — hauptsächlich durch die weniger regelmäßige Gestalt der das Stratum profundum bildenden Zellen; auch sind die Corneum-Zellen hier verhältnismäßig stärker abgeplattet als beim jungen Tier.

## Subepidermoidales Corium.

Bei der Untersuchung des subepidermoidalen Coriums, das, wie MAURER (l. c., p. 232) von Reptilien überhaupt sagt, „durch lokal stärkere Ausbildung seines Gewebes die Prominenz der Schuppen hervorbringt“, haben sich die Eisenhämatoxylinsschnitte als die besten erprobt, da auf ihnen das sonst die feinere Gewebsstruktur ganz verdeckende Pigment entfernt ist.

„Die Grundlage dieser Schicht wird von lockerem Bindegewebe“ (MAURER, l. c., wie oben) mit ziemlich dicken Fasern hergestellt. Darin liegen viele an der Epidermis inserierende und straff nach unten verlaufende Fasern, die ich nur als die „glatten Muskelfasern“ MAURER'S — nach ihm für den Farbenwechsel der Tiere von hervorragender Bedeutung — deuten kann.

Wenn sich die in der Umgebung der Höhle liegenden Schuppen auch nicht sehr rege am Farbenwechsel beteiligen werden, so ist es doch sonderbar, daß sie jene Fasern nur in ungefähr demselben Maße besitzen wie die am Taschengrund liegenden Schuppen, die sich ja jedenfalls noch viel weniger am Farbenwechsel beteiligen werden und tatsächlich auch viel weniger Pigment besitzen als jene.

## Stratum pigmentosum.

Einen großen Teil des subepidermoidalen Coriums, von dessen oberer, der Epidermis zugekehrten Grenze ziemlich weit herabreichend, nimmt das Stratum pigmentosum oder vielmehr die Hauptmasse des Pigments ein; denn Pigment findet sich auch zwischen den Profundumzellen der Epidermis, während es andererseits in allerdings geringem Maße bis an das straffe Corium herabreicht.

Obwohl nicht in den eigentlichen Rahmen meines Themas fallend, mögen doch auch der Pigmentfrage, die mir ja bei meiner Arbeit fortwährend entgegentrat, einige Zeilen gewidmet sein, die auch zu einem bessern Verständnis des Folgenden beitragen dürften.

MAURER, der das Integument von *Ch. vulgaris* untersuchte, schreibt (l. c., p. 231): „Es [das stratum pigmentosum] . . . besteht aus drei Schichten, in welchen die Zellen an Größe und an Qualität des Pigments verschieden sind.“ Obwohl ich die Haut von *Ch. vulgaris* nicht untersucht habe, erlaube ich mir doch, diese Angabe sehr anzuzweifeln, um so mehr als sonst kein einziges Tier mit 3 qualitativ verschiedenen Pigmentschichten bekannt ist.

BRÜCKE (l. c.) beschreibt schon früher von derselben Art:

... 5. Unter der Epidermis und in der Cutis liegt ein weißes, teilweise gelbes, seltener orangefarbenes Pigment . . .

6. Unter und zwischen diesem liegen dunkle Pigmentzellen, deren zahlreiche, verzweigte und dicht neben einander gestellte Ausläufer das weiße Pigment durchdringen und bis unter die Oberhaut gelangen . . .

7. An den untersuchten Chamaeleonten kamen durchaus keine anderen Pigmente vor als die zwei genannten . . .“

„Gelb“ und „orangefarben“ bildet jedenfalls einen bemerkenswerten Übergang zwischen „weiß“ und „dunkel“.

Am nächsten der Wahrheit kommt jedenfalls TORNIER (l. c.):  
 „. . . Mag dem sein, wie es will, bei den Reptilien und ebenso bei den Amphibien, auf deren Untersuchung es hier vorliegend ankommt, gibt es in der Haut, so weit meine Untersuchungen reichen, nur einen Farbstoff, das „braune“ Melanin, und dieses erzeugt durch Wechsel der Quantität oder in Verbindung mit seiner Umgebung alle übrigen Hautfarben als Strukturfarben.“ . . .

Auf den meisten meiner Schnitte scheinen auf den ersten Blick 2 scharf unterschiedene Pigmentarten vorhanden zu sein: eine, im allgemeinen tiefer liegende, schwarze, in dünnen Schichten braun durchschimmernd, und zwar entweder kuglig zusammengeballt oder aber dendritisch verzweigt, in geringer Menge bis zwischen die Zellen des Stratum profundum reichend: die zweite, hell braun bis schmutzig orangefarben, auch vielfach dendritisch verzweigt und dann meist in feinern Schichten als das obige, das es vielfach durchdringend, oft auch verdeckt.

Bei genauerer Untersuchung, namentlich bei oft wechselnder Einstellung, zeigen sich jedoch so viele Übergangsstufen, besonders auf einigen Schnitten, daß ich nicht umhin kann, beide „Pigmentarten“ bloß für verschiedene Modifikationen des Melanins zu halten.

Beim jungen Tier findet sich in der Umgebung der Achseltasche verhältnismäßig viel weniger Pigment als beim erwachsenen und dies nur bis zum Eingang in die Tasche: die die Höhlung selbst auskleidenden Schuppen sind hier noch völlig pigmentlos, was sich ja daraus leicht erklären läßt, daß sich das Pigment hier jedenfalls nur unter Einfluß des Lichts, dem diese Stellen eben noch nicht genügend ausgesetzt waren, entwickelt.

Beim erwachsenen Tier sind dagegen auch diese Schuppen pigmentführend, wenn auch die Menge des Pigments hier viel geringer

ist als in den außerhalb der Tasche liegenden Schuppen, wo die Gewebsstruktur durch seine Menge vielfach ganz verdeckt wird.

Wenn also MOCQUARD die die Tasche auskleidenden Schuppen als „decolorées“ bezeichnet, so ist dies keinesfalls dahin aufzufassen, daß sie pigmentlos seien.

### Straffes Corium.

Unter dem subepidermoidalen Corium liegt das aus parallel verlaufenden Faserbündeln bestehende straffe Corium, das sich an der Schuppenbildung, im Gegensatz zu jenem, nur wenig beteiligt.

In ihm verlaufen vielfach kleine Gefäße und Nerven, denen aber eine besondere Wichtigkeit nicht zugesprochen werden kann, da sie sich in dem außerhalb der Achseltasche liegenden Integument eher häufiger finden als in dem die Tasche auskleidenden.

### Subcutanes Gewebe, Gefäße, Nerven.

Auf das straffe Corium folgt das subcutane Gewebe, das sich unter dem außerhalb der Tasche liegenden Integument nur als dünne Schicht, auf die gleich die Muskulatur folgt, findet, während es andererseits unter der die Höhle auskleidenden Haut mächtig entwickelt ist. Hier folgt auch keine Muskulatur auf dieses Bindegewebe: es laufen vielmehr nahe der Stelle, wo es sich am weitesten ins Innere erstreckt, die einzelnen Stämme des Brachialplexus wie auch größere Gefäße, vor allem die Arteria und Vena subclavia vorüber, die alle vielfach auch größere Stämme in das die Haut-einsackung (die Achseltasche) umgebende Bindegewebe entsenden. Den hier verlaufenden Gefäßen ist, da eine etwa zwischen den Schuppen ausmündende Drüse mir nicht hätte entgehen können, keine andere Bedeutung zuzusprechen als die der Ernährung der betreffenden Gewebspartien; auch sind sie durch ihren Verlauf im Gewebe vielfach nur in ihrer Lage fixiert.

Anders verhält es sich vielleicht mit den Nerven. Nebst andern entspringt ein ziemlich starker Nerv vom stärksten Stamm des Plexus brachialis, tritt zwischen Arteria und Vena subclavia durch und läuft am Grunde des am tiefsten ins Innere vorspringenden Teils der Achseltasche hin, bald darauf ins subcutane Gewebe eindringend. Eine Zeitlang ungeteilt immer knapp am straffen Corium und zwar an der nach außen gerichteten Seite des Innenteils der Achseltasche verlaufend, teilt er sich später in 2 Züge, die sich dann im straffen Corium nicht weiter verfolgen ließen. Dies be-

obachtete ich an in der Transversalebene geführten Schnitten: auch an in andern Richtungen geführten Schnitten fand ich ziemlich starke Nerven im subcutanen Bindegewebe, das beiderseits vom straffen Corium des darauf folgenden Integuments begrenzt wird, verlaufen: ich konnte aber nie beobachten, daß sie Zweige in die Haut abgaben, was doch höchst wahrscheinlich der Fall ist.

Alle diesbezüglichen Bemühungen scheiterten an dem für eine auch nur etwas distincte Nervenfärbung gänzlich ungeeignetem Material.

Sollte sich überhaupt etwas Unbekanntes in den Achseltaschen finden, was indes kaum wahrscheinlich ist, so könnten es wohl nur dem Tastsinn dienende nervöse Endigungen sein.

Eine etwaige spätere diesbezügliche Untersuchung müßte wohl mit einer genauen Durchforschung des subcutanen, nach innen zu die Achseltasche umhüllenden Bindegewebes und der in diesem verlaufenden Nerven an eigens hierzu konserviertem Material einsetzen.

Bei einem Rückblick auf die durch die anatomische Untersuchung gewonnenen Resultate spricht scheinbar vieles dafür, daß es sich in den Achseltaschen der Chamäleonten nur um sonst belanglose Vertiefungen der Haut handle, wie es ja auch vielfach behauptet wird, daß derartige Gruben bei Reptilien, so namentlich auch am Kopf gewisser Schlangen, ihre Entstehung lediglich Spannungsbeanspruchungen der Haut verdanken.

Dieser Ansicht kann ich aus folgendem Grund nicht beipflichten:

Achseltaschen finden sich nur bei der Minderzahl der bekannten Chamäleonten. Sollten etwa die Arten, welche sie besitzen, viel beweglicher sein, indem ihnen die Achseltaschen eine größere Beweglichkeit der Vorderextremitäten — an eine andere „Spannungsbeanspruchung der Haut“ kann ja bei der Lage der Achseltaschen nicht gedacht werden — zusichern?

Letzteres ist tatsächlich nicht der Fall: der Bewegungsfähigkeit der Vorderextremitäten wird nicht durch die beschränkte Spannungsfähigkeit der Haut, sondern lediglich durch ihre gelenkige Verbindung mit dem Brust-Schultergürtel eine Grenze gesetzt.

Die größte Spannung, auf obiger Tabelle als „größtmögliche Spannung“ bezeichnet, der die Achseltasche unterworfen werden kann und zwar in der Weise, daß man den Humerus nach vorn, dem Kopf des Tiers zu, drückt, läßt zwar die an ihrem Eingang befindlichen Hautfalten verschwinden und verseicht die Achseltasche etwas: letzteres aber nur unbedeutend, wie aus den betreffenden

Rubriken der Tabelle ersichtlich ist. Bei einem Versuch durch noch größere Spannung die Achseltasche noch seichter zu machen, bricht höchstens der Humerus, oder er tritt aus der Cavitas glenoidalis.

Noch ein Umstand spricht gegen die obige Deutung. Würden die Achseltaschen tatsächlich ihren Besitzern eine größere Beweglichkeit der Vorderextremitäten ermöglichen, so wäre dies für dieselben, besonders in Anbetracht der Art und Weise, wie Chamäleonten klettern, zweifellos von größtem Vorteil, und wir wären daher nach dem die ganze Natur beherrschenden Utilitätsprinzip berechtigt, zu erwarten, daß sie dort, wo sie wohl entwickelt sind, sich so erhalten, dort, wo sie nur schwach entwickelt sind, allmählich sich verstärken, kurz gesagt, daß sie ein werdender Charakter sind: allein gerade das Gegenteil ist der Fall, wie ich später nachzuweisen versuchen werde.

Oder sollten die Achseltaschen bei der Begattung oder den derselben vorausgehenden Kämpfen und Spielen eine Rolle spielen? Sei es in mechanischer oder erregender Beziehung? Letzteres setzte stark entwickelte Tastorgane voraus, die mir doch auch bei schlecht konserviertem Material kaum hätten entgehen können, um so weniger als ja das Vorkommen von jetzt noch aktiven Organen so feiner Struktur auch durch den Umstand unglaublich gemacht wird, daß die Achseltaschen mit Epidermisresten vielfach ganz erfüllt sind.

Auch ersteres wäre nicht anzunehmen, da J. v. FISCHER, der einzige, der überhaupt die Begattung von Chamäleonten beobachtet hat, von *Ch. vulgaris* (l. c.) schreibt: „Das Männchen verfolgte das Weibchen, bis es dasselbe mit dem Vorderfuß an Nacken gefaßt hatte. Darauf setzte es dem Weibchen den Vorderfuß in den Rücken, während die Hinterfüße die Knie und den Schwanz umklammerten . . .“ Und es wäre doch absurd anzunehmen, daß sich dieser Vorgang bei den achseltaschenführenden Chamäleonten so wesentlich anders gestalte.

Weiter widerspricht einer Betrachtung der Achseltaschen als sekundäre Geschlechtscharaktere ebenso wie der ersten, oben erwähnten Deutung der Umstand, daß sie sich im Stadium der Rückbildung befinden, sowie die so verschiedene Ausbildung bei nah verwandten Arten.

Ein geradezu vernichtender Einwand ist aber schließlich der schon von MOCQUARD erwähnte Umstand, daß sich die Achseltaschen in beiden Geschlechtern finden und, wie ich hinzufügen will, in durchschnittlich gleich starker Ausbildung.

Bei reiflichem Überlegen der hier niedergelegten Untersuchungsergebnisse sowie der bisherigen Erörterungen erscheint es als zweifellos, daß es sich in den Achseltaschen der Chamäleonten um rudimentäre Organe handelt oder, vielleicht besser gesagt, um rudimentäre Charaktere, insofern es nämlich kaum angeht, eine bloße Vertiefung der Haut als Organ zu bezeichnen.

Folgende Gründe erscheinen für diese Ansicht maßgebend:

Zunächst der Umstand, daß ich trotz sorgfältiger mikroskopischer Untersuchung (an einem jungen und einem alten Tier!) keinerlei Structureigentümlichkeiten finden konnte, die über die Funktion, den Grund des Vorhandenseins, der bei manchen Arten so auffallend ausgebildeten Achseltaschen Aufschluß geben könnten.

Wenn auch der Konservierungszustand der zur Verfügung stehenden Exemplare und daher auch die spezifische Färbbarkeit der Schnitte zu wünschen übrig ließen, so war es doch immerhin möglich, die Zellstrukturen in ihren groben Umrissen zu verfolgen. Gebilde von der Größe und Zahl, wie man sie entsprechend der mächtigen Ausbildung der Achselhöhlung annehmen müßte, hätten einer mikroskopischen Untersuchung kaum entgehen können, um so weniger, als ja, wie bereits erwähnt, das Vorkommen von jetzt noch aktiven Tastorganen so feiner Struktur auch dadurch, daß die Achseltaschen und besonders ihre innern Teile mit Epidermisresten oft ganz erfüllt sind, unglaublich gemacht wird.

Einen weitem Grund bietet die große Variabilität, eine, wie schon DARWIN in seinem Werk „On the origin of species by means of natural selection“ ausführt, für rudimentäre Teile typische Erscheinung; und es ist ja auch klar, daß ein Charakter, der bei einem Tier einer Art stark, bei einem andern schwach oder fast gar nicht ausgeprägt erscheint, für das Individuum wie für die Species ohne Bedeutung ist: und daß die Achseltaschen variabel und in hohem Grad variabel sind, selbst bei derselben Species, darüber ist wohl jeder Zweifel ausgeschlossen.

Wenn daher bei einzelnen Exemplaren einer *Chamaeleo-* oder *Rhampholeo-*Art, bei der die überwiegende Mehrzahl der Individuen auch nicht die Spur einer Achseltasche aufweist, mehr oder minder deutliche Achselhöhlen ausgebildet sind, so wird man dies nicht als eine auf welche Weise immer zustande gekommene Neubildung, sondern vielmehr als Atavismus zu deuten haben.

Dafür sprechen auch die Resultate, die sich ergeben, wenn man die geographische Verbreitung der Chamäleonten in Betracht zieht.

Sämtliche Chamäleonten, für die wohl ausgeprägte Achseltaschen sichergestellt sind — mit alleiniger Ausnahme von *Rhampholeo brevicaudatus* — sind auf Madagascar und die umgebenden Inseln beschränkt. Andererseits wird wohl niemand leugnen, daß diese gemeinsamen Ursprungs sind mit den übrigen Chamäleonten.

Es ist ferner eine anerkannte Tatsache, daß der Kampf ums Dasein auf einem beschränkten, gegen neue Zuzüge nahestehender und so eventuell als Mitbewerber auftretender wie auch räuberischer Tierformen geschütztem Gebiet — Madagascar seit seiner Abtrennung vom Festland — sich nie so heftig gestaltet wie auf einem großen, ausgedehnten, frischen Zuzügen neuer Tiere offenstehendem Kontinent — Afrika.

Während sich also ein großer Teil der Madagascar bewohnenden Chamäleonten vermöge der im Lauf der Zeit gleich gebliebenen oder nur wenig geänderten Existenzbedingungen in einer in dieser einen Hinsicht wenigstens ihrer ursprünglichen Gestalt ähnlichen Form, im Besitz der jetzt allerdings funktionslos gewordenen, vielleicht auch stark veränderten Achseltaschen erhalten konnte, war dies den anderwärts lebenden Chamäleonten — mit alleiniger Ausnahme von *Rhampholeo brevicaudatus* — nicht möglich: sie verloren, gleich der größeren Zahl der auf jener Insel heimatenden Chamäleonten, jenen ursprünglichen Charakter unter den im Lauf der Zeit auf ihrem Wohngebiet sich mannigfach ändernden Lebensbedingungen.

Parallelerscheinungen zu diesem Vorgang sind ja aus andern Tierkategorien speziell für diese beiden Gebiete genugsam bekannt; und in diesem Sinn spricht sich auch WALLACE aus, eben auch bei der Beschreibung der faunistischen Eigentümlichkeiten Madagascars und ihrer Herleitung (l. c., p. 381): „But islands also favour the occasional preservation of the unchanged species — a phenomenon which very rarely occurs in continents.“

Die einzige bisher bekannte Chamäleonten-Art, die sich sicherlich, wenigstens mitunter, wohl entwickelter Achseltaschen erfreut und nicht in Madagascar heimisch ist, ist der ost-afrikanische *Rhampholeo brevicaudatus*. Vielleicht ließe sich diese Ausnahme folgendermaßen erklären: WERNER schreibt von *Rhampholeo brevicaudatus* (l. c., p. 432): „Vom Hinterende der Temporalcrista setzt sich eine dicht gedrängte Reihe wenig vergrößerter Schuppen bis zum Becken fort, eine Längsrippe vortäuschend. Es ist sehr leicht möglich, daß diese Längsrippe (von welcher die von der Wirbelsäule nach hinten ziehenden, durch die Haut durchscheinenden Rippen des Tiers nach vorn umbiegen und

so die Seitenrippen des Blatts vortäuschen) mit der Körpergestalt des Tiers und dem kurzen Schwanz zusammen geeignet ist, ein kurz gestieltes Blatt vorzutäuschen, wie dies die tropischen Tagfalter der Gattungen *Kallima*, *Doleschallia*, *Siderone* u. a. in so vollendeter Weise tun.“

Wenn wir nun annehmen, daß diese schützende Anpassung, die bei andern Chamäleonten ihresgleichen nicht hat, frühzeitig aufgetreten sei, was ja auch das Glaubhaftere ist, so ließe sich daraus der wahrscheinliche Schluß ziehen, daß diese Art auch in einer an Reptilienfeinden (Raubvögel und Bucerotiden z. B. und viele andere größere Vögel verschiedener Familien; auch Baumschlangen und verschiedene Säugetiere) so reichen Gegend wie Ost-Afrika imstande war, sich seit langer Zeit ziemlich unverändert zu erhalten.

Durch diesen Erklärungsversuch ist natürlich nicht gesagt, daß die Achseltaschen ihren Trägern solchen Feinden gegenüber von Nachteil seien: ich meine vielmehr, daß die Chamäleonten in einer an ihnen gefährlichen Tieren reichen Gegend zu verschiedenen nützlichen Abänderungen gezwungen worden sein werden, wobei die bereits funktionslosen und daher indifferenten Achseltaschen nebenbei zum Verschwinden gebracht wurden.

Daß die Achseltaschen ihren Trägern jetzt kaum mehr irgend welchen Nutzen gewähren können, wurde bereits dargelegt; ob sie ihnen aber nicht schaden können, ist eine andere Frage. Man denke an eine durch Mikroorganismen hervorgerufene Krankheit, an tierische Ectoparasiten aus der Acarinen-, Insecten- oder einer andern Gruppe. Sie alle würden in der Tiefe der Achseltasche nicht nur sichere Herberge finden, von wo sie auch durch Kratzen des Wirts mit den Hinterfüßen nicht entfernt werden könnten, sie wären hier auch an dem Teil des ganzen *Chamaeleo*-Leibes, wo die Schuppen am zartesten sind und wo sie zugleich am nächsten den Hauptblutbahnen sind.

Zum Schaden, den ihr Vorhandensein schon an sich hervorrufen würde, käme vielleicht noch der, daß durch ihre Anwesenheit möglicherweise auch die Funktionsfähigkeit der Vorderextremitäten ihrer Wirte herabgestimmt, eventuell zunichte gemacht würde.

Schließlich legt noch ein Umstand Zeugnis dafür ab, daß wir die Achseltaschen als rudimentäre Organe zu betrachten haben, und dieser erheischt vor allen andern Aufmerksamkeit; wie sich nämlich aus obiger Tabelle mit hinreichender Klarheit ergibt, gestaltet sich trotz aller Variabilität bei zunehmender Größe und daher Alter des

Tiers das Verhältnis der Achseltasche zur Gesamtlänge des Tiers zu Ungunsten der erstern oder mit andern Worten: Die jungen Tiere haben verhältnismäßig tiefere und größere Achseltaschen als die alten. Besonders auffallend erscheint dieser Umstand durch die 4 bereits mehrfach erwähnten *Chamaeleo brevicornis*-Exemplare Dr. WERNER'S dokumentiert, von denen die kleinern, jüngern merkliche Achseltaschen besitzen, während diese bei den beiden größern, ältern Stücken derselben Art spurlos verschwunden sind, ein Fall, den man wohl nicht ausschließlich auf Rechnung der großen Variabilität setzen kann.

Alle diese angeführten Gründe scheinen mit überzeugender Kraft dahin zu deuten, daß die Achseltaschen, jetzt auch bei den Formen, wo sie noch am besten erhalten, funktionslos, in Rückbildung begriffene Charaktere sind.

Was einst ihre Funktion gewesen — und daß sie eine hatten, darüber kann bei der mächtigen Ausbildung nutzloser Reste wohl kein Zweifel sein —, wird sich wohl schwerlich jemals ergründen lassen, wenn nicht eine günstige Entdeckung einer neuen Art, die diesbezüglich Aufschlüsse gibt, zu Hilfe kommt.

Am ehesten könnten noch Untersuchungen zum Ziele führen, welche sich mit eigens zu diesem Zweck vorbehandelten Embryonen und ganz jungen Tieren von Arten befassen, die wie z. B. *Chamaeleo campani* jene Charaktere besonders scharf aufweisen — eine in Anbetracht der enormen Schwierigkeiten, mit der die Beschaffung derartigen Materials zu kämpfen hat, keineswegs leichte Arbeit.

### Literaturverzeichnis.

---

- BOULENGER, G. A., in: Zoological Record, Vol. 30, 1893, IV. Reptilia and Batrachia, Rhiptoglossa, p. 23.
- BRÜCKE, E., Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1851.
- V. FISCHER, J., Das Chamaeleon (*Chamaeleo vulgaris*), sein Fang und Versandt, seine Haltung und Fortpflanzung in der Gefangenschaft, in: Zool. Garten, Vol. 23, 1882.
- MAURER, FR., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig, 1895.
- MOCQUARD, FR., Sur l'existence d'une poche axillaire chez certains chaméléons, in: CR. Soc. philom. (Paris) 1893, No. 19.
- TORNIER, G., Die Kriechtiere Deutsch-Ostafrikas, Berlin, 1897.
- WALLACE, A. R., Island life, London, 1880.
- WERNER, FR., Prodrömus einer Monographie der Chamäleonten, in: Zool. Jahrb., Vol. 15, Syst., 1902.
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Behavior of the Nucleoli during Oogenesis of the Dragon-fly with Especial Reference to Synapsis.

By

**Caroline McGill.**

With plates 13-15.

## Contents.

- I. Introduction.
- II. Literature Review.
  1. Origin of Nucleoli.
  2. Double Nucleoli.
  3. Origin of Small Nucleoli from Large.
  4. Derivation of Chromatin from the Nucleolus.
  5. Discharge of Nucleolar Material from Resting Nuclei.
  6. Function of the Nucleolus.
  7. Relation of the Nucleolus to Synapsis.
- III. Material and Methods.
- IV. The Ovaries.
- V. The Egg-strings.
  1. The End-filaments.
  2. The Germinal Area.
    - a) Follicle-cells.
    - b) Germ-cells.
  3. The Growth Area.
    - a) In *Plathemis lydia*.
      - (a) The Nucleoli.
      - (b) The Yolk-nuclei.

- b) In *Anax junius*.
  - (a) The Nucleoli.
  - (b) The Yolk-nuclei.

VI. Summary.

VII. Literature List.

VIII. Explanation of Plates.

## I. Introduction.

While studying oogenesis in two of the dragon-flies, *Anax junius* and *Plathemis lydia*, it was found that both forms have nucleoli of very interesting structure, especially during the growth period. In view of the recently revived idea that the nucleolus plays a definite role in the metabolism of the cell, particularly in the formation of chromatin, it seemed advisable to investigate carefully the origin, structure and, so far as possible, the function of the nucleoli in the eggs of these insects.

At first the intention was to work out the complete oogenesis of these forms, but as yet no material young enough to show early oogonial divisions, nor old enough for maturation-stages, has been obtained. All the later stages of oogenesis are exceedingly difficult to investigate because of the large amount of yolk present in the egg of the imago, which renders sectioning almost impossible.

This work was done in the Zoological Laboratory of the University of Missouri under the direction of Professor GEORGE LEFEVRE to whom I am indebted for many valuable suggestions.

## II. Literature Review.

Because of the very comprehensive review by MONTGOMERY (1899) of the work on the nucleolus, it seems unnecessary to give a complete list of the literature here. I shall only refer to those papers which deal most closely with the development of the nucleoli and their relation to synapsis.

### 1. Origin of the Nucleolus.

While most observers hold to the idea that the nucleolus is of nuclear origin, some maintain that it arises from material which passes from the cytoplasm into the nucleus.

The following writers consider the nucleolus to be derived from the chromatin: RETZIUS (1881), STRASBURGER (1882), LEYDIG (1883).

GUIGNARD (1885) and MERTENS (1893). These observers think that it arises simply as a concentration of the chromatin reticulum. Another idea is that the nucleolus is derived indirectly from the chromatin by chemical transformation, whereby nuclein, the chemical constituent, is changed into para-nuclein. In its reaction to stains it passes from basiphile to oxyphile. SCHNEIDER (1891) holds this view and OBST (1899) worked it out in greater detail. The latter finds in resting nuclei that the basiphile chromatin-granules undergo chemical changes, becoming oxyphile, the oxyphile granules then fusing to form the nucleoli.

## 2. Double Nucleoli.

In a single nucleolus there are frequently present nucleoli of both oxyphile and basiphile staining substances. Often the two kinds of nucleoli unite to form single structures, which, because of their double staining qualities are known as double nucleoli. The usual arrangement in such nucleoli is a central mass of oxyphile substance, with the basiphile substance forming a layer around it.

Only a few of the many writers who have noted the occurrence of double nucleoli can be mentioned in this brief review. O. HERTWIG (1876, 1877, 1878) describes nucleoli of two substances in Medusae, Siphonophora, Gastropoda, Lamellibranchia, Asteroidea, Echinoidea and Ascidae. In most cases the two substances lie bound together, side by side. However, in *Ascidia* and Siphonophora, the para-nuclein forms the central granule of the nucleolus and has the nuclein wrapped around it. HERMANN (1899) finds double nucleoli in the spermatoblasts of the mouse. LÖNNBERG (1892) in *Doris prorima* and *Mytilus*, observed similar nucleoli. STAUFFACHER (1893) in *Cyclas cornua*. MONTGOMERY (1899) in *Montagua*, *Polydora* and *Rodalia*, find double nucleoli. OBST (1899) in Mollusca and Arachnida describes two kinds of nucleoli which are separate in early stages, but fuse to form double nucleoli in later development. GUENTHER (1903) in resting Echinoderm eggs finds double nucleoli, each having a central granule of oxyphile substance with all the chromatin of the egg wrapped as a layer of basiphile substance around it. HATAI (1904) in the spinal ganglion cells of the white rat describes nucleoli of two staining substances. He, moreover, gives good evidence that the one substance may be derived from the other, for his material shows all stages in transition from basiphile to oxyphile staining qualities, and vice-versa.

### 3. Origin of Small from Large Nucleoli.

In *Klossia*, according to SCHNEIDER (1883) the small nucleoli arise as portions of the inner substance of the larger nucleoli and wander out through pores in the cortical substance of the latter. BRAUER (1891) and FLODERUS (1896) have observed para-nucleoli budding off from the surface of the true nucleoli.

### 4. Derivation of Chromatin from the Nucleolus.

HALL (1893) in the ovum of *Mus* says that during mitosis the central granules of the nucleolus wander out and become the chromosomes. KORSCHOLT (1895) in the ovum of *Ophryotrocha* observed the nucleolus gradually dissolving in the nuclear sap. He believes that this substance helps to form the chromosomes. AUERBACH (1896) in the spermatogonia of *Paludina* finds that during mitosis the nucleolar substance becomes incorporated in the chromatin elements. GUENTHER (1903) in Echinoderm eggs states that in the resting cell all the chromatin is in the nucleolus. When preparing for mitosis, the chromatin separates, either, as in Holothuriae, as a segmented spireme, the segments of which later form the chromosomes, or, as in Echinoidea, as the completely formed chromosomes.

### 5. Discharge of Nucleolar Material from Resting Nuclei.

OGATA (1883) in human pancreas cells finds that the nucleolus wanders out of the nucleus, becomes a "Nebenkern" and later changes into the nucleus of a new cell. WILK (1884) thinks that the larger nucleoli of the amphibian germinal vesicle pass out into the cytoplasm and there become yolk-nuclei. MACCALLUM (1891) concludes that in ova of Amphibia the peripheral nucleoli generate a substance which diffuses first into the nucleus and from there into the cytoplasm; finally, it combines with the cytoplasm to form yolk. HENNEGUY (1893) believes that the corpuscles of BALBIANI in Vertebrates are either parts of the nucleolus or the entire nucleolus which passes through the nuclear wall into the cytoplasm. MONTGOMERY (1899) in *Piscicola* describes the nucleolus contracting in volume and by so doing discharging all except one of its nucleoli into the cytoplasm. HATAI (1904) in the spinal ganglion cells of the rat figures the nucleolus as passing entire through the nuclear membrane. In the cytoplasm it breaks up to form NISSL bodies. As the NISSL

bodies take the chromatin stains, there must be a transformation of the oxyphile substance of the nucleolus into basiphile material.

GOLDSCHMIDT (1905) in active gland-cells and muscle-cells of *Ascaris* has described cytoplasmic chromatin which, instead of being gathered into irregular masses as in the NISSL bodies of nerve cells, is arranged in fibres or coarse reticula. In most instances, however, this chromatin, which he calls the "Chromidialapparat", is not derived from nucleolar material but represents nuclear chromatin which has made its way into the cytoplasm. In fact, in many cases, the chromatic fibres of the cytoplasm extend directly through the nuclear membrane and are continuous with the chromatic reticulum of the nucleus. Since the chromatic apparatus is more highly developed in active than in resting cells, GOLDSCHMIDT concludes that it must function in the metabolism of the cytoplasm.

#### 6. The Function of the Nucleolus.

Many nucleoli possess contractile vacuoles, and have, therefore, been considered as excretory organs: BALBIANI (1864) in *Phalangium*, *Helix* and *Vortex*; BÖHM (1888) in *Petromyzon*; HÄCKER (1893) in *Echinus*. Others regard them as a reserve supply of chromatin. FLEMMING (1882) looks upon them as nuclear organs for the formation of chromatin: RHUMBLER (1893), LAVDOWSKY (1894) and HÄCKER (1895) regard them, not as organs, but simply as deposits of chromatic material.

MONTGOMERY (1899), adhering as he does to the extra-nuclear origin of the nucleoli, is of the opinion that they represent substances taken in from the cell-body, which stand in some relation to the nutrient processes of the nucleus. His best proof is the fact that in the period of rapid growth the nucleoli are very large.

#### 7. Relation of the Nucleolus to Synapsis.

GUENTHER (1904) is of the opinion that the massing of the chromatin around the nucleolus in the growth of many eggs is comparable to the synapsis as it occurs in spermatogenesis.

### III. Material and Methods.

The work was done upon the larvae of the two dragon-flies mentioned in the introduction, *Anax junius* and *Plathemis lydia*. These larvae are found in ponds and streams, and in this locality

can be obtained in abundance at all seasons of the year, in winter by dredging the bottom where they lie buried in the mud, and in summer by dipping them up in a hand-net as they are swimming about in the water.

Fresh as well as preserved material was used. In fact, these forms are very favorable indeed for the study of the living egg-cell, and almost all the details of the structure that can be made out in the fixed and stained egg-strings can be as clearly demonstrated when the ovaries are examined in fresh salt-solution. As the egg-strings are closely crowded together in the ovary, they show best when teased apart with needles before observing. By this method the arrangement of the egg-strings in the ovary is also clearly made out. Intra-vitam stains were employed and serve well to bring out the nucleoli.

To examine the minute structure of the protoplasm, however, sections were indispensable, and for this a large number of the ordinary fixatives and stains were used.

For fixation, FLEMMING'S and GILSON'S fluids gave the best results, although the common reagents such as alcohol, sublimate, etc., served very well, as the material is not difficult to fix.

The abdomens of the larvae were opened while submerged in normal salt-solution; the ovaries were removed by clipping with fine scissors, and were transferred as quickly as possible to the fixing fluid.

Of the large number of stains used the following may be mentioned as giving especially good results: HEIDENHAIN'S iron-haematoxylin, FLEMMING'S triple stain and the borax-carmine, methyl-green method of OBST (1899). Stained by iron-haematoxylin the chromatin or nuclein is black during mitosis, various shades of gray when the nucleus is in the resting condition. The true nucleoli, or para-nucleins, in most cases are lighter than chromatin during mitosis and darker in the resting cell. FLEMMING'S triple stain colors resting chromatin purplish-red; true nucleoli and chromatin during mitosis violet. The method of OBST stains chromatin and cytoplasm red; true nucleoli dark blue. Very often there is a blending of the two differential stains in the chromatin and also in the nucleoli, indicating that probably in the metabolism of the cell there are transitions from nuclein to para-nuclein, and vice versa. This will be referred to later.

Longitudinal and transverse sections of varying thicknesses

where cut. To show the origin of the nucleoli in the germinal area and the finer structure of the cytoplasm, very thin sections, three to four micra, were needed. In the very large eggs, sections as thick as ten micra were found to be advantageous in counting the number of nucleoli and in studying general relations.

#### IV. The Ovaries.

In *Anax* and *Plathemis* the ovaries are almost identical in shape and general structure, so that one description will suffice for both forms. They are elongated bodies, placed one on each side of the digestive tract near the dorsal body-wall. In front they lie close together but diverge as they pass backwards. They are spindle-shaped, rounded off in front but tapering posteriorly, where they end in the thread-like oviducts.

Each ovary is made up of a large number of egg-strings, bound together by peritoneal epithelium, which surrounds not only the ovary as a whole but passes also between the egg-strings, making a sheath for each. The egg-strings narrow anteriorly into delicate threads, the end-filaments, which pass forwards and inwards, and those from all the separate strings unite to form a supporting ligament which lies just beneath the dorsal blood-vessel (cf. DAIBER, 1904). From the ligament the egg-strings pass obliquely backwards and outwards to the oviduct which runs along the outer margin of the ovary.

#### V. The Egg-strings.

With respect to both the gross and minute structure until the growth period is reached, the egg-strings of *Anax* and *Plathemis* are so much alike that, as in the case of the ovary, one description is all that is necessary. Even in the later stages, the only differences found are in the form and behavior of the nucleoli, and these will be described separately for each form.

Each egg-string consists of a row of germ-cells placed end to end, attached in front by the end filament to the dorsal peritoneum and extending outwards and backwards to the oviduct. As mentioned in the description of the ovary, each egg-string is surrounded by a layer of much flattened cells continuous with the peritoneum (*a* in Fig. 1 and 39). Closely applied to the ovum itself

is a second layer of flattened cells, the follicle-cells (*b* in Fig. 1, 39 and 40), which are directly derived from oogonia.

Each egg-string shows the following regions: end-filament, germinal area and growth-area. Of course in the imago there is in addition to these an area of maturation, but this final stage in the development of the ova has not yet been worked out. The three regions will be described in order.

### 1. The End-filaments.

The end-filament (*c* in Fig. 1 and 39) consists of a single row of cells stretched out into a long thread. Its anterior end passes forwards to the dorsal body-wall, giving attachment to the egg-strings, and posteriorly its cells constitute the primitive ova, some of which undergo little differentiation and persist as follicle-cells wedged in among the remaining cells which develop into oogonia.

The cells in the end-filaments have indistinct boundaries, lightly staining cytoplasm, oval or round nuclei containing little chromatin. A small nucleolus is present even in the youngest cells. This is a true nucleolus, being composed of para-nuclein and staining with ordinary oxyphile dyes. Throughout the length of the filament, except in a few cells just in front of the germinal area, the nuclei lie with their long axes parallel to the long axis of the thread. Close to the germinal area, the cells have their nuclei arranged with the long axes perpendicular to that of the end-filament, an arrangement which affords a firmer attachment for the egg-strings (*d* in Fig. 1 and 39). Mitosis, though not frequent, does occur in the region of the end-filament adjoining the germinal area (Fig. 1).

The anterior ends of the filaments unite to form a ligament which runs just ventral to the pericardium. JOHANNES MÜLLER (1825), noting the close relation of the end-filaments to the pericardium, concluded that they were blood-vessels conveying nutriment to the ovary. LEYDIG (1865) regarded the elements of the end-filaments as the homologues of the germ-cells. KORSCHULT (1886) in Orthoptera found the filament-cells passing directly, some into germ-cells, others into follicle-cells. PAULCKE (1900) in *Apis mellifica* and LOWNE (1890) in *Calliphora erythrocephala* also observed the filament-cells developing into germ-cells. On the other side, WIELOWIEJSKY (1886) in *Periplaneta*, *Gryllotalpa* and *Formica* found the end-filament separated from the germinal area by a connective tissue partition and, therefore, concluded that the cells were not destined to form

ova. PEREZ (1886) and GROSS (1900 and 1903) also found the filament distinctly separate from the germ-cells and serving only as a suspensory ligament. In Collembola, according to LECAILLON (1901), the germinal area is situated in the middle of the ovary, yet the end-filament is attached in front, far away from the germinal area. MARIE DAIBER (1904) in *Bacillus rossii* says that the end-filament is merely suspensorial. In the dragon-fly, however, there seems to be a direct continuity between the cells of the filament on the one hand and the germ-cells and follicle-cells on the other.

## 2. The Germinal Area.

It is in the germinal area that the differentiation of the filament-cells into germ-cells (*e* in Fig. 1 and 39) and follicle-cells (*f* in Fig. 1 and 39) takes place. The germinal area is distinctly marked off from the end-filament and the growth-area, and showing, in cross-section, a mass of cells, instead of a single cell, as in the case of the filament, and a single cell surrounded by a layer of follicle-cells in the growth-area. Fig. 2 and 9 show cross-sections of the germinal area of *Plathemis* and Fig. 41 and 44 of *Anax*. Fig. 1 is a longitudinal section of the same area in *Plathemis*, Fig. 39 in *Anax*. Adjoining the filament, cell boundaries are absent and the cells unite to form a syncytium.

### a) The Follicle-cells.

The follicle-cells can easily be traced back to their origin from cells of the end-filament which in this case are the primitive ova, and down even to the end of the growth-area of the egg-string their structure is almost identical with that of the filament-cells. They have the same clear cytoplasm, indistinct cell-boundaries and single oxyphile nucleolus. They lie wedged in between the rapidly differentiating germ-cells, becoming flatter and flatter as the latter increase in size. In no case is there any indication that follicle-cells arise from elements which have developed for a time as oogonia, and then, because of crowding, have degenerated into follicle-cells. The material, however, does show a variable number of cells which give evidence of degeneration (*g* in Fig. 1 and 39) their chromatin being densely massed and the cytoplasm clear. I think these are degenerating follicle-cells rather than oogonia. It is probable that they represent food-cells. They only occur in the germinal area, and are

the only structures in this material which can be regarded as food-cells.

Although amitosis may occur in the follicles of the adult, in the larva the follicle-cells multiply by mitosis, and mitotic figures occur abundantly.

#### b) The Germ-cells.

When the cells of the end-filament become differentiated into germ-cells, taking on the character of typical oogonia, the cell-membrane becomes very distinct, the nuclei are very large, the chromatin increases rapidly in amount, the cytoplasm stains more deeply and a delicate linin-reticulum is seen in the nucleus. The chromatin is either in a coarse reticulum (*b* in Fig. 1 and 39) or in a heavy spireme (*a* in Fig. 2 and 46).

As it is in the germinal-area that the formation of the double nucleoli so characteristic of these two forms takes place, it will be necessary to describe this process more in detail. Since in the earliest cells of the end-filament studied an oxyphile nucleolus is present, it is impossible to determine the origin of this body from the material at hand, but the formation of the basiphile portion of the double nucleolus is very easily traced. In the primitive filament-cell the chromatin is arranged in a fine reticulum (Fig. 1 and 39). As the germ-cells begin to differentiate, the reticulum becomes coarser, and later forms a heavy spireme (Fig. 2, 5, 6 and 41—48). During this time the amount of chromatin in the cell is increasing rapidly, and along with the growth of the chromatin a marked increase in the size of the oxyphile nucleolus takes place. Sometimes two or even more of these nucleoli are present (Fig. 43), but they invariably soon fuse to form a single body. The spireme of chromatin now begins to condense around the nucleolus (Fig. 5, 6, 42, 44, 47 and 48), until finally there is formed a double nucleolus with an inner oxyphile mass surrounded by a deep homogeneous layer of basiphile substance (Fig. 4—11, 44 and 49). All the chromatin in the cell, except a very small amount closely adherent to the nuclear wall, is now in the nucleolus. A glance at Fig. 1, 2, 9, 39, 41 and 44 will show how similar this process of wrapping up of the chromatin spireme around the nucleolus is to the synapsis stage characteristic of spermatogenesis, and I think, as has already been suggested by GUENTHER (1904), that the name synapsis should be applied to this stage in oogenesis.

The germ-cells described in the germinal area are of course the oogonia and one would expect to find here an abundance of oogonial divisions. Such, however, is not the case, for when the period of rapid growth begins, mitosis is not found in the egg-string. All of the material which was studied was taken at too late a stage to show oogonial divisions. I think it quite probable that this period of division is very short in the dragon-fly, and that it is to be found only in the very young larvae.

Another process of importance in the germinal area is the beginning of the formation of the yolk-nuclei. I have not observed this in detail, but the material appears to be favorable for such study. The yolk-nuclei begin as darkly staining granular masses lying close against the outer surface of the nuclear membrane (Fig. 2, 7, 12, 14, 39, 41 and 50). Arising, as they do, in such close proximity to the nucleus, it would seem as if there were some transfer of nuclear material, which on reaching the cytoplasm is there deposited. As there is a peripheral layer of chromatin just within the nuclear membrane, it is very easy to imagine that the formation of the yolk-nucleus depends in some way upon this layer of chromatic material. Better proof of this, however, is given by differential stains. When such stains are used, the granules of the yolk-nuclei stain much the same as chromatin. The later development of these structures will be described in connection with the growth-area of the egg-string.

### 3. The Growth Area.

As before stated, it will be necessary to describe the growth-area of *Anax* and *Plathemis* separately because of the very pronounced difference between the nucleoli of these two forms in their later development.

#### a) The Growth Area in *Plathemis lydia*.

In the growth area of *Plathemis*, the ova separate from the germinal mass into a string of cells a single cell in thickness and extending in length backwards and outwards to the oviduct. Each ovum is entirely surrounded by a layer of follicle-cells. The area in each egg-string contains from twenty to forty ova arranged end to end with their long axes parallel with the long axis of the string. The ova gradually increase in size as they approach the oviduct.

The cells in the growth area are characterized by the greatest activity of all parts, especially of the nucleoli and yolk-nuclei; in fact, rapid metabolic changes are everywhere taking place throughout the cell.

(a) The Nucleoli.

At the beginning of the growth period, the nucleolus consists of a doubly staining body made up of basiphile and oxyphile substances arranged either as in Fig. 8, side by side, or, as in several cells in Fig. 9, with the basiphile forming a layer around the oxyphile substance. At this time most of the chromatin of the cells is in the nucleolus. Soon the oxyphile nucleolus begins to multiply (Fig. 13), and these bodies pass out of the basiphile mass into the nucleus (Fig. 10—38). Sometimes the condition shown in Fig. 11 is seen, where several oxyphile bodies are present at the same time in the basiphile nucleolus: most frequently they pass out into the nuclear sap as soon as they are well formed, so that the usual arrangement is like Fig. 16, 17, 26, etc., where the completely formed nucleolus is at the periphery, passing out of the basiphile mass, and a vacuole of greater or less size is left inside. Often before the oxyphile nucleolus has passed entirely out, a new oxyphile body has begun to form in the centre of the vacuole (Fig. 10 and 23).

During this stage of high metabolic activity, the basiphile body becomes much vacuolated, so that with iron-haematoxylin, it stains lighter than the denser, more homogeneous oxyphile nucleolus. So many vacuoles may be present that they give the structure a honey-combed appearance (Fig. 17, 20, 26, 35, 36, etc.). Often in the larger vacuoles a chromatin reticulum is seen (Fig. 22, 27 and 38).

There is very good evidence that the oxyphile bodies are formed from the basiphile substance, for, aside from the fact that all sizes of them are seen on the inside of the latter, there is often a mixing and blending of the differential stains, as in Fig. 35 and 36, indicating that chemical changes are going on whereby nuclein may be converted into para-nuclein. This establishes pretty clearly the close relationship between the two substances.

As the oxyphile bodies pass out into the nucleus, they dissolve in the nuclear sap. This solution takes place slowly, so that at times several of the bodies may be seen in a single nucleus (Fig. 14, 22 and 25). That they are dissolved in the nuclear sap is proved by the following facts: first, as they move away from the basiphile

nucleolus, they become smaller and more irregular in outline (Fig. 14 and 25); second, although they are being formed throughout the entire growth period, as is shown by the fact that they can be seen passing out of the basiphile nucleolus throughout the entire length of the egg-string, yet there are never more than four or five in the nucleus at one time and more often only one or two.

I think there can be no doubt that both kinds of nucleoli are of a liquid or viscid nature. This is shown in the basiphile nucleoli by their tendency to become vacuolated (Fig. 26, 28, 34, 35 and 38), while Fig. 21 and 27 prove quite conclusively that the oxyphile nucleolus is liquid, for as it passes out of the basiphile nucleolus the pressure on the sides of the droplet causes it to elongate.

Accompanying the formation and solution of the oxyphile nucleolus, a large amount of chromatin appears in the nucleus and is deposited in strings of granules along the linin reticulum. It will be remembered that in the early growth period practically all of the chromatin is in the nucleolus. Now, however, a coarse granular reticulum of chromatic material is laid down, and one is tempted to conclude that this chromatin is derived in large part from the oxyphile substance in solution in the nuclear sap, the reverse chemical process taking place with the result that the soluble para-nuclein is converted into insoluble nuclein. Good evidence for this lies in the fact that, as the oxyphile nucleolus dissolves, rows of chromatic granules are found radiating from it (Fig. 22—27).

#### (b) Yolk-nuclei.

As the chromatin is being laid down in the nucleus, there is a rapid increase in the size of the yolk-nucleus, and as the rapid growth of the two occurs at the same time, with nothing but the nuclear wall separating them and as the granules of the yolk-nuclei take the chromatin stain, it seems probably that the chromatin may have something to do with the formation of the yolk-granules. In no instance could chromatin granules be seen passing through the nuclear wall into the cytoplasm, as has been described by many writers, and, therefore, if nuclear material enters the cytoplasm the transfer must take place in solution.

Soon in the growth period, the yolk-nuclei break away from the nuclear wall, separate into several masses and scatter throughout the cytoplasm (Fig. 14, 19, 22, etc.).

b) The Growth-Area in *Anax junius*.

Fig. 40 is drawn from a longitudinal section of the growth-area in *Anax* and shows almost all the details of transformation. At *a* in this figure, the cells are just separating from the germinal mass. A cross-section just a little in front of this point is shown in Fig. 44. and here it would be impossible to tell the ova of *Anax* from those of *Platthemis*. The cells have the same darkly staining granular protoplasm, with yolk-nuclei just beginning to be deposited outside the nuclear membrane. The nuclei are large, with conspicuous double nucleoli (Fig. 49, 51, etc.), the formation of which has already been described. The inner oxyphile mass represents the primary nucleolus, the outer basiphile substance surrounding it comprises practically all the chromatin in the egg. A delicate linin reticulum permeates the nucleus.

The great increase in the size of the cells during growth will be seen clearly if Fig. 50, which is drawn from a cell close to the germinal area, be compared with Fig. 60 taken from near the oviduct.

Fig. 64 is drawn from a living cell studied in normal salt-solution; it shows well all the details of cell-structure except the linin and cytoplasmic reticula. The alveolar structure of the yolk-granules is very noticeable.

## (a) The Nucleoli.

In this form during growth, the nucleoli behave very differently from those described in *Platthemis*. Each ovum possesses one and only one oxyphile nucleolus, which in early growth is either surrounded by the basiphile body (Fig. 49) or lies by the side of it (Fig. 51 and 52). This nucleolus persists throughout the entire growth period and never dissolves in the nuclear sap. It increases very little in size during growth, and is apparently an unimportant factor in metabolism. The basiphile nucleolus soon separates from the oxyphile (Fig. 52—64) and begins to break up into a very heavy granular spireme which becomes looser as growth proceeds: Fig. 52 shows it just beginning to unwind. In Fig. 53 and 54 it is looser, and so on down the series of drawings. As late as Fig. 58, all the chromatin except a thin layer just inside the nuclear membrane, is in this coiled spireme. Eventually, when it is well uncoiled, granules of chromatin begin to break away from its surface, passing

along the linin reticulum to all points of the nucleus until a heavy reticulum of chromatin is again formed (Fig. 60—63). In this form there is no indication that oxyphile and basiphile substances are derived from one another.

#### (b) Yolk-nuclei.

The formation of yolk-nuclei is practically the same as in *Plathemis*. In the germinal area, while the chromatin is being collected around the nucleolus, a layer of basiphile granules is left around the periphery of the nucleus (*a* in Fig. 44, 46 and 50). At the same time, a mass of granules is deposited just outside the nuclear membrane (Fig. 39—44), and then gradually moves away from the nucleus to break up and scatter through the cytoplasm. As in later stages (Fig. 54 and 55) nothing is seen of the layer of chromatin just inside the nuclear wall, one may conclude that it has passed out to form the yolk-nucleus. Here, as in *Plathemis*, I have never seen chromatin-granules passing through the nuclear wall, and the chromatin, therefore, if it does pass out, must do so in solution.

The granules of the yolk-nuclei scatter through the cytoplasm earlier in *Anax* than in *Plathemis*, so that in the later growth-period yolk-nuclei are seldom seen.

### VI. Summary.

1. The ovaries of *Anax* and *Plathemis* are identical in structure except in the late growth period, at which time the nucleoli show striking differences. They are made up of an immense number of egg-strings.

2. Each egg-string shows three well marked regions, end-filament, germinal area and growth area. The strings are attached in front to the dorsal ligament, and extend backwards and outwards to the oviducts.

3. The cells of the end-filament give origin to both follicle-cells and germ-cells.

4. Follicle-cells throughout the extent of the egg-string exhibit the same structure as the filament-cells, showing lightly staining cytoplasm, oval nuclei with little chromatin and a single oxyphile nucleolus.

5. Germ-cells are distinguished from filament-cells by their granular cytoplasm and by the presence of double nucleoli and yolk-nuclei.

6. The double nucleoli in both forms arise by the condensation of the basiphile chromatin-spireme around the oxyphile nucleolus, this condensation being comparable with the synapsis stage in spermatogenesis.

7. Growth area of *Plathemis*:

a) Oxyphile nucleoli form in the basiphile mass and pass out of it one after another throughout the growth period of the cell.

b) These oxyphile bodies dissolve in the nuclear sap, and there is ground for concluding that this material undergoes a chemical change and is reprecipitated as the chromatin-reticulum.

c) Many of the nucleoli are much vacuolated, indicating a high metabolic activity.

d) In many nuclei double nucleoli are not found, but a blending of the two differently staining substances occurs, indicating that there may be such a thing as a transformation of the one substance into the other.

8. Growth Area in *Anax*:

a) A single oxyphile nucleolus is always present and it persists during the entire growth period.

b) This nucleolus is small and unvacuolated, and does not show evidences of active metabolism.

c) The basiphile nucleolus breaks away from the oxyphile and unwinds into a coarse, granular spireme which represents all the chromatin in the cell.

d) The spireme in later growth gives off chromatic granules which pass out along the linin reticulum to form a dense chromatin net-work in the nucleus.

9. Yolk-nuclei form as granular masses just outside the nuclear membrane. They later break away from the nucleus and divide into several masses which gradually scatter in the cytoplasm. The granules of the yolk-nuclei take chromatin stains.

10. The intimate relation between nuclein or chromatin and para-nuclein is shown.

11. The present study would seem to afford an explanation of the wellknown observation that in resting nuclei the nucleolus is very large and the chromatin is apparently either absent or present

in only small quantities. This is evidently due to the fact that all the chromatin in the resting nucleus passes into the nucleolus, causing it to become much larger and to stain deeply. And, furthermore, the diminution or disappearance of the nucleolus at the time of mitosis is explained on the ground that the chromatin, which was contained in the nucleolus in the resting condition of the cell, passes out and forms the chromosomes.

Zoological Laboratory, University of Missouri,  
Juli 1. 1905.

## Literature List.

1. AUERBACH, 1896, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 30.
2. BALBIANI, 1864, Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux, in: *CR. Soc. Biol.*, Paris, Vol. 1.
3. BÖHM, 1888, Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon planeri*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 32.
4. BRAUER, 1891, Ueber die Entwicklung von *Hydra*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 52.
5. DAIBER, 1904, Beiträge zur Kenntniss der Ovarien von *Bacillus rossii* FABR., in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 32.
6. FLODERUS, 1896, Ueber die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 61.
7. GOLDSCHMIDT, R., 1905, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 21, Anat.
8. GUIGNARD, 1885, Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux, in: *Ann. Sc. nat. (Zool.)*, Vol. 20.
9. GROSS, 1901, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 69.
10. —, 1903, Untersuchungen über die Histologie des Insekten-Ovariums, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 18, Anat.
11. GUENTHER, 1903, Ueber den Nucleolen im reifenden Echinodermenei, *ibid.*, Vol. 19, Anat.
12. —, Keimfleck und Synapsis. Studien an der Samenreifung von *Hydra viridis*, *ibid.*, Suppl. 7, Festschr. WEISMANN.
13. HERTWIG, O., 1876, 1877, 1878, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 1, 3, 4.

14. HERMANN, 1889, Die postfötale Histogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 34.
15. HENNEGUY, 1893, Le corps vitellin de BALBIANI dans l'oeuf des Vertébrés, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 29.
16. HÄCKER, 1895, Die Vorstadien der Eireifung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 45.
17. HATAI, 1904, A note on the significance of the form and contents of the nucleus in the spinal ganglion of the White Rat, in: J. comp. Neur. Psychol., Vol. 14.
18. KORSCHULT, 1895. Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis, in: Z. wiss. Zool., Vol. 60.
19. LEYDIG, 1883, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, Bonn.
20. LÖNNBERG, 1892, Kernstudien, in: Verh. biol. Ver. Stockholm, Vol. 4.
21. LAVDOWSKY, 1894, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den thierischen und pflanzlichen Zellen, in: Anat. Hefte, Vol. 4.
22. MÜLLER, 1825, Ueber die Eier von Pasma und das Rückengefäß der Insekten, in: Nova Acta Leop.-Carol., Vol. 12.
23. MACCALLUM, 1891, Contribution to the morphology and physiology of the cell, in: Trans. Canadian Inst., Vol. 1.
24. MARSHALL, 1892, Beiträge zur Kenntniss der Gregarinen, in: Arch. Naturg., Jg. 59, Vol. 1.
25. MERTENS, 1893, Recherches sur la signification des corps vitellins de BALBIANI dans l'ovule des mammifères et les oiseaux, in: Arch. Biol., Vol. 13.
26. MONTGOMERY, 1899, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: J. Morphol., Vol. 15.
27. OGATA, 1883, Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Sekretion, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1883.
28. OBST, 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 66.
29. PEREZ, 1886, Sur l'histogénese des éléments contenus dans les gaines ovigènes des Insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 102.
30. PAULCKE, 1900, Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.
31. RHUMBLER, 1893, Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper etc., in: Z. wiss. Zool., Vol. 56.

32. STRASBURGER, 1882, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 21.
33. SCHNEIDER, A, 1883, Nouvelles observations sur la sporulation de *Klossia octopinia*, in: Arch. Zool. expér., Vol. 1.
34. STAUFFACHER, 1893, Eibildung und Furchung von *Cyclas cornea* L., in: Jena. Z. Naturw., Vol. 28.
35. SCHNEIDER, C. G., 1891, Untersuchungen über die Zelle, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 9.
36. WIELOWIEJSKY, 1886, Zur Morphologie des Insektenovariums, in: Zool. Anz., Jg. 9.

### Explanation of Plates.

All the figures were drawn either from camera-lucida outlines, or, when the cells were too large for that, from simple projection. In all the drawings, except Fig. 40 which was made with a 1/12 inch oil-immersion lens, a 1/16 inch oil-immersion lens with 1 inch eyepiece was employed, giving a magnification of about 1450 diameters. In reproducing, the figures have been reduced one-fourth, so that the actual magnification is about 1087 diameters.

#### Plate 13.

(*Plathemis lydia*.)

Fig. 1, 7, 12, 14 and 19 are from cells stained with iron-haematoxylin.

Fig. 2—6, 8—11 and 13 are from cells stained with FLEMMING'S triple stain.

Fig. 15—18 are from cells stained by the borax-carmin, methyl-green method of OBST.

Fig. 1. Longitudinal section of the anterior end of the egg-string through end-filament and germinal area. Showing: *a* peritoneum; *b* follicle-cell; *c* end-filament cell; *d* elongated filament-cell; *e* germ-cell. A, in this figure marks the end-filament, B the germinal area with cells in syncytium and C the growth area.

Fig. 2. Cross-section of the germinal area: *a* wrapping of chromatic spireme around oxyphile nucleolus.

Fig. 3—8. Successive stages in the condensation of the chromatin skein around the nucleolus. Fig. 7 shows beginning of yolk-nucleus.

- Fig. 9. Cross-section of late germinal area showing double nucleoli, *a*.  
 Fig. 10. New oxyphile body forming in the basiphile nucleolus.  
 Fig. 11. Several oxyphile bodies in the basiphile nucleolus.  
 Fig. 12. Oxyphile body passing out of nucleolus. Yolk-nuclei forming.  
 Fig. 13. Two oxyphile bodies have passed out of the nucleolus.  
 Fig. 14. Four oxyphile bodies in the nucleus. The yolk-nucleus beginning to scatter through the cytoplasm.  
 Fig. 15—17. Differentiation of the double nucleolus by the method of OBST.  
 Fig. 18. Oxyphile bodies forming in the basiphile nucleolus.  
 Fig. 19. Oxyphile bodies leaving the nucleolus.

## Plate 14.

*(Plathemis lydia.)*

- Fig. 20—27 are stained with iron-haematoxylin.  
 Fig. 28—30 show living ova examined in normal salt solution.  
 Fig. 20. Oxyphile bodies leaving the nucleolus.  
 Fig. 21. Shows the liquid state of the oxyphile nucleolus.  
 Fig. 22. Very active nucleolus showing large vacuole with chromatin reticulum inside.  
 Fig. 23. Oxyphile granule forming inside vacuole of basiphile body.  
 Fig. 24. Scattering of yolk granules in cytoplasm.  
 Fig. 25. Rapid formation of oxyphile nucleoli.  
 Fig. 26. High metabolic activity of nucleolus shown by the presence of vacuoles.  
 Fig. 27. The oxyphile nucleolus (*c*) giving off strings of chromatin granules which go to form the chromatic reticulum. A second oxyphile body (*b*) is passing out of the basiphile nucleolus (*a*).  
 Fig. 28—30. The living ovum as seen when examined in normal salt-solution: *a* oxyphile body; *b* basiphile body; *c* yolk-nucleus. The alveolar structure of the yolk-nucleus is noticeable.

## Plate 15.

*(Plathemis lydia.)*

- Fig. 31—38 are from cells stained with FLEMMING'S triple stain.  
 Fig. 31—34. Yolk-nucleus breaking up in the cytoplasm. Linnin reticulum of nucleus. Little or no chromatic reticulum.

Fig. 35—36. Chromatic reticulum forming. Blending of oxyphile and basiphile substances in the nucleolus.

Fig. 37—38. Large vacuole in the oxyphile body with chromatic reticulum inside. Nucleus again being filled with chromatic reticulum.

## Plate 16.

(Anax junius.)

Fig. 39—42, 44, 50 and 52 are from cells stained with iron-haematoxylin.

Fig. 43, 45—49 and 51 are from cells stained by the method of OBST.

Fig. 39. Longitudinal section through the end-filament, germinal area and a portion of the growth area. Showing: *a* peritoneum; *b* follicle cell; *c* end-filament cell; *d* elongated filament-cell; *e* germ cell with chromatin gathering into a spireme; *g* degenerating nucleus; *h* germ cell with chromatin in a reticulum.

Fig. 40. Longitudinal section of a portion of the growth area: *a* end of germinal area; *b* follicle cell; *c* yolk-nucleus; *d* oxyphile nucleolus; *e* basiphile nucleolus; *f* basiphile nucleolus breaking up into a spireme.

Fig. 41. Cross-section of growth area showing condensation of chromatin around the nucleolus.

Fig. 42. Wrapping up of chromatic spireme.

Fig. 43. Chromatin still in a reticulum. Two oxyphile nucleoli present.

Fig. 44. Cross-section of the growth area. Note how similar the wrapping up of the chromatic spireme is to synapsis in spermatogenesis.

Fig. 45. Fine spireme.

Fig. 46. Coarse spireme.

Fig. 47. Condensation of the spireme.

Fig. 48. Further condensation of the spireme around the oxyphile body.

Fig. 49. Chromatin condensed and forming with the oxyphile nucleolus a double nucleolus.

Fig. 50. Scattering of the yolk-nucleus through the cytoplasm: *a*, a layer of chromatin just within the nuclear membrane.

Fig. 51. Basiphile nucleolus beginning to loosen.

Fig. 52. The process continuing.

## Plate 17.

(Anax junius.)

Fig. 53—56, 60 and 62—63 are from cells stained with iron-haematoxylin.

Fig. 57—59 and 61 are from cells stained by the method of OBST.

Fig. 64 is from a living cell examined in normal salt-solution.

Fig. 53—54. The basiphile part of the double nucleolus has separated into a heavy chromatic spireme. Yolk-nuclei are well formed.

Fig. 55—56. Chromatic spireme beginning to break up into a coarse reticulum.

Fig. 57—59. As differentiated by the method of OBST.

Fig. 60. A cell from near the oviduct. Growth almost completed. The heavy spireme giving off large numbers of chromatic granules to form the chromatic reticulum. Yolk-nucleus scattered through the cytoplasm.

Fig. 61. Basiphile body breaking up.

Fig. 62—63. Chromatic reticulum again reformed. Only a few remains of the spireme are present.

Fig. 64. Cell as examined fresh in normal salt-solution. The cytoplasmic reticulum and the linin are obscure, but all other structures are very distinct. Note the alveolar structure of the yolk-nucleus.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über die Önocyten von *Torymus nigricornis* Boh. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose.

Von

**Richard Weissenberg.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel 18.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Zur Geschichte der Önocytenforschung . . . . .	232
II. Biologische und allgemeine Notizen über <i>Torymus nigri-</i> <i>cornis</i> BOH. . . . .	239
III. Fixierungs- und Untersuchungsmethoden . . . . .	241
IV. Önocyten	
A. Larvalönocyten . . . . .	242
B. Befunde an der larvalen Hypodermis . . . . .	245
C. Puppenstadien . . . . .	250
D. Imagostadium . . . . .	257
V. Kritik der eignen und fremden Befunde . . . . .	259
VI. Zusammenfassung der gewonnenen Resultate . . . . .	262

### I. Zur Geschichte der Önocytenforschung.

Nachdem vor nicht langer Zeit (1903) PÉREZ einen historischen Überblick über die Önocytenforschung gegeben hat, der im wesentlichen unverändert in das Lehrbuch von HENNEGUY (1904) über-

nommen wurde, nachdem dann ferner (1904) RÖSSIG in seiner Arbeit sehr ausführlich die Önocytenliteratur berücksichtigt und sie sogar bis in das Jahr 1856 zurück verfolgt hat, darf ich wohl die ältere Literatur hier nur in großen Zügen zusammenfassen. 1886 hat VON WIELOWIEJSKI bei Dipteren, Coleopteren, Hemipteren, Hymenopteren und Lepidopteren in oder am Fettkörper gelegene, aber selbst nicht fetthaltige Zellen beschrieben, die sich von Leucocyten und Pericardialzellen abgrenzen lassen und denen er wegen einer weingelben Nuancierung des Protoplasmas den Namen „Önocyten“ gegeben hat. Sie finden sich bei den verschiedenen Objekten in der mannigfaltigsten Anordnung, bald diffus im Fettkörper verteilt, bald wie bei den Lepidopterenraupen in segmentaler Gruppierung in der Nähe der abdominalen Stigmen. 1892 wurden durch WHEELER die Önocyten auch noch bei andern Insectenabteilungen gefunden, so bei den Orthopteren, Pseudoneuropteren und Neuropteren, dagegen wurden sie bei der letzten noch ausstehenden größern Gruppe, den Apteriygoten, vergeblich gesucht (ein Befund, der 1897 durch HEYMONS bestätigt wurde), und ebenso ergab die Untersuchung von *Scolopendra* ein negatives Resultat. Andreerseits wurden die Kenntnisse von den Önocyten durch ontogenetische Untersuchungen vertieft. Alle Autoren, die die Entstehung dieser Zellen verfolgt haben, sind sich einig darüber, daß dieselben aus dem Ectoderm und zwar streng metamer aus einer hinter den Abdominalstigmen gelegenen Hypodermispartie sich entwickeln. Ich nenne hier nur die Arbeiten von GRABER (1890 und 1891) WHEELER (1892) und HEYMONS (1895), welch letzterer übrigens bei der Embryogenese von *Forficula* darauf hinweist, daß sie hier auch im 11. Abdominalsegment, das kein Stigma trägt, entstehen, also mit den Stigmen als solchen nicht in direkter Beziehung stehen können. Jedenfalls mußten nach diesen Befunden die Fälle, in denen sich auch in postembryonalen Stadien die Önocyten in segmentaler Anordnung in der Nähe der Abdominalstigmen fanden, als die ursprünglicheren erscheinen, da in ihnen die ontogenetische Lagebeziehung gewahrt wird. Im Jahr 1898 brachte eine Arbeit von PANTEL viele histologische Einzelheiten von den Önocyten von *Thrixion*. — Um die Wende des Jahrhunderts, als das Interesse sich den merkwürdigen feinem histologischen Vorgängen bei der Insectenmetamorphose zuwandte, war es natürlich, daß die Autoren neben andern Organsystemen auch dem Verhalten der Önocyten dabei ihre Aufmerksamkeit schenkten. Im Jahr 1898 beschrieb KARAWAIEW bei der Metamorphose der Ameise *Lasius flavus* das Zugrundegehen der

großen Drüsenzellen der Larve, die offenbar Önocyten sind. Recht unklar dagegen ist die Deutung einer andern Zellart, die KARAWAIEW der larvalen Hypodermis angelagert findet und als „Subhypodermalzellen“ beschreibt. 2 Jahr später veröffentlichte KOSCHEVNIKOV eine Untersuchung über Fettkörper und Önocyten der Honigbiene und ihr Verhalten in der Metamorphose (1900). Auch KOSCHEVNIKOV findet, daß die großen Önocyten der Larve im Puppenstadium zu Grunde gehen (wenigstens der größte Teil von ihnen), daß aber in der jungen, noch ganz weißen Puppe eine zweite Önocyten generation auftritt, die der Autor, obwohl einige der Larvalönocyten sich auch noch im Anfang des Imagostadiums auffinden lassen, im Gegensatz zu den „Larvalönocyten“ als „Imaginalönocyten“ bezeichnet. Diese Imaginalönocyten sind  $\frac{1}{5}$  so groß wie die Larvalönocyten. Sie entstehen aus der Hypodermis und verbreiten sich dann im Fettkörper. „Das Faktum, daß die Imaginalönocyten nur in den Puppenstadien sich bilden und daß sie zu den Larvalönocyten keinerlei Beziehung haben, steht außer allem Zweifel.“ Die Imaginalönocyten der jungen Puppe sind merklich kleiner als die der erwachsenen Biene, wobei ihr Kern verhältnismäßig groß ist. Diese Arbeit von KOSCHEVNIKOV hat eine sehr geteilte Aufnahme gefunden. Zunächst veröffentlichte sogleich VERTON (1900) einen Aufsatz im Zoologischen Anzeiger, in dem er darauf aufmerksam machte, daß er bereits in den Jahren 1891 und 1892 ähnliche Resultate wie KOSCHEVNIKOV publiziert habe. Diese beiden Arbeiten, von denen die erste mit BISSON zusammen verfaßt war, die eine Fülle neuer und interessanter Beobachtungen enthalten, waren, in einer italienischen Zeitschrift versteckt, bis dahin gänzlich unbeachtet geblieben. Ihr Inhalt ist, wie ich der deutschen Veröffentlichung von 1900 entnehme, kurz folgender. Die Beobachtungen beziehen sich auf den Seidenspinner, in dessen Raupe die Önocyten ausschließlich unter und hinter den Stigmen der Bauchsegmente vorkommen, wie die Beeren einer Traube durch eine verästelte Trachee, die unmittelbar hinter dem benachbarten Stigma entspringt, zu kleinen Gruppen vereinigt. Diese Larvalönocyten, die wegen ihrer Lage als „hypostigmatische Drüsenzellen“ bezeichnet werden, sieht VERTON in der Eientwicklung sich quasi aus dem Ectoderm des Embryos herauschälen. Im Larvenleben enthalten diese Önocyten periodisch Vacuolen (von VERTON als Secretvacuolen gedeutet), die vom Kern aus durch das Plasma ziehen und immer dann auftreten, wenn der sonst bläschenförmige Kern sich zusammengezogen hat. Zur Zeit der Spinnreife (2–3 Tage vor der Ver-

puppung) erscheint eine zweite Öocyten-Generation in breiten Schichten am ventralen Teil des 3., 4. und 5. Abdominalsegments. Wieder wegen ihrer Lage werden diese Imaginalöocyten (im Sinne KOSCHEVNIKOV's) als „epigastrische Drüsenzellen“ bezeichnet. Diese Zellen liegen zunächst noch innerhalb der zerfallenden Hypodermis zwischen Basalmembran und Cuticula. Dann zerreißt die Basalmembran, und die Imaginalöocyten werden nun sofort von der Hypodermis durch spindelförmige Elemente abgehoben, die sich dazwischen drängen und allmählich zur subcutanen Muskelhaut der Imago werden. In der 6tägigen Puppe sind sie bis  $60 \mu$  herangewachsen, während die Larvalöocyten, die bei *Bombyx* keine Degeneration in der Puppenzeit erleiden, sondern bis zum Lebensende ausharren, bis  $136 \mu$  erreichen. In der 6tägigen Puppe beginnen sich die Imaginalöocyten plötzlich amitotisch zu teilen und vermehren sich massenhaft, wobei sie vorübergehend Syncytien bilden. Mit den Larvalöocyten haben sie das Ausschwitzen mikroskopisch erkennbaren Secrets gemeinsam.

Während diese Beobachtungen VERNON's gut mit den Resultaten KOSCHEVNIKOV's an der Biene übereinstimmen, kommt ANGLAS (1901) in einer ziemlich gleichzeitig mit der Studie von KOSCHEVNIKOV erschienenen Arbeit zu dem Ergebnis, daß die Öocyten der Biene und Wespe sich während der Metamorphose gar nicht verändern, höchstens ein wenig wachsen.

Auch die umfangreiche Arbeit von BERLESE, der 1899 und dann 1901—2 das Fettgewebe und die Öocyten von vielen Insecten verschiedener Gruppen mit Berücksichtigung der Metamorphose beschreibt, bringt keine Bestätigung für die Befunde von KOSCHEVNIKOV. Besonders interessant sind die Beobachtungen BERLESE's an den Ameisen *Tapinoma erraticum* und *Pheidole pallidula*. Bei ihnen finden sich während des ganzen Larvenlebens die Larvalöocyten in ursprünglicher Anordnung an den Seiten der ersten 6 Abdominalsegmente fixiert. Beim Beginn der Metamorphose vermehren sich die Larvalöocyten, geben ihre feste Position auf, werden amöboid und zerstreuen sich im Fettkörper. Die pseudopodienförmigen Fortsätze, die sie zeigen, lassen diese Wanderung als eine aktive erscheinen. Diffus zwischen den Organen und im Fettkörper verteilt werden diese Larvalöocyten schließlich zu den Öocyten der Imago. Bei seinen Untersuchungen an *Polistes gallica* und der Biene, bei denen er zum Teil das Material von ANGLAS benutzte, findet er

ebenso wie dieser eine Persistenz der Önocyten, die nicht durch eine zweite Generation ersetzt werden.

Gleichfalls im Jahre 1902 findet VANEY, daß bei Dipteren die Önocyten keine wesentlichen Veränderungen in der Metamorphose zeigen; nur bei *Simulia* erscheint ihre Zahl am Ende des Puppenstadiums relativ zu der der Larve vermehrt.

Etwas später in dem 1902—1903 erschienenen Band 5 des *Archive d'Anatomie microscopique* revidiert indessen ANGLAS seine frühern Beobachtungen und kommt nun, darin im wesentlichen übereinstimmend mit KOSCHEVNIKOV, zu dem Resultat, daß bei Biene und Wespe die Önocyten der Larve im Puppenstadium degenerieren, ohne jedoch KOSCHEVNIKOV zu erwähnen. Ferner beschreibt er unter der Rubrik „le tissu adipeux imaginal“ Zellen, die nach Darstellung und Abbildung nichts anderes sein können als Önocyten und die auch HENNEGUY, diese Arbeit in seinem Lehrbuch referierend, als Önocyten auffaßt. Diese Zellen, die also, da die Larvalönocyten degeneriert sind, eine zweite Önocyten generation darstellen, werden im Gegensatz zu KOSCHEVNIKOV, ohne daß seine Befunde kritisch herangezogen werden, nicht von der Hypodermis, sondern von der degenerierenden larvalen Muskulatur hergeleitet.

1903 kommt PÉREZ an der roten Ameise zu entsprechenden Resultaten wie BERLESE an *Tapinoma* und *Pheidole*. Auch er findet, daß die großen Larvalönocyten, in segmentalen Gruppen im Abdomen angeordnet, beim Beginn der Verpuppung durch direkte Teilung eine sehr große Menge kleiner, ausgesprochen amöboider Elemente aus sich hervorgehen lassen, die sich im Körper verbreiten. Aber auch diese kleinen Önocyten vermehren sich durch direkte Teilung weiter, gelangen zwischen die verschiedenen Körperorgane und sogar ins Innere von Fett- und Hypodermiszellen. Sie scheinen indessen auf diese Zellen keine Einwirkung auszuüben. Diffus im Fettkörper verteilt gehen sie in die Önocyten der Imago über. Ihre großen Mutterzellen sind bei den amitotischen Teilungen, die einer Knospung vergleichbar sind, nicht ganz aufgeteilt worden, und eine Anzahl geht durch „phagocytose leucocytaire“ zu Grunde. In seiner Übersicht über die Önocytenliteratur bemerkt PÉREZ bezüglich der Befunde von KOSCHEVNIKOV, betreffend den Ursprung einer zweiten Önocyten generation aus der Hypodermis, kurzweg: „Cette opinion de l'auteur sur l'origine des oenocytes paraît erronée.“

Demgegenüber sollte das nächste Jahr 1904 in der Arbeit von RÖSSIG an Cynipiden neben andern interessanten Einzelheiten, die

ich hier referiere, auch eine Bestätigung der Beobachtungen von Verson und Koschevnikov bringen. Nach Rössig's Angaben sind die Larvalöncocyten der Gallwespenlarven auf das Abdomen beschränkt und liegen an Tracheen angeheftet zu den Seiten des Körpers der Bauchseite etwas näher als dem Rücken. Nicht selten sind sie dicht in das Epithel der MALPIGHI'schen Gefäße eingepreßt. Ihre nicht konstante Zahl ist bei jungen Larven gering (4—8). Ihr Plasma ist weniger färbbar als das der übrigen Drüsen des Larvenkörpers, es nimmt Karmin nur mäßig auf. Schon in den jüngsten Larven zeigen sich Öncocyten, deren Plasma von reichlichen Vacuolen durchsetzt ist, was als ein Zeichen ihrer lebhaft secernierenden Tätigkeit gedeutet wird. Ihre wechselnde Größe ist im allgemeinen im Verhältnis zur geringen Größe der Larve als enorm zu bezeichnen. Dabei wachsen sie rapide. Von  $\frac{1}{15}$  der Gesamtlänge schwingen sie sich bis zu  $\frac{1}{5}$  derselben empor. Das höchste bei *Cynips divisa* gefundene Maß beträgt  $150 \mu$ . Mit der zunehmenden Entwicklung der Larve treten Veränderungen im Aussehen von Plasma und Kern auf, die an die Befunde von Verson an den „hypostigmatischen Drüsenzellen“ erinnern. In den ältern Larvenstadien sind die Öncocyten zahlreicher als in den Jugendstadien. In der Puppenzeit verschwinden sie. Im Stadium der Degeneration bildet der Kern, der vorher aus zahlreichen deutlich isoliert liegenden Chromatinkörnchen und mehreren lichter gefärbten Nucleolen bestand, eine einzige dunkle Masse, von der, da die Kernmembran schwindet, sich dunkle Streifen ablösen, die untereinander anastomosierend das Plasma durchziehen. Noch ehe die Larve sich verpuppt, entstehen unterhalb der Seitenlinie der Abdominalsegmente durch mitotische Teilung der Hypodermiszellen öncocytenähnliche Gebilde, die, sowie sie die Größe von  $30 \mu$  überschritten haben, sich in typische Fettkörperzellen verwandeln, indem sie immer mehr und mehr von Vacuolen erfüllt werden. Meist schon in der Nähe der Hypodermis finden sich diese „typischen Fettzellen, bei denen die Vacuolen nicht nur das Plasma, sondern auch den Zellkern gesprengt haben. Irgend welche Eiweißkrystalle oder -tröpfchen sind in diesen Vacuolen noch nicht angehäuft.“ Unmittelbar darauf, wenn das Puppenstadium eben begonnen hat, entstehen gleichfalls durch mitotische Teilungen der Hypodermiszellen ebenfalls an der Ventralseite der Abdominalsegmente die Imaginalöncocyten. „Durch eine feine Membran zusammengehalten hängen sie wie Säckchen an der Hypodermis, ganz ähnlich einem Abschnitt der sich einstülpenden Stigmenanlagen.

Später löst sich die Membran des Säckchens, und die Önocyten zerstreuen sich in das Innere des Körpers, wo sie zwischen den Fettkörperzellen fest eingelagert erscheinen. Diese Imaginalönocyten sind stets viel zahlreicher als die larvalen, erreichen aber niemals deren enorme Größe.“

In der vorliegenden Arbeit wurde nun das Verhalten der Önocyten in der Metamorphose eines Vertreters der Hymenopteren-Familie der Chalcididen untersucht. Nur wenig Autoren haben in neuerer Zeit über die postembryonale Entwicklung dieser Parasiten geschrieben. Anzuführen wären nur erstens BUGNION (1891), *Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les moeurs de l'Encyrtus fuscicollis* DALM. In dieser Arbeit finden sich keine Angaben über Önocyten.

Ebensowenig ist dies der Fall bei SEURAT (1899) in seiner Arbeit über *Hymenoptères entomophages*, die namentlich Braconiden behandelt, aber auch Vertreter anderer Wespengruppen, so von Chalcididen den *Torymus propinquus* zum Vergleich heranzieht.

Dagegen findet sich bei BERLESE (1901)<sup>1)</sup> eine ausführliche Beschreibung der Önocyten des Chalcididen *Monodontomerus nitidus* NEWP., eines Parasiten der *Chalicodoma muraria*, mit Berücksichtigung der Metamorphose. *Monodontomerus* gehört ebenso wie *Torymus*, mit welchem sich meine Arbeit beschäftigt, zur Subfamilie der *Toryminae*. In der erwachsenen Larve findet BERLESE die Önocyten diffus im Fettkörper verteilt. Es sind ovale Zellen, deren größerer Durchmesser ungefähr 35  $\mu$  mißt, mit rundlichem scharf abgegrenzten Kern, in dem das Chromatin eine fädige Anordnung zeigt. Stets sind sie von einer Anzahl von Leucocyten umringt. „Osservo che sono sempre contornati ed abbracciati da un discreto numero di leucociti (fig. 124) quasi tutti col citoplasma loro vuoto, quindi molto piccoli, ma alcuno reca anche molto materiale in se e quindi è maggiore, brunastro e subsferico.“ Diese Larvalönocyten erleiden nun in der Metamorphose eine eigentümliche Rückbildung, bei der sie entweder völlig zu Grunde gehen oder doch wenigstens den größten Teil ihres Cytoplasmas einbüßen. Im Stadium der Pronympha befindet sich das Plasma der Önocyten, die nun eine Größe von über 40  $\mu$  im Durchmesser erreichen, in Auflösung. Ihre Form ist nicht mehr scharf begrenzt. Der Kern ist fast strichförmig und

1) In: *Rivista di Patologia vegetale*, Vol. 9.

von sich stärker färbendem Cytoplasma umgeben. Der Leucocytenkranz ist nicht mehr vorhanden.

Im Puppenstadium sind die Öocyten fast völlig verschwunden. BERLESE muß große Mühe aufwenden, um noch einige wenige unter den Fettzellen des Abdomens aufzufinden. „Io non ne veggo che rarissimi ed ho bisogno di molta diligenza per iscoprirli nelle sezioni, fra le cellule adipose dell' addome, ed anche di una discreta dose di buona volontà per non definirli altrimenti.“ Eine solche Zelle ist von BERLESE in fig. 123 dargestellt. Sie hat einen Durchmesser von ungefähr  $15 \mu$ , der deutlich begrenzte ovale Kern mißt ca.  $9 \mu$ . Im Gegensatz zu ihm hat die Zelle eine durchaus unregelmäßige Begrenzung und ist, wie ich aus der Figur ersehe, mit teils breiten, teils spitzen Fortsätzen versehen. Das relativ zum Kern spärlich vorhandene Protoplasma ist sehr wenig färbbar. Wenn es sich bei diesen Elementen, die BERLESE in allen von ihm geschnittenen Puppenstadien findet, wirklich um Öocyten handelt, so muß man, wie BERLESE hervorhebt, nicht nur eine große Reduktion der Zahl, sondern auch der Dimensionen dieser Zellen annehmen.

Mit dem Gedanken eines völligen Zugrundegehens der Öocyten kann sich BERLESE nicht befreunden, da er bei der Imago typische Öocyten sogar in größerer Menge als bei der Larve namentlich im Abdomen antrifft, die zum Teil eine Größe von  $40-50 \mu$  erreichen. Er kommt daher zu der Annahme, daß die Öocyten von *Monodontomerus* im Puppenstadium fast völlig ihre Funktion und damit viel von ihrer Größe und Zahl einbüßen, um dann in der Imago wieder ansehnlich zu werden.

Diese merkwürdigen Befunde von BERLESE lassen sich in keinen der verschiedenen Typen, die bisher vom Verhalten der Öocyten in der Metamorphose gefunden wurden, einreihen. Die vorliegende Arbeit bringt eine Untersuchung über die Öocyten einer andern Species der Chalcididen, des *Torymus nigricornis* BOH., über dessen postembryonale Entwicklung ich seit dem Winter 1902—1903 im Zoologischen Institut der Berliner Universität gearbeitet habe.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Prof. Dr. F. E. SCHULZE bin ich für das freundliche Interesse, das er meinen Arbeiten entgegenbrachte, zu großem Dank verpflichtet. Ganz besonders danke ich an dieser Stelle ferner Herrn Prof. Dr. R. HEYMONS, der als früherer Assistent des Instituts meine ersten Arbeiten geleitet und durch seinen Rat gefördert hat, sowie Herrn Privat-

dozenten Dr. P. DEGENER für seine freundlichen Ratschläge beim Abfassen der Arbeit.

## II. Biologische und allgemeine Notizen über *Torymus nigricornis* Boh.

Ehe ich zu meinem speziellen Thema — den Önocyten — übergehe, beabsichtige ich im Folgenden einige biologische Notizen über den von mir untersuchten Parasiten zu geben.

Als im Herbst 1902 eine große Menge der Galläpfel von *Dryophanta folii* L. in der Umgebung von Berlin gesammelt wurde, zeigte es sich, daß nur ein kleiner Teil der Gallen die Gallwespe, dagegen eine sehr große Menge Parasiten aus der Hymenopteren-Familie der Chalcididen beherbergte. Unter diesen wieder bestand der größte Prozentsatz aus den Larven von *Torymus nigricornis* Boh., für die der Besitz von auf allen Segmenten stehenden Chitinhaaren und zugleich von spitzen dolchförmigen Mandibeln gegenüber allen andern in diesen Gallen gefundenen Larven charakteristisch ist. Die gleichfalls behaarten *Eurytoma*-Larven unterscheiden sich von denen von *Torymus*, abgesehen von der schwächern Behaarung, durch ihre noch mit einem seitlichen stumpfen Zahn versehenen Mandibeln, ferner dadurch, daß bei ihnen die Wand der Zentralkammer mannigfach durchwühlt und nicht wie bei der *Torymus*-Larve glatt ist, daß schließlich die bei einiger Mühe in den Gallen auffindbaren Eischalen bei *Eurytoma* mit zierlichen Spitzen über und über besetzt, bei *Torymus* ganz glatt sind.

Von Mitte Juli ab kann man in den Gallen von *Dryophanta folii* L. das Ei von *Torymus nigricornis* Boh. neben der Cynipiden-Larve finden. Schon zu dieser Zeit verhält diese sich völlig unbeweglich. Ob sie getötet oder nur gänzlich gelähmt ist, wurde nicht untersucht. Man würde eine Entscheidung in dieser Frage wohl nur dadurch herbeiführen können, daß man nach vorsichtiger Dissektion feststellt, ob das Herz noch Pulsationen ausführt. Daß das Gift, welches das Opfer in den eben beschriebenen Zustand versetzt, kein nur für Cynipiden-Larven spezifisches sein kann, schließe ich daraus, daß ich in einer Galle genau so unbeweglich eine ausgewachsene Larve von *Torymus nigricornis* mit einem *Torymus*-Ei daneben fand.

Kurze Zeit später im Sommer trifft man die lebhaft bewegliche, zierliche *Torymus*-Larve in den Gallen auf dem Rücken des Opfers an, das sie nun rasch aussaugt. Es handelt sich hier um einen ausgesprochenen Ectoparasitismus.

Die *Torymus*-Larve nimmt rasch an Größe zu. Schon wenige Tage, nachdem sie mit dem Aussaugen des Opfers begonnen hat, macht sie eine Häutung durch, welche die einzige vor Eintritt der Metamorphose bleibt. In den spätesten Fällen ist sie Ende September ausgewachsen, und die Überreste der Cynipiden-Larve sind nur noch als ein dunkles Klümpchen im Innern der Zentralkammer zu finden.

Unter natürlichen Verhältnissen überwintert nun *Torymus nigricornis* BOH. als Larve und verpuppt sich frühestens im März, oft erst im Hochsommer. In vollem Gegensatz dazu steht der rechtmäßige Bewohner des Gallapfels, die schon mitten im Winter beim ersten Tau ausschlüpfende *Dryophanta folii* L., die ja auch rein äußerlich in ihrer unscheinbar schwärzlichen Farbe und in ihrem bedächtigen Dahinschreiten sich erheblich von der stets beweglichen, in goldgrünem Metallschimmer strahlenden Chalcidide unterscheidet.

Betreffs der im Frühjahr lange Zeit vor dem Erscheinen der Gallen von *Dryophanta folii* L., das im Juli erfolgt, ausschlüpfenden *Torymus*-Weibchen ist es mir am wahrscheinlichsten, daß sie mit andern Gallen vorlieb nehmen. Denn, wie ich aus dem Katalog der Hymenopteren von DALLA TORRE<sup>1)</sup> ersehe, ist das Vorkommen von *Torymus nigricornis* BOH. noch in vielen andern Gallen beschrieben worden.

Ausgeschlüpfte Imagines bleiben, wenn man nur für etwas Wasser und angefeuchteten Zucker, an dem sie begierig lecken, sorgt, unter einer Glasglocke etwa 3 Wochen lang am Leben. Gibt man zu ihnen einen Eichenzweig mit Gallen von *Dryophanta folii*, so zeigen die Weibchen bald ein lebhaftes Interesse dafür. Immer wieder machen sie an den Galläpfeln Halt, diese auf allen Seiten mit den Antennen abtastend. Einige Male ist es mir gelungen, das Anstechen der Galle zu beobachten. Nachdem die Wespe eine geeignete Stelle gefunden hatte, erhob sie den Hinterleib fast senkrecht zum Thorax, ihn dabei in seiner Mitte so zusammenkrümmend, daß die Spitze der bei *Torymus* mehr als körperlangen Legeröhre dicht hinter dem Thorax aufgesetzt wurde, um jedoch bald in die gewöhnliche Position zurückzugleiten. Ich glaubte zuerst, daß der Versuch der Wespe, die Galle anzustechen, mißglückt sei, bis ich bemerkte, daß zwar die Stachelscheide nun die gewöhnliche Position

1) DALLA TORRE, Catalogus Hymenopterorum systematicus et synonymicus, Vol. 5, Chalcididae et Proctotrupidae, Leipzig 1898.

hatte, der Stachel selbst aber senkrecht zu der angeklammerten Wespe tief in den Gallapfel hinein gesenkt war.

Schon kurz nach Weihnachten kann man künstlich die Metamorphose dadurch hervorrufen, daß man die Gallen in einen geheizten Raum bringt, sie öffnet und die Larve herausnimmt. Nach etwa 8 Tagen wird der Abschluß des Mitteldarms gegen den Enddarm aufgehoben und der Darminhalt entleert. 2 Tage darauf erfolgt die Verpuppung. Das Chitin der zuerst ganz „weißen Puppe“ nimmt bald einen gelblichen Farbenton an („gelbe Puppe“). Am 6. Puppentage dokumentiert sich die beginnende Pigmentierung der Augen durch einen rosa Schimmer derselben, der am nächsten Tage in eine hochrote Farbe übergeht („Rotaugenpuppe“). Etwa vom 12. Puppentage ab erscheinen die Augen braunrot, und am Abdomen beginnt sich ein metallischer Schimmer zu zeigen, der in den nächsten Tagen den ganzen Körper überzieht. Ungefähr am 15. Tage sieht die ganze Puppe metallisch grün aus („metallische Puppe“). Einige Tage später erfolgt das Ausschlüpfen der Imago.

Da man ungefähr von Weihnachten ab jederzeit die Metamorphose künstlich einleiten kann, so ist es möglich, nebeneinander die verschiedenen Entwicklungsstadien zur Verfügung zu haben und so ein lückenloses Material zu sammeln. Als wirksames Prinzip bei dem künstlichen Einleiten der Metamorphose sehe ich die Wärme an. Denn auch die in noch geschlossenen feuchten Gallen im warmen Zimmer aufbewahrten *Torymus*-Larven zeigten nicht viel später die gleichen Entwicklungsstadien wie die herausgeschnittenen Tiere. — Die Wärme, der ja auch in der Natur die Gallen je nach ihrer Lage verschieden stark ausgesetzt sind, dürfte es auch hier wohl sein, die das oben erwähnte bedeutende Variieren in den Ausschlußzeiten hervorruft. — Die Einwirkung der sehr trocknen Luft des Laboratoriums schadete den herausgeschnittenen Larven und Puppen gar nichts.

### III. Fixierungs- und Untersuchungsmethoden.

Von Konservierungsmethoden habe ich für meine Zwecke die besten Resultate gesehen, wenn ich die Tiere nach Betäubung durch Chloroform etwa 45 Sekunden in 70—80° heißes Wasser brachte, dann an einer Stelle die Cuticula durch einen Nadelstich oder Scherenschnitt verletzte und das Objekt nun in die kalte Fixierungsflüssigkeit brachte. Dazu verwandte ich entweder das Alkohol-

Chloroform-Eisessig-Gemisch von CARNOY oder Sublimat nach GILSON mit der von PETRUNKEWITSCH angegebenen Modifikation. Die Hauptwirkung bei dieser Fixationsmethode leistet wohl jedenfalls die Hitze. Man erhält dabei sicherlich manchmal, was Feinheiten der Kernstruktur anbetrifft, gröbere Bilder als etwa durch die direkte Einwirkung des CARNOY'schen Gemisches. Die Methode war aber für mich unentbehrlich, da ich durch sie eine vollkommene Gerinnung der Körperflüssigkeit und somit eine gute Fixierung der in ihr enthaltenen Zellen in ihrer topographischen Lage erhielt. Auch war es, da es sich zum Teil um Zellen von veränderlicher Gestalt handelte, wichtig, ein augenblicklich fixierendes Mittel zu besitzen.

Gefärbt habe ich in den meisten Fällen nur mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin, wobei ich absichtlich überfärbte, dann mit salzsaurem Alkohol differenzierte und den blauen Farbenton nun durch Einwirken von Ammoniak oder Lithioncarbonat wieder herstellte. Das Hämatoxylin nehmen die Öocyten in vielen Stadien auch im Plasma begierig an. Stets treten sie aber dadurch deutlich hervor, daß die Eiweißkügelchen der Fettzellen, die z. B. bei Färbung mit Hämatoxylin-VAN GIESON ein prächtig buntes Bild darbieten, bei bloßer Hämatoxylinfärbung gänzlich ungefärbt bleiben. — Frische Präparate wurden entweder in physiologischer Kochsalzlösung oder im Körpersaft des Objekts selbst untersucht. — Beim Schneiden wurde bei Stadien mit hartem Chitin mit Erfolg die Mastix-Collodiummethode angewandt. Die Schnittdicke betrug 5—10  $\mu$ , selten darüber.

#### IV. Öocyten.

##### A. Larvalöocyten.

Die Anordnung der Öocyten in der Larve von *Torymus nigricornis* ist eine regellose. Sie sind in den Fettkörper eingelagert und dabei keineswegs auf das Abdomen beschränkt. Von einer Befestigung an Tracheencapillaren, wie sie RÖSSIG an Cynipiden-Larven beobachtet hat, habe ich nichts bemerkt. In einer ausgewachsenen Larve sind über 100 Öocyten vorhanden.

Von der histologischen Beschaffenheit der Öocyten gibt schon das frische Präparat ein gutes Bild. Verwundet man nämlich eine ausgewachsene Larve durch einen Scherenschnitt und untersucht den hervorquellenden Fettkörper, so fallen einem neben den riesigen Fettzellen — sie messen im Durchmesser bis 230  $\mu$  — die Öocyten

als kleinere Zellen auf, deren Protoplasma einen homogenen Bau zeigt und im Zentrum von Einlagerungen frei ist, im peripheren Teil der Zelle aber eine große Menge dicht aneinander gedrängter kleiner, stark lichtbrechender, farbloser Kügelchen einschließt. Die Konturen dieser Zellen sind unregelmäßig oval oder kreisförmig, hier und da auch manchmal mit kleinen spitzen Hervorragungen versehen. Liegen die Einschlüsse nicht gar so dicht, so erblickt man auch die Umrisse des zentral gelegenen Kerns, die bald mehr, bald weniger genau kreisförmig sind. Die Größe der Zellen beträgt im längsten Durchmesser 50—65  $\mu$ , die der Kerne durchschnittlich 25  $\mu$ . Diese Maße sind erheblich kleiner als die von RÖSSIG an Cynipiden gefundenen.

Die Fig. 1 auf Taf. 18 soll das Bild, das die fixierten Önocyten auf Schnitten darbieten, veranschaulichen. Neben der etwas eckigen Zell- und Kernform, die der dargestellte Önocyt zeigt, finden sich auch in den Schnitten Zellen, die in ihren abgerundeten Konturen ganz dem frischen Präparat entsprechen. Der Kern ist immer deutlich gegen das Protoplasma abgesetzt, eine eigentliche Kernmembran wurde jedoch nicht beobachtet. Das Chromatin des Kerns ist in vielen kleinen Pünktchen angeordnet. Außerdem finden sich im Kern einige größere, sich mit Kernfarbstoffen ebenfalls intensiv färbende Körnchen, deren Zentrum oft heller erscheint als die Peripherie und die dann die auf Fig. 1 gezeichnete Ringform zeigen. An andern Präparaten erscheinen sie auch als runde, gleichmäßig gefärbte Gebilde. Da sie bei der BIONDI-Färbung sich mit Methylgrün tingieren, fasse ich sie nicht als wahre Nucleolen, sondern als Chromatinbrocken auf. Rings um den Kern folgt die Zone des von Einschlüssen fast ganz freien Protoplasmas, das bei mittlerer Vergrößerung ganz homogen erscheint. Weiter peripherwärts schließt sich nun der Kranz der „Zelleinschlüsse“ an. Dieser Name läßt sich mit Recht auf das Schnittpräparat übertragen, wenn, wie in dem abgezeichneten Önocyten, eine glänzende Substanz in das Protoplasma in Scheiben, die an Größe ganz den Kügelchen der frischen Zelle entsprechen, eingelagert erscheint. In andern Fällen gewinnt man am Paraffinschnitt den Eindruck, daß an ihre Stelle Vacuolen getreten sind. Da eine Färbung der betreffenden Substanz nicht gelang, so ist eine Entscheidung nicht sicher. Um Fett dürfte es sich jedenfalls nicht handeln, da die Einwirkung von Osmiumsäure keine Bräunung ergibt. Die glänzende Substanz resp. die Vacuolen erscheinen nun in vielen Fällen, wie man auch an dem dargestellten

Önocyten an einigen Stellen sieht, aber oft in noch höherm Maß in größern, meist ovalen Komplexen angeordnet. Da im frischen Präparat dergleichen niemals beobachtet wurde, so ist wohl an ein Zusammenfließen bei der Fixation zu denken. Wichtig erscheint nun noch die fast regelmäßig vorhandene Ansammlung von Leucocyten in der Nähe des Önocyten. An der abgebildeten Zelle sind 5 Leucocyten zu sehen. Oft sind sie aber in größerer Menge und in schöner kranzförmiger Anordnung rings um den Önocyten zu sehen. Es handelt sich teils um die kleinen vakuolenreichen dargestellten Formen, teils um größere, deren Protoplasma nur wenig Vacuolen einschließt.

Die gegebene Beschreibung bezog sich auf die Önocyten von ausgewachsenen *Torymus*-Larven. Aber auch bei jüngern Stadien nach der ersten Häutung findet man bereits in den Önocyten die Zelleinschlüsse und rings um die Zellen die Leucocyten.

Von den dargestellten Befunden erfordern eine Deutung die Zelleinschlüsse und die erwähnten Leucocytenansammlungen. Das Vorkommen der letztern ist zu regelmäßig, als daß man ihnen eine Beziehung zur Funktion der Önocyten absprechen könnte. Welcher Art dieselbe ist, ob es sich bei diesen Leucocyten um Zellen handelt, die überwiegend dem Önocyten Stoffe zu- oder von ihm fortführen, ist nach den Befunden am fixierten Präparat unmöglich zu sagen. Die Zelleinschlüsse scheinen sich mir nun am ungezwungensten als Secret der Önocyten deuten zu lassen. Gegen ihre Auffassung als abgelagertes Excret würde sprechen, daß sie bei der noch nicht ausgewachsenen Larve im Spätsommer bereits ebenso zahlreich sich in den Önocyten finden, wie bei der zur Metamorphose reifen Larve im Frühjahr. Derselbe Grund, das Vorhandensein bereits in dem Stadium der noch nicht ausgewachsenen Larve so lange Zeit vor Beginn der Metamorphose, spricht auch gegen ihre Auffassung etwa als ein Produkt einer Degeneration der Önocyten.

Vergleiche ich meine Befunde mit denen anderer Autoren, so ist besonders für mich die Darstellung wichtig, die BERLESE für die Larvalönocyten des zur selben Subfamilie wie *Torymus* gehörigen *Monodontomerus nitidus* gegeben hat. Seine Schilderung stimmt in vielen Punkten mit der meinigen überein. Lage und Habitus der Zellen sind dieselben (die Zellgröße wird von BERLESE allerdings nur auf 35  $\mu$  angegeben). Auch bei *Monodontomerus* sind die Önocyten von einem Leucocytenkranz umgeben, und die in der Einleitung wiedergegebene Darstellung BERLESE'S davon stimmt in ihren

Einzelheiten gut mit meinen Resultaten überein. Dagegen erwähnt er Zelleinschlüsse nicht und kommt, die Funktion der Önocyten bei den Insecten überhaupt als eine excretorische auffassend, für *Monodontomerus* zu dem Schlusse (in: Riv. d. Patol. veget. Anno 10, p. 91), daß die Leucocyten vielleicht die Önocyten aufsuchen, um ihnen die „prodotti urici“ zu übergeben, die sie auf ihren Wanderungen zwischen den Organen aufgenommen haben. Schon oben habe ich mich gegen die Auffassung der Zelleinschlüsse als Excrete ausgesprochen, möchte aber hier noch ausdrücklich darauf hinweisen, daß die Zelleinschlüsse absolut nicht das für Urate charakteristische Bild der braunen, radiär gestreiften, runden Krystallkörper darbieten, sondern an den frischen Zellen homogen und farblos erscheinen.

Auch kann ich auf verschiedene Fälle in der Literatur verweisen, in denen die Autoren nicht nur zu der Auffassung von einer secretorischen Funktion der Önocyten gelangt sind, sondern diese Ansicht auch auf morphologische Befunde stützen. So gibt Verson (1891 und 1892) für die Önocyten von *Bombyx mori* die „Ausschwitzung mikroskopisch erkennbaren Secretes“ als charakteristisch an und beschreibt speziell für die Larvalönocyten ein mehrmals im Larvenleben auftretendes Kleinerwerden des Kerns und zugleich ein Erscheinen von Secretvacuolen im Plasma. Rössig hat 1904 Beobachtungen an den Önocyten von Cynipiden veröffentlicht, die er zum Teil gut mit denen von Verson vergleichen konnte. Auch er deutet Vacuolen in den Larvalönocyten als Ausdruck lebhafter secretorischer Tätigkeit.

Während, abgesehen von dem eben besprochenen Punkte, die Beobachtungen an *Torymus* mit denen von Berlese an *Monodontomerus* übereinstimmen, bin ich in betreff des Verhaltens der Larvalönocyten in den Puppenstadien, insbesondere in betreff ihrer Beziehung zu den Önocyten der Imago, zu ganz andern Resultaten gekommen, zu Ergebnissen, die auf Befunden an der Hypodermis der Larven basieren.

## B. Befunde an der larvalen Hypodermis.

Schnitte durch eine ausgewachsene Larve von *Torymus nigricornis* lehren, daß dieselbe außer den Imaginalscheiben des Kopfs, den Flügel- und Beinanlagen der Thoraxsegmente und den am 10.—12. Körpersegment befindlichen Genitalimaginalscheiben, auch an den dazwischen befindlichen Körpersegmenten Imaginalscheiben besitzt. In jedem dieser Segmente handelt es sich um 2 dor-

sale und 2 ventrale Imaginalscheiben. die lateralwärts bedeutend verschmälert ineinander übergehen und die man der Lage nach mit den Flügel- und Beinimaginalscheiben im Thorax vergleichen könnte. Es handelt sich bei ihnen um in der Mitte der Segmente in die protoplasmaarme Hypodermis (mit ihren in einer Reihe in relativ weiten Abständen stehenden, bläschenförmigen Kernen) eingelagerte protoplasmareiche, sich mit Hämatoxylin intensiv färbende Zelleninseln, die mit ihren mehrfachen Lagen dicht aneinander gedrängter, chromatinreicher, kleiner Kerne Verdickungen der Hypodermis darstellen. Während diese Kerne meist senkrecht zur Körperoberfläche stehen, finden sich nach dem Fettkörper zu, an alle Imaginalscheiben angelagert, in mehr oder minder großer Menge kleine, oft spindelförmige, mit ihren länglichen Kernen zur Chitinkörperhülle parallel gerichtete Zellen, die ich nach dem Vorgang vieler Autoren als Mesenchymzellen bezeichne. Was nun noch genauer die topographischen Verhältnisse der dorsalen Imaginalscheiben anbetrifft, so liegt auf einem Querschnitt durch die Larve ihre Mitte etwa in der Höhe der Stigmenlinie, und auf horizontalen und sagittalen Schnitten kann man sich leicht davon überzeugen, daß die Scheiben nur zum kleinen Teil vor, zum größten Teil hinter der Tracheenmündung gelegen sind.

Bei einer ganzen Anzahl von Abdominalsegmenten ist nun am Aufbau der dorsalen Imaginalscheiben noch ein weiteres Strukturelement beteiligt. Es handelt sich um das 5., 6., 7., 8., 9., 10. und 11. Körpersegment. (Hier ist nachzutragen, daß das 10. und 11. Segment auch die geschilderten dorsalen Imaginalscheiben besitzt, die aber ventralwärts in die Genitalanlagen dieser Segmente übergehen.) Betrachtet man die Fig. 2 auf Taf. 16, die bei stärkerer Vergrößerung einen Teil der dorsalen Imaginalscheibe des 5. Segments im Querschnitt darstellt, so bemerkt man außer dem bereits geschilderten Hypodermisanteil der Imaginalscheibe bei *hp* und den Mesenchymzellen bei *m* noch bei *s* einen etwa ellipsenförmigen Zellenkomplex, der in seinem festen Gefüge an den Hypodermisanteil der Scheibe erinnert, sich aber von diesem durch die bedeutendere Größe der Zellen und der nicht in einer bestimmten Richtung gelagerten Kerne unterscheidet.

Entsprechend der größern Ausdehnung dieser Zellen findet sich in ihnen ein durch Hämatoxylin etwas weniger intensiv gefärbtes Protoplasma, so daß der gesamte Zellenkomplex sich als ein helleres Gebilde von der dunkeln Hypodermis und den dicht gelagerten

Mesenchymkernen abhebt. In ihm sind durch einige helle Grenzlinien mehrere unregelmäßige Zellterritorien abgeteilt, und neben einigen der meist polygonalen, eine feinere Struktur nicht zeigenden Kerne finden sich kleine Vacuolen. Man erkennt, daß der Zellenkomplex von innen her in eine Art Nische der Hypodermis eingelagert ist, deren Mitte im Vergleich mit der übrigen Imaginalscheibenhypodermis ausgehöhlt, deren Ränder erhaben erscheinen. Der Zusammenhang des Zellenkomplexes mit der Hypodermis ist ein inniger, in manchen Präparaten, in denen die Basalmembran sichtbar war, schien mir diese sich auf den Zellenkomplex von der Hypodermis aus fortzusetzen. Nach dem Fettkörper zu springt der Zellenkomplex über das Niveau des Hypodermisanteils der Imaginalscheibe, aber nicht über das der Gesamtscheibe konvex hervor, da die Niveaudifferenz hier durch einen in der Figur bei *f* deutlichen Falz von Mesenchymzellen ausgeglichen wird.

Rekonstruiert man nach Schnittserien durch die Imaginalscheibe, so ergibt sich als Rekonstruktion des Zellenkomplexes ein linsenförmiges Gebilde, das in eine entsprechende Nische der Hypodermis und dorsal-, ventral- und kopfwärts in einen Falz von Mesenchymzellen außerdem eingefügt ist. Mit Ausnahme des letzten der erwähnten Segmente sind alle mit Stigmen versehen, die bei der *Torymus*-Larve im 2.—10. Körpersegment liegen. In diesen Fällen nun ist der linsenförmige Zellenkomplex dicht hinter dem Stigma gelegen, aber von ihm und der hier mündenden Segmenttrachee durch die Mesenchymzellen getrennt, die sich auch noch längs des vor dem Stigma liegenden Teils der Imaginalscheibe ausdehnen. Übrigens erhält auch das 11. Segment ein Stigma bei der Verpuppung.

Untersucht man eine Larve, bei der der Verschuß des Mitteldarms gegen den Enddarm bereits aufgehoben ist, die sich also schon in der Metamorphose befindet, so sieht man, daß die Imaginalscheiben bedeutend an Größe auf Kosten der übrigen Hypodermis zugenommen haben. Der Ersatz der larvalen Hypodermis durch eine neue Hypodermis, die sich von den Imaginalscheiben aus bildet, ist im Gange. Ein Sagittalschnitt durch die dorsale Imaginalscheibe des 5. Segments ist bei schwacher Vergrößerung in Fig. 3, Taf. 18 abgebildet. Der Schnitt geht gerade durch das Stigma, dessen zierliche, trichterartige Form, die übrigens auch SEURAT<sup>1)</sup> an *Torymus*

1) SEURAT, 1899, Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages, in: Ann. Sc. nat., Zool. (8), Vol. 10.

*propinquus* erwähnt, bei *tr* sichtbar ist. Man bemerkt ferner, daß die Mesenchymzellen (*m*) sich nun zu längeren Strängen angeordnet haben. Besonders auffallend aber sind die Veränderungen, die an dem ovalen Zellenkomplex vor sich gegangen sind. Beträchtlich an Volumen zugenommen zeigt sich derselbe deutlich von Hypodermis und Mesenchymzellen abgesetzt. Das Wachstum ist besonders ventralwärts erfolgt und zugleich in der Richtung nach dem Kopf zu. Dadurch ist ein großer Teil des ventralen Mesenchymzellenfalzes ausgeglichen worden; ein Mesenchymzellenwall trennt aber den Zellenkomplex von der Segmenttrachee und dem Stigma. Im Zellenkomplex (*s*) selbst sind die Zellen bedeutend gewachsen und nun auch sämtlich als polygonale Gebilde deutlich voneinander getrennt. Die Kerne haben gleichfalls polygonale Gestalt, sie erscheinen gleichmäßig intensiv gefärbt, eine feinere Struktur ist an ihnen nicht zu erkennen.

Auf Sagittalschnitten durch Pronymphen, d. h. in einem Stadium, in dem die Regeneration der Hypodermis vollendet ist, also die Hypodermis-Imaginalseiben nicht mehr existieren, sieht man, daß die beschriebenen Zellenanlagen nach ventralwärts zu schmalen Zellenhaufen ausgewachsen sind, die, parallel zu den Mesenchymzellensträngen gerichtet, nur durch eine dünne Schicht dieser von der Segmenttrachee getrennt werden. Die Zellen haben weiter an Größe zugenommen. Sie messen jetzt ungefähr 20  $\mu$ . In das sich mit Hämatoxylin ziemlich stark tingierende homogene Protoplasma finden sich bei einigen der polygonalen Zellen Vacuolen eingelagert. Die gleichfalls gewachsenen Kerne sind nun von ovaler Gestalt. Das Chromatin sieht man in ihnen in groben Körnchen angeordnet.

Von den neuern Autoren, die über postembryonale Entwicklung von Chalcididen geschrieben haben, finden sich bei BERLESE und SEURAT keine Angaben, die ich mit meinen Befunden vergleichen könnte. Wohl aber hat BUGNION, der im Jahre 1891 die Metamorphose des Chalcididen *Encyrtus fuscicollis* DALM. beschrieben hat, die Vorgänge an der Hypodermis berücksichtigt. Er gibt an, daß im Abdomen hinter jedem Stigma eine Zellengruppe liegt, welche den Flügelscheiben entspricht und nur zur Erneuerung eines Teils der Haut des Abdomens dient. Genauere Angaben über die Struktur dieser Zellengruppe werden jedoch nicht gemacht, der Autor hat offenbar auch nicht die Schnittmethode angewandt. Das Bestehen von Imaginalseiben im Abdomen, von denen aus die Hypodermisregeneration vor sich geht, wird auch bei Dipteren, z. B. 1902 von

VANEY an *Gastrophilus*, beschrieben — es bestehen hier in jedem Abdominalsegment 6 Scheiben —, aber es findet sich nichts, was man mit dem geschilderten Zellenkomplex in Zusammenhang bringen könnte.

Dagegen ist, wenn man die Literatur über Embryologie der Insecten zu Rate zieht, die Übereinstimmung ganz frappant, die meine Beobachtungen mit den Beschreibungen der Anlage der Önocyten im Embryo zeigen. Gerade nämlich dort, wo der beschriebene Zellenkomplex liegt: hinter den Stigmen von Abdominalsegmenten, ist der Ort, an dem alle Autoren, die sich überhaupt mit der Genese der Önocyten im Embryo befaßt haben, übereinstimmend dieselben aus der Hypodermis hervorgehen sahen. Ich verweise nur auf die Arbeiten von VERSON, der die Önocyten des Orts ihrer Entstehung halber als hypostigmatische Drüsenzellen bezeichnet, von WHEELER, von HEYMONS (1895) und besonders von GRABER. Mit Ausnahme von *Hydrophilus*, bei dem GRABER durch Invagination des Ectoderms die Önocyten entstehen sieht, gehen sie nach dem Modus der Delamination aus der Hypodermis hervor. Bei *Stenobothrus* finden sich in jungen Stadien auffallend große Kerne resp. Zellen im Ectoderm. Die Befunde an ältern Embryonen gebe ich mit GRABER's eignen Worten wieder: „Bei älteren Stadien (fig. 89) finden sich einzelne dieser Grosskerne auch noch innerhalb des Rahmens des Ectoderms, andre aber, noch grösser als die ersteren, ragen bereits in das Mesoderm hinein und erscheinen gleich dem sie umgebenden Plasmahof kugelförmig abgerundet. Noch später (fig. 93) bilden die betreffenden Zellen, die nun alle fast dieselbe Größe und Form erlangt haben, einen knollenartigen Körper, der vom Ectoderm scharf abgegrenzt abgegrenzt ist, aber zum Teil immer noch in einer nischenartigen Aushöhlung des letzteren liegt, wobei die äussere Wand dieser Nische viel dünner als das umgebende Ectoderm ist.“ GRABER's figg. 89 und 93 ähneln sehr meinen Präparaten, wenn man sich das embryonale Ectoderm durch die Hypodermis der Imaginalseibe ersetzt denkt.

Bei einigen andern Insecten, bei denen GRABER Önocyten in eine nischenartige Vertiefung des embryonalen Ectoderms eingelassen findet, hält er sich zu dem Wahrscheinlichkeitsschluß für berechtigt, daß auch sie durch Delamination aus dem Ectoderm hervorgegangen sind. Unter diesen Umständen liegt es auch in meinem Fall nahe, an einen genetischen Zusammenhang zwischen dem Zellenkomplex und der Hypodermis zu denken. Sicher beweisen kann ich diesen

Zusammenhang nicht, da ich der betreffenden Entwicklungsstadien bisher nicht habhaft werden konnte. Über die Entstehung dieser Gebilde habe ich an Tatsachen nur ermitteln können, daß in der jungen Larve vor der Häutung in den Abdominalsegmenten hinter den Stigmen weder Imaginalscheiben noch die beschriebenen Zellenkomplexe, sondern nur die einfache Hypodermissschicht vorhanden ist. In den jungen Larven nach der Häutung habe ich bisher immer schon die ausgebildete Imaginalscheibe mit abgegrenztem Zellenkomplex gefunden.

Daß es sich ferner auch bei meinen Befunden um die Entstehung von Öocyten handelt, um die Bildung von einer 2. Öocyten-generation, von sog. Imaginalöocyten, werde ich im weiteren Teil der Arbeit beweisen und meine Resultate im einzelnen mit den 4 Fällen vergleichen, in denen bisher die Ausbildung von Imaginalöocyten beschrieben wurde. Hier möchte ich nur kurz bemerken, daß von den drei Autoren, die die Imaginalöocyten genetisch von der Hypodermis herleiten, VERNON bei *Bombyx mori* als Bildungsstätte die Ventralseite der Hypodermis von 3 Abdominalsegmenten angibt, daß RÖSSIG bei Cynipiden zu ganz ähnlichen Resultaten kommt, während KOSCHEVNIKOV die Lage des Bildungsherds in der Hypodermis nicht genauer erwähnt. In keinem der Fälle handelt es sich ferner um Entstehung aus Imaginalscheiben.

### C. Puppenstadien.

In den Stadien der in die Metamorphose eingetretenen Larve und der Pronympha sind keine Veränderungen im mikroskopischen Bild der Öocyten der Larve vor sich gegangen. Bald nach der Verpuppung ändert sich dieses Verhalten erheblich. Die Zelleinschlüsse sind völlig verschwunden, damit zugleich auch der so viele Öocyten der Larve umgebende Leucocytenkranz. Auch diese Tatsache scheint mir gegen die Auffassung der Zelleinschlüsse als abgelagertes Excret zu sprechen. Denn bei ihrem Verschwinden liegt es nun wohl näher, an ein Aufhören der Secretion der Öocyten als an eine Verlagerung von Excretdepots zu denken.

Bald darauf, in dem Puppenstadium, in dem zwar noch keine Pigmentierung der Augen, wohl aber eine gelbliche Nuancierung des Chitins der Puppe zu konstatieren ist, gehen weitere Veränderungen an den Larvalöocyten vor sich, die zum Zugrundegehen einer großen Anzahl dieser Zellen führen. Da aber, wie gesagt, nun der Kranz von Leucocyten verschwunden ist, wie ich überein-

stimmend mit den Beobachtungen BERLESE's finde, so ist eine oben nicht erwähnte Deutung, die PÉREZ den Befunden von BERLESE gegeben hat, ganz unmöglich. In dem historischen Überblick, den er seiner Arbeit über die Önocyten von *Formica rufa* vorausschickt, referiert er die Beobachtungen von BERLESE mit folgenden Worten: „Chez la larve à maturité de *Monodontomerus nitens* quelques oenocytes épars sont toujours entourés de leucocytes. On peut se demander si ce n'est pas là une phagocytose leucocytaire, car, d'après BERLESE, chez la nymphe âgée on ne trouve pour ainsi dire plus d'oenocytes.“ — In folgender Weise entwickeln sich die Veränderungen an den großen Larvalönocyten weiter. Der Kern nimmt eine exzentrische Lage ein. Zugleich verliert er seine scharf begrenzte, unregelmäßig kreisförmige Gestalt. Er erscheint auf dem Schnitt nun oft halbmondförmig, mit der konvexen Seite dem Zellrand zugekehrt, und sendet von der konkaven Seite aus unregelmäßige Züge von Chromatinkörnchen ins Zellprotoplasma hinein. 2 Önocyten in diesem Stadium sind auf der Taf. 18 in Fig. 4 abgebildet, die sich gut mit BERLESE's Abbildung, fig. 122, vergleichen läßt. Dabei hat der Kern die für ihn charakteristische Zusammensetzung aus gröbern und feinem Chromatinkörnchen bewahrt. Das Protoplasma erscheint nicht ganz gleichmäßig gefärbt, es sind in ihm viele hellere Stellen zu sehen. Eine Vergrößerung der Önocyten, wie sie BERLESE beschreibt, finde ich nicht, während ich sonst in den Angaben, wie sich die Degeneration der Larvalönocyten vorbereitet, gut mit der Schilderung von BERLESE übereinstimme.

Es ist mir interessant, daß die beschriebenen Veränderungen bei *Monodontomerus nitens* nach BERLESE schon in der Pronympha, bei *Torymus* erst in den jungen Puppenstadien erfolgen. In der Puppe findet BERLESE überhaupt keine großen Önocyten mehr. In einem Stadium der gelben Puppe, das nur wenig jünger ist als das, in dem die beginnende Pigmentierung der Augen sich in einem rosa Schimmer derselben andeutet, findet sich auch bei *Torymus* die Zahl der großen Larvalönocyten ganz bedeutend vermindert. Ich glaube Grund zu der Annahme zu haben, daß die verschwundenen Zellen auf dem Wege der Chromatolyse des Kerns zu Grunde gegangen sind. Denn während sich um diese Zeit die von der Degeneration der larvalen Muskelkerne herrührenden Chromatintropfen nicht mehr finden, treten gerade jetzt von neuem eine Menge großer Chromatintropfen in Erscheinung, die, häufig auch in der Mehrzahl und verschiedener Größe nebeneinander gelagert, sich teils frei, teils in

Lencocyten eingeschlossen finden. Immerhin würde die Annahme eines Zusammenhangs zwischen den zum größten Teil verschwundenen Larvalöncocyten und den aufgetretenen Chromatintropfen nur den Wert einer Hypothese haben, wenn es mir nicht gelungen wäre, die in Fig. 5 auf Taf. 18 dargestellte Zelle aufzufinden. Es handelt sich um eine offenbar gerade im Beginn der Chromatolyse stehende Zelle von solcher Größe, daß sie gar nichts anderes sein kann als ein Larvalöncyot. Man bemerkt eine mannigfach verschlungene Chromatinschnur, deren kugelförmig verdickte Enden offenbar schon zum gewöhnlichen Bild der Chromatintropfen überleiten. Sollten die an einigen Stellen dazwischen versprengten Chromatinkörnchen noch einen Überrest der ja aus Chromatinkörnchen sich aufbauenden Struktur des Öncytenkerns darstellen? Das Plasma erscheint homogen und nur sehr zart mit Hämatoxylin tingiert.

Während dieser Zeit sind auch an den segmental angeordneten Zellenhaufen, deren Differenzierung aus den Imaginalscheiben oben verfolgt wurde, beträchtliche Veränderungen vor sich gegangen. Im Stadium der eben entstandenen, noch weißen Puppe sind sie zu relativ bedeutender Größe herangewachsen. Sie messen nunmehr  $30 \mu$  im Durchmesser. Die dichte Aneinanderlagerung bedingt noch eine im wesentlichen polygonale Gestalt. Der Kern folgt in seinen Formen denen der Zelle. Er ist deutlich gegen das Plasma abgesetzt, ohne daß eine eigentliche Kernmembran sichtbar wäre. Er ist aus sehr zierlichen feinen Chromatinkörnchen aufgebaut, die regelmäßig noch 1 oder 2 polyedrische größere Chromatinbrocken einschließen.

Das Plasma erscheint homogen, mit Hämatoxylin gut färbbar und schließt in den meisten Zellen rings um den Kern eine Anzahl von Vacuolen ein. Man wird sich erinnern, daß das Wachstum dieser am 5.—11. Abdominalsegment entstandenen Zellanlagen von vornherein in der Richtung von hinten und außen nach vorn und innen erfolgte. Auf diese Weise hatten sie sich immer mehr der Segmenttrachee genähert und waren auf dem Stadium der Pronympha von derselben nur noch durch einen Mesenchymzellenstrang getrennt. An diesem Strang haben sich jetzt die Komponenten der segmentalen Zellanlagen vorbeigezwängt, und er findet sich rings vom Zellenhaufen umschlossen. Damit ist diese ganz in die Nähe der Segmenttrachee gelangt. Diese ist mit Ausnahme derjenigen des 11. Körpersegments obliteriert, da, wie ich übereinstimmend mit den Angaben von SEURAT an *Torymus propinquus* finde, die Stigmen des 5.—11.

Körpersegments sich schließen — die zierlichen Chitintrichter bleiben an der Larvenhaut hängen — und an ihre Stelle ein großes Stigma im 11. Segment tritt.

Ein Sagittalschnitt durch ein etwas älteres Stadium, durch eine gelbe Puppe, in der bereits die Abdominalsegmente sich durch Auswachsen übereinander schieben, ist in einem Abschnitt des 6. Segments auf Fig. 6 auf Taf. 18 dargestellt. Der Zellenhaufen, von dem nur ein Teil im Schnitt getroffen ist — ich schätze die Zahl der Komponenten einer solchen Zellanlage auf einer Seite auf ungefähr 50 — hat jetzt ein etwas mehr lockeres Gefüge. Dementsprechend finden sich nun mehr abgerundete Zellformen. Die Kerne zeigen wie bisher eine schöne Chromatingranulierung mit einem größern Chromatinkörperchen im Zentrum und werden von einem dichten Kranz von Vacuolen umgeben. Die an einigen Stellen dazwischen gelagerten kleinen Kerne, sowie der größere bei *K* gehören wahrscheinlich dem erwähnten eingeschlossenen und nun atrophierten Mesenchymzellenstrang an. Die übrigen Mesenchymzellen zeigen sich bei *m* in dichten Strängen angeordnet. Die Konfiguration, das topographische Verhalten sowie das weitere Verfolgen dieser Bildungen in den spätern Metamorphosestadien lassen keinen Zweifel darüber, daß es sich hier um die Entwicklung von imaginaler Muskulatur handelt. Wie ich hier nur in aller Kürze erwähnen will, geht bei *Torymus nigricornis* mit Ausnahme der Flügelmuskeln, die ein besonderes Verhalten zeigen, die gesamte imaginale Körpermuskulatur aus dem Mesenchym der Imaginalscheiben hervor. Die Fig. 6 zeigt weiter, daß die segmentale Zellanlage sich der Segmenttrachee *tr* nicht nur völlig genähert, sondern sie (bei *a*) sogar bereits umschlossen hat, daß ferner (bei *b*) 2 Zellen — und das ist das Wichtigste — an ihr in der Richtung zum Fettkörper zu hinabgeglitten sind.

In einem ein wenig ältern Stadium, in der bereits erwähnten gelben Puppe, die die chromatolytische Degeneration der Larvalönocyten zeigte, hat sich das Bild bedeutend geändert. Jetzt ist nichts mehr vorhanden, was auf einheitliche segmentale Zellenbildungsherde hinweisen könnte.

Die Zellen haben sich — wie es scheint, aktiv — teils entlang der Hypodermis verbreitet — und die Zellanlagen der einzelnen Segmente sind dabei miteinander verschmolzen —, teils sind sie, sich entlang der Tracheen bewegend, schon tief hinein in den Fettkörper gelangt. Die Zellform ist bei sonst unverändertem Zellbild eine variable geworden. Die Grundform ist offenbar noch die der

Kugel. Häufig ist eine birnförmige Gestalt, oder die an der Hypodermis haftenden Zellen erscheinen abgeplattet. Oft an dem einen Ende verjüngt, am andern abgerundet, erinnern sie dabei an das Bild eines dahingleitenden Tropfens.

Die gegenseitigen Verschiebungen und Einfaltungen der Segmente haben es mit sich gebracht, daß der Zellenbildungsherd des 5. Körpersegments an den dabei ausgebildeten Petiolus zu liegen kommt. Während nun die beschriebenen Zellen der übrigen Segmente, so weit sie sich nicht an der Hypodermis verbreiten, entlang der Segmenttracheen bis zum seitlichen Tracheenlängsstamm herabwandern und auch neben diesem in den Schnitten anzutreffen sind, gelangen die Zellen des 5. Segments längs dieser Haupttracheen in den Thorax, der ja keine Zellanlagen dieser Art enthielt. Sie sind hier bald bis zum Prothorax hin anzutreffen.

Untersucht man eine Puppe, in der sich noch nicht lange die Pigmentierung der Augen ausgebildet hat, so findet man diese Zellen im Fettkörper und zwischen den Organen diffus verteilt, ohne daß noch eine Lagebeziehung zu größern Tracheenstämmen erkennbar wäre. Ihre Gestalt ist eine derartig variable geworden, daß man diese wechselnden Zellformen nur noch mit denen kleiner Amöben vergleichen kann. Auch die Struktur des Kerns ist insofern verändert, als er sich nun aus bedeutend dichter liegenden feinem Chromatingranula zusammensetzt, während das größere Chromatinkörperchen oft nicht mehr auffindbar ist. In dem Plasma, das sich weit zarter als bisher mit Hämatoxylin tingiert, findet sich ab und zu eine Vacuole. Einige Zellen aus diesem Stadium sind auf Taf. 18, Fig. 7 dargestellt. In Puppen mit rosa pigmentierten Augen habe ich alle Übergangsstadien von diesen Zellen zu den entsprechenden der gelben Puppe gefunden, so daß diese Zellen zweifellos von den segmentalen Zellanlagen in den Imaginalscheiben herkommen.

Es ist notwendig, hierauf noch einmal ausdrücklich hinzuweisen, da ja auch BERLESE bei *Monodontomerus nitidus* in den Puppenstadien kleine amöboide Zellen mit sich nur schwach färbendem Plasma findet, sie aber in genetischen Zusammenhang mit den großen Larvalöncocyten bringt, die im Pronymphstadium die beschriebenen Degenerationserscheinungen zeigten und nun gänzlich verschwunden sind. Dazu möchte ich bemerken, daß BERLESE einerseits die Hypodermisverhältnisse der Larve nicht berücksichtigt hat, daß er andererseits einen Übergang der großen Larvalöncocyten in

die kleinen amöboiden Zellen in irgend einer Form nicht beobachtet hat. Da die Imago von *Monodontomerus* sehr viele Önocyten besitzt, hält es BERLESE für unmöglich, daß alle Önocyten der Larve zu Grunde gegangen sein könnten, und, da er in den Puppenstadien in den kleinen amöboiden Zellen önocytenähnliche Gebilde findet, hält er es für ein logisches Postulat, daß diese Zellen ein Überrest der Larvalönocyten sind und daß sie nun durch Heranwachsen und Vermehrung zu den Önocyten der Imago werden. Dabei unterläßt er es, die Möglichkeit einer andern Genese der kleinen amöboiden Zellen in Erwägung zu ziehen. In den einzelnen Angaben über diese Zellen stimme ich mit BERLESE recht gut überein. — Im Vergleich zu den entsprechenden Zellen der gelben Puppe ist eine Verkleinerung des Zellvolumens zu konstatieren. Da ich aber keine Vermehrung in der Zahl finde, so erscheint mir eine Erklärung dieser Tatsache etwa durch erfolgte Teilungen unstatthaft. Dazu kommt, daß ich sichere Zellteilungsbilder, seien es mitotische oder amitotische, an diesen Zellen nicht gefunden habe. Andreerseits meine ich, daß auch keine Verminderung der Zahl stattgefunden hat; so sehr ich mit BERLESE darin übereinstimme, daß diese kleinen Zellen mit ihrem schwach tingierbaren Protoplasma schwer zu sehen sind, so kann ich seine Angabe, daß sie sehr selten sind, doch für *Torymus* nicht bestätigen.

Voll und ganz aber trete ich für die Richtigkeit der Annahme des italienischen Forschers ein, daß wirklich diese Zellen zu den Önocyten der Imago werden. Nach den Befunden von BERLESE selbst an den Ameisen *Tapinoma erraticum* und *Pheidole pallidula* sowie von PÉREZ an *Formica rufa* sind ja amöboide Zellen, diffus im Fettkörper verteilt, als Entwicklungsstadien der Önocyten der Imago in den Puppen kein ungewöhnlicher Befund mehr. Ich glaube daher, schon jetzt berechtigt zu sein, für die aus den segmentalen Zellenkomplexen der Imaginalscheiben hervorgegangenen amöboiden Zellen den Ausdruck „Imaginalönocyten“ gebrauchen zu dürfen. Diese Nomenklatur wird die Darstellung in bezug auf den auch noch in diesen Puppenstadien vorhandenen Überrest der „Larvalönocyten“ erleichtern.

Wie ich nämlich bereits oben hervorhob, geht nur der größte Teil der großen Larvalönocyten durch Chromatolyse des Kerns zu Grunde, ein beschränkter Teil der Zellen bleibt erhalten und zwar genau in dem das typische Bild einer degenerierenden Zelle, wie man meinen sollte, darbietenden Zustand, den alle Larvalönocyten

in der gelben Puppe vor der Chromatolyse des Kerns einer großen Anzahl von ihnen zeigten. Vergeblich habe ich mich bemüht, im Stadium der gelben Puppe einen Unterschied in der Struktur dieser Zellen zu entdecken, demzufolge eine Beurteilung möglich gewesen wäre, welche Zelle dem Tod verfallen sei und welche weiterbestehen würde. Genau so wie jene zu Grunde gegangenen Zellen zeigen diese Überlebenden die gänzliche Aufhebung der Grenze zwischen Kern und Zelleib und die innige Vermischung des Protoplasmas mit den Strängen der Chromatinkörnchen. In diesem Zustand nun finden sich die großen Larvalöncocyten vereinzelt im Fettkörper neben den zahlreichen, kleinen, amöboiden Imaginalöncocyten. Beim Vergleich beider fällt auf, daß auch die Larvalöncocyten eine gewisse Mannigfaltigkeit der Form und unregelmäßige Begrenzung zeigen, die aber nicht so ausgesprochen ist, daß nicht ein in Parallelesetzen beider Zellformen etwas gekünstelt erscheinen könnte.

Dies ist aber in dem nächsten Stadium, der ältern Rotaugenpuppe, keineswegs der Fall. So bizarre Formen, wie sie hier in Fig. 8 auf Taf. 18 dargestellt wurden, mit ihren gestreckten Gestalten und mannigfachen spitzen Ausläufern, sind meines Wissens nach in keiner der erwähnten Arbeiten, in denen ein amöboides Verhalten der Öncocyten beschrieben ist, konstatiert worden. Es ist nun von hohem Interesse für mich zu sehen, wie der große Larvalöncocyt bei *l*. fast genau dieselbe merkwürdige Form angenommen hat wie der kleine Imaginalöncocyt bei *i*. Man könnte geradezu geneigt sein, den erstern für eine hypertrophische Form des letztern zu halten, wenn man nicht die scharf begrenzte gestreckte Kernform des Imaginalöncocyten im Gegensatz zu dem aufgelockerten Kern des Larvalöncocyten beachten würde, bei dem man bei *a* überhaupt nicht sagen kann, wo der Kern aufhört und das Plasma anfängt. Ein weiterer Unterschied liegt in einem eigentümlichen Verhalten des Plasmas der Larvalöncocyten gerade in diesem Stadium, das sich aber in der Zeichnung nicht wiedergeben ließ. Es handelt sich um eine lokal begrenzte, in unmittelbarer Nähe des Kerns auftretende gelbliche Nuancierung des Protoplasmas, die an der abgebildeten Zelle *l* (bei *b*) im Präparat trotz der Hämatoxylinfärbung sichtbar ist. Der Befund solcher merkwürdigen mit Spitzen versehenen Zellformen der Larvalöncocyten ist in diesem Stadium keineswegs vereinzelt.

In dem nun folgenden Stadium der metallisch schimmernden Puppe nehmen Imaginal- und Larvalöncocyten sozusagen ruhigere Gestaltung an. Imaginalöncocyten aus diesem Stadium sind auf Taf. 16

in Fig. 9 abgebildet. In ihrer leicht amöboiden Zellform erinnern sie etwas an die in Fig. 7 dargestellten Imaginalönocyten der jungen Rotaugenpuppe. Im Kern sind neben den feinen Chromatingranula einige größere Chromatinkörnchen zu sehen, das Plasma enthält ab und zu Vacuolen. Die Larvalönocyten sind in derselben Anzahl wie in den Stadien vorher weiter vorhanden, sie zeigen eine wechselnde Zellform, die sich aber doch meist der einer runden oder kubischen Zelle nähert. Die dichten Massen der Chromatinkörnchen des Kerns, der wie bisher schlecht gegen das Zellplasma abgegrenzt ist, nehmen einen relativ großen Raum ein.

Die in unregelmäßigen Gruppen an den Organen und im Fettkörper verteilten kleinen Önocyten der metallischen Puppe gehen ohne wesentliche Veränderung in das Imagostadium, in die Imaginalönocyten im eigentlichsten Sinn über.

#### D. Imagostadium.

In der Imago selbst bilden sich die auf der Fig. 10 der Taf. 18 dargestellten Strukturverhältnisse aus. Das Präparat stammt von einem ältern *Torymus*-Weibchen. Die Imaginalönocyten, die im Abdomen infolge der gewaltigen Ausdehnung der Genitalorgane dicht gedrängt liegen, sind zu relativ beträchtlicher Größe herangewachsen. Die größte der abgebildeten Zellen erreicht eine Längenausdehnung von ungefähr  $54 \mu$ . Und zwar hat im Vergleich zu den Önocyten der metallischen Puppe namentlich das Plasma an Masse zugenommen. Dieses erscheint stark vacuolarisiert. In den Kernen ist die Granulierung durch eine fädige Chromatinstruktur ersetzt. Die Zellform ist nicht mehr amöboid, sondern unregelmäßig polygonal. Die oft relativ kleinen Kerne sind unabhängig von der Zellform, meist von ovaler Gestalt.

Namentlich im Thorax finde ich nun noch in beschränkter Zahl eine andere Zellart, von der ein Repräsentant in Fig. 11 auf Taf. 18 dargestellt ist. Es handelt sich um an Masse größere, oft einen Durchmesser von  $60 \mu$  besitzende Zellen mit ungleichmäßigen Zellformen, die ein nicht so stark vacuolarisiertes Protoplasma wie die Zellen in Fig. 10 besitzen. Der Kern der abgebildeten Zelle ist relativ groß und folgt den Zellformen ziemlich genau. Ähnlich wie der Kern der Larvalönocyten in den Puppenstadien ist er aus kleinern und größern Chromatinkörnchen aufgebaut.

Sollte es sich bei diesen Zellen um den Überrest der Larvalöocyten handeln? Da ich nicht viele Serien von *Torymus*-Imagines geschnitten habe, möchte ich mir über das Schicksal der bis ins Stadium der metallischen Puppe Schritt für Schritt verfolgten Larvalöocyten in der Imago kein sicheres Urteil erlauben. Undenkbar wäre es nicht, daß Larvalöocyten selbst im Imaginalstadium noch erhalten blieben. Es würden dann Verhältnisse obwalten, wie sie Verson 1891 für *Bombyx* beschrieben hat. Hier kommen im Schmetterling die großen „hypostigmatischen Drüsenzellen“ (Larvalöocyten) und die kleinen „epigastrischen“ (Imaginalöocyten) nebeneinander vor. Sie unterscheiden sich, abgesehen von Größe und Lage, darin, „daß bei ersteren“ (den Larvalöocyten) „der Kern eine ausgesprochene Neigung zur Verästelung äußert, letztere“ (die Imaginalöocyten) „dagegen einen Kern von stets rundlicher, wenn nicht genau sphärischer Form besitzen, der niemals seitliche Fortsätze treibt“.

Im Verhalten dieser Zellen in der Metamorphose von *Torymus* erscheint mir besonders ein Moment von allgemeiner biologischer Interesse. Wie kommt es, daß Larval- und Imaginalöocyten in den ältern Puppenstadien genau dieselben morphologischen Veränderungen, dieselben merkwürdigen Zellformen zeigen? Von zwei Gesichtspunkten aus könnte man den Versuch einer Erklärung dieser Frage unternehmen. Es wäre einmal möglich, daß diese beiden durch so beträchtliche Altersunterschiede ausgezeichneten Zellarten, von denen die einen eben erst zu funktionieren begonnen haben, die andern nur noch einen kleinen Überrest einer überwiegenden Mehrzahl bereits dem Tode verfallener Zellen darstellen, trotzdem in jenen Stadien die gleiche Funktion ausüben und darum die gleiche Form zeigen. Andererseits könnte man an gemeinsame äußere Ursachen denken, die, in den verschiedenen Puppenstadien sich ändernd, auf alle im Fettkörper verteilten Zellen gewisser Größe einwirken und sie zwingen würden, dieselben äußeren Formen zu zeigen. Ich denke dabei an die Stärke und den Rhythmus des Herzschlags, der, wie ich aus dem Lehrbuch der Insecten von HENNEGUY ersehe, bei manchen Formen in der Puppenzeit bedeutende Veränderungen erfahren soll, sowie an die Weite und Beschaffenheit der Spalten des Fettkörpers, der in der Metamorphose von *Torymus* bedeutende, hier nicht näher berücksichtigte Umwandlungen durchmacht. Diese Betrachtungen fallen mit den Fragen zusammen, inwiefern die amöboiden Formen der Öocyten wirklich durch eine aktive Bewegungsfähigkeit

derselben sich erklären — Fragen, die nach Befunden am fixierten Präparat allein nicht zu lösen sind.

### V. Kritik der eignen und fremden Befunde.

In vorstehender Arbeit glaube ich nun den Beweis geliefert zu haben, daß bei *Torymus nigricornis* eine zweite Önocyten-Generation sich aus segmental angeordneten, dicht hinter den Abdominalstigma in Imaginalscheiben eingelassenen Zellenkomplexen entwickelt. Diese Frage war mit dem Auffinden der Bildungsherde in der Hypodermis nicht erledigt, denn wie RÖSSIG jüngst in seiner gehaltvollen Arbeit gezeigt hat, können genau an derselben Stelle wie die Imaginal-önocyten (bei den Cynipiden an der Ventralseite von Abdominalsegmenten) nur zeitlich verschiedenen Fettzellen ihren Ursprung aus der Hypodermis nehmen. In meinen Befunden von Gruppen von Önocyten, die an der Stelle, wo im Embryo Önocyten zu entstehen pflegen, während des ganzen Larvenlebens fixiert bleiben, um dann im Puppenstadium sich loszulösen und zwischen den Organen amöboid herumwandernd schließlich zu den Önocyten der Imago zu werden, stimme ich ganz mit den Beobachtungen von BERLESE an den Ameisen *Tapinoma erraticum* und *Pheidole pallidula* sowie von PÉREZ an *Formica rufa* überein, nur mit dem wichtigen Unterschied, daß es sich bei diesen Autoren um die am Orte ihrer Entstehung fixierten Larvalönocyten handelt, während bei *Torymus* die Larvalönocyten sich schon früh im Fettkörper zerstreut haben, in der Hypodermis aber eine neue Önocyten-Generation in segmentalen Gruppen entstanden ist. Im Vergleich zu den Objekten, an denen VERNON (*Bombyx mori*), KOSCHEVNIKOV (*Apis mellifica*) und RÖSSIG (Cynipiden) eine zweite Önocyten-Generation aus der Hypodermis hervorgehen sahen, bietet *Torymus*, abgesehen von der ursprünglichen Lage der Bildungsherde, noch in folgendem Punkt einen Unterschied dar. Die 2. Önocyten-Generation erscheint hier bereits vom Stadium der letzten Larvenhäutung an in Önocyten-Imaginalscheiben angeordnet, ihre Qualitäten schlummern nicht wie bei jenen Befunden bis zum Eintritt der Metamorphose latent in den Hypodermiszellen. Im Zusammenhang damit steht, daß ich die Abstammung der Imaginal-önocyten von Hypodermiszellen nur durch die Lage erschließe, während RÖSSIG sie an der eben entstandenen Puppe direkt beobachtete und die mitotischen Teilungen der Hypodermiszellen abbildet. Der Zeitpunkt, in dem bei *Torymus* die 2. Önocyten-Generation sich aus den

Önocyten-Imaginalscheiben entwickelt: einige Tage vor der Verpuppung, stimmt völlig mit dem von Verson für das Auftreten dieser Zellen angegebenen überein und ist auch nicht wesentlich von den von Koschevnikov und Rössig gegebenen Daten verschieden, die diese Zellen in der eben entstandenen Puppe auffinden. — Alle Autoren heben eine zuerst sehr innige Verbindung mit der Hypodermis hervor. So bemerkt Rössig: „durch eine feine Membran zusammengehalten hängen sie wie Säckchen an der Hypodermis“, Koschevnikov sieht sie „in enger Verbindung mit Hypodermalzellen, wobei einige von ihnen wie an das Hypoderm angeklebt erscheinen“, Verson findet sie als Zellengürtel „zunächst noch innerhalb der zerfallenden Hypodermis zwischen Basalmembran und Cuticula.“ In diesem Zusammenhang erscheinen mir nun einige Angaben von Interesse, die Anglas, der vierte Autor, der bisher eine 2. Önocyten-Generation beobachtet hat, der sie aber im Gegensatz zu den übrigen nicht von der Hypodermis, sondern von der larvalen Muskulatur herleitet, über die Hypodermisverhältnisse der von ihm studierten Objekte gemacht hat. Er sagt<sup>1)</sup>: „Chez l'Abeille nous avons constaté que vers le début de la nymphose, le protoplasme et le noyau des cellules larvaires sont rejetés vers l'extérieur, tandis que la base est remplie de grosses vacuoles séparées par de minces travées protoplasmiques; cela ressemble à ce qui se passe chez la Guêpe. Mais ici, l'on voit certains noyaux des cellules hypodermiques s'hypertrophier avec le protoplasme qui les entoure; à mesure que cette masse grossit, elle est pressée par les cellules voisines et refoulée en dessous de l'assise hypodermique; finalement, la cellule hypertrophiée est rejetée sous les autres, sans cependant jamais franchir la membrane basale (fig. 64, tab. 23). Nous avons retrouvé chez le Frelon de grosses cellules glandulaires absolument identiques aux précédentes, dans l'hypoderme imaginal du corps et des membres; celui-ci étant recouvert encore d'une épaisse mue nymphale qui devait être rejetée; aussi, nous semble-t-il possible, que ces cellules glandulaires servent par leur sécrétion à faciliter la mue.“ Es handelt sich also um große Drüsenzellen, die, aus der Hypodermis abstammend, unter die Reihe der Hypodermiszellen gerückt sind, aber allerdings die Basalmembran nach den Angaben von Anglas niemals durchbrechen. Wenn ich trotzdem die Frage aufwerfe, ob diese Zellen nicht zu Imaginal-

1) ANGLAS, J., 1901, Observations sur les métamorphoses internes de la guêpe et de l'abeille, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 34, p. 382.

önocyten in Beziehung stehen, so liegt das erstens daran, daß KOSCHEVNIKOV gerade an der Honigbiene das Entstehen von Imaginal-önocyten in der Hypodermis beschrieben hat, und zweitens daran, daß in der Kette des Beweises von ANGLAS<sup>1)</sup> dafür, daß die Imaginal-önocyten der Biene, Wespe und Hornisse sich von der larvalen Muskulatur herleiten, meines Erachtens nach eine Lücke sich findet. Ich möchte übrigens betonen, daß ANGLAS selbst nicht von Imaginal-önocyten spricht, sondern von „cellules conjonctifs de nouvelle formation entremêlées aux anciennes cellules adipeuses larvaires“ und auch von „un tissu conjonctif dissocié à éléments amiboïdes“, daß aber die Beschreibung ebenso wie die Abbildungen so sehr Önocyten und so wenig „Fettzellen“, unter welcher Rubrik sie beschrieben sind, gleichen, daß auch HENNEGUY in seinem Referat auf sie den Ausdruck „neue die Larvalönocyten ersetzende Zellen“ anwendet.

Diese Zellen sollen sich in folgender Weise bilden. Unter den verschiedenen Modi der Histolyse der larvalen Muskelkerne ist am häufigsten eine Hypertrophie des Kerns begleitet von einer Chromatinverdichtung „d'une condensation de la chromatine qui figure alors, au centre de la petite masse, une sorte de noyau circulaire dans le noyau primitif“. Löst sich nun dieses Gebilde von der Muskelfaser ab, so ähnelt es einem Önocyten. „Il simule alors une cellule d'aspect sombre, que l'on confondrait avec des oenocytes si l'on ne tenait compte de leur mode d'origine, facilement reconnaissable, ainsi que de leur localisation dans le groupe de muscles étudié et de leur taille bien inférieure (de 12 à 15  $\mu$  au lieu de 30 environ).“ Der größte Teil dieser Sarcocyten genannten Gebilde (oder auch Caryocyten) geht nach kurzer Zeit sehr rasch zu Grunde. Ein kleiner Teil soll aber erhalten bleiben und zu den oben geschilderten offenbar mit Imaginal-önocyten identischen „Fettzellen“ der Imago werden. „Toutefois on retrouve chez la nymphe déjà formée, mais encore blanche, de rares sarcocytes ou caryocytes de moyenne taille, qui ont échappé à la destruction; chez la Guêpe, ils avoisinent de préférence la région ventrale de l'abdomen. Plus tard, c'est-à-dire un peu avant l'éclosion, on constate que leur nombre a augmenté, ainsi que leur volume. Ces caryocytes constituent dès lors un tissu conjonctif dissocié à éléments amiboïdes: ceux-ci ressemblent, en plus petit, aux oenocytes

1) ANGLAS, J., 1902, Nouvelles observations sur les métamorphoses internes, in: Arch. Anat. microsc., Vol. 5.

de la larve et de la pronympe; mais la confusion est impossible, vu que les véritables oenocytes ont, à ce stade, disparu depuis longtemps.“ Mit diesem Hinweis, daß die Caryocyten trotz der großen Ähnlichkeit nicht Larvalönoocyten sein können, da diese schon in jüngern Puppenstadien zu Grunde gegangen sind, begnügt sich ANGLAS und unterläßt einen kritischen Vergleich dieser „Caryocyten“ mit den gleichfalls den Larvalönoocyten ähnelnden, auch nur kleinern Zellen, die KOSCHEVNIKOV bei der Honigbiene sich von der Hypodermis ablösen sah und für die er als Erster den Ausdruck „Imaginalönoocyten“ einführte. Und doch findet sich die Arbeit von KOSCHEVNIKOV, soweit sie sich auf den Fettkörper der Honigbiene bezieht, berücksichtigt! Sollten nicht doch die von ANGLAS (1901) in der Hypodermis beschriebenen Drüsenzellen (in dieser Arbeit konnten, da sie fast gleichzeitig erschien, die Befunde KOSCHEVNIKOV's noch nicht berücksichtigt werden) und der Überrest der Caryocyten im Sinn von KOSCHEVNIKOV in einen Zusammenhang zu bringen sein, zumal diese überlebenden Caryocyten bei der Wespe sich mit Vorliebe in der ventralen Abdominalregion, also gerade dort finden, wo nach VERTON und RÖSSIG die Imaginalönoocyten hervorsprossen?

Sollte ich mit dieser Vermutung Recht haben und sich auf diese Weise der Widerspruch zwischen den Befunden von KOSCHEVNIKOV und ANGLAS im Sinn des russischen Forschers aufklären, so würde ebenso ausnahmslos festgestellt sein, daß die Imaginalönoocyten ihren Ursprung aus der Hypodermis nehmen, wie das für die ectodermale Genese der Larvalönoocyten schon seit langem der Fall ist.

## VI. Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

Die Larvalönoocyten finden sich in den Larvenstadien von *Torymus nigricornis* BOH. diffus im Fettkörper verteilt. Schon in noch nicht ausgewachsenen Larven — bald nach der einzigen im Larvenleben beobachteten Häutung — sind sie fast ausnahmslos von einer oft kranzförmigen Ansammlung von Leucocyten umgeben, und im peripheren Teil ihres Protoplasmas finden sich in dichter Menge Zelleinschlüsse, die sich im frischen Präparat als kleine, stark lichtbrechende, farblose Kügelchen darstellen. — Der größte Teil der Larvalönoocyten geht im Stadium der gelben Puppe unter Chromatolyse des Kerns zu Grunde, nachdem bald nach der Verpuppung die Zelleinschlüsse und Leucocytenansammlungen verschwunden sind und

der Kern seine scharfe Abgrenzung gegen das Protoplasma verloren hat. Ein kleiner Teil der Larvalönocyten bleibt jedoch trotz dieser Veränderungen an Kern und Protoplasma bis zum Stadium der metallisch schimmernden Puppe, vielleicht sogar bis zum Imagostadium erhalten.

Eine zweite Generation von Önocyten — Imaginalönocyten im Sinn KOSCHEVNIKOV'S — findet sich bereits in der noch nicht ausgewachsenen Larve (unmittelbar nach der einzigen im Larvenleben beobachteten Häutung) in Gestalt von Önocyten-Imaginalseiben, die in Nischen der dorsalen Hypodermis-Imaginalseiben des 5. bis 11. Körpersegments eingelagert sind. Mit Ausnahme der Önocytenanlage im 11. Segment, das erst im Puppenstadium ein Stigma erhält, liegen die Önocyten-Imaginalseiben hinter den Stigmen der Abdominalsegmente, also genau an der Stelle, die als typischer Ort für den embryonalen Ursprung der Önocyten bisher stets gefunden wurde. Sehr wahrscheinlich stammen die Önocyten-Imaginalseiben von der Hypodermis ab. Aus diesen Anlagen entwickeln sich in der eben in die Metamorphose eingetretenen Larve die Imaginalönocyten, die im Stadium der weißen Puppe in ihrem Durchmesser halb so groß wie die Larvalönocyten sind. Ähnlich wie die Larvalönocyten der Ameisen nach BERLESE und PÉREZ bleiben sie nicht dauernd in segmentalen Gruppen fixiert, sondern werden amöboid. In der ältern gelben Gruppe wandern sie teils entlang der Hypodermis, teils entlang der Segmenttracheen in den Fettkörper, wobei die Imaginalönocyten des 5. Segments entlang der Haupttracheen in den Thorax gelangen. Im Stadium der Rotaugenpuppe sind sie diffus im Fettkörper verteilt und zeigen ebenso wie der Überrest der Larvalönocyten sehr unregelmäßige, langgestreckte amöboide Formen. Im Stadium der metallisch schimmernden Puppe nehmen dann Imaginal- und Larvalönocyten beständigere Formen an. Im Imagostadium zeigen die Imaginalönocyten dieselbe unregelmäßige Verteilung zwischen den Organen, nehmen aber — abgesehen von Veränderungen in der Struktur des Plasmas und des Kerns — beträchtlich an Größe zu. Eine andere, seltner und noch größere Zellart entspricht vielleicht dem Überrest der Larvalönocyten.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von BERLESE an dem Chalcididen *Monodontomerus nitidus* NEWP. finde ich also für *Torymus* eine 2., in ihrem Ursprung von den Larvalönocyten gänzlich unabhängige Önocyten-Generation. Die frühe Anlage dieser Imaginalönocyten in Gestalt von Imaginalseiben bildet den Hauptunterschied

gegenüber den Befunden von Verson, Koschevnikov und Rössig. Die Beobachtungen von Anglas, der im Widerspruch mit diesen Autoren, insbesondere mit Koschevnikov, die degenerierten Larval-öncyten durch von der larvalen Muskulatur und nicht von der Hypodermis hergeleitete Zellen ersetzt sieht, sind nicht einwandfrei.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. ANGLAS, J., 1901, Observations sur les métamorphoses internes de la guêpe et de l'abeille. Thèse de Paris, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 34.
2. —, 1902, Nouvelles observations sur les métamorphoses internes, in: Arch. Anat. microsc., Vol. 5.
3. BERLESE, ANTONIO, 1899, 1901, 1902, Osservazione su fenomeni che avvengono durante la ninfa degli insetti metabolici, in: Riv. Patolog. vegetale, Vol. 8, 9 (p. 177—345, Hymenoptera), 10.
4. BUGNION, E., 1891, Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les moeurs de l'*Encyrtus fuscicollis* DALM., in: Rec. zool. Suisse, Vol. 5.
5. DE DALLA TORRE, C. G., Catalogus Hymenopterorum systematicus et synonymicus, Leipzig 1898, Vol. 5 (Chalcididae et Proctotrupidae).
6. GRABER, V., 1890, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 57.
7. —, 1891, Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 11.
8. HENNEGUY, L. F., 1904, Les Insectes. Morphologie — Reproduction — Embryogénie. Paris.
9. HEYMONS, R., 1895, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Jena.
10. —, 1897, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 62.
11. KARAWAIEW, W., 1898, Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*, *ibid.*, Vol. 64.

12. KOSCHEVNIKOV, G. A., 1900, Über den Fettkörper und die Öocyten der Honigbiene (*Apis mellifera*), in: Zool. Anz., Vol. 23.
  13. PANTEL, J., 1898, Le Thrixion Halidayanum, in: La Cellule, Vol. 15.
  14. PÉREZ, CH., 1903, Contribution à l'étude des métamorphoses, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 37.
  15. RÖSSIG, H., 1904, Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Untersuchung der Drüsenorgane der Gallwespenlarven, zugleich ein Beitrag zur post-embryonalen Entwicklung derselben, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Syst.
  16. SEURAT, L. G., 1899, Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages, in: Ann. Sc. nat., Zool. (8), Vol. 10.
  17. VANEY, C., 1902, Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Thèse de Lyon, in: Ann. Univ. Lyon. (Nouv. sér.), Sc. méd., fasc. 9.
  18. VERNON, ENRICO, 1900, Beitrag zur Oenocyten-Litteratur, in: Zool. Anz., Vol. 23.
  19. WHEELER, W. M., 1892, Concerning the blood tissue of the Insecta, in: Psyche, Vol. 6.
  20. v. WIELOWIEJSKI, H., 1886, Über das Blutgewebe der Insekten. Eine vorläufige Mitteilung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Torymus nigricornis* BOH., auf nach der auf S. 241 angegebenen Methode durch Hitze und dann nach Anstich der Cuticula durch das CARNOY'sche Gemisch fixierte Exemplare, die in der auf S. 242 angegebenen Weise mit Hämatoxylin gefärbt sind. Die Zeichnungen wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat in der Höhe des Objektisches angefertigt. Mit Ausnahme von Fig. 3 und 10 wurde dabei LEITZ Obj. 7 und Oc. 1 bei 170 mm Tubuslänge benutzt.

#### Tafel 18.

Fig. 1. Larvalönocyt mit vielen Zelleinschlüssen und einigen Leucocyten bei *l* aus einer ausgewachsenen Larve, die im Frühjahr aus der unter natürlichen Bedingungen aufbewahrten Galle entnommen und so gleich fixiert wurde. 560 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch die dorsale Imaginalscheibe des 5. Körpersegments etwas hinter dem Stigma geführt. Das Präparat entstammt derselben Larve wie das in Fig. 1 abgebildete. Das dorsale und ventrale Ende der Imaginalscheibe ist nicht gezeichnet. Man sieht bei *hp* den Hypodermisanteil der Imaginalscheibe, bei *s* den im Text beschriebenen Zellenkomplex (Anlage einer 2. Önocyten generation), den bei *f* die Mesenchymzellen *m* falzartig umgeben. 560 : 1.

Fig. 3. Das Präparat entstammt einer bereits in der Metamorphose befindlichen, etwa 2 Tage vor der Verpuppung stehenden Larve. Die Zeichnung stellt einen Sagittalschnitt durch die dorsale Imaginalscheibe des 5. Körpersegments dar, der durch das Stigma bei *tr* gegangen ist. Das Chitin *c* hat sich von der Hypodermis abgehoben. Die übrigen Bezeichnungen sind so wie bei Fig. 2: *hp* Hypodermis, *m* Mesenchymzellen, *s* Zellenkomplex (Anlage einer 2. Önocyten generation). 200 : 1.

Die Zeichnung wurde unter Benutzung von LEITZ Obj. 3 und Oc. 3 bei 205 mm Tubuslänge angefertigt.

Fig. 4. 2 Larvalöonocyten einer etwa 5 Tage alten gelben Puppe. 560 : 1.

Fig. 5. Ein Larvalöonocyt im Stadium des chromatolytischen Zugrundegehens des Kerns dar. Die Beschreibung ist im Text gegeben. Das Präparat entstammt einer 5—6 Tage alten gelben Puppe. 560 : 1.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Imaginalöonocytenanlage des 6. Körpersegments einer etwa 4 Tage alten gelben Puppe. Bei *tr* ist die Segmenttrachee getroffen. *hp* Hypodermis, *m* Mesenchymzellen, *s* Imaginalöonocyten, die bei *a* die Trachee umgeben, bei *b* an ihr entlang in der Richtung zum Fettkörper gewandert sind und die bei *K* vielleicht einen Überrest eines Teils der Mesenchymzellen einschließen. 560 : 1.

Fig. 7. Amöboide Formen von 3 Imaginalöonocyten einer jungen „Rotaugenpuppe“. 560 : 1.

Fig. 8. 5 Imaginalöonocyten und ein Larvalöonocyt *l* aus einer ältern „Rotaugenpuppe“. Auffallend ist die Ähnlichkeit der Zellform, die der Imaginalöonocyt *i* und der Larvalöonocyt *l* zeigen. An dem Larvalöonocyten ist bei *a* keine deutliche Abgrenzung zwischen Kern und Plasma vorhanden, bei *b* war im Präparat eine gelbliche Pigmentierung des Zellplasmas zu sehen, die sich in der Zeichnung nicht wiedergeben ließ. 560 : 1.

Fig. 9. 4 Imaginalöonocyten aus einer „metallischen Puppe“. 560 : 1.

Fig. 10. Eine Gruppe von Imaginalöonocyten aus dem Imagostadium. Das Präparat entstammt einem ältern *Torymus*-♀. 450 : 1 (bei Anfertigung der Zeichnung wurde LEITZ Obj. 7 und Oc. 1 bei 160 mm Tubuslänge benutzt).

Fig. 11. Eine Zelle aus dem Thorax derselben Imago, die möglicherweise ein Larvalöonocyt ist. 560 : 1.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus* L.

Von

Dr. J. Gross.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 19–20 und 4 Abbildungen im Text.

---

Als ich meine Arbeiten über *Syromastes marginatus* (1904a u. b) veröffentlichte, war die Spermatogenese der Hemipteren schon von drei Forschern untersucht worden, von HENKING (1891) an *Pyrrhocoris apterus*, von PAULMIER (1898 u. 1899) an *Anasa tristis* und von MONTGOMERY (1897, 1898a u. b, 1901a u. b) an einer größeren Zahl von Vertretern verschiedener Rhynchoten-Familien. In einem wesentlichen Punkt stimmen alle drei Autoren, MONTGOMERY allerdings erst nach Zurücknahme einer andern Auffassung, überein. Die Reifungsteilungen vollziehen sich nach den Angaben der genannten Forscher bei allen untersuchten Hemipteren-Species nach dem KORSCHOLT'schen Typus.

Die 1. Teilung ist eine Reductions-, die 2. eine Äquationsteilung. Der ganze Vorgang fällt unter den Begriff der Präreduction.

Zu wesentlich andern Schlüssen führten mich meine Studien an *Syromastes*, obgleich die einzelnen Stadien eine weitgehende Ähnlichkeit, namentlich mit PAULMIER's Objekt, erkennen ließen. Denn die kreuzförmigen Figuren, wie sie bei *Syromastes* während der Tetradenbildung auftreten, könnten prinzipiell sehr wohl den Doppel-V's entsprechen, wie sie PAULMIER (1899) für *Anasa* abbildet. Über den

Modus aber, wie aus den genannten Figuren sich die Tetrade herausbildet, hatte ich eine andere Auffassung gewonnen als PAULMIER und alle frühern Autoren überhaupt. Bisher wurde die Entstehung von Tetraden aus kreuzähnlichen oder doppel-Vförmigen Figuren stets folgendermaßen erklärt. Die beiden längsgespaltenen Chromosomen, durch deren Conjugation das Kreuz oder Doppel-V entstanden ist, weichen wieder auseinander, indem sie ihre nach außen umgebogenen Enden wieder zurückziehen. Durch einfache Verkürzung und Verdickung der Chromosomenhälften entsteht dann eine typische Tetrade. Jede der beiden Dyaden besteht demnach aus 2 gleichnamigen Stücken, den Längshälften eines ursprünglichen Chromosoms.

Die Tetrade hat den Bau  $\begin{matrix} a a \\ b b \end{matrix}$ .

Aus Gründen, die ich in meiner damaligen Arbeit und auch schon in meinem Vortrag auf der 14. Jahresversammlung der „Deutschen Zoologischen Gesellschaft“ (1904a) dargelegt habe, kam ich zu einer wesentlich andern Deutung der entsprechenden Vorgänge bei *Syromastes*. Ich machte die Annahme, daß an den beiden conjugierten Chromosomen, die das Kreuz bilden, die Ausbiegung der sich berührenden Enden, anstatt wieder rückgebildet zu werden, vielmehr immer weiter fortschreitet. So geht allmählich aus dem Kreuz wieder ein Komplex von 4 stäbchenförmigen Gebilden hervor. In diesem sind jetzt aber je 2 parallel nebeneinander liegende Stäbchen nicht mehr gleichnamig, sondern stammen von 2 verschiedenen Chromosomen her. Wenn sich jetzt die Stäbchen zur definitiven Ausbildung der Tetrade verdicken, setzt sich jede Dyade natürlich ebenfalls aus 2 ungleichnamigen Hälften zusammen.

Die ganze Vierergruppe hat den Bau  $\begin{matrix} a b \\ a b \end{matrix}$ . Die Textfig. A soll die besprochenen Vorgänge sowie PAULMIER's und meine Deutung anschaulich machen.

Meine abweichende Auffassung der Tetradenbildung bedingte selbstverständlich, daß ich auch die Reifungsteilungen für mein Objekt anders deuten mußte als die frühern Autoren. Zwar nehme auch ich an, daß in der 1. Teilung die Tetrade in 2 Dyaden zerlegt wird. Ein solcher Teilungsmodus ist bisher in allen Fällen, und so auch für die Hemipteren, als Reductionsteilung aufgefaßt worden, bei der 2 ganze ursprüngliche Chromosomen voneinander getrennt werden nach dem Schema  $\begin{matrix} a a \\ b b \end{matrix}$ . Bei *Syromastes* liegen aber

nach meiner Auffassung die Dinge anders. Jede Dyade setzt sich hier aus 2 ungleichnamigen Teilen zusammen. Jeder von diesen ist die ursprüngliche Längshälfte eines Chromosoms. Die scheinbare Querteilung vollzieht sich nach dem Schema  $\frac{ab}{ab}$ , ist also de facto eine Längs-, mithin eine Äquationsteilung. Auch die 2. Reifungsteilung geht bei *Syromastes* in eigenartiger Weise vor sich. Bei den übrigen Hemipteren werden die Dyaden, wie in so vielen andern Fällen,

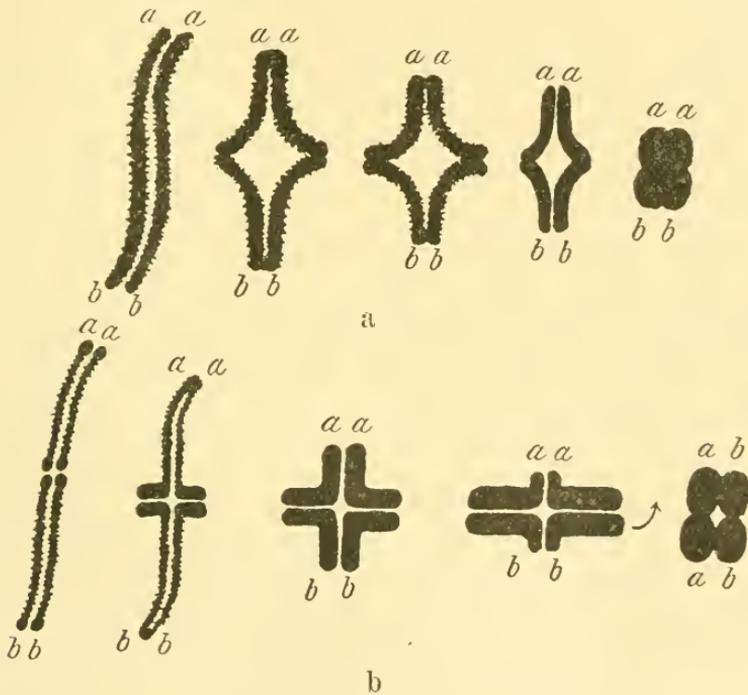


Fig. A.

a Bildung der Tetraden bei *Anasa tristis* nach PAULMIER (1899).

b Bildung der Tetraden bei *Syromastes marginatus* nach GROSS (1904).

durch die 2. Teilung in ihre Längshälften zerlegt. Diese ist mithin eine echte Äquationsteilung. Bei *Syromastes* werden die Dyaden dagegen der Quere nach halbiert. Hier ist also die 2. Reifungsteilung erst die Reductionsteilung. Eine solche quere Halbierung von Chromosomen ist früher öfter behauptet, aber immer wieder, und zwar, wie es scheint, meist mit Recht, angefochten worden. Für *Syromastes* muß ich trotzdem an ihrer faktischen Existenz festhalten, aus Gründen, die ich in meinen frühern Arbeiten ausführ-

lich besprochen habe. Doch noch ein Drittes kommt hinzu, was den Reductionstypus, wie ich ihn bei meinem ersten Untersuchungsobjekt glaube festgestellt zu haben, von dem unterscheidet, welchem die Reifungsteilungen bei den andern Hemipteren folgen. Aus dem Bau der Dyaden geht hervor, daß nach ihrer Querteilung in der 2. Reifungsmitose jedes Teilstück sich noch immer aus 2 ungleichnamigen Hälften zusammensetzt. Diese verschmelzen nach Ablauf der Reductionsteilung und bilden zusammen je ein Chromosom der Spermatide und mithin auch des Spermatozoons. Der Grund hierfür liegt natürlich schon in dem vorhin geschilderten eigenartigen Modus der Tetradenbildung. Wie aus Fig. A b hervorgeht, werden nämlich die Spalthälften der beiden conjugierenden Chromosomen ausgetauscht. Da nun von diesen, wie wir jetzt wohl mit einigem Recht annehmen können, immer das eine väterlichen, das andere mütterlichen Ursprungs ist, so enthält auch jedes fertige Spermatozoon einen väterlichen und einen mütterlichen Anteil. Ein ähnlicher Austausch von Chromosomen während der Bildung der Geschlechtszellen ist bekanntlich kurz vor dem Erscheinen meiner Arbeit von HÄCKER (1904) bei Copepoden festgestellt und mit dem Terminus „Symmixis“ belegt worden. Hiernach ergibt sich also der Reduktionsmodus von *Syromastes* als Postreduction mit Symmixis.

Nachdem ich zu Resultaten gelangt war, die von denen der andern Autoren so weit abwichen, empfand ich den lebhaften Wunsch, auch die Untersuchungsobjekte meiner Vorgänger aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Von einem Studium der amerikanischen Formen mußte ich aus naheliegenden Gründen absehen. Dagegen konnte ich mir HENKING's Objekt, die Feuerwanze, natürlich leicht verschaffen und zum Gegenstand einer neuen Untersuchung machen. Ich will gleich vorausschicken, daß ich HENKING's Schlußfolgerungen nicht habe bestätigen können. Vielmehr habe ich bei *Pyrrhocoris* im wesentlichen denselben Modus der Chromatinreduction gefunden wie früher bei *Syromastes*. Das soll gewiß keinen Vorwurf gegen den ältern Forscher bedeuten, der ja noch mit weniger vollkommenen Methoden arbeiten mußte und dem, was mir noch wichtiger erscheint, noch nicht der ganze Tatsachenschatz der modernen Cytologie zu Gebote stand. Im Gegenteil will ich gern bezeugen, daß wir in den Beobachtungen größtenteils übereinstimmen und hauptsächlich nur in der Deutung der Befunde auseinander gehen. Jedenfalls ist mir aber HENKING's Arbeit von größtem Nutzen gewesen.

Ohne sie hätte ich mich gewiß nicht so leicht in dem keineswegs sehr günstigen Objekt zurechtgefunden.

### Material und Methoden.

Meine Untersuchung erstreckt sich sowohl auf Larven als auf Imagines. Letztere waren teils zu Anfang Mai gesammelt, teils waren sie dem Winterlager entnommen oder im allerersten Frühling gefangen. Der Hode von *Pyrrhocoris* ist bereits von PAUL MAYER (1874) und HENKING besprochen worden. Ich habe ihrer Darstellung nicht viel hinzuzufügen. Jeder Hode besteht aus 7 schlauchförmigen Follikeln. Die Zahl gleicht, wie bei den meisten Insecten, jener der Eiröhren bei den Weibchen. Die Follikel sind in 2 Gruppen angeordnet, von denen jede mit einem ganz kurzen Stiel dem Vas deferens aufsitzt, wie schon MAYER und HENKING angeben. Wenn aber diese beiden Forscher mitteilen, daß in der Regel je 3 und 4 Schläuche eine Gruppe bilden, so verhielt sich mein Material in diesem Punkt etwas anders. Fast ebenso oft wie den genannten Fall fand ich, daß die eine Gruppe 5, die andere nur 2 Follikel enthielt. Das rote Pigment in den Hüllen des Hodens, wie es sich bei *Syromastes* und vielen andern Hemipteren findet, fehlt der Feuerwanze. Am blinden Ende des Follikels finden sich die Spermatogonien. Gegen das Vas deferens folgen dann die verschiedenen Stadien der Spermatocyten und Spermatiden. Doch ist die Anordnung keine so regelmäßig zonenförmige wie bei *Syromastes*. Im Gegenteil liegen die einzelnen Stadien oft recht regellos durcheinander. Nicht selten folgen auf Cysten mit ganz jungen Spermatocyten, die offenbar eben erst aus der letzten Vermehrungsmitose hervorgegangen sind, Samenbläschen, in denen alle Zellen auf weit vorgeschrittenen Stadien der Tetradenbildung stehen. Mitten unter lauter Spermatidencysten können eine oder mehrere liegen, die nur Spermatocyten enthalten. Auch innerhalb einer Cyste sind die Zellen durchaus nicht immer auf demselben Stadium. Dadurch wird die Untersuchung viel schwieriger als bei *Syromastes*, wo die Reihenfolge der hintereinander liegenden Cysten meist auch schon die Stadienfolge ihrer Zellen angibt.

Je nach den verschiedenen Jahreszeiten und nach den verschiedenen Altersstadien ergibt die Untersuchung des Hodeninhalts recht differente Bilder. Schon bei der Larve ist im untern Teil des Hodens eine Menge reifen Spermas vorhanden. Die Zahl der auf den verschiedensten Stadien befindlichen Spermatocyten ist dagegen

recht gering. Das blinde Ende wird von einer beträchtlichen Anhäufung von Spermatogonien erfüllt. Untersucht man Imagines, die aus dem Winterlager entnommen oder im ersten Frühling gesammelt wurden, so findet man zwischen Spermatogonien und Spermatozoen einen fast leeren Raum, in dem nur vereinzelte Spermatocysten angetroffen werden, die weit zerstreut liegen. Ende April oder Anfang Mai dagegen, zu welcher Zeit die Tiere mit dem Begattungsgeschäft beginnen, ist der Hode wieder prall gefüllt. Besonders fällt die große Zahl von Spermatocyten aller Stadien auf, während die Anhäufungen von Spermatogonien am blinden Ende der Follikel kleiner geworden sind.

Es verläuft also offenbar die Spermatogenese bei *Pyrhocoris* in 2 Etappen. Schon die Larve bildet im Laufe des Sommers einen erklecklichen Posten Spermatozoen. Im Winter tritt dann eine Pause ein, während welcher sich von Spermatocyten nur wenige Nachzügler des ersten Schubs in den Follikeln finden. Mit dem Eintritt der warmen Jahreszeit beginnt die Samenbereitung von neuem und dauert bis zum Vollzug der Begattung.

Zur Konservierung meines Materials benützte ich das starke FLEMMING'sche Gemisch, die VOM RATH'sche Flüssigkeit mit und ohne Osmiumsäure und die HERMANN'sche Lösung. Die FLEMMING'sche Methode erwies sich als allen andern überlegen. Namentlich die Plasmastrukturen traten wunderbar scharf und ausgezeichnet erhalten hervor. Auch die VOM RATH'schen Flüssigkeiten ergaben durchaus brauchbare Resultate. HERMANN's Lösung, die sich sonst gerade für Hodenschnitte so glänzend bewährt, versagte fast vollkommen.

Gefärbt habe ich größtenteils nach der Eisenhämatoxylin-Methode von HEIDENHAIN. Auf eine Plasmafärbung habe ich dabei meist verzichtet und nur in wenigen Fällen Eosin verwandt. Namentlich in den nach FLEMMING konservierten Hoden hatte das Plasma schon durch die Einwirkung der Osmiumsäure einen schönen graubraunen Ton angenommen, der eine Nachfärbung überflüssig erscheinen ließ. Zur Kontrolle der Eisenhämatoxylinpräparate habe ich einige Schnittserien mit Alaunkarmin und Bleu de Lyon gefärbt, um beim Nachweis von Chromatin sicher zu gehen. Schließlich habe ich mit gutem Erfolg die Dreifarbenmethode von FLEMMING (Safranin, Gentianaviolett, Orange G) angewandt. Bei dieser färbt sich bekanntlich das Chromatin auf verschiedenen Stadien bald mit Safranin, bald mit Gentianaviolett. Das war für mich von größtem Wert

für die zuverlässige Unterscheidung der akzessorischen Chromosomen von den typischen.

Die Dicke meiner Schnitte betrug 7,5 und 5  $\mu$ . Dünner zu schneiden hatte bei der relativ beträchtlichen Größe der Zellen meines Objekts keinen Zweck. Für manche Fragen erwiesen sich sogar Schnitte von 7,5  $\mu$  günstiger als solche von 5  $\mu$ . Denn nur bei den dickern Schnitten konnte ich darauf rechnen, zahlreiche ganze Zellen in einem Schnitt zu haben, was z. B. für das Zählen von Chromosomen und Tetraden unerlässlich ist.

### Gang der Untersuchung.

#### 1. Spermatogonien und Vermehrungsteilungen.

Die Gestalt der Spermatogonien und ihre Anordnung in den Cysten ist schon von HENKING so genau geschildert worden, daß ich mir eine neue Beschreibung sparen kann. Ich will nur kurz bemerken, daß ich, ebenso wie HENKING, im Zentrum vieler Cysten die VERNON'sche Zelle beobachtet habe, während ich eine solche bei *Syromastes* nie finden konnte.

Das Zellplasma der Spermatogonien (Fig. 1—8) erscheint bei allen angewandten Fixier- und Färbemitteln fast ganz homogen. Am spitzen Ende der Zelle färbt sich das Plasma intensiver. In einigen Fällen konnte ich an dieser Stelle ein Centriol nachweisen. Der dunkle Körper an der Spitze der Zelle ist also ein echtes Idiozom. Allen früheren Untersuchern der Hemipteren-Spermatogenese ist das Centriol im Idiozom entgangen. Auch ich konnte bei *Syromastes* ein solches nie finden. Es ist ja auch fast unmöglich, ein, weit vom Kern, im Plasma gelegenes Centriol mit Sicherheit zu constatieren und von andern ebenso winzigen Körnchen zu unterscheiden, wenn es nicht, wie in Fig. 2, mit einem charakteristischen hellen Hof umgeben oder sonst irgendwie ausgezeichnet ist.

Der Kern, am breiten Ende der Zelle gelegen, hat Kugelform und eine sehr zarte, blasse Membran. Er enthält meist 2 rundliche Nucleolen (Fig. 1). In vielen Fällen liegen diese direkt aneinander (Fig. 2). Nicht selten findet sich auch nur ein Kernkörper (Fig. 3). Ob dieser tatsächlich der einzige ist oder ob nicht bloß einer den andern verdeckt, läßt sich nicht entscheiden. Beides ist möglich, worauf ich später noch einmal zurückkomme. Wie die Untersuchung von Karminpräparaten (Fig. 4) ergibt, enthalten die Nucleolen zweifel-

los Chromatin. Die ersten Andeutungen davon, daß die Zelle das Ruhestadium verläßt, machen sich sowohl im Plasma als im Kern geltend. Das Centriol tritt aus dem Idiozom aus und beginnt auf den Kern zuzuwandern (Fig. 5—8). Jetzt ist es fast immer leicht zu erkennen an dem großen hellen Hof, in dem es liegt. Bald nachdem es sich vom Idiozom getrennt hat, verschwindet dieses (Fig. 7 und 8). Im Kern, der, ebenso wie die Zelle, etwas an Größe zugenommen hat, werden die ersten Veränderungen an den Nucleolen bemerkbar. Sie sind jetzt von farblosen Kernsaftvacuolen umgeben. Ihre Lage ist noch ganz ähnlich wie früher. Oft findet man sie dicht aneinander gedrängt (Fig. 5). In andern Fällen sind sie deutlich getrennt, werden aber von einer gemeinsamen Vacuole umschlossen (Fig. 6). Oder ein jeder befindet sich in einer eignen Vacuole in geringerer oder größerer Entfernung voneinander (Fig. 7 u. 8). Einen einzigen Nucleolus habe ich auf diesem Stadium fast nie mehr gefunden. Zuweilen erscheinen sie heller als das übrige Chromatin (Fig. 7), halten also das Hämatoxylin weniger zäh fest.

Schon hier befinde ich mich in einer nicht unwichtigen Kontroverse zu meinem Vorgänger. HENKING hat die Nucleolen ebenfalls beobachtet und zwar in genau derselben Zahl und Lage wie ich. Nur gibt er an, daß sie keinen Farbstoff aufnahmen und auf seinen Karminpräparaten ein gelbliches Aussehen hatten. Sie verhielten sich nach seiner Darstellung also wie Metanucleoli. Ich muß sie dagegen nach meinen Erfahrungen durchaus für chromatinhaltig ansprechen. HENKING hat außerdem die Nucleolen auf Präparaten, die nach FLEMMING konserviert waren, überhaupt nicht gefunden. Nur die Fixierung mit Pikrinessigsäure ließ sie hervortreten. Ich kann mir seinen Befund nur durch irgend einen Mangel der Konservierung oder Färbung erklären.

Die weitem Stadien der Vorbereitung zur letzten Vermehrungsmitose: die Teilung der Centriolen, das Auftreten der Spindel, die Herausbildung der Chromosomen usw. bieten nichts Besonderes, vollziehen sich vielmehr ganz nach dem gewöhnlichen Schema. Ich kann sie daher übergehen. Die beiden Nucleolen sind noch lange deutlich zu erkennen. Erst wenn die Chromosomen ihre definitive kurz stäbchen- bis kugelförmige Gestalt angenommen haben, entziehen sich die Kernkörper der Beobachtung. Ich glaube aber nicht, daß sie aufgelöst werden. Vielmehr bin ich der Ansicht, daß sie auf den genannten Stadien nur deshalb nicht mehr zu erkennen sind, weil sie in Form und Färbung jetzt völlig den Chromosomen gleichen.

Sie sind eben meiner Auffassung nach, die später noch näher begründet werden soll, selbst Chromosomen, die sich aber in den Spermatogonien anders verhalten als die übrigen.

Die Äquatorialplatte der sich teilenden Spermatogonie enthält 24 Chromosomen. Dieselbe Zahl hat HENKING außer in den Spermatogonien auch in den Oogonien gefunden. Ebenso konnte ich sie in den Follikelzellen der Eiröhren, also in somatischen Zellen, konstatieren. 24 ist also die Normalzahl der Species. Die Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte kann recht verschieden sein, wie Fig. 9 und 10 erkennen lassen. Immer aber finden sich 2 Gruppen von Chromosomen, größere und kleinere, und zwar stets in einem konstanten Zahlenverhältnis. Von den größern, meist kurz stäbchenförmigen sind 16, von den kleinern, ungefähr kugligen, 8 vorhanden. HENKING erwähnt diesen Umstand nicht, bildet aber stets eine Anzahl von Chromosomen ab, die beträchtlich kleiner sind als die übrigen. Der Größenunterschied ist ihm also keineswegs entgangen. Bei dem damaligen Stande der Forschung hatte ja aber die Existenz von 2 Chromosomensorten noch nicht die Bedeutung, die wir ihr jetzt nach den bekannten Arbeiten SUTTON's beilegen müssen. Es braucht uns daher nicht zu wundern, daß HENKING das Auftreten größerer und kleinerer Chromosomen nicht für der Erwähnung wert gehalten hat. Auch unter den größern Elementen lassen sich mitunter Volumdifferenzen konstatieren. Sie sind aber so unbedeutend, daß es nicht gelingt, mit Sicherheit das Vorhandensein von mehr als 2 Sorten festzustellen, was bekanntlich bei vielen Orthopteren wohl möglich ist. Wenn ich die beiden Nucleolen mit Recht als Chromosomen anspreche, so gehören sie jedenfalls zu den 18 größern.

## 2. Erstes Synapsisstadium.

Auf die letzte Vermehrungsmitose folgt bei *Pyrrhocoris* fast unmittelbar ein Synapsisstadium. Nach vollzogener Zellteilung drängen sich die Chromosomen im Kern der jungen Spermatoocyte 1. Ordnung sofort zu einem dichten Knäuel zusammen. Dieser liegt in einer großen hellen Kernsaftvacuole (Fig. 11—16). Eine deutliche Kernmembran fehlt um diese Zeit durchaus. Hierin gleicht *Pyrrhocoris* der von PAULMIER untersuchten *Anasa*. Bei *Euchistus* und *Syromastes* ist dagegen die Kernmembran schon bei Beginn des Synapsisstadiums gebildet.

Auf dem Synapsisknäuel liegt ein großer, runder Nucleolus. Er

färbt sich kräftig mit Kernfarbstoffen (Karmin und DELAFIELD'sches Hämatoxylin); bei Eisenhämatoxylin-Tinktion erscheint er, nach verhältnismäßig schwachem Ausziehen, etwas heller als die im Knäuel vereinten Chromosomen (Fig. 11). Er ist entschieden als chromatinhaltig aufzufassen, wie schon HENKING bemerkt hat. Gelegentlich fand ich den Nucleolus auf meinen Präparaten auch isoliert neben dem Synapsisknäuel liegen (Fig. 12), und dasselbe Bild gibt HENKING auf seiner fig. 13. Solche Bilder sind aber wohl sicher auf nicht ganz tadellose Fixierung zurückzuführen. Dafür spricht eine Einbuchtung am Synapsisknäuel, die in Form und Größe ziemlich genau die Umrisse des Nucleolus wiedergibt. Offenbar haben sich die in der Synapsis vereinigten Chromosomen unter dem Einfluß der Konservierungsflüssigkeit etwas stärker kontrahiert als der Nucleolus, und dieser ist dadurch aus ihrem Verbande herausgerissen worden. Immerhin spricht auch dieses Verhalten für eine gewisse Selbständigkeit des chromatinhaltigen Nucleolus gegenüber den Komponenten des Synapsisknäuels.

Bald trennt sich aber der Nucleolus faktisch von den übrigen Chromosomen und begibt sich an den Rand der Kernsaftvacuole (Fig. 13 u. 14). Bis hierher stimme ich mit HENKING's Beschreibung des Synapsisstadiums vollkommen überein. Jedoch kann ich seinen Beobachtungen einige neue hinzufügen, die mir nicht unwesentlich erscheinen. Wenn der chromatinhaltige Nucleolus den Außenrand der Vacuole erreicht hat, läßt er immer mehr oder weniger deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Stücken erkennen (Fig. 13—16). Er erinnert jetzt auffallend an den ebenfalls chromatinhaltigen und zweiteiligen Nucleolus, den wir auf bestimmten Stadien der Spermatogonien fanden (Fig. 2 u. 5). Und in der Tat halte ich es für sicher, daß es sich in beiden Fällen um dieselben Gebilde handelt. Außer ihrer Ähnlichkeit sprechen dafür noch Analogien mit Erscheinungen in der Spermatogenese bei andern Insecten, auf welche ich im allgemeinen Teil meiner Arbeit noch zu sprechen komme. Ich erwähnte schon oben, daß ich mich für berechtigt halte, die Nucleolen in den Spermatogonien als Chromosomen anzusprechen, die sich nur während der Ruhestadien des Kerns anders verhalten als ihre Geschwister. Von den mit ihnen identischen Gebilden in den Spermatocyten 1. Ordnung, den beiden anfangs zu einem Chromatinnucleolus vereinigten Teilstücken, kann ich, wie der weitere Verlauf meiner Untersuchung ergeben wird, beweisen, daß sie tatsächlich Chromosomen sind. Sie sind, wie ich schon jetzt vorausschicken will, nichts

anderes als die akzessorischen Chromosomen, die in der Spermato-genese von *Pyrrhocoris* ebenso auftreten wie bei den meisten übrigen Insecten, deren Reifungserscheinungen bis jetzt untersucht worden sind. Um meine Darstellung einfacher und bequemer zu gestalten, will ich diese Gebilde von nun an bereits als akzessorische Chromo-somen bezeichnen, obgleich ich den Beweis für die Berechtigung dieses Verfahrens erst später erbringen kann.

Außer dem eben besprochenen Nucleolus tritt aber gegen Ende des 1. Synapsisstadiums noch ein zweiter auf. Zieht man bei Eisen-hämatoxylin-Präparaten den Farbstoff sehr stark aus, so erscheint der Synapsisknäuel fast so hell wie das Zellplasma. Auf Stadien, wo die akzessorischen Chromosomen bereits am Rand der Vacuole liegen, sieht man dann auf dem hell graubraunen Chromatinhaufen einige kleinere und größere, tiefschwarze Brocken von unregelmäßiger Gestalt liegen (Fig. 15). Auf etwas ältern Stadien findet sich da-gegen ein einziger rundlicher Körper von derselben dunklen Färbung (Fig. 16). Es haben sich also die einzelnen Bröckchen zu einem Nucleolus vereinigt in ganz derselben Weise, wie ich das früher (1904 b) für *Syromastes* beschrieben habe. Auch bei *Pyrrhocoris* haben wir es jedenfalls mit einem chromatinfreien, sog. Meta-nucleolus zu tun. Während der Synapsis läßt er sich auf Karmin-präparaten allerdings nicht sichtbar machen, da er von den dicht gedrängten, stark gefärbten Chromosomen verdeckt wird. Auf spätern Stadien färbt er sich aber deutlich mit Bleu de Lyon und andern Plasmafarben. Seine Bildungsweise läßt ihn als ein Stoff-wechselprodukt der Chromosomen während der Synapsis erkennen.

Bemerkenswert ist noch das Verhalten der akzessorischen Chromo-somen, resp. des von ihnen gebildeten Nucleolus. Wird der Farb-stoff nur schwach ausgezogen, so erscheinen sie beträchtlich heller als die übrigen Chromosomen (Fig. 11—14). Läßt man die Alaun-lösung länger einwirken, so ändern die akzessorischen Chromosomen ihren Farbton nicht weiter, selbst dann nicht, wenn das übrige Chromatin fast völlig entfärbt ist. Sie erscheinen jetzt wesentlich dunkler als der Synapsisknäuel. Sie geben also anfangs bis zu einem bestimmten Grad der Entfärbung den Farbstoff leichter ab als die typischen Chromosomen, halten den Rest aber um so zäher fest. Dieses auffallende Verhalten der akzessorischen Chromosomen, das sich auch noch auf eine ganze Reihe von spätern Stadien er-streckt, ist von der größten Bedeutung für die Untersuchung. Es

ermöglicht uns, in kritischen Fällen die akzessorischen Chromosomen mit Sicherheit zu erkennen.

Das Zellplasma ist in den jungen Spermatocyten nicht ganz so dicht und anscheinend homogen, wie in den Spermatogonien. Ein wabiger Bau läßt sich auch jetzt, selbst mit sehr starken Vergrößerungen, noch nicht nachweisen. Dagegen sind allerlei Granulationen und sehr feine fädige Strukturen zu erkennen. Am Schluß des Synapsisstadiums erhält der Kern wieder eine Membran. Diese schließt die ganze mehrfach erwähnte Vacuole ein, welche aus diesem Grund unbedingt dem Kern zugerechnet werden muß, wie schon HENKING hervorgehoben hat.

### 3. Wachstumsperiode.

Die unmittelbar auf die erste Synapsis folgenden Stadien sind von HENKING nur ganz kurz besprochen und durch nur 3 Figuren erläutert worden. Gerade in diesen Vorgängen weicht aber *Pyrrhocoris* ganz auffallend von den übrigen seither untersuchten Hemipteren ab. Ich will ihnen deshalb eine um so ausführlichere Darstellung zuteil werden lassen.

Wenn der Synapsisknäuel beginnt, sich aufzulockern, erscheinen die Chromosomen, abgesehen von den akzessorischen, als langgestreckte Chromatinschleifen (Fig. 17). Eine Zählung derselben konnte ich nicht ausführen; für solche ist *Pyrrhocoris* überhaupt kein günstiges Objekt. Dagegen konnte ich wenigstens so viel konstatieren, daß die Zahl der Chromosomen auch nach der Synapsis bedeutend größer ist als die halbe Normalzahl. Eine Conjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen findet also bei *Pyrrhocoris* während der 1. Synapsis nicht statt. Ebenso wenig kommt es zu einer Längsspaltung der Chromosomen. McCLUNG (1905) hat neuerdings den Vorschlag gemacht, den Namen Synapsis für diejenigen Stadien zu reservieren, wo während der Zusammenballung der Chromosomen die Conjugation vollzogen wird. Für ähnliche, aber ohne Conjugation verlaufende Stadien empfiehlt McCLUNG (1905) einen neuen Terminus „Synizesis“. Ich kann mich jedoch nicht entschließen, dieser Anregung zu folgen. Wir wissen ja noch gar nicht, was für eine Bedeutung das eigentümliche Zusammenballen der Chromosomen während der Synapsis hat. Die Bilder sind bei verschiedenen Tierformen oft überraschend ähnlich, obgleich bei den einen sich während dieses Stadiums die Conjugation vollzieht, bei den andern aber nicht. Es muß also für die Erscheinung ein ge-

meinsamer Grund vorhanden sein, der nicht in der Zahlenreduktion zu suchen ist. Diese kann mithin nicht das Wesen der Synapsis sein. Bevor wir aber über ihre wahre Bedeutung aufgeklärt sind, empfiehlt es sich nicht, neue Namen einzuführen. Sollte es gelegentlich nötig erscheinen, die Fälle besonders hervorzuheben, in denen während dieses Stadiums die Conjugation vollzogen wird, so könnte man diese ja vorläufig als Conjugationssynapsis bezeichnen.

Ich kehre zur Besprechung meiner Beobachtungen zurück. Die aus der Synapsis hervorgegangenen fadenförmigen Chromosomen zerstreuen sich sukzessive im Kern (Fig. 17—20). Sobald sie hinreichend isoliert sind, läßt sich feststellen, daß einige von ihnen viel kleiner sind als die übrigen. Sie haben nur ungefähr die halbe Größe ( $k$  in Fig. 19 u. 20). Es darf wohl als sicher angenommen werden, daß wir in ihnen dieselben kleinen Chromosomen vor uns haben, die uns schon in den Spermatogonien begegneten. Wenn ich ihre Anzahl auf diesen Stadien auch noch nicht ermitteln konnte, so ergibt sich aus später mitzuteilenden Beobachtungen doch mit Sicherheit, daß wieder 8 solcher kleiner Chromosomen im Kern der Spermatocyte vorhanden sein müssen.

Die beiden akzessorischen Chromosomen liegen am Anfang des Postsynapsis- oder Wachstumsstadiums an der Kernmembran ( $a$  in Fig. 17 u. 18). Sie sind dicht aneinander gedrängt, aber deutlich voneinander zu unterscheiden. Erst allmählich geben sie ihre Selbständigkeit auf ( $a$  in Fig. 19), um dann im weiteren Verlauf des Wachstumsstadiums wieder miteinander zu verschmelzen und einen Chromatinucleolus ( $a$  in Fig. 20) zu bilden, wie früher während der Synapsis.

Der Metanucleolus ( $m$  in Fig. 16—20) bleibt nicht lange erhalten. Anfangs liegt er als ungefähr kugliger Körper ziemlich in der Mitte des Kerns. Bald aber zerfällt er in mehrere unregelmäßige Stücke ( $m^*$  in Fig. 20) und verschwindet allmählich ganz. Ob er einfach aufgelöst oder vorher aus dem Kern in das Zellplasma befördert wird, konnte ich nicht unterscheiden. Während dieser Vorgänge beginnt die Spermatocyte bedeutend an Größe zuzunehmen. Dieses Wachstum dauert, wie wir sehen werden, noch eine ganze Weile an und erstreckt sich auch auf den Kern und alle seine dauernden Bestandteile. Namentlich gewinnt auch der Chromatinucleolus ganz bedeutend an Ausdehnung.

Wenn die Chromosomen sich im Kern zerstreut haben, gehen an ihnen bemerkenswerte Veränderungen vor sich. Sie nehmen etwas

an Dicke zu und lassen eine deutliche Gliederung in rundliche Stücke erkennen (Fig. 22). Sie erscheinen also jetzt als aus einzelnen distinkten Microsomen zusammengesetzt. Die Zahl der Microsomen scheint bei den größern Elementen ungefähr 8—10 zu betragen. Ob die Zahl aber bei allen Chromosomen dieselbe ist, wage ich nicht zu entscheiden. Die Größenverhältnisse sind für ein exaktes Zählen immerhin zu gering. Bei der Anwendung sehr starker Systeme werden zudem die Konturen so unregelmäßig, daß das Zählen der Microsomen daran scheitert. Auch mußte ja damit gerechnet werden, daß oft genug beim Schneiden einige Microsomen abgelöst und entfernt werden können. Ebenso war die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß leicht ein Microsom ein benachbartes verdecken kann, sobald die Chromosomen eine etwas gewundene Form haben. Soviel ließ sich aber mit Sicherheit feststellen, daß die Chromosomen einer Sorte ungefähr, vielleicht genau, die gleiche Zahl von Microsomen besitzen, daß also die geringe Länge der kleinen Chromosomen in erster Linie auf einer geringern Anzahl von Microsomen beruht. Ich zählte bei ihnen nie mehr als 6, in der Regel 4—5 Microsomen. Diese selbst sind bei den kleinen Chromosomen ebenfalls kleiner als bei den großen.

Neben dem Zerfall in Microsomen zeichnen sich die Chromosomen auf diesem Stadium (Fig. 21) noch dadurch aus, daß von ihnen zarte Lininfäden ausgehen, die meist ungefähr senkrecht zur Längsrichtung des Chromosoms orientiert sind. Die Fäden gehen von den einzelnen Microsomen aus und spannen sich einerseits zwischen benachbarten Chromosomen aus, andererseits verbinden sie solche mit der Kernmembran. Die Chromosomen werden auf diese Weise an der Membran befestigt. Und damit steht es offenbar in Zusammenhang, daß man jetzt in den zentralen Teilen der Zelle nur noch wenige antrifft. Allmählich nehmen alle Chromosomen die wandständige Lage ein. Man trifft jetzt auf Schnitten immer nur wenige Chromosomen in einem Kern. Am zahlreichsten sind sie noch auf solchen Schnitten, die nicht durch die Mitte des Kerns gehen, sondern nur durch seine Randpartien, also in Anschnitten des Kerns.

Einige Zeit hindurch verändern jetzt die Chromosomen ihre Gestalt nicht wesentlich. Nur nehmen die Microsomen allmählich bedeutend an Dicke zu, und die ganze Chromatinschleife erscheint dadurch viel massiger (Fig. 22—26). Die Chromosomen liegen entweder ziemlich gerade gestreckt der Kernmembran an, oder aber sie

sind in verschieden hohem Grade schleifenförmig gekrümmt. Diese Krümmungen können so weit gehen, daß die beiden Enden einer Schleife zur Berührung kommen. So entstehen ringähnliche Figuren (Fig. 24—26). Diese sind aber durchaus als rein zufällige Bildungen zu betrachten und ohne jede tiefere Bedeutung. Das geht schon daraus hervor, daß diese scheinbare Ringbildung immer nur an wenigen Chromosomen eines Kerns auftritt. Nachdem die Microsomen ihre größte Stärke erreicht haben, beginnt eine auffallende Verkürzung und, offenbar damit Hand in Hand gehend, eine intensive Kondensierung des Chromatins. Dabei verschmelzen die einzelnen Microsomen miteinander. Denn sukzessive gelangen jetzt Chromosomen zur Beobachtung, die nur noch aus 3 oder 2 Teilstücken zusammengesetzt erscheinen (Fig. 27 u. 28). Schließlich resultiert an Stelle jeder gegliederten Chromatinschleife ein einziges kompaktes Chromosom mit etwas unregelmäßigen Konturen (Fig. 29). Der ganze Vorgang läßt sich nur schwer in alle Einzelheiten verfolgen. Er läuft offenbar sehr schnell ab. Das geht daraus hervor, daß die entsprechenden Bilder sich nur selten auf den Präparaten finden. Auch jetzt lassen sich, wie Fig. 29 zeigt, die beiden Sorten von verschieden großen Chromosomen immer mit Sicherheit unterscheiden. Die Zahl der Fäden, die von jedem ausgehen, ist jetzt bedeutend geringer. Offenbar sind auch von ihnen jetzt immer mehrere zu einem verschmolzen. Diese Deutung für die Abnahme ihrer Zahl liegt auf der Hand. Denn da die einzelnen Fäden sich, wie wir sahen, an die Microsomen anhefteten, so müssen sie von deren Verschmelzung mitbetroffen werden.

#### 4. Das Stadium der staubförmigen Verteilung des Chromatins.

Das Stadium, auf welchem die Chromosomen zu kompakten Massen von unregelmäßig rundlicher Gestalt kondensiert sind, ist nur von kurzer Dauer. Bald beginnt das Chromatin sich wieder aufzulockern. Dies geschieht nun aber nicht so, daß die Gliederung in Microsomen wieder sichtbar wird. Vielmehr geht die Auflockerung ganz unregelmäßig vor sich. Anfangs zerfällt das Chromosom in wenige große Klumpen, die noch miteinander in engem Zusammenhang bleiben. Allmählich zerfallen die Brocken weiter, bis schließlich an Stelle des kompakten Chromosoms eine wolkenähnliche Ansammlung von größern und kleinern Chromatinpartikeln liegt (Fig. 30 u. 31). Doch blieben diese Anhäufungen nur kurze Zeit erhalten. Dafür

sorgt ein neuer interessanter Vorgang, der jetzt einsetzt. Wie Fig. 32 erkennen läßt, erscheinen bald die Lininfäden besetzt mit kleinen Chromatinbröckchen. Man gewinnt den Eindruck, daß die Teilchen der chromatischen Substanz auf den Fäden des Liningerüsts dahingleiten und so von ihren ursprünglichen Sammelpunkten entfernt und durch den ganzen Kernraum zerstreut werden. Bald gehen dann die Fäden zu Grunde, was z. B. auf Fig. 33 bereits begonnen hat. Wenn das Liningerüst verschwunden ist, liegt fast sämtliches Chromatin in größern und kleinern Brocken vollkommen regellos, „staubförmig“ im Kern verstreut (Fig. 34).

Eine Ausnahme macht nur der Chromatinnucleolus, das Verschmelzungsprodukt der akzessorischen Chromosomen. Dieser hat, seit wir ihn verlassen haben, außer einer geringen Volumzunahme, keinerlei Veränderungen erlitten. Noch immer liegt er, wie während aller Zwischenstadien (Fig. 22—34), als runder Körper in der Nähe der Kernmembran. Auf Eisenhämatoxylin-Präparaten kontrastiert er immer gegen das übrige Chromatin durch seine etwas hellere Färbung. Auch bei Anwendung der FLEMMING'schen Dreifarbenmethode ist der Chromatinnucleolus, neben seiner Größe, immer durch sein tinktorielles Verhalten leicht zu erkennen. Er färbt sich intensiv mit Safranin. Fast das gesamte übrige Chromatin ist rein mit Gentianaviolett tingiert. Höchstens einige wenige Chromatinbrocken können dieselbe rote Färbung aufweisen wie der Nucleolus (Fig. 35 u. 36). Nach den Angaben in FLEMMING's Vorschrift soll das Safranin bekanntlich außer von „echten“ Nucleolen noch vom ruhenden Chromatin festgehalten werden. Ich glaube, das trifft für unsern Fall ausgezeichnet zu. Denn als „ruhend“ werden wir den Chromatinnucleolus wohl bezeichnen dürfen, bleibt er doch während einer ganzen Reihe von Stadien ohne jegliche erkennbare Veränderung, außer einem geringen Wachstum. Als ruhend dürften vielleicht auch die wenigen Chromatinbrocken aufzufassen sein, die sich gleich dem Nucleolus färben. Dafür spricht neben dem tinktoriellen Verhalten auch ihre ziemlich regelmäßig rundliche Gestalt. Alle übrigen Chromatinbestandteile haben ganz unregelmäßig zackige Konturen. Sie sind augenscheinlich in regem Stoffaustausch mit dem umgebenden Kernsaft begriffen. Denn als allgemeinen Ruhezustand möchte ich das Stadium der staubförmigen Chromatinverteilung durchaus nicht auffassen. Vielmehr glaube ich, daß gerade während seiner Dauer wichtige Veränderungen an den, in ihre Bestandteile zerfallenen, Chromosomen vor sich gehen.

Das eben besprochene Stadium muß geraume Zeit in Anspruch nehmen. Wenigstens finde ich auf meinen Präparaten immer sehr zahlreiche Cysten, deren Zellen die besprochene Chromatinanordnung erkennen lassen. Nach Ablauf einer gewissen Zeit aber rücken die weit verstreuten Chromatinbrocken wieder näher zusammen und bilden in der Mitte des Kerns eine dichtere, ungefähr kuglige Anhäufung von chromatischer Substanz (Fig. 37 u. 38). Damit hat die Vorbereitung zu einem neuen wichtigen Stadium begonnen. Auch der Chromatinnucleolus hat jetzt seine wandständige Lage aufgegeben. Er nimmt jetzt an der zentralen Ansammlung teil, liegt aber immer an der Oberfläche des Chromatinhauens. Jetzt sind auch wieder neue Lininfäden aufgetreten. Sie spannen sich in großer Zahl, sämtlich in radiärer Richtung, zwischen dem zentralen Chromatinhauens und der Kernmembran aus. Dieses Stadium ist ferner das erste, auf dem es mir gelang, die Anwesenheit eines Centriols in der Spermatocyte mit Sicherheit zu konstatieren. Es liegt (Fig. 37) im Zellplasma nahe an der Kernmembran, umgeben von einem hellen Hof. HENKING, der ja noch ohne die Eisenhämatoxylin-Methode arbeitete, gelang seine Sichtbarmachung erst auf einem beträchtlich spätern Stadium. PAULMIER (1899) und MONTGOMERY (1899) konnten dagegen bei ihren Objekten das Centriol schon von der Synapsis an verfolgen, waren also glücklicher als ich.

Bevor ich in der Schilderung des weitern Verlaufs der Spermatogenese fortfahre, möchte ich an dieser Stelle noch mit einigen Worten darzutun versuchen, daß die von mir angenommene Reihenfolge der eben besprochenen Prozesse den Tatsachen entspricht. Die relative Lage in den Hodenfollikeln bietet, wie ich in der Einleitung erwähnte, kein Kriterium für das Alter der Zellen in aufeinander folgenden Cysten. Dagegen lassen sich aus dem Aussehen der Zellen selbst Anzeichen für die Altersbestimmung entnehmen. Erstens wachsen die Spermatocyten während der in Rede stehenden Stadien nicht unbeträchtlich heran. Wichtiger aber sind deutliche Veränderungen im Plasma, die mit zunehmendem Alter auftreten. Während in jungen Spermatocyten das Zellplasma durchweg gleichartig erscheint, zeigt sich in ältern — auf meinen Abbildungen etwa von Fig. 32 an — eine deutliche Sonderung in ein dichteres Endo- und ein weniger dichtes Exoplasma. Am Ende der Wachstumsperiode (Fig. 35 u. 36) treten außerdem im Endoplasma noch besondere, anfangs kaum bemerkbare, rundliche Verdichtungen auf. Es sind das die ersten Andeutungen jener Gebilde, die HENKING

mit dem Namen „Dotterkugeln“ belegt hat. Unter Zuhilfenahme dieser Umänderungen im Bau des Zellplasmas läßt sich das relative Alter der Spermatocyten immer sicher bestimmen und somit die richtige Reihenfolge der Stadien finden. Auch in diesem wichtigen Punkt stimme ich übrigens mit HENKING überein. Auch er gibt an, daß die anfangs distinkten, schleifenförmigen Chromosomen aufgelöst werden und das Chromatin sich in kleinen Bröckchen durch den ganzen Kern verbreitet. Nur hat er die vorübergehende Kondensierung zu kompakten rundlichen Chromosomen, wie es scheint, übersehen. Wenigstens erwähnt er sie nicht.

### 5. Zweites Synapsisstadium.

Nachdem sich die im Kern verstreuten Chromatinbrocken zu der zentralen Ansammlung vereinigt haben, gewinnt diese einen Moment den Anschein, als ob sie sich wieder aufzulockern beginne (Fig. 39). Dieses Bild wird aber nur dadurch hervorgerufen, daß die Chromatinbrocken, wie es scheint, wieder unter Benutzung der Lininfäden, in einer Anzahl von Zentren zusammenströmen. Zwischen diesen entstehen natürlich dabei leere Räume, wodurch eben der ganze Komplex ein etwas lockeres Aussehen erhält. Wenn dieser Prozeß fortschreitet, erkennt man bald, daß die Zentren, an denen sich das Chromatin sammelt, die Herde für die Rekonstitution von Chromosomen sind (Fig. 40). Schließlich resultieren lauter Chromosomen von rundlicher Gestalt, aber mit auffallend zackiger Oberfläche (Fig. 41). Die Größenunterschiede zwischen den zwei Sorten von Chromatinelementen sind wieder deutlich zu erkennen. Allmählich drängen sie sich jetzt ganz eng zusammen (Fig. 41—44). Sie bilden schließlich einen dichten Haufen, an dem sich nur an der Oberfläche noch Grenzen der einzelnen Chromosomen erkennen lassen. Es ist jetzt also wieder ein Synapsisstadium eingetreten. An diesem nimmt jetzt aber auch der Chromatinnucleolus teil, oder, mit andern Worten, die beiden vereinigten akzessorischen Chromosomen. Er hat sich allmählich dem Komplex seiner Schwesterchromosomen genähert und ist schließlich in diesen aufgenommen worden. Auf Eisenhämatoxylin-Präparaten ist er während dieser Vorgänge nur schwer, schließlich gar nicht mehr von dem übrigen Chromatin zu unterscheiden. Hier tritt aber in ausgezeichneter Weise die Dreifarbenmethode ergänzend ein. Sie läßt auch jetzt noch den Chromatinnucleolus immer scharf hervortreten durch seine leuchtend rote Farbe. Ich habe daher in Fig. 45—48 noch einmal nach FLEMMING-Präparaten ziemlich genau

dieselben Stadien abgebildet wie in Fig. 41—44. Nur durch die Dreifarbenmethode läßt sich der Chromatinnucleolus mit Sicherheit durch das 2. Synapsisstadium hindurch verfolgen.

Von den zusammengeballten Chromosomen spannen sich nach wie vor radiale Lininfäden zur Kernmembran aus. Nur sind sie jetzt dicker und etwas granuliert. Sie erscheinen wie aus lauter feinen Körnchen zusammengesetzt. Auf dem Höhepunkt der 2. Synapsis haben die Chromosomen ihre zackigen Fortsätze verloren und besitzen jetzt eine durchaus glatte Oberfläche (Fig. 44 u. 48).

Das eben besprochene Stadium unterscheidet sich in einem Punkt von einer typischen Synapsis. Denn eine solche besteht gewöhnlich in einem Knäuel, der durch verschlungene schleifenförmige Chromosomen gebildet wird. Das trifft in unserm Fall nicht zu. Denn wir haben es hier mit kompakten kugligen Chromosomen zu tun, die keinen regelrechten Knäuel bilden. Wenn ich für die geschilderte Chromatinhäufung trotzdem den Namen Synapsis gewählt habe, so ist das geschehen wegen der wichtigen Prozesse, die sich innerhalb ihrer abspielen. Es vollzieht sich nämlich auf diesem Stadium die Conjugation der Chromosomen, ein Vorgang also, der als wesentlich für eine echte Synapsis gilt. Wir haben so bei *Pyrrhocoris* 2 Synapsisstadien, deren jedem ein wesentliches Moment mangelt. Bei dem 1. fanden wir einen echten Chromatinknäuel, vermißten aber die Conjugation. Auf dem 2. wird die Conjugation vollzogen, aber nicht in einem typischen Knäuel, wenn auch in einer ähnlich zusammengeballten Anhäufung von Chromosomen. Wollte ich also McCLUNG (1905) folgen, so müßte ich die 1. Synapsis als Synizesis bezeichnen und für die 2. einen neuen Namen einführen. Deshalb und aus den oben angeführten Gründen habe ich es bei dem hergebrachten Namen für alle ähnlichen Erscheinungen bewenden lassen.

Die Conjugation der Chromosomen ist bei *Pyrrhocoris* nicht leicht zu untersuchen, eben weil sie sich auf einem Stadium vollzieht, wo alles Chromatin einen dichten, undurchsichtigen Haufen bildet. Meist kann man sie lediglich aus den folgenden Stadien erschließen. Nur in wenigen Fällen beginnt sie schon vor dem Eintritt des Höhepunkts der Synapsis. So zeigt z. B. Fig. 46 einige paarweis aneinander gelegte Chromosomen, und zwar sowohl große als kleine. Deutlicher und an sämtlichen vorhandenen Chromosomen ist die Paarung auf Fig. 49 zu erkennen. In der Regel geht die

Conjugation erst vor sich, wenn die Synapsis vollkommen ausgebildet ist wie in Fig. 44 u. 48. Immer aber treten sämtliche Chromosomen in conjugiertem Zustand aus der 2. Synapsis aus. Und zwar vereinigen sich auch hier immer gleich große Elemente (Fig. 50 u. 51). Dagegen läßt sich wegen der kugligen Gestalt der Chromosomen nicht ohne weiteres entscheiden, ob sie sich parallel oder mit ihren Enden aneinander legen. Das kann erst durch Analogie mit andern Insecten und aus spätern Stadien erschlossen werden.

### 6. Längsspaltung der Chromosomen und Tetradenbildung.

Neben der Conjugation der Chromosomen beginnt während der 2. Synapsis noch ein wichtiger Vorgang. Wenn die zusammengeballte Chromatinmasse sich wieder auflockert, finden sich neben einfach paarweise verbundenen Chromosomen noch eigentümliche 4teilige Gebilde, von denen z. B. zwei in Fig. 50 und eines in Fig. 51 abgebildet sind. Jedes von ihnen setzt sich aus 4 Chromatinelementen zusammen, die sich mit ihren Enden berühren und auf Schnitten einen ungefähr quadratischen Binnenraum umschließen. Dieser ist anfangs (Fig. 50) nur klein, nimmt aber bald an Größe zu (Fig. 51). An jedem Teilstück läßt sich bei günstiger Lage eine innere geradlinig begrenzte und eine äußere stark gewölbte Seite unterscheiden. Die Stücke haben also ungefähr die Gestalt eines halben Rotationsellipsoids. Ausnahmsweise treten solche 4teilige Chromatinkomplexe schon beim Beginn der Synapsis auf (Fig. 52). In der Regel finden sie sich aber erst, wenn die Auflockerung des Chromatins wieder anfängt. Wenn sich die chromatischen Elemente wieder im Zellkern zerstreuen, läßt sich durch Zählung feststellen, daß je ein 4teiliger Komplex einem Chromosomenpaar entspricht. Wir finden also an Stelle von je 2 conjugierten Chromosomen jetzt Gebilde, die aus 4 Stücken zusammengesetzt sind. Jedes Chromosom ist in 2 Teile zerfallen. Hieraus ergibt sich mit zwingender Notwendigkeit der Schluß, daß während der 2. Synapsis sich die Längsspaltung der Chromosomen vollzogen hat. Gleichzeitig mit dieser verläuft aber noch ein anderer wichtiger Vorgang. An den Berührungsenden der conjugierten Chromosomen weichen die Spaltheilften auseinander, während sie an den entgegengesetzten Enden in Zusammenhang bleiben. Das Auseinanderklaffen der Spaltheilften geht so weit, daß 4 rechte Winkel gebildet werden. So entstehen die eben geschilderten Bilder. Nach

ihrer ganzen Entstehungsweise gleichen sie den doppelt Vförmigen Figuren und den gleicharmigen Kreuzen, wie sie bei der Spermatogenese von *Anasa* und *Syromastes* auftreten. Die nicht unbeträchtlichen Unterschiede in der Gestalt sind einfach zu erklären aus einigen Besonderheiten meines Objekts. Bei den andern Hemipteren vollzieht sich die Längsspaltung während der Wachstumsperiode, wenn die Chromosomen noch lange Schleifen bilden. Nach der Conjugation entstehen dann durch seitliche Ausbiegung der Schleifenenden die Doppel-V's und Kreuze, die deshalb langgestreckte Form haben. Bei *Pyrrhocoris* geht dagegen die Conjugation der Längsspaltung vorher. Und beide Prozesse vollziehen sich hier erst, wenn die Chromosomen schon zu rundlichen kompakten Elementen kontrahiert sind. Daher stammt die gedrungene Gestalt der 4teiligen Komplexe, die sich bei *Anasa* und *Syromastes* erst viel später einstellt. Im wesentlichen sind aber die resultierenden Figuren in allen 3 genauer untersuchten Fällen als durchaus gleichwertig aufzufassen. Immer bestehen sie aus 2 längsgespaltenen Chromosomen, deren Spalhälfen an den Berührungsenden auseinander weichen.

Während die Mehrzahl der Chromosomen also in der Synapsis längsgespalten wird, geht der Chromatinnucleolus immer gänzlich unverändert aus ihr hervor. Bei Anwendung der Dreifarbenmethode zeigt er noch immer seine starke Affinität zum Safranin (Fig. 51). Dieselbe Färbung zeigen in der Regel auch die 4teiligen Figuren, während die noch nicht gespaltenen Chromosomen sich anfangs meist noch violett färben (Fig. 53). Diese Unterschiede in der Tinktion beruhen jedenfalls auf dem höhern und niedern Grade der Kondensierung des Chromatins in den verschiedenen Elementen. Daß eine solche Verdichtung in der Tat eintritt, lehrt auch der Umstand, daß die Chromosomen jetzt augenscheinlich etwas an Volumen abnehmen. Allmählich wird die Zahl der 4teiligen Elemente immer größer, und es bleiben nur noch wenig ungespaltene Chromosomen übrig (Fig. 54 bis 56). Daß sich die Conjugation und die darauf folgenden Prozesse an den kleinen Chromosomen in genau derselben Weise vollziehen wie an den großen, zeigt *k* in Fig. 55. Allmählich färben sich jetzt alle Elemente mit Safranin, auch die noch ungespaltenen (Fig. 55 u. 56). Ich bemerke übrigens, daß auf den beiden letzten Figuren manche Chromosomen wohl nur durch ungünstige Lage ungespalten erscheinen und tatsächlich 4teilige Figuren in Profilansicht sein dürften. Mit Sicherheit möchte ich das z. B. von dem mit *a* bezeichneten Chromosomenpaar in Fig. 56 behaupten.

Allmählich erreichen alle Chromosomen außer den beiden akzessorischen das eben besprochene Stadium. Doch schon vorher ändern einige von den 4teiligen Komplexen ihre Gestalt. Der anfangs quadratische Binnenraum erscheint auf Schnitten jetzt rhombisch (*b* in Fig. 55 u. 57). Statt 4 rechter lassen sich jetzt 2 stumpfe und 2 spitze Winkel unterscheiden, statt 2 gleich langen Diagonalen eine längere und eine kürzere. Es nähern sich also je 2 Komponenten des ganzen Komplexes. Die Hälften beginnen zusammenzuklappen. Gleichzeitig verkürzen sich die einzelnen Teilstücke etwas (*a* in Fig. 57). Der Binnenraum wird dadurch immer mehr eingeengt. Schließlich resultiert eine echte Tetrade, die von 4 rundlichen Elementen gebildet wird (*c* u. *d* in Fig. 57).

Die zur Bildung der Tetrade führenden Vorgänge glaube ich nun nach Analogie meiner Befunde bei *Syromastes* folgendermaßen deuten zu müssen. Ich nehme an, daß nach Ausbildung der 4teiligen Figur mit quadratischem Binnenraum die Entfernung zwischen den Enden der Spalthälften an jedem der beiden conjugierten Chromosomen weiter fortschreitet. Der rechte Winkel, den die beiden gleichnamigen Spalthälften bildeten, wird so zu einem stumpfen, während die ungleichnamigen Hälften jetzt spitze Winkel miteinander bilden. In der so entstandenen Figur entspricht also die kürzere Diagonale der Längsachse der ursprünglichen Chromosomen. Dadurch, daß diese dann immer weiter aufklaffen und der stumpfe Winkel an ihrem einen Ende schließlich zu einem gestreckten wird, kommen die ungleichnamigen Spalthälften in parallele Lage und berühren sich schließlich der Länge nach. Durch geringfügige Verkürzung der 4 Teilstücke erreicht dann die Tetrade ihre volle Ausbildung. In Fig. B habe ich eine schematische Darstellung des ganzen Vorgangs gegeben, wie ich ihn aus meinen Beobachtungen erschlossen habe.

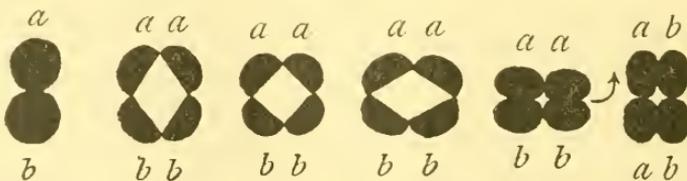


Fig. B.

Schema der Tetradenbildung bei *Pyrrhocoris apterus*.

Es ist klar, daß nach meiner Deutung jede Dyade aus 2 ungleichnamigen Hälften bestehen muß, deren jede von einem andern

Chromosomen stammt. Die ganze Tetrade hat den Bau  $\frac{ab}{ab}$ . Für die Begründung der Zulässigkeit meiner Deutung verweise ich auf den allgemeinen, theoretischen Teil der Arbeit.

Hier möchte ich jedoch schon darauf hinweisen, daß HENKING von den Vorstadien der 1. Reifungsteilung eine völlig andere Darstellung gibt als ich. Zwar sind auch ihm dieselben charakteristischen, 4teiligen Figuren aufgestoßen, wie ich sie eben beschrieb. Er hält sie aber für ein mehr gelegentliches, nicht ganz normales Vorkommen. Als Regel findet er nach der 2. Synapsis Chromatiringe in der halben Normalzahl. Solche Ringe habe ich auch zuweilen beobachtet, kann sie aber durchaus nicht für normale Erscheinungen halten. Vielmehr sind sie offenbar nur durch ungünstige Lage oder kleine Mängel in der Fixierung und Färbung hervorgerufene Bilder. Schon eine Figur wie *e* in Fig. 57 ähnelt ja bereits sehr einem Ring, wenn sie auch ihre Vierteiligkeit noch undeutlich erkennen läßt. Erklärt man die Ringe für das Typische, so ließe sich die so wichtige, beim heutigen Stand unserer Kenntnisse unentbehrliche Längsspaltung der Chromosomen bei *Pyrhocoris* überhaupt nicht nachweisen. So sehen wir denn auch, daß es nach HENKING gar nicht zur Bildung von Tetraden kommt. Vielmehr sollen nach ihm aus den Ringen Doppelkugeln entstehen, indem „die chromatische Substanz in den beiden gegenüberliegenden Bogen des Ringes zusammenströmt“. An Stelle von Tetraden hätten wir bei der 1. Reifungsteilung also bloß zweiwertige Elemente. Auch diesen Befund glaube ich auf einen Mangel in der Technik zurückführen zu müssen, der HENKING die Zweiteiligkeit jeder Einzelkugel übersehen ließ. Als mein Vorgänger seine Untersuchungen anstellte, stand die Erforschung der Reifungserscheinungen ja noch am Anfang ihrer seitdem so ergebnisreichen Entwicklung. Bei dem damaligen Stand der Kenntnisse konnte es HENKING noch gar nicht zum Bewußtsein kommen, wie auffallend seine Resultate eigentlich sind. Sonst wäre einem so guten Beobachter das Unzureichende seiner Befunde und Folgerungen gewiß nicht entgangen.

Wenn die Tetraden fertig gebildet sind, läßt sich eine Zählung der Chromatinelemente leicht vornehmen. Sie liegen im ganzen Kern verstreut, so daß sie sich nicht gegenseitig verdecken. Nicht selten gelangen sie jetzt alle auf einem Schnitt zur Beobachtung (Fig. 58 u. 59). Es finden sich 7 große, 4 kleine Tetraden und der Chromatinnucleolus. Dieser läßt jetzt, anfangs nur undeutlich (Fig. 58),

bald aber mit voller Sicherheit (Fig. 59), erkennen, daß er aus 2 Stücken besteht. Es zeigt sich jetzt wieder ganz deutlich, daß er die beiden akzessorischen Chromosomen enthält, die schon auf dem 1. Synapsisstadium durch ihr abweichendes Verhalten auffielen. Für einige Zeit ist er jetzt auch wieder auf Eisenhämatoxylin-Präparaten durch sein etwas blasserer Aussehen kenntlich. Die 7 großen, 4 kleinen Chromosomen und der 2teilige Chromatinnucleolus ergeben im ganzen 12 Chromatinelemente. Da wir in der Spermatogonie 24 Chromosomen fanden, ist also eine Zahlenreduktion auf die Hälfte eingetreten. Daß diese, wie ich oben zu zeigen versuchte, in der typischen Weise durch paarweise Conjugation gleichartiger Chromosomen zustande gekommen ist, wird dadurch bekräftigt, daß wir jetzt 4 kleine Tetraden finden und 7 große nebst einem Chromatinnucleolus, der die beiden akzessorischen Chromosomen enthält. Da ferner diese letztern, wie wir sahen, an Volumen den größern gleichkamen, sind die numerischen Verhältnisse genau so, wie sie die Theorie fordert.

Auch im Zellplasma sind während der Bildung der Tetraden einige bemerkenswerte Erscheinungen aufgetreten. Die zuweilen schon während der 2. Synapsis sichtbaren Dotterkugeln sind deutlicher geworden und fehlen fortan keiner Spermatoocyte mehr (Fig. 50—59). Auf nach FLEMMING fixierten Präparaten sind sie immer beträchtlich dunkler als das Plasma. Mit VOM RATH'scher Flüssigkeit lassen sie sich dagegen schwerer deutlich machen und fallen nur durch ihre homogene Struktur auf (Fig. 52 u. 58). Die Scheidung in ein Exo- und Endoplasma markiert sich ebenfalls schärfer als früher. Die Randschicht hat jetzt eine schöne großmaschige Wabenstruktur mit feinen Körnchen auf den Wabenwänden und Knotenpunkten. Endlich hat sich, ungefähr gleichzeitig mit der Ausbildung der Tetraden, das Centriol in 2 geteilt. Diese liegen anfangs noch in einem gemeinsamen Hof an einer Stelle der Kernmembran (Fig. 57). Bald entfernen sie sich aber voneinander und rücken an entgegengesetzte Pole des Kerns (Fig. 59).

### 7. Erste Reifungsteilung.

Wenn die Centriole die Kernpole erreicht und die Tetraden sich im Kern zerstreut haben, reißen die Fäden, welche sich bis jetzt zwischen den einzelnen Chromatinelementen ausspannten. Waren sie vorher ganz straff gespannt, so erscheinen sie jetzt schlaff, etwas geschlängelt und lassen eine Zusammensetzung aus feinen Körnchen

oder einen Belag mit solchen sehr deutlich erkennen (Fig. 59 u. 60). Die von den Tetraden und den akzessorischen Chromosomen zur Kernmembran ziehenden Fäden bleiben aber vorläufig intakt. Vielleicht ist es der Wirkung dieser Fäden, denen jetzt ja die Antagonisten fehlen, zuzuschreiben, daß die Tetraden sich auf diesem Stadium durchaus an der Innenfläche der Kernmembran gruppieren und das Kerninnere frei lassen (Fig. 61).

An den Stellen, wo die Centriole liegen, bildet sich je eine kleine zipfelförmige Vorwölbung der Kernmembran (Fig. 60). Diese wird bald größer und gleichzeitig tritt um die Centriole die Polstrahlung auf (Fig. 61). Jetzt wird die Kernmembran aufgelöst, und von den Polen her treten die Spindelfasern an die Tetraden und akzessorischen Chromosomen heran (Fig. 62). Bald wird dann auch die Zentralspindel auf günstigen Schnitten sichtbar (Fig. 64). HENKING will die Spindelfigur aus den Lininfäden des Kerns hervorgehen lassen. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen. Auch wenn die Spindel fast fertig ist, sind an vielen Tetraden die schlaffen, geschlängelten Fäden oft noch in großer Zahl zu erkennen (Fig. 62 u. 63). Ferner haben sie ein ganz anderes Aussehen als die zarten Spindelfasern. Sie sind dicker und auch jetzt noch ebenso granuliert wie früher. Die Kernvacuole bleibt nach Auflösung der Kernmembran noch längere Zeit erhalten (Fig. 62 u. 63). Erst ganz allmählich mischt sich der Kernsaft mit dem Zellplasma. Wenn auf diesen und ebenso auf einigen vorhergehenden und folgenden Stadien einige Tetraden noch als einfache Doppelkugeln erscheinen, so liegt das offenbar nur daran, daß sie ihre Schmalseite dem Beschauer zukehren. Wo scheinbar ein einfach kugliges Chromosom abgebildet ist (z. B. an 3 Stellen auf Fig. 63), haben wir Tetraden in Polansicht vor uns. Bei einer solchen ist von der Zweiwertigkeit der Dyaden ja gewöhnlich nichts zu bemerken.

Diese Unregelmäßigkeiten in der Lage der Tetraden hören übrigens bald auf, wenn sich erst an jede von beiden Polen her Spindelfasern angeheftet haben. Dann stellen sich die Tetraden bald zur Äquatorialplatte auf (Fig. 65). Aber schon vorher läßt sich konstatieren, daß an jedes Ende der Tetrade 2 Spindelfasern herantreten (Fig. 64). Und ebenso sind die akzessorischen Chromosomen mit beiden Polen durch je 2 Fasern verbunden (*a* in Fig. 64 u. 65). In diesem wichtigen Punkt stimme ich vollkommen mit HENKING überein. Obgleich dieser Forscher die Zweiteiligkeit der Dyaden nicht erkannt hatte, gibt er doch mit voller Sicherheit an,

daß jedes Chromosom durch je 2 Spindelfasern mit jedem Pol verbunden ist. Er hat für diese auffallende Erscheinung sogar eine etwas gezwungene Erklärung zu geben versucht, die wir jetzt nicht mehr brauchen, seitdem wir wissen, daß Dyaden und akzessorische Chromosomen zweiwertige Elemente sind und so je eine Spindelfaser auf ein Chromosom kommt. Wenn die Äquatorialplatte fertig ausgebildet ist, lassen sich die akzessorischen Chromosomen meist nicht mehr färberisch differenzieren. Dagegen kann man sie einstweilen immer noch daran erkennen, daß sie die quere Einschnürung vermissen lassen, die allen Tetraden zukommt (*a* in Fig. 65). Die Centriole an den Spindelpolen teilen sich schon in den Anfangsstadien der 1. Reifungsteilung (Fig. 65 u. 66). Zuweilen trifft man den interessanten, etwas abnormen Fall, daß in der Äquatorialplatte neben fertigen Tetraden noch eine von jenen 4teiligen Figuren vorhanden ist, die ich vorhin als Vorstadien der Tetradenbildung beschrieb (*a* in Fig. 66). Ihr Verhalten zu den Spindelfasern beweist, daß ich mit meiner Deutung Recht hatte, wenn ich diese Chromatinkomplexe auf 2 conjugierte und längsgespaltene Chromosomen zurückführte. Bei Polansicht weist die Äquatorialplatte im Monasterstadium 12 Chromatinelemente auf: 8 größere, die großen Tetraden und die akzessorischen Chromosome, und 4 kleinere, die kleinen Tetraden (Fig. 67). Ihre Lage kann sehr verschieden sein und weist nie so große Regelmäßigkeit auf, wie ich sie bei *Syromastes* fand.

Der Beginn der Teilung geht so vor sich, daß jedes Chromatinelement sich in der Mitte durchschnürt. Die Tetraden werden dabei in Dyaden zerlegt. Über den Modus, wie die akzessorischen Chromosomen geteilt werden, kann man verschiedener Ansicht sein. Von vornherein wäre es das Wahrscheinlichste, daß sie einfach von einander getrennt werden und jede Tochterplatte eins erhält. Doch halte ich diese Annahme für falsch und glaube sie widerlegen zu können. Zwar habe ich die Teilung der akzessorischen Chromosomen nicht direkt beobachten können, weil sie sich in den entscheidenden Stadien in nichts von den größern Tetraden unterscheiden. Trotzdem läßt sich durch einige einfache Erwägungen ihr Verhalten mit Sicherheit erschließen. Zu einer Zeit, wo die akzessorischen Chromosomen noch leicht als 2 verbundene Elemente sichtbar zu machen sind (*a* in Fig. 64), heften sich an jedes ihrer Enden je 2 Spindelfasern an. Da also die beiden Enden jedes Chromosoms mit entgegengesetzten Spindelpolen verbunden sind, ist es undenkbar, daß durch die Mitose die beiden Chromosomen einfach voneinander ge-

trennt werden. Man müßte sonst für die Ansatzpunkte der Spindelfasern eine vorhergehende Umlagerung annehmen, wie sie bis jetzt durchaus einzig dastehen würde und auch zellmechanisch kaum denkbar wäre. Da ferner die genaue Verfolgung der akzessorischen Chromosomen durch alle frühern Stadien gezeigt hat, daß sie sicher keiner Längsspaltung unterliegen, ist es auch ausgeschlossen, sie als nur scheinbar einfache, de facto aber 2wertige Elemente aufzufassen. Es bleibt daher schlechterdings nur ein Ausweg übrig. Die Teilung der akzessorischen Chromosomen ist eine Querteilung, bei der jedes in der Mitte durchbricht und die Längshälften auf auf jeder Seite des Äquators miteinander vereint bleiben. So erklärt es sich auch, warum die akzessorischen Chromosomen während des Beginns der Teilung sich nicht mehr von den Tetraden unterscheiden lassen. Sobald die quere Durchschnürung beginnt, bilden ja auch die vereinigten akzessorischen Chromosomen ein 4teiliges Element. Nimmt man dagegen an, daß durch die 1. Reifungsteilung einfach die beiden vereinigten Chromosomen voneinander getrennt werden, so stünde zu erwarten, daß sie sich deutlich von den Tetraden unterscheiden ließen. Das ist aber eben nicht der Fall.

Wenn die Dyaden beginnen bei der Teilung auseinander zu rücken, ist an ihren abgewandten Enden anfangs ihre Zweiwertigkeit noch durch eine Einkerbung zu erkennen (Fig. 69). Bald wird diese aber völlig verwischt (Fig. 70). Dagegen bleibt ihr zweiteiliger Bau an den entgegengesetzten Enden bis fast zum Ablauf der Mitose deutlich, durch chromatische Fäden, welche die Dyaden noch verbinden, wenn diese schon fast die Spindelpole erreicht haben. Diese Fäden spannen sich nämlich immer zu je 2 zwischen 2 Dyaden aus (Fig. 68 u. 69). Man findet überhaupt keine Chromatinelemente, die bloß durch einen solchen Faden verbunden wären. Also müssen sich auch zwischen den Teilhälften der vereinigten akzessorischen Chromosomen immer je 2 solcher Fäden ausspannen. Auch das spricht dafür, daß diese Chromosomen quergeteilt werden und auch nach der Teilung wieder 2teilige Elemente darstellen. HENKING findet allerdings immer nur je 1 solchen Verbindungsfaden zwischen den auseinander weichenden Teilstücken. Aber auch nach seiner Darstellung verhalten sich in dieser Hinsicht sämtliche Chromosome gleich. Seine Beobachtungen widersprechen also meiner Deutung nicht. Ich darf außerdem wohl annehmen, daß auf seinen Präparaten infolge etwas mangelhafter Konservierung die chromatischen Fäden miteinander verklebt waren. Sie sind recht zart und verkleben auf

etwas ältern Stadien auch auf meinen Präparaten nicht selten. In den Anfangsstadien der 1. Reifungsteilung sind dagegen immer 2 Fäden zwischen je 2 Dyaden zu erkennen. Wenn die Tochterplatten auseinander weichen, werden die chromatischen Fäden sehr in die Länge gezogen und krümmen sich in der Mitte stark nach außen (Fig. 70). Haben die Tochterplatten ungefähr die Spindelpole erreicht, so sammelt sich die färbbare Substanz um die Mitte der Fäden an, während sie nach den Enden hin jetzt ganz chromatinfrei erscheinen (Fig. 71). In der Ebene, die sich durch die mittlern Ansammlungen von färbbarer Substanz legen läßt, bilden die Reste der Fäden später die Zellplatte. Man gewinnt so den Eindruck, daß die Mittelstücke der Fäden von Anfang an an bestimmten Stellen fixiert sind. Drängen sich nun gegen Ende der Mitose die Dyaden in den Tochterplatten enger zusammen, so müssen die Fäden offenbar an den Enden nach innen gebogen werden, wie ich das schon für die gleiche Erscheinung bei *Syromastes* ausgeführt habe. Während ihrer Längsstreckung verschmelzen zuweilen 2 benachbarte Fäden zu einem einzigen, der dann die andern an Dicke bei weitem übertrifft (Fig. 70).

Die letzten Stadien der 1. Reifungsteilung bieten nichts besonders Erwähnenswertes. In Polansicht unterscheidet sich die Tochterplatte von der Äquatorialplatte nur dadurch, daß die Dyaden viel enger beieinander liegen (Fig. 72). Auf der Abbildung ist der sehr seltne Fall dargestellt, daß die akzessorischen Chromosomen sich heller färben als die Dyaden, was übrigens auf spätern Stadien wieder häufiger der Fall ist. Die Centriole beginnen auseinander zu rücken, sehr bald nachdem die Tochterplatten ihren Weg an die Spindelpole angetreten haben (Fig. 69—71). Zuletzt gelangen sie an zwei gegenüberliegende Punkte der Tochterplatten (Fig. 73). Das geschieht gewöhnlich zu einer Zeit, wenn die Zellteilung bereits beendet, also die 1. Reifungsteilung abgeschlossen ist.

Das Zellplasma hat während dieser Stadien sein Aussehen auch wieder geändert. Die Auflockerung, die in frühern Stadien in der Randschicht begann, ist weiter vorgeschritten und betrifft jetzt fast den gesamten Zellinhalt. Nur um die Kernspindel erhält sich eine Ansammlung dichtern, homogenen Plasmas (Fig. 68—70). In dieser liegen die Dotterkugeln in sehr charakteristischer Anordnung. Um die Gegend der Äquatorialplatte finden sich die größten Kugeln. Gegen die Pole zu werden sie immer kleiner (Fig. 68—69). Nach der Teilung der Äquatorialplatte häufen sich die Dotterkugeln in

zwei ungefähr gleich großen Massen an den Spindelpolen an (Fig. 70). Bei der Zellteilung werden sie dann in ebenfalls äquivalenten Mengen auf die beiden Spermatocyten 2. Ordnung verteilt (Fig. 71 u. 73).

### 8. Zweite Reifungsteilung.

Nach HENKING's Untersuchungen nimmt jedes Centriol, wenn es aus dem Spindelpol an die Peripherie der Tochterplatte wandert, von den doppelten Fasern je eine mit. Diese sollen also die 1. Reifungsteilung überdauern und noch bei der 2. fungieren. Eben-dasselbe beschreibt PAULMIER von *Anasa*. Ich kann an meinen Präparaten keine sichern Belege für ein solches Verhalten finden. Ich habe vielmehr den Eindruck gewonnen, daß die Spindel zu Grunde geht und wieder neu gebildet wird, wie ich das schon bei *Syromastes* beschrieben habe. Noch wichtiger ist eine andere Differenz, in der ich mich zu meinem Vorgänger befinde. Nach meinen Beobachtungen heften sich, wenn die Dyaden und akzessorischen Chromosomen beginnen die neue Äquatorialplatte zu bilden, wieder an jede Dyade je 2 Fasern von jedem Spindelpol an (Fig. 74), genau wie bei der 1. Reifungsteilung. HENKING hebt dagegen als wesentlichen Unterschied zwischen beiden Mitosen hervor, daß bei der 1. auf jedes Chromosom 2 Spindelfasern kommen, bei der 2. dagegen nur je 1. Interessant ist es nun, HENKING's betreffende Figuren (fig. 46, 47, 49) zu studieren. Da findet man, daß die Spindelfasern als breite Bänder imponieren. Ich glaube, das ist genau der Eindruck, den ein Beobachter erhalten muß, wenn er doppelte Spindelfasern auf nicht ganz scharf und distinkt gefärbten Präparaten unter dem Mikroskop hat. Ich habe auf Karminpräparaten ganz ähnliche Bilder gesehen, bei gut gelungener Eisenhämatoxylin-Färbung dagegen immer die Doppelnatur der Spindelfasern auch bei der 2. Reifungsmitose feststellen können. PAULMIER, der auf demselben Standpunkt steht wie HENKING, stellt auf seinen schönen und offenbar sehr naturgetreuen Figuren die Spindelfasern bei der 2. Reifungsteilung ebenfalls immer dicker dar, als jene der 1. Sollte er nicht am Ende doch in denselben Irrtum verfallen sein wie HENKING?

Betrachtet man die caryokinetische Figur der 2. Reifungsteilung in Profilansicht (Fig. 79—80), so erhält man auf den ersten Blick fast genau dasselbe Bild wie bei der vorausgegangenen Mitose. Nur sind jetzt sowohl die Zellen als die Chromatinelemente viel kleiner. Aber es gibt noch ein anderes Merkmal, das bei einigermaßen günstiger Schnittrichtung immer genau erkennen läßt, welches

Stadium wir vor uns haben. Ich komme darauf gleich noch zu sprechen. Der täuschende Schein wird offenbar dadurch erweckt, daß in der 2. Reifungsteilung anscheinend wieder Tetraden auftreten. Wir finden wieder Chromatinkomplexe, die in der Mitte eingeschnürt sind und an den Enden Einkerbungen erkennen lassen (Fig. 76—78). Besonders an den größern ist diese Vierteiligkeit sehr deutlich, an den kleinern dagegen kaum zu erkennen. Aber auch sie erweisen sich wenigstens dadurch als 4teilig, daß sich an jede ihrer Hälften 2 Spindelfasern ansetzen. Nun wissen wir aber, daß bei der 1. Reifungsteilung jede Tetrade in 2 Dyaden zerlegt wurde. Wenn diese jetzt wieder als 4teilige Elemente erscheinen, so kann das nur so erklärt werden, daß sie durch die Einschnürung an ihrer Mitte quergeteilt werden, wobei natürlich jede der 2 Spaltheilungen in 2 Teilstücke zerlegt wird. So ist durch eine echte Querteilung die Dyade 4teilig geworden. Auch HENKING faßte die 2. Reifungsteilung als Querteilung auf, wenn er auch noch glaubte, es mit einwertigen Chromosomen zu tun zu haben. Schon dieser Autor war sich offenbar der Ungewöhnlichkeit eines solchen Vorgangs bewußt. Zur Stütze seiner Auffassung führt er deshalb einen sehr interessanten abnormen Vorgang aus der 1. Reifungsteilung an. Hier fand sich ein Chromosomenpaar, dessen beide Hälften sich bereits wieder, und zwar, nach der ganzen Anordnung, offenbar quer geteilt hatten. Es war hier der 2. Teilungsschritt bereits geschehen, bevor der 1. abgelaufen war. Ist dieses gleichzeitige Eintreten beider Teilungen auch gewiß eine höchst seltne Abnormität, so kann es uns immerhin lehren, daß eine Querteilung von Chromosomen, und mithin auch von Dyaden, keineswegs so unmöglich ist, wie manche Forscher anzunehmen scheinen. Ich brauche übrigens zum Beweis von der Tatsächlichkeit querer Teilung gar nicht abnorme Erscheinungen heranzuziehen. Ich habe ja oben gezeigt, daß für die akzessorischen Chromosomen bei der 1. Reifungsteilung nur eine Querteilung angenommen werden kann.

Bei der 2. Reifungsteilung erscheinen die akzessorischen Chromosomen zu einem einheitlichen Element vereinigt. Nur der Besitz von 2 Spindelfasern läßt ihre ursprüngliche Zweiteiligkeit noch erkennen. Da sie in der Tat von nun an nicht mehr getrennt werden, sondern zusammen ein Chromosom der Spermatide bilden, werde ich von jetzt an immer nur von „dem akzessorischen Chromosom“ sprechen. Es zeichnet sich auf diesem Stadium noch dadurch aus, daß es nur mit dem einen Spindelpol durch 2 Fasern in Verbindung

steht ( $a$  in Fig. 76—78). Dagegen nimmt es meist an der Bildung der Äquatorialplatte teil, was bei vielen andern Insecten nicht der Fall ist. Nur selten ( $a$  in Fig. 78) ist es etwas nach dem einen Pol verschoben, von dem seine Spindelfasern ausgehen. In Polansicht enthält also bei *Pyrrhocoris* die Äquatorialplatte (Fig. 79 u. 80) der 2. Reifungsteilung ebensoviel chromatische Elemente wie jene der 1. Wieder finden sich 8 größere, 4 kleinere. Zuweilen ist jetzt das akzessorische Chromosom wieder durch etwas schwächere Färbung kenntlich (Fig. 80), was gleich nachher die Regel wird.

Wenn die Querhälften der Dyaden beginnen auseinander zu rücken und die Wanderung an die Pole anzutreten, bleiben sie wieder durch chromatische Fäden verbunden; und wieder kommen je 2 solcher auf jede Dyade (Fig. 81). Diese Fäden und die Spindelfasern sind jetzt aber die einzigen Andeutungen dafür, daß jede halbe Dyade ihrerseits aus 2 Längshälften bestand. Die Elemente selbst erscheinen durchaus einheitlich, weshalb ich sie von jetzt an einfach als Chromosomen bezeichnen werde. Das akzessorische Chromosom nimmt an der Polwanderung anfangs keinen Anteil, sondern bleibt auf seinem alten Fleck liegen (Fig. 81). Erst wenn die typischen Chromosomen schon ein beträchtliches Stück ihres Wegs zurückgelegt haben, setzt sich auch das akzessorische in Bewegung (Fig. 82). Und zwar rückt es, vollkommen ungeteilt, der einen Tochterplatte nach. Dies geschieht aber nur sehr langsam, wie die Figg. 83—85 lehren. Selbst wenn die übrigen Chromosomen die Spindelpole bereits erreicht haben und beginnen, sich hier zusammenzudrängen, liegt das akzessorische immer, durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, hinter oder neben der einen Tochterplatte (Fig. 85). Da auf diesem Stadium bereits die Zellteilung begonnen hat, wird es natürlich nur in die eine der beiden Spermatiden aufgenommen. Die Tochterplatten der 2. Reifungsteilung enthalten natürlich das akzessorische Chromosom nicht. Man zählt daher bei Polansicht immer nur 11 Chromosomen, 7 große und 4 kleine (Fig. 86). Nur in ganz vereinzelt Fällen hat das akzessorische Chromosom seine Bewegung etwas beschleunigt und kann dann neben der Tochterplatte liegen, wenn auch nicht in ganz derselben Ebene (Fig. 87). Das immer dichtere Zusammendrängen der Chromosomen in den Tochterplatten läßt sich in Polansichten natürlich auch verfolgen (Fig. 86—90).

Alle diese Vorgänge hat schon HENKING vollkommen einwandfrei wiedergegeben. Ihm gebührt ja auch das Verdienst, zuerst ein

akzessorisches Chromosom entdeckt und in seinem Verhalten genau beobachtet zu haben. Und wenn er es am Schluß seiner Untersuchungen als Nucleolus bezeichnet, so war auch das nicht ganz unberechtigt. Denn in der Tat hat es auf den meisten Stadien große Ähnlichkeit mit einem chromatinhaltigen Nucleolus.

Die chromatischen Fäden, die Zellplatten und die Plasmastrukturen verhalten sich bei der 2. Reifungsteilung ganz wie bei der 1. Die Dotterkugeln werden wieder gleichmäßig auf beide Tochterzellen verteilt. An den Polen gehen die Spindeln zu Grunde. Die Centriole bleiben dagegen erhalten und liegen jetzt neben der Tochterplatte, umgeben von einer Anhäufung dichtern Plasmas (Fig. 84 u. 85).

### 9. Der Kern der Spermatoide.

Über die Rekonstitution des Spermatoideukerns und die Veränderungen, welche das Chromatin in diesem noch durchzumachen hat, kann ich mich kurz fassen, da ich hierüber der Darstellung HENKING's nichts Wesentliches hinzuzufügen habe. Lediglich der Vollständigkeit wegen bespreche ich diese Dinge hier.

Nachdem die Zellteilung vollendet ist, drängen sich die Chromosomen immer mehr zusammen (Fig. 91 u. 92). Das akzessorische liegt jetzt dicht neben der Tochterplatte, ist aber nicht eigentlich in sie aufgenommen. Es ist durch hellere Färbung noch immer leicht kenntlich. Es läßt sich so mit Sicherheit konstatieren, daß von zwei Schwesterspermatoiden die eine immer um ein Chromosom, nämlich das akzessorische, reicher ist als die andere. Um die Tochterplatte bildet sich wieder eine Kernsaftvacuole. Sie ist nur bei Profilsicht der Tochterplatte erkennbar, weil diese die Vacuole quer durchsetzt und in Polansicht daher ganz ausfällt. Fig. 93 u. 94 zeigen, wie das gemeint ist. In Fig. 93 ist das akzessorische Chromosom deutlich neben der im Profil dargestellten Tochterplatte zu sehen. Es ist jetzt von den übrigen Chromosomen etwas abgerückt und liegt am Rand der Vacuole. Auf Fig. 94 scheint es überhaupt zu fehlen. Hier gehört es dem in Polansicht gezeichneten Spermatoideukern an und muß deshalb von der Tochterplatte verdeckt werden. Auf der genannten Figur ist außerdem bereits die Kernmembran um die Vacuole ausgebildet. Die Spermatoide hat jetzt einen regulären Zellkern. Dieser ist um ein Vielfaches kleiner als jener der Spermatoocyte 1. Ordnung. Er ist ja durch eine doppelte Teilung aus ihm hervorgegangen; und außerdem ist in ihm,

wie gesagt, auf diesen Stadien das Chromatin auf ein kleines Volum zusammengedrängt. Allmählich nimmt der Kern aber wieder an Größe zu. Sein Durchmesser steigt etwa bis auf das Doppelte der ursprünglichen Länge (vgl. Fig. 94 u. 110). Die Tochterplatte bleibt anfangs noch erhalten und behält auch ihre quere Lage bei (Fig. 94—96). Ein ganzes Stück von ihr entfernt, hart an der Innenfläche der Kernmembran, liegt das akzessorische Chromosom (*a* in Fig. 95 u. 96). Es verhält sich also jetzt sehr ähnlich wie der Chromatinnucleolus während des 1. Synapsisstadiums. Und in der Tat ist es ja, wie wir gesehen haben, als ein Teil von diesem aufzubewahren. Mit beginnendem Wachstum des Kerns nehmen auch die Chromosomen an Umfang zu. Und bald darauf beginnen die Tochterplatten sich aufzulockern, was sowohl in Profil- als in Polansicht zu konstatieren ist (Fig. 96 u. 97).

Ich werde mich von jetzt an auf die Beschreibung solcher Spermatidenkerne beschränken, die das akzessorische Chromosom enthalten. Die andern verhalten sich genau so wie diese, abgesehen von dem Mangel des einen wichtigen Elements. Wenn die Auflockerung der Tochterplatte etwas vorgeschritten ist, bemerkt man, daß sich zwischen den einzelnen Chromosomen Fäden ausspannen (Fig. 97 u. ff.). Es wird ein neues Kerngerüst gebildet. Auch lassen sich jetzt wieder große und kleine Chromosomen unterscheiden. Auch eine Zählung gelingt leicht, wenn auch gewöhnlich nicht alle Chromatinelemente in eine optische Ebene fallen. Es ergibt sich, daß die eine Hälfte der Spermatiden je 12 Chromosomen (8 große und 4 kleine) enthält, die andere nur je 11 (7 große und 4 kleine), wie zu erwarten war. Die Chromosomen zerstreuen sich allmählich durch den ganzen Kern. Das Liningerüst wird sehr deutlich, und nachdem der Kern seinen größten Umfang erreicht hat, tritt, wie es scheint, ein kurzes Ruhestadium ein (Fig. 98—106). Das akzessorische Chromosom ist auf allen Präparaten mit Leichtigkeit zu erkennen. Besonders schön läßt es sich jetzt wieder mit der Dreifachfärbung sichtbar machen. Es färbt sich jetzt wieder allein mit Safranin, während die 11 andern Chromosomen einen violetten Ton erhalten (Fig. 103). Solche Präparate sind natürlich ganz besonders geeignet, um das Vorhandensein von 2 Spermatidensorten festzustellen, da den einen das auffallend rote Chromosom fehlt.

Ungefähr zu der Zeit, wo der Schwanzfaden beginnt sich in die Länge zu strecken, nimmt die Ruheperiode des Kerns ihr Ende. Die Chromosomen fangen an zu zerbröckeln. Das macht sich zuerst

dadurch bemerkbar, daß auf den Lininfäden kleine Chromatinbröckchen sichtbar werden (Fig. 107—109). Darauf werden auch die Konturen der Chromosomen unregelmäßiger, und diese selbst nehmen an Größe ab (Fig. 110 u. 111). Nur das akzessorische bleibt intakt. Das wird auch noch dadurch bestätigt, daß sich bei Dreifachfärbung unter den kleinen Chromatinbrocken niemals rote finden (Fig. 109). Das akzessorische Chromosom verhält sich also wieder genau so passiv wie früher während der Stadien des Wachstums und der staubförmigen Verteilung des Chromatins in der Spermatocyte 1. Ordnung. Mit dem Zerfall der Chromosomen geht Hand in Hand eine Rückbildung des Liningerüsts und eine beträchtliche Größenabnahme des Kerns (Fig. 111 u. 112). Die zerfallenden Chromosomen und Chromatinbrocken wandern alle an die Membran (Fig. 113) und beginnen sich an der einen Seite des Kerns anzuhäufen (Fig. 116 u. 117). Dabei geht der Zerfall des Chromatins immer weiter. Schließlich bildet die gesamte färbbare Kernsubstanz, abgesehen von dem akzessorischen Chromosom, eine vollkommen dichte, scheinbar verflüssigte Masse an der einen Seite der Kernmembran (Fig. 118 bis 120). Der übrige Teil des Kerns ist von einer großen farblosen Kernsaftvacuole eingenommen. Das akzessorische Chromosom liegt anfangs isoliert in der Vacuole (Fig. 117), nähert sich dann aber der einseitigen Chromatinansammlung und taucht schließlich in dieser unter (Fig. 119—123). Es wäre jetzt überhaupt schwer zu erkennen, wenn nicht grade jetzt die aufgelöste Chromatinmasse an Färbbarkeit stark einbüßen würde (Fig. 121 u. ff.).

Der Kern ist unterdessen beständig kleiner geworden und fängt jetzt an auch seine Gestalt zu ändern. Das Chromatin ist allmählich aus seiner mehr seitlichen Lage in die vordere Hälfte des Kerns gewandert (Fig. 117—122). Die hintere Hälfte, an die der unterdessen gebildete Schwanzfaden ansetzt, wird durch die Vacuole gebildet. Jetzt setzen sich beide Teile auch äußerlich durch eine ringförmige Einschnürung voneinander ab (Fig. 123). Gleichzeitig fängt die färbbare Substanz an, sich an der farblosen Kernhälfte herunterzuziehen, bis sie schließlich die Ansatzstelle des Schwanzfadens erreicht (Fig. 124). Die Vacuole wird so nach der Seite gedrängt und bildet am hintern Ende des Kerns eine starke seitliche Vorwölbung von rundlicher Gestalt. Dadurch kommt es, daß bei einer bestimmten Ansicht die Vacuole durch das Chromatin völlig verdeckt wird (Fig. 125).

Unterdessen fängt der Kern an sich in die Länge zu strecken,

d. h. zum Spermatozookopf auszuwachsen (124—127). Die Vacuole macht diese Verlängerung mit, wobei gleichzeitig ihre Vorwölbung immer schwächer wird. Sie nimmt allmählich lanzettförmige Gestalt an. Das akzessorische Chromosom ist während dieser Vorgänge noch immer deutlich unterscheidbar, sowohl bei der Eisenhämatoxylin- als, besonders schön, bei der Dreifarbenmethode (Fig. 128—131). Wenn der Kern sich in die Länge streckt, gibt auch das akzessorische Chromosom seine rundliche Gestalt auf und wächst zu einem langen schlanken Gebilde aus (Fig. 127 u. 131). Von nun an läßt es sich aber nicht mehr färberisch isolieren. Mit Hämatoxylin tingiert sich jetzt auch das übrige Chromatin so dunkel, daß sich im Kern keine weitem Strukturen erkennen lassen. Und bei Anwendung der Dreifachfärbung verliert das akzessorische Chromosom seine Affinität zum Safranin und färbt sich ebenso violett wie das übrige Chromatin (Fig. 130 u. 131). Da es mir bei meiner Untersuchung in erster Linie auf das Verhalten des Chromatins ankommt, brauche ich das Spermatozoon auf den weitem Stufen seiner Ausbildung nicht zu verfolgen, sondern kann hier abbrechen.

Nur eine prinzipielle Bemerkung möchte ich mir noch gestatten. Im Kopf des Spermatozoons erscheint das Chromatin als vollkommen amorphe, flüssige Masse. Das widerspricht scheinbar BOVERI'S Individualitätstheorie. Aber diese verlangt ja gar nicht, daß die Chromosomen als kompakte Stäbe oder Kugeln sich durch alle Zellgenerationen erhalten. Das wäre eine so rohe, plumpe Auffassung, wie sie dem Wesen des organischen Lebens durchaus nicht entspricht. Gewiß werden die Chromosomen aufgelöst, nicht nur im Spermatozoon, sondern fast nach jeder Kernteilung. Sie unterliegen auch dem Stoffwechsel und erleiden weitgehende chemische Umsetzungen. Seiner Substanz nach ist ein Chromosom dem entsprechenden der folgenden Zellgeneration gewiß nicht identisch. Aber es müssen im Zellkern gesetzmäßige Kräfte vorhanden sein, die es bewirken, daß sich die Chromosomen immer wieder rekonstruieren in derselben Zahl, Größe und Form und wohl sicher auch mit derselben innern Struktur. Und deshalb sind sie immer wieder zu Trägern derselben Funktion und Vererbungspotenz befähigt. Dafür sprechen so viele Tatsachen der Cytologie, daß an der strukturellen und damit funktionellen Identität der Chromosomen nicht mehr gezweifelt werden kann. Wie in einer Mutterlauge von bestimmter Zusammensetzung sich auch nach wiederholten Umkrystallisierungen immer wieder dieselben Krystallformen bilden, so

entstehen in bestimmten Kernarten immer wieder Chromosomen von der gleichen Struktur, wenn sie auch auf den Zwischenstufen der Teilungsvorgänge völliger Auflösung verfallen sollten.

#### 10. Nebenkern, Achsenfaden und Acrosom.

Am Schluß der 2. Reifungsteilung hat das Zellplasma zum größeren Teil deutlich alveolären, großwabigen Bau angenommen. Nur um die Spindel besteht noch eine Anhäufung dichtern Plasmas, in welcher sich durch etwas dunklere Färbung die Dotterkugeln hervorheben (Fig. 91). Sie sind jetzt ganz dicht zusammengedrängt, und ihre Abgrenzung gegeneinander beginnt undeutlich zu werden. Allmählich schwindet diese ganz, und die gesamte Dottersubstanz bildet einen ungefähr kugligen Körper mit allerdings etwas unregelmäßiger, gebuckelter Oberfläche, der von der Spindel durchbohrt wird (Fig. 92). Er ist umgeben von einer ähnlich gestalteten Anhäufung dichtern Plasmas, die sich durch schwächere Färbbarkeit von ihm unterscheidet. In ihm haben wir, wie spätere Beobachtungen zeigen, den Nebenkern vor uns. Wenn die Tochterplatten ihre Beziehungen zum Spindelrest aufgeben, folgt der Nebenkern ihnen hierin. Durch die Lageänderungen innerhalb der Zelle wird der Spindelrest sozusagen aus der Anlage des Nebenkerns herausgezogen. Nach HENKING nehmen an seiner Bildung Bestandteile sowohl der Zentralspindel als der chromatischen Verbindungsfäden teil. Auch PAULMIER hält das bei seinem Objekt für wahrscheinlich. Ich habe hierfür keine sichern Anzeichen auffinden können, will aber die Möglichkeit, daß die beiden Autoren mit ihrer Auffassung im Recht sind, keineswegs bestreiten. Von irgend welcher prinzipiellen Bedeutung ist diese Differenz ja nicht. Die Hauptsache bleibt, daß der Nebenkern bei *Pyrrhocoris* und andern Hemipteren durchaus cytoplasmatischer Herkunft ist. Denn sollten auch durch die chromatischen Verbindungsfäden geringe Mengen von Chromatin in den Nebenkern hineingelangen, wie HENKING annimmt, so gehen diese doch gleich nachher zu Grunde und haben also weiter keine Bedeutung für die Beurteilung des ganzen Gebildes.

Nachdem der Nebenkern seine Beziehungen zu den Resten der Centralspindel aufgegeben hat, mischt sich offenbar die Substanz der verschmolzenen Dotterkugeln mit dem umhüllenden verdichteten Plasma und bildet vorübergehend mit diesem einen ganz einheitlichen Körper, der keinerlei Differenzierung mehr erkennen läßt (Fig. 93 u. 94). Bald sondert sich aber wieder eine hellere Außen-

schicht von einem dunklern Zentralteil (Fig. 95). Und dann treten im Nebenkern sehr eigentümliche, labyrinthisch gewundene Strukturen auf, die sich nur schwer im einzelnen verfolgen lassen (Fig. 96 u. 97). Ihre Bedeutung ist wohl darin zu suchen, daß sich die Substanz des Nebenkerns in mehrere Schichten zerlegt, von denen allmählich nach verschiedenen Umlagerungen, die äußern die innern schalenförmig umhüllen. Es entstehen aber nicht gleich Schalen, die um den ganzen Umfang der jedesmaligen innern Schicht herumreichen, sondern zuerst eine größere Anzahl von gekrümmten Platten, die in sehr komplizierter Weise zusammengeschichtet sind (Fig. 98). Schon jetzt läßt sich eine hellere äußere Schicht erkennen, die aus einer Anzahl von Teilstücken zusammengesetzt ist, welche aber bereits in ihrer Gesamtheit eine geschlossene Hohlkugel darstellen, die einen innern dunkler gefärbten Kern umschließt. Dieser besteht jetzt noch aus unregelmäßig zusammengeballten Stücken. Auch diese zentralen Teile ordnen sich aber bald in regelmäßige Schichten um (Fig. 99). Und zwar lassen sich um einen dunklen Kern 3 Schichten unterscheiden, die nach außen sukzessive heller werden. Jede zerfällt noch durch Grenzen, die auf der Oberfläche als Einkerbungen bemerkbar sind, in mehrere Teilstücke. An Stelle der vielen Querwände, welche die einzelnen Teilstücke jeder Schicht trennen, tritt jetzt eine einzige Scheidewand, welche den ganzen Nebenkern in 2 gleiche Hälften zerlegt. Von dieser Zweiteilung wird auch die dunkle Zentralkugel betroffen. An ihren Enden markiert sich die Scheidewand zuerst durch leichte Einkerbungen, die bald tiefer einschneiden (Fig. 100). Die konzentrische Schichtung bildet nur einen vorübergehenden Zustand des Nebenkerns. Bald werden die Wände der Schichten wieder aufgelöst. In der Regel schwindet zuerst die Grenze zwischen den beiden äußersten Schichten (Fig. 101). Die aufgelöste Scheidewand bleibt noch eine Zeit lang durch einen Ring feiner Körnchen erkennbar, der später ebenfalls schwindet. Noch bevor das geschehen ist, geht auch die Wand zwischen der 3. Schicht und der Zentralkugel zu Grunde (Fig. 102). Gelegentlich kann die Reihenfolge, in welcher die Auflösung der einzelnen Schichten vor sich geht, eine andere sein, wie Fig. 103 zeigt. Immer aber verfällt die Scheidewand, welche die 2. und 3. Schicht (von der Oberfläche der Halbkugeln gezählt) trennt, am spätesten der Auflösung. Zuletzt ist jede Hälfte des Nebenkerns wieder ein einheitliches Gebilde. Nur die Anwesenheit einer hellern Randzone weist noch auf die frühere konzentrische Schichtung hin (Fig. 104

bis 106). Auch dieser letzte Rest einer Sonderung schwindet allmählich, bis die Hälften des Nebenkerns ein durchaus homogenes Aussehen erlangen (Fig. 107 u. 108).

Während der Entstehung und der weitem Schicksale des Nebenkerns hat auch das Centriol wichtige Veränderungen durchgemacht, die ich jetzt nachholen muß. Nach Ablauf der 2. Reifungsteilung lag das Centriol neben der Tochterplatte an der Stelle des Spindelpols (Fig. 91 u. 92). Wenn die Membran des Spermatidenkerns ausgebildet ist, liegt es dieser eng an und kann hier eine ziemlich wechselnde Lage einnehmen (Fig. 94 u. 95). Schließlich gelangt es aber immer zwischen Kern und Nebenkern, um hier dauernd liegen zu bleiben (Fig. 97—102). Wenn der Nebenkern in 2 Hälften zerfallen und seine Schichtung undeutlich geworden ist, teilt sich das Centriol (Fig. 104). Das eine der beiden Tochtercentriole bleibt dabei an der Kernmembran liegen, das andere entfernt sich von ihr, indem es auf der Scheidewand der beiden Hälften des Nebenkerns nach hinten gleitet. Beide bleiben durch eine Art von Centrodese in Zusammenhang (Fig. 104 u. 105). Allmählich entfernt sich das distale Centriol immer weiter von dem proximalen, und die Centrodese zieht sich dementsprechend zu einem immer länger werdenden Faden aus (Fig. 104—107). So bildet sich bei *Pyrrhocoris* der Achsenfaden des Spermatozoons. Etwas anders schildert PAULMER seine Entstehung bei *Anasa*. Dort soll das Centriol nach der 2. Reifungsteilung zu Grunde gehen und neu gebildet werden. Ich habe, wie aus meiner Darstellung hervorgeht, diesen Eindruck nicht gewonnen. Vielmehr glaube ich als sicher annehmen zu müssen, daß das Centriol der letzten Mitose persistiert, wie in so manchen andern Fällen. Mit absoluter Sicherheit läßt sich die Frage ja nicht entscheiden. Denn das scheinbare Fehlen eines so kleinen Gebildes kann immer durch allerhand Zufälligkeiten bedingt sein. HENKING konnte mit seinen ältern Untersuchungsmethoden das Schicksal der Centriole noch nicht im einzelnen verfolgen. Er nimmt an, daß der Achsenfaden vom Nebenkern gebildet wird. Meine Schilderung seines Entstehens dürfte etwas ungewöhnlich erscheinen. Meist wird ja angenommen, daß derselbe einfach aus einem Centriol hervorstübe und mit dessen Teilung nichts zu tun habe. Daß der Vorgang bei *Pyrrhocoris* tatsächlich so geschieht, wie ich ihn geschildert habe, schließe ich daraus, daß ich am Ende des Achsenfadens, solange er noch von geringer Länge ist, immer ein kleines Korn beobachten konnte, das durchaus einem Centriol gleicht (Fig. 106—111). Auch

bei *Syromastes* konnte ich dieselbe Beobachtung machen und habe bereits in meiner frühern Arbeit das Centriol am Ende des Achsenfadens auf mehreren Figuren abgebildet (1904b. Fig. 96—98), ohne es allerdings im Text zu erwähnen, da ich damals auf diese Verhältnisse überhaupt nicht näher einging. Ich komme übrigens im allgemeinen Teil noch einmal auf die Beziehungen des Centriols zum Achsenfaden zurück.

Wenn der Achsenfaden zu wachsen beginnt, streckt sich auch der Nebenkern im selben Maße in die Länge, bis er schließlich nur einen ganz schmalen Saum um den Faden bildet (Fig. 107—113). Dabei bleibt seine Zweiteiligkeit dauernd erhalten, wenn auch die Einkerbungen an den Polen verschwinden. Daß er wirklich noch immer aus 2 Hälften besteht und dieser Eindruck nicht etwa bloß durch den seine Mitte durchsetzenden Achsenfaden vorgetäuscht wird, geht klar aus Querschnitten hervor, wie ich solche in Fig. 114 u. 115 abgebildet habe. Das Centriol am Ende des Achsenfadens verschwindet mit seinem stärkern Längenwachstum. Das der Kernmembran angelagerte bleibt dagegen erhalten und ist noch auf späten Stadien erkennbar (Fig. 126 u. 127).

Über den letzten der wichtigern Bestandteile des Spermatozoons, das Acrosom oder Spitzenstück, haben mich meine Untersuchung zu einer fast völligen Bestätigung der HENKING'schen Angaben geführt. Er bildet sich aus den polaren Enden der degenerierenden Centralspindel (Fig. 96 u. 97). Seiner Entstehung nach kann man es also sehr wohl mit HENKING auch als Mitosom bezeichnen. Es lagert sich dann dem Kern an und liegt zuerst in der Nähe des Centriols und des Nebenkerns (Fig. 97, 100—102), wandert dann aber an der Kernmembran entlang, bis es dem Nebenkern gegenüberliegt (Fig. 103—107). Diese Lage gibt es jedoch bald wieder auf, um noch einmal an seine frühere Stelle zurückzukehren (Fig. 108—113). HENKING erwähnt in seiner Arbeit eine plasmatische Anhäufung am vordern Ende des Kerns. Diese soll sich jetzt dem Mitosom auf seiner Rückwanderung anschließen und also gewissermaßen von diesem herabgeholt werden. Einen derartigen Vorgang habe ich ebensowenig beobachten können wie PAULMIER. Noch bevor es die Ansatzstelle des Schwanzfadens erreicht, hat das ursprünglich rundliche Mitosom sich stark in die Länge gezogen (Fig. 113 u. 116). Gleich darauf nimmt es etwas an Größe ab und teilt sich der Quere nach in 2 Hälften (Fig. 117 u. 118). Von diesen beiden erscheint die der Kernmembran angelagerte bald viel dunkler

als die andere (Fig. 119). Und zwar geht diese Erhöhung der Färbbarkeit des einen Stücks auf sehr eigentümliche Weise vor sich, die HENKING bereits genau beschrieben hat. Es tritt nämlich innerhalb des Stücks zuerst ein dunkles Körnchen auf (Fig. 117 u. 118). Dieses wird allmählich größer, und schließlich färbt sich der ganze Körper fast so dunkel wie das Chromatin des Kerns (Fig. 119). Das distale Stück behält dagegen seine geringe Färbbarkeit. Später entfernen sich beide Stücke des Mitosoms voneinander. Das helle bleibt neben dem Schwanzfaden liegen und verfällt hier der Auflösung (Fig. 119 bis 121). Das dunkle wandert wieder an den entgegengesetzten Kernpol und bildet dort allein das Acrosom. Da jetzt das Chromatin an Färbbarkeit einbüßt, ist das Acrosom stärker gefärbt als die chromatische Substanz und dadurch leicht zu beobachten (Fig. 121, 122, 129). Am Kernpol angelangt, plattet es sich zuerst stark ab (Fig. 122 u. 129). Später verdickt es sich wieder und nimmt kegelförmige Gestalt an (Fig. 124 u. 125). Es verlängert sich dann beständig und zieht sich in eine scharfe Spitze aus (Fig. 126, 127, 130, 131). Jetzt beginnt das Chromatin sich ebenfalls sehr intensiv zu färben, und dadurch entzieht sich das Acrosom der weitem Beobachtung.

### 11. Pseudochromosomen.

Neben Riesenspermatiden, wie ich sie bereits für *Syromastes* beschrieb, und wie sie PAULMIER ebenfalls schon erwähnt, finden sich bei *Pyrhocoris* noch andere Abnormitäten, auf die auch schon HENKING aufmerksam macht. Nur selten beobachtet man mehrpolige Mitosen. Bei weitem häufiger aber kommen mehrkernige Spermatocyten vor. Am häufigsten enthalten solche 2 Kerne. Ich habe auf einem Präparat in einer Cyste unter im ganzen 26 Spermatocyten nicht weniger als 6 zweikernige angetroffen. Seltner sind Riesenzellen mit einer größern Zahl von Kernen. Ich habe bis 6 in einer Zelle zählen können. In den 2kernigen Spermatocyten können sich die Reductionsteilungen, wie es scheint, ganz normal vollziehen. Man findet so zuweilen interessante Bilder, in denen eine Mitose in Profil, die andere in Polansicht zur Beobachtung kommt.

Wichtiger als diese Abnormitäten sind von dem Typischen abweichende Erscheinungen, wie ich sie in den Hoden zweier Tiere fand, und zwar in dem einen Fall in je 3, in dem andern in je 2 Follikeln. Es fanden sich hier im Plasma der Spermatocyten, zuweilen

in großer Zahl, Gebilde, die ich, vorläufig ohne nähere Begründung, als Pseudochromosomen bezeichnen will. Das früheste Stadium, auf dem ich sie beobachten konnte, war die 1. Synapsis. In den Spermatocten der 4 Hoden finden sich in großer Häufigkeit im Plasma eine große Zahl kleinerer und größerer Körner, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen (Fig. 132). Sie liegen zum Teil in dichten Massen der Kernmembran an, zum Teil sind sie durch das Plasma zerstreut. Ihre Anordnung ist im allgemeinen recht unregelmäßig. Allmählich treten an ihre Stelle größere, aber weniger zahlreiche Körner. Diese sind wohl aus der Vereinigung von kleinern hervorgegangen (Fig. 133). In manchen Fällen kann ihre Zahl übrigens auch sehr gering sein (Fig. 134). Nicht immer vereinigen sich die Körner zu kugligen Komplexen, sondern weitaus häufiger zu Schleifen von verschiedener Dicke, die wieder in sehr wechselnder Zahl vorhanden sein können (Fig. 134 u. 135). Die Schleifen sind etwas gewunden und tragen an ihren Enden, wie es scheint, dunklere etwas verdickte Köpfchen. Dieser Eindruck kann aber wohl auf optischer Täuschung beruhen, indem aufgebogene Enden der Schleifen leicht den Anschein von Verdickungen erwecken können. Kugeln und Schleifen können sich in einer Zelle vereint finden, wie z. B. Fig. 141 u. 142 zeigen. Interessant ist das Verhalten der Pseudochromosomen gegen Farbstoffe. Alle 4 Hoden, in denen ich sie fand, hatte ich leider schon mit Eisenhämatoxylin gefärbt, als ich die eigentümlichen Gebilde entdeckte. Ich habe später den Versuch gemacht, die Präparate wieder vollständig zu entfärben und dann mit andern Farbstoffen zu behandeln, habe dabei aber niemals eine Färbung der Pseudochromosomen erreichen können. Ich habe meine Versuche allerdings nicht auf sehr viele Tinktionsmittel ausgedehnt, weil mir das nicht von besonderm Wert zu sein schien. Mit Eisenhämatoxylin färbten sich die Pseudochromosomen für gewöhnlich etwas heller als das Chromatin. Ließ ich die Schnitte dagegen sehr lange, bis 48 Stunden, in der Farbe und zog so lange aus, bis die Chromosomen sich fast völlig entfärbten, so hielten die Pseudochromosomen die Farbe sehr zähe fest (Fig. 134 u. 135). Sie verhielten sich also ähnlich wie die akzessorischen Chromosomen, aber auch wie der während der 1. Synapsis gebildete Metanucleolus.

Während der Wachstums- und der Vorbereitungsstadien zur 1. Reifungsteilung verhalten sich die Pseudochromosomen ganz passiv ohne bemerkbare Veränderungen, wie Fig. 136, 137 und 50 erkennen lassen, die verschiedene Stadien darstellen mit Pseudochromosomen

in verschiedener Form und Menge. Höchstens nimmt ihre Zahl allmählich zu. Interessant ist dagegen ihr Verhalten während der Reifungsteilungen. Wenn die Spindel der 1. Reifungsmitose gebildet ist, umgeben die Pseudochromosomen sie meist in ziemlich gleichmäßiger Verteilung (Fig. 138). Mitunter sind sie aber auf der einen Längsseite der Spindel dicht angehäuft, während gegenüber nur nur ganz wenige liegen (Fig. 139). Auch bei Polansicht der Mitose muß dieser Unterschied in der Verteilung der Pseudochromosomen natürlich zur Erscheinung kommen (Fig. 140 u. 141). Noch interessanter aber ist ein anderer Fall, der ebenfalls nicht selten vorkommt. Es können nämlich auch sämtliche, oder fast sämtliche Pseudochromosomen auf der einen Seite der Äquatorialplatte angehäuft sein, zwischen ihr und dem einen Spindelpol (Fig. 142). Bei der Zellteilung gelangen gewöhnlich in beide Tochterzellen ungefähr gleich viel Pseudochromosomen (Fig. 143). Das ist auch der Fall, wenn sie größtenteils an der einen Längsseite der Spindel angehäuft waren (Fig. 144). Lag ihre Mehrzahl dagegen dem einen Spindelpol genähert, so erhält bei der Teilung die eine Spermatocyte 2. Ordnung keine oder nur verschwindend wenig Pseudochromosomen (Fig. 145). In allen Fällen aber werden sie immer in toto auf die Tochterzellen verteilt. Eine Teilung der Pseudochromosomen selbst habe ich niemals beobachtet.

Bei der 2. Teilung finden sich wieder genau dieselben Erscheinungen wie bei der 1. Die Aufstellung um die Spindel geschieht wieder genau so (Fig. 146). Und neben dem typischen können wieder die beiden schon erwähnten Fälle von einseitiger Verteilung der Pseudochromosomen vorkommen. Bei der Zellteilung werden sie daher gleichmäßig auf beide Spermatiden verteilt (Fig. 147), oder aber die eine Tochterzelle erhält alle oder fast alle (Fig. 148). Wir wissen, daß auch die Kerne der beiden Spermatiden bei der Teilung ungleich bedacht werden. Das könnte zu der Vermutung führen, daß die Verteilung der Pseudochromosomen damit in Zusammenhang stehe. Das ist aber nicht der Fall. Sie können ebensowohl alle in die Spermatide gelangen, deren Kern das akzessorische Chromosom enthält, als in die chromatinärmere. Auch bei der 2. Reifungsteilung kommt es schließlich vor, daß die Pseudochromosomen an der einen Längsseite der Spindel angehäuft sind (Fig. 149 u. 150).

In der Spermatide beteiligen sich die Pseudochromosomen an dem Aufbau des Nebenkerns. Dieser wird, wie wir sahen, in der Hauptsache von den Dotterkugeln gebildet, zu welchen die Pseudo-

chromosomen ja schon früher Beziehungen aufwiesen, wie aus den besprochenen Figuren hervorgeht. In den 4 durch den Besitz von Pseudochromosomen ausgezeichneten Hoden finden sich nun immer viele Nebenkernkerne, die sich durch stärkere Färbbarkeit vor den andern auszeichnen. Dabei kann diese höhere Tingierbarkeit in sehr verschiedenem Maße auftreten. Entweder sind nur die beiden innersten Schichten des Nebenkerns auffallend dunkel (Fig. 151), oder aber die Schwärzung erstreckt sich auf 3 Schichten (Fig. 152). In seltnern Fällen ist auch die äußerste Schicht dunkel gefärbt, wenn auch nicht ganz so tief wie die innern. Obgleich ich die Verwendung der Pseudochromosomen zur Bildung des Nebenkerns nicht direkt beobachten konnte, so lassen sich die geschilderten Bilder wohl nicht anders erklären, als daß die Pseudochromosomen sich aufgelöst haben, mit den Dotterkugeln verschmolzen sind und so dem Nebenkern seine stärkere Färbbarkeit verliehen haben. Auf den größern oder geringern Reichtum an Pseudochromosomen der einzelnen Spermatiden läßt sich dann auch der verschieden hohe Grad der Schwärzung des Nebenkerns zurückführen. Dazu kommt noch eine weitere Tatsache, die für die Richtigkeit meiner Schlußfolgerung spricht. Auch bei der 2. Reifungsteilung kommt es vor, daß die Pseudochromosomen sich an der einen Längsseite der Spindel anhäufen. Dem entspricht es, daß auch die beiden Hälften des Nebenkerns sich verschieden stark färben können. Und zwar können sich dabei die einzelnen Schichten eines Nebenkerns auch untereinander sehr verschieden verhalten (Fig. 154—156). Auch wenn die konzentrische Schichtung geschwunden ist, bleibt der Einfluß der Pseudochromosomen noch erhalten. Jetzt färbt sich der ganze Nebenkern gleichmäßig dunkel (Fig. 157). In den Fällen jedoch mit einseitiger Verteilung der Pseudochromosomen bleibt der Unterschied in der Färbung beider Hälften des Nebenkerns bestehen (Fig. 158).

Ganz vereinzelt fand ich Andeutungen dafür, daß die Pseudochromosomen auch an der Bildung des Mitosoms teilnehmen können. Auch dieses erscheint zuweilen auffallend geschwärzt (Fig. 154). Und zwar fand ich das immer nur in Spermatiden, deren dunkler Nebenkern die Anwesenheit von Pseudochromosomen dartat. Auf die theoretische Bedeutung der interessanten Strukturen werde ich noch im allgemeinen Teil eingehen.

## Allgemeiner Teil.

### 1. Die Chromatinreduction.

Wenn wir die Spermatogenese von *Pyrrhocoris* mit jener der andern Hemipteren vergleichen, so zeigen sich einige Besonderheiten, die ich hier noch kurz hervorheben möchte. Während bei *Anasa*, *Euchistus* und *Syromastes* die Chromosomen, von der letzten Vermehrungsteilung an, als geformte Bestandteile des Kerns persistieren, werden sie bei *Pyrrhocoris* bald nach der 1. Synapsis aufgelöst, und das Chromatin verteilt sich in zahlreichen kleinen Brocken durch den ganzen Kern. Ein ähnliches Stadium „staubförmiger Verteilung“ der chromatischen Substanz ist bekanntlich auch in verschiedenen andern Fällen in der Spermatogenese nachgewiesen worden, so z. B. von PROWAZEK (1902 b) bei *Helix* und *Astacus*.

Eine weitere Eigentümlichkeit meines Objekts ist die Existenz eines 2. Synapsisstadiums, während welcher sich die Conjugation der Chromosomen vollzieht und ihre Längsspaltung mit der auf sie folgenden Tetradenbildung beginnen kann. Das Auffallendste ist dabei, daß die Spaltung der Chromosomen erst so spät erfolgt und daß ihr die Conjugation vorhergeht. Diese Verhältnisse bedingen es auch, daß die einzelnen Stadien der Tetradenbildung bei *Pyrrhocoris* Bilder ergeben, die bedeutend von den entsprechenden bei *Anasa* und *Syromastes* abweichen. Bei den andern Hemipteren conjugieren die Chromosomen als langgestreckte Schleifen, und so kommt es zur Bildung der bekannten kreuz- und doppelt-Vförmigen Figuren, aus denen erst nachträglich durch Verkürzung die definitive Gestalt der Vierergruppe hervorgeht. Bei *Pyrrhocoris* dagegen sind die Chromosomen schon vor der Conjugation zu rundlichen Elementen verkürzt. Durch die Längsspaltung und das Auseinanderweichen der Berührungsenden entstehen dann Bilder, wie ich sie oben beschrieben habe. Sie sehen auf den ersten Blick ganz anders aus wie die Kreuze oder Doppel-V's der andern Hemipteren. Im Prinzip ist ihre Entstehung aber doch dieselbe. Die Unterschiede lassen sich einfach auf den Zustand zurückführen, in dem die Chromosomen sich vor der Tetradenbildung befinden. Dabei bildet *Anasa*, wie Fig. C zeigt, den Übergang zwischen den beiden andern Formen.

Ob die in der Figur gewählte Reihenfolge einer natürlichen Reihe entspricht, ob der Zustand, wie wir ihn bei *Pyrrhocoris* finden,

der abgeleitet ist oder umgekehrt, läßt sich bei der geringen Zahl der untersuchten Formen nicht entscheiden. Für die Richtigkeit der meiner Figur zu Grunde gelegten Annahme könnte der Umstand sprechen, daß Kreuze und Doppel-V's auch sonst im Tierreich weit verbreitete Stadien der Spermatogenese sind. Ähnliche Bilder, wie sie *Pyrrhocoris* aufweist, scheinen, speziell bei Hemipteren, aber auch nicht selten aufzutreten. Das scheint mir aus einigen Figuren hervorzugehen, die MONTGOMERY (1901, fig. 104, 133, 134, 135) gibt. PROWAZEK (1902 a, fig. 31) bildet ferner in einer 1. Reifungsteilung von *Oryctes* Tetraden ab, die offenbar noch nicht ganz fertig gebildet sind und vollkommen der von mir in Fig. 66a wiedergegebenen, ebenfalls in ihrer Bildung verzögerten Tetrade gleichen.

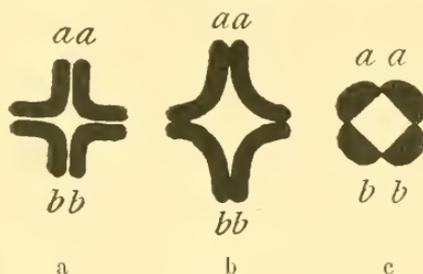


Fig. C.

Conjugierte Chromosomen während der Tetradenbildung.

a *Syromastes marginatus*. b *Anasa tristis*. c *Pyrrhocoris apterus*.

Die Umwandlung der besprochenen Figuren in Tetraden denke ich mir, wie bereits oben dargetan, wieder in derselben Weise, wie ich sie in meinen frühern Arbeiten (1904 a u. b) erläutert habe. Ich nehme an, daß auch bei *Pyrrhocoris* die Ausbiegung der Berührungsenden zweier conjugierter und längsgespaltener Chromosomen nicht wieder rückgebildet wird, sondern fortschreitet bis zum Austausch der Spalthälften, so daß jede Dyade am Schluß des Vorgangs aus 2 ungleichnamigen Längshälften besteht und die Tetrade den Bau  $\frac{a b}{a b}$  hat. Bei meinem jetzigen Objekt scheint mir die Überlegenheit meiner Auffassung gegenüber der ältern noch klarer als bei *Syromastes*. Denn da die Chromosomen bei *Pyrrhocoris* bei ihrer Conjugation bereits zu kugelförmigen Elementen verkürzt sind, würde für die Bildung einer Tetrade mit dem von PAULMIER postulierten Bau  $\frac{a a}{b b}$  die einfache Längsspaltung der Chromosomen ja völlig genügen. Das

Auseinanderweichen der Berührungsenden und die dadurch hervorgerufenen, durchaus konstant auftretenden Figuren hätten also gar keinen erkennbaren Zweck. Eine Bedeutung erhalten diese doch sehr auffallenden und charakteristischen Stadien eben nur bei meiner Auffassung des ganzen Prozesses der Tetradenbildung.

Entsprechend dieser deute ich natürlich auch die Chromatinreduktion von *Pyrrhocoris* ebenso, wie ich das in meinen frühern Arbeiten (1904a u. b) getan habe. Die 1. Reifungsteilung zerlegt jede Tetrade in 2 Dyaden. Da von letztern aber jede sich infolge des von mir angenommenen Austausches während der vorbereitenden Stadien aus 2 ungleichnamigen Hälften zusammensetzt, so werden durch die Mitose 2 Längshälften je eines der conjugierten Chromosomen voneinander getrennt. Die 1. Reifungsteilung ist daher nach meiner Auffassung eine Äquationsteilung, obgleich die Tetraden einer Querteilung zu unterliegen scheinen. Die eigentliche Reduktion geht erst in der 2. Reifungsteilung vor sich. In dieser werden die einzelnen Dyaden, die sich aus je 2 ungleichnamigen Längshälften zusammensetzen, der Quere nach halbiert. In der Spermatide wandelt sich dann jede halbe Dyade in ein Chromosom um. Auch diese bestehen also immer noch aus 2 ungleichnamigen Hälften. In Fig. D habe ich noch einmal das von mir angenommene Reduktionsschema wiedergegeben.

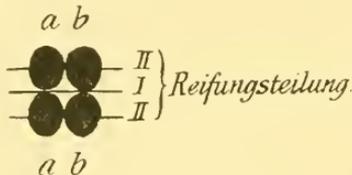


Fig. D.

Schema der Chromatinreduktion von *Pyrrhocoris apterus*.

Da wir nach den neuesten Forschungen von SUTTON, MONTGOMERY, HÄCKER, BOVERI u. A. annehmen dürfen, daß von 2 conjugierenden Chromosomen immer das eine väterlicher, das andere mütterlicher Abkunft ist, so gilt das auch für die Hälften jedes Chromosoms der Spermatide und somit des Spermatozoons. Da ferner dieser Zustand durch einen Austausch ungleichnamiger Stücke während der Reifungsteilung herbeigeführt wird, so läßt sich der Reduktionsmodus von *Pyrrhocoris* charakterisieren als Postreduction mit Symmixis väterlicher und mütterlicher Kernanteile.

Ich bin so zu den gleichen Resultaten gelangt wie in meinen frühern Arbeiten über *Syromastes* (1904 a u. b). Meine damaligen Schlußfolgerungen sind unterdessen von zwei Seiten einer scharfen Kritik unterzogen worden. Bevor ich auf die nähere Begründung meiner Deutung der Vorgänge bei meinem neuen Objekt eingehe, will ich daher hier Gelegenheit nehmen, den Angriffen meiner Gegner zu begegnen.

Beide Forscher, MONTGOMERY (1905) und GRÉGOIRE (1905), stehen auf dem Standpunkt, daß ganz allgemein im Tier- und Pflanzenreich nur eine Form des Reductionsmodus vorkomme, die Präreduction oder der heterohomöotypische Modus (GRÉGOIRE). MONTGOMERY (1905) erkennt wenigstens die Exaktheit meiner Beobachtungen an und wendet sich nur gegen meine Interpretation der Tatsachen. Daß die von mir beobachteten Bilder auch eine Deutung im Sinn der Präreduction zulassen, habe ich ja selbst hervorgehoben, aber auch die Schwierigkeiten erörtert, auf die man bei einer solchen stößt. Diese aus der Welt zu schaffen, hat MONTGOMERY leider unterlassen. Mißverstanden hat er mich ferner, wenn er annimmt, daß ich meine damaligen Befunde auch auf solche Formen verallgemeinern wollte, in deren Spermato- oder Oogenese kreuzförmige oder doppelt-Vförmige Figuren überhaupt nicht vorkommen. Das hat mir völlig fern gelegen, und ich wüßte keine Stelle in meinen Arbeiten, die zu diesem Vorwurf berechtigte. Wenn MONTGOMERY mir schließlich die Untersuchung von *Euchistus* empfiehlt, bei der alle Verhältnisse einfacher und durchsichtiger seien als bei *Syromastes*, so muß ich sagen, daß die Erfahrungen, die er selbst mit der genannten Form gemacht hat, mir nicht gerade verlockend erscheinen. Denn MONTGOMERY hat ja seine Befunde mehrfach in ganz wesentlichen Stücken selbst berichtigen müssen.

GRÉGOIRE (1905) ficht nicht nur die Deutung meiner Beobachtungen, sondern auch die Genauigkeit und Vollständigkeit meiner Untersuchungen an. Er findet in meiner Darstellung mehrere Lücken, macht sie aber nicht namhaft, so daß ich nicht weiß, auf welche Teile meiner Beobachtungen sich sein Vorwurf bezieht. GRÉGOIRE tadelt ferner, daß ich zu meinen Untersuchungen keine stärkern Vergrößerungen benutzt hätte als 1000:1. Er befindet sich dabei aber in einem Irrtum. Die genannte Vergrößerung habe ich für meine Zeichnungen benützt, weil sie für diesen Zweck ausreicht. Untersucht habe ich selbstverständlich auch mit viel stärkern Systemen. Manche Einzelheiten, wie die Gestalt der Chromosomen

und das Verhalten der Spindelfasern bei der 2. Reifungsteilung läßt sich nur mit sehr starken Vergrößerungen sicher feststellen. Was mein Kritiker sonst gegen meine Beobachtungen anführen kann, beschränkt sich auf das Herausgreifen einiger von mir selbst gegebenen Figuren, die gegen meine Deutung sprechen sollen. Diese betreffen aber Bilder, die, wie ich ausdrücklich hervorgehoben habe, abnorme sehr seltne Befunde wiedergeben. Sie besagen also gar nichts gegen die Richtigkeit meiner Schlüsse. Wenn GRÉGOIRE schließlich meint, das Auftreten von kugelförmigen Chromosomen während der Anaphase sei etwas ganz Außergewöhnliches, so beweist das nur, daß ihm nur wenige tierische Objekte aus eigener Anschauung bekannt sind, wie er selbst in der Einleitung zu seiner Arbeit zugibt.

Beide genannten Forscher haben den Eindruck gewonnen, daß ich bei meinen Schlußfolgerungen stark von HÄCKER'S (1904) bekannter Arbeit beeinflusst worden sei. Als diese erschien, hatte ich meine Untersuchung aber bereits beendet. Ich war schon damals völlig unabhängig zu meiner Auffassung gelangt. Verhehlen will ich dabei aber nicht, daß es für mich eine sehr erwünschte Unterstützung war, zu erfahren, wie schon vor mir ein in der Erforschung der Reduktionsprobleme bereits bewährter Forscher zu denselben Resultaten gelangt war, wie ich in meiner Erstlingsarbeit auf diesem schwierigen Gebiet.

Die Übereinstimmung in HÄCKER'S<sup>1)</sup> und meinen Befunden ist übrigens eine rein prinzipielle und nur in großen Zügen durchführbare. Im einzelnen sind die Vorgänge in beiden Fällen doch recht verschieden. Die Gründe aber, die mich dazu zwingen, auch für *Pyrrhocoris* denselben eigentümlichen Reduktionsmodus anzunehmen wie für *Syromastes*, sind wieder dieselben, die ich schon in meinen früheren Arbeiten angeführt habe. Einerseits ist es das Verhalten der Spindelfasern und chromatischen Verbindungsfäden, das mir zu beweisen

---

1) Neuerdings hat LERAT (1905) die Reifungserscheinungen von *Cyclops strenuus* von neuem untersucht und ist zu wesentlich andern Resultaten gekommen als HÄCKER. Er findet eine typische Präreduktion und nichts, was für die von HÄCKER beschriebene Symmixis spräche. Ich kann natürlich nicht entscheiden, welcher von beiden Forschern Recht hat. Es scheint mir auch in diesem Falle mehr Verschiedenheiten der Interpretation als der Beobachtung vorzuliegen. Wir werden also wohl abwarten müssen, bis HÄCKER sich selbst zu der Frage noch einmal geäußert hat, bevor wir ein endgültiges Urteil werden fallen dürfen.

scheint, daß es sich in den von mir untersuchten Fällen bei der 2. Reifungsteilung nicht um eine Zerlegung der Dyaden in ihre Längshälften handeln kann. Ähnliches scheint übrigens auch in der Spermatogenese anderer Insectenformen vorzukommen. So bildet z. B. PROWAZEK (1902 a) in seiner Arbeit über *Oryctes nasicornis* mehrfach doppelte Spindelfasern bei der 2. Reifungsteilung ab, ebenso WILSON (1905 a, b). Ferner erscheinen auf PROWAZEK'S Figuren die Chromosomen bei der 2. Reifungsteilung noch deutlich längsgespalten, also zweiwertig. Und WILSON gibt in mehreren Fällen wenigstens doppelte chromatische Fäden während der Anaphasen an. Auch das könnte ich zugunsten meiner Auffassung deuten. Gegen sie ließe sich allerdings anführen, es sei ungewöhnlich und mit den herrschenden Ansichten schwer vereinbar, daß Dyaden und somit auch Chromosomen der Quere nach halbiert werden. Eine wirkliche Schwierigkeit liegt hierin aber nur, solange man das Chromosom als ein einheitliches Gebilde auffaßt. Aber es hat ja WEISMANN (1892) schon vor langer Zeit diese Ansicht als unhaltbar nachgewiesen und gezeigt, daß wir in dem Chromosom noch nicht das Id zu sehen haben, sondern erst den Idanten, also einen Komplex von mehreren oder zahlreichen gleichwertigen, wenn auch individuell verschiedenen Vererbungsträgern. Die WEISMANN'SCHE Auffassung, daß so jedes Microsom bereits der Träger der gesamten durch ein Chromosom repräsentierten Erbmasse ist, hat unterdessen in soviel Tatsachen eine Stütze gefunden, daß wir sie wohl als die richtige betrachten dürfen. Tun wir das, so fällt aber die ganze Schwierigkeit, die in der queren Halbierung von Chromosomen liegt, fort. Denn die Microsomen, die allein als geschlossene Einheiten zu betrachten sind, werden ja auch bei meinem Reductionsmodus nicht zerteilt, sondern bleiben intakt.

Für die Richtigkeit meiner Deutung kann ich noch ins Feld führen, daß der Symmixis auch eine gute, klar erkennbare biologische Bedeutung beigelegt werden kann. Wir wissen jetzt wohl mit Sicherheit, daß das Wesen der Befruchtung, und damit auch der Reductionerscheinungen, in der Herbeiführung der Amphimixis zu suchen ist, in der Vermischung der elterlichen Keimplasmen im Keim des kindlichen Organismus. Durch die Symmixis aber wird dieser Zweck in besonders vollkommener Weise erreicht. Statt wie gewöhnlich 2, werden durch sie 4 verschiedene Erbmassen bei der Befruchtung vereinigt. Damit wird die Variationsmöglichkeit erhöht und der Selektion ein reicheres Material zugeführt. Es kann des-

halb in dieser Erscheinung ein Fortschritt gegenüber den andern Reductionstypen erblickt werden. Speziell in den von mir untersuchten Fällen ist es sehr wohl denkbar, daß sich aus der einfachen Präreduction, wie sie bei andern Hemipteren vorkommt, durch Vermittlung der kreuzförmigen und ähnlichen Figuren die Postreduction mit Symmixis entwickelt hat.

Daß Deutungen, wie HÄCKER und ich sie versucht haben, nicht so ganz aus der Luft gegriffen sind, geht aus interessanten Betrachtungen hervor, die A. u. K. SCHREINER (1905), noch ohne Kenntnis meiner Arbeiten und, wie es scheint, auch ohne Beeinflussung durch HÄCKER'S Theorie, mitgeteilt haben. Nachdem sie die Reifungserscheinungen der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* als Präreduction mit vorhergehender paralleler Conjugation der Chromosomen beschrieben haben, weisen sie darauf hin, daß auch andere Auffassungen möglich seien und mit den tatsächlichen Beobachtungen in Einklang stünden. Schon für die 1. Reifungsmitose geben sie zu, daß diese entgegen der von ihnen vertretenen Deutung als Äquationsteilung angesprochen werden könnte, und fahren dann folgendermaßen fort: „Was nun die zweite Reifungsteilung betrifft, so könnte man sie nach der eben angeführten Deutung der ersten Reifungsteilung entweder als eine Reductionsteilung, die die in Synapsis conjugierenden, in der ersten Reifungsteilung längsgeteilten Einzelchromosomen von einander trennte, ansehen, so wie SUTTON (1902) diese Teilung bei *Brachystola* auffasst. Oder man könnte auch diese Teilung als eine Äquationsteilung der in Synapsis conjugierenden Chromosomen auffassen, indem man dann annehmen müsste, dass diese in der Prophase der zweiten Teilung wieder mit einander verklebt würden, und dass sowohl die während dieser Teilung ab und zu sichtbare, ganz schwache Längsfurche der Chromosomen als auch die in den jungen Spermatiden in einigen Fällen sichtbare Ringbildung der Chromosomen, die wir in unserer Schilderung der Spermienbildung genauer erwähnen werden, auf die Vereinigung der Chromosomen in Synapsis zurückzuführen wäre. Nach dieser letzteren Auffassung der Reifungsteilungen sollten sie also beide Äquationsteilungen darstellen. Die Reduction der Chromosomen an Zahl wäre auf eine Vereinigung der homologen Chromosomen in Synapsis zurückzuführen, die Bedeutung der Reifungsteilungen wäre einfach die, dass die Masse des Chromatins (und Linins) durch dieselben auf die Hälfte von der eines Normalkerns herabgesetzt wurde (HERTWIG, BRAUER). Die Chromosomen der Spermatiden wären also wie die

der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte zusammengesetzt. Die vier aus einer Spermatocyte hervorgegangenen Spermatiden wären identisch.“ Also auch bei einem Vertebraten lassen sich die Reifungsprozesse, ohne den Tatsachen Zwang anzutun, so deuten, daß das Endresultat dasselbe ist, wie es HÄCKER für *Cyclops* postuliert, und ein ganz ähnliches, wie ich es für die von mir untersuchten Hemipteren beschrieben habe.

Gewiß kann man alle diese Fälle auch in anderer Weise interpretieren. Wenn man geneigt ist, dem Verhalten der Spindelfasern und chromatischen Verbindungsfäden keinerlei Gewicht beizulegen; wenn man die Zweiwertigkeit der Chromosomen auch bei der 2. Reifungsteilung für nur scheinbar erklärt; wenn man die charakteristischen kreuzförmigen und ähnlichen Figuren für rein zufällige Bildungen hält, die keiner Erklärung bedürfen: dann lassen sich die Reifungserscheinungen von *Syromastes* und *Pyrrhocoris* allerdings auch als Präreduction auffassen. Um nicht wieder mißverstanden zu werden, will ich ausdrücklich hervorheben, daß es mir vollkommen fern liegt, meine Befunde zu verallgemeinern. Ich gebe die Möglichkeit vollkommen zu, daß die Reduction sich bei andern Insecten, sogar bei andern Hemipteren, anders vollziehe als bei meinen Objekten. Ich fühle mich nicht berechtigt, die bestimmten Angaben anderer Forscher direkt in Zweifel zu ziehen, ohne wirklich zwingende Gründe. Ich möchte im Gegenteil ausdrücklich davor warnen, alle bisherigen Befunde unter ein Schema zu bringen, wie es MONTGOMERY (1905) und GRÉGOIRE (1905) versuchen. Ganz gewiß ist es als bedeutender Fortschritt aufs Freudigste zu begrüßen, daß im Lauf der letzten Jahre endlich die Ansichten der verschiedenen Erforscher des Reductionsproblems beginnen sich zu klären und in Einklang zu kommen. Der wesentliche Erfolg, den die neuesten Untersuchungen gebracht haben, liegt doch aber darin, daß wir jetzt endlich das Wesen der Reifungserscheinungen erkannt haben in der Selbständigkeit und dem gegenseitigen Verhalten der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, und daß jetzt endlich der Widerstand gegen die Existenz wirklicher qualitativer Reduction aufgegeben wird, sowohl von zoologischer als namentlich auch von botanischer Seite. Wollte man aber jetzt alle Tiere und Pflanzen in bezug auf die Chromatinreduction unter ein Schema subsumieren, so wäre damit die Erforschung des Problems überhaupt abgetan und ein weiterer Fortschritt nicht möglich.

Daß die Vorgänge bei den Reifungsteilungen in der Tat große Verschiedenheiten darbieten, beweist ferner die Entdeckung eines völlig neuen Reductionsmodus durch GOLDSCHMIDT (1905) und PRANDTL (1905). Beide Forscher, der eine für einen Trematoden *Zoogonus mirus*, der andere für ein ciliates Infusor, *Didinium*, beschreiben, daß bei der 1. Reifungsteilung die Chromosomen längsgespalten werden (aa, bb, cc, dd etc. in a, b, c, d etc., a, b, c, d etc.) und daß die 2. Teilung einfach je eine Hälfte der vorhandenen Chromosomen auf jeden Tochterkern verteilt (a, c etc. und b, d etc.). Von einer vorhergehenden Conjugation ist nichts zu bemerken. Wir haben hier also zum erstenmal den Reductionsmodus in möglichster Einfachheit verwirklicht, den WEISMANN zuerst theoretisch ausgerechnet hatte und der seit Jahren immer als unmöglich hingestellt wurde. Da sich dieser denkbar einfachste Modus einerseits bei einem Protozoon findet, andererseits bei *Zoogonus*, der, ähnlich wie *Polystomum*, sehr primitive Kernverhältnisse aufweist, so ist GOLDSCHMIDT nicht im Unrecht, wenn er ihn als Primärtypus bezeichnet. Da auch die Reductionstypen nicht jeder für sich erschaffen sind, sondern wie alles in der organischen Welt sich aus niedern Anfängen haben entwickeln müssen, so dürfen wir in dem Primärtypus vielleicht wirklich den Urtypus sehen, aus dem sich die andern nach verschiedenen Richtungen entwickelt haben. Die Konjunktion der Chromosomen in den Prophasen der 1. Reifungsteilung kann dabei gegenüber dem Primärtypus einen wichtigen Fortschritt bedeuten. Sie macht den ganzen Teilungsapparat zu einem viel exakteren. Vor allem muß sie da von Wichtigkeit sein, wo wir im Kern qualitativ verschiedene Chromosomen annehmen müssen wie bei vielen Insecten und auch bei den Echinodermen nach BOVERI'S (1902) bekanntem Experiment. Denn in solchen Fällen bewirkt es die Conjugation, daß immer sämtliche Chromosomenformen in jeden Tochterkern gelangen müssen. Daß die verschiedenen Arten der Symmixis ihrerseits wieder eine Vervollkommnung des einfachen Conjugations- oder Tetradentypus bedeuten können, habe ich schon oben gezeigt. Ich will diese Hypothese eines „Stammbaums“ der verschiedenen Reductionstypen hier nicht näher ausführen. Das dürfte wohl noch verfrüht sein. Bewiesen scheint mir aber durch GOLDSCHMIDT'S Entdeckung die Richtigkeit seines Satzes, daß auch in dem Erscheinungskomplex der Chromatinreduction die Mittel verschieden sind, mit denen in der Natur dasselbe Ziel erreicht wird.

## 2. Die akzessorischen Chromosomen.

So groß die Übereinstimmung in den wesentlichen Punkten der Chromatinreduction bei *Syromastes* und *Pyrrhocoris* ist, so verschieden erweisen sich bei beiden Formen in ihrem ganzen Verhalten die sogenannten akzessorischen Chromosomen. Schon ihre Zahl ist verschieden. Bei *Syromastes* enthält jede Spermatocyte 1. Ordnung 4, bei *Pyrrhocoris* nur 2. Meine Angaben über erstere Form sind von MONTGOMERY (1905) und WILSON (1905 a u. b) angefochten worden, und ich will, bevor ich auf die Verhältnisse bei meinem jetzigen Objekt eingehe, ganz kurz mich mit den genannten Forschern auseinandersetzen. Ich beschrieb, wie ich hier rekapitulieren muß, die Vorgänge bei *Syromastes* folgendermaßen. In den Spermatogonien und in den Spermatocyten 1. Ordnung finden sich 2 kleine Chromosomen. Diese verhalten sich während der Prophasen der 1. Reifungsteilung ganz wie die typischen Chromosomen. Sie bilden eine kleine Tetrade, die, wie die großen, durch die Mitose in ihre Dyaden zerlegt wird. In der 2. Reifungsteilung aber geht die kleine Dyade, als akzessorisches Chromosom, ungeteilt in den Kern der einen Spermatide über. Außerdem finden sich in den Spermatiden 2 zu einem Chromatinnucleolus vereinigte Chromosomen. Während der Synapsis der übrigen liegen sie noch isoliert an der Kernmembran, wie die ähnlichen Elemente bei *Euchistus* nach MONTGOMERY (1899 a), und es läßt sich dann feststellen, daß sie diesen an Größe gleichen. Deshalb sind sie in den Spermatogonien noch nicht von den typischen Chromosomen zu unterscheiden. Kurz vor der 1. Reifungsteilung zerfällt dann der Chromatinnucleolus wieder in seine 2 Komponenten. Diese lassen keinerlei Andeutung von Längsspaltung erkennen, sind somit noch als einwertige Elemente aufzufassen. Bei der Teilung werden sie einfach voneinander entfernt, wie das auch WILSON (1905 a) von ähnlichen Chromosomen bei andern Hemipteren angibt. In der 2. Reifungsteilung werden sie quer geteilt. Daß sich die beiden Paare von Chromosomen in der Tat so verhalten und daß nicht etwa die Komponenten des Chromatinnucleolus zugleich die akzessorischen Chromosome sind, schließe ich aus verschiedenen Beobachtungen, die ich in meinen frühern Arbeiten aufgeführt habe. Besonders beweisend ist Folgendes. Bei der 2. Reifungsteilung erweist sich das akzessorische Chromosom immer noch als längsgespalten. Und da es ungefähr die halbe Größe der andern Dyaden hat, kann es nur den beiden ursprünglichen kleinen Chromosomen ent-

sprechen. Neben ihm findet sich aber in der Äquatorialplatte der Spermatocyte 2. Ordnung noch ein kleines ungespaltenes Element. Dieses kann wiederum nur vom Chromatinnucleolus herkommen. MONTGOMERY (1905) hält mir nun entgegen, es widerspreche allen sonstigen Beobachtungen, daß Chromosomen eines Kerns sich bei der 1. Reifungsteilung verschieden verhalten. Die Analoga hierfür haben unterdessen bereits WILSON (1905a) und McCLUNG (1905) erbracht. Aus meinen Beobachtungen zog ich folgende Schlußfolgerungen. Die ungeteilt als akzessorisches Chromosom in eine Spermatide übergehende Dyade kommt an Größe jetzt den Teilstücken der übrigen Tetraden gleich, die nach meiner Auffassung ja durch die 2. Reifungsteilung der Quere nach halbiert wurden. Wenn nun, wie ich annehme, die längsgespaltenen Elemente zu je einem Chromosom des Spermatozoons werden, so muß das akzessorischen Chromosom in der nächsten Generation als normal großes wiedererscheinen. Die anfangs im Chromatinnucleolus vereinigten Chromosomen dagegen werden, ohne während der Prophasen an Größe zuzunehmen, in der 2. Reifungsteilung halbiert, besitzen nach dieser also nur die halbe anfängliche Größe. Sie treten in der folgenden Generation demgemäß als kleine Chromosomen auf. Von den 4 abweichenden Chromatinelementen werden während der Reifungsprozesse immer 2 nur längs- und 2 nur quergeteilt, während die typischen beide Teilungen durchmachen. Die beiden Paare von abweichenden Chromosomen wechseln dabei untereinander ab. Wenn das eine den einen Teilungsschnitt vollzieht, absolviert das andere den andern. Daß sich an diesem Wechsel nicht immer dieselben Chromosomen beteiligen, sondern immer neue in diesen merkwürdigen Turnus eintreten — d. h. daß nicht bestimmte Chromosomen, sondern beliebige von den typischen jedesmal den Chromatinnucleolus bilden und so den ganzen Reigen beginnen — habe ich selbst als unwahrscheinlich hingestellt und nur als immerhin möglichen Fall erwähnt, um allen Eventualitäten gerecht zu werden. Wenn MONTGOMERY (1905) also darauf einen Vorwurf gegen mich gründet, so trifft mich dieser keineswegs. Auch WILSON (1905a) hält die von mir geschilderten Vorgänge für höchst unwahrscheinlich. Auffallend sind sie ja allerdings, aber WILSON hat bei seinem Untersuchungsmaterial ebenfalls sehr ungewöhnliche Erscheinungen beobachtet, z. B. das Conjugieren von ungleich großen Chromosomen nach der 1. Reifungsteilung. Es scheint daher, daß für das Verhalten akzessorischer Chromosomen die Grenzen des Wahrscheinlichen recht

weit gesteckt werden dürfen. Inwiefern meine Schlüsse ein Stein des Anstoßes (a stumbling block) für die Individualitätstheorie sein sollen, ist mir gänzlich unerfindlich.

Bei *Pyrrhocoris* verhalten sich die akzessorischen Chromosomen viel einfacher als bei *Syromastes*. Sie bilden während der Prophasen der 1. Reifungsteilung einen Chromatinnucleolus und lassen außer einer nicht ganz geringen Größenzunahme keine Veränderungen konstatieren. Ihre dauernde Selbständigkeit gegeneinander gibt sich auf manchen Stadien in einer deutlichen Zweiteiligkeit des Chromatinnucleolus zu erkennen. Diese ist immer nachzuweisen, wenn sich die beiden Chromosomen zur 1. Reifungsteilung aufstellen. Dieser Umstand ermöglicht es auch, ihren Teilungsmodus mit Sicherheit festzustellen. Durch die 1. Teilung werden sie der Quere nach halbiert. In den Anaphasen bleiben sie vereinigt und gehen bei der 2. Reifungsteilung ungeteilt in eine Spermatide über. Da sie im einzelnen genommen nicht längsgespalten, sondern durchaus einheitliche Elemente sind, ist nach der queren Halbierung durch die 1. Reifungsmitose eine weitere Teilung nicht mehr möglich. Bemerkenswert ist noch der Umstand, daß sie, wie im speziellen Teil dargetan, auch in den Spermatogonien nicht an der Bildung des Kerngerüsts teilnehmen, sondern bereits Chromatinnucleoli bilden. Das ist bei *Syromastes* nicht der Fall. Eine Andeutung eines solchen Verhaltens findet sich aber bei *Anasa* nach PAULMIER (1899). Bei dieser Form finden sich im Kerngerüst der Spermatogonien 2 dichtere, wolkige Ansammlungen (hazy masses) von Chromatin. PAULMIER glaubt in ihnen bereits die akzessorischen Chromosomen erkennen zu dürfen. Durch meinen Befund bei *Pyrrhocoris* gewinnt seine Annahme an Wahrscheinlichkeit.

Ich habe bis jetzt den hergebrachten Ausdruck „akzessorisches Chromosom“ für alle abweichenden Chromatinelemente benutzt. MONTGOMERY (1901, 1904, 1905) und WILSON (1905 b) haben neuerdings, um Konfusionen zu verhindern, eine Sonderung der verschiedenen Formen in einzelne Kategorien vorgenommen. WILSON unterscheidet deren 3: Microchromosomen, Idiochromosomen und heterotropische Chromosomen. Da aber von den Definitionen dieser 3 Gruppen keine einzige ganz für die von mir beobachteten Gebilde zutrifft, so will ich ihnen vorläufig den alten Namen belassen, der ziemlich inhaltslos ist und daher keinerlei Deutung vorwegnimmt.

Die biologische Bedeutung aller dieser Heterochromosomen, wie MONTGOMERY sie nennt, scheint mir noch immer recht rätselhaft.

Von den bis jetzt vorgebrachten Versuchen für ihre Erklärung scheint mir keine ganz überzeugend zu sein. Am ehesten möchte ich mich MONTGOMERY (1901, 1904, 1905) anschließen, der in ihnen Chromosomen sieht, die im Begriff sind, zu Grunde zu gehen und im Laufe der Generationen aus den Kernen der betreffenden Tierformen zu verschwinden, wodurch dann eine Herabsetzung der Normalzahl eintreten würde. Ähnlich ist PAULMIER'S Auffassung. Er will in den akzessorischen Chromosomen die Vererbungsträger solcher Artcharaktere sehen, die im Schwinden begriffen sind. Es läßt sich nicht leugnen, daß für derartige Hypothesen manche Tatsachen sprechen. In der Tat unterscheiden sich die akzessorischen Chromosomen von typischen durch einen auffallenden Mangel an Aktivität während verschiedener Stadien. Sie scheinen nicht mehr ordnungsgemäß zu funktionieren. Nimmt man dazu die große Variabilität in ihrem Verhalten bei verschiedenen, oft nahe verwandten Species, so kann man zugeben, daß sie etwas vom Charakter rudimentärer Organe an sich haben. Und solche kann es natürlich ebenso in der Zelle geben wie am Metazoenkörper. Manche Schwierigkeiten stehen dieser Auffassung immerhin noch gegenüber. Vor allem scheint mir ein prinzipielles Bedenken hier in Betracht zu kommen. Verschiedene Normalzahlen treffen wir bei den einzelnen Arten nicht nur innerhalb der einen Klasse der Insecten und der wenigen andern, wie Myriopoden und Araneinen, bei denen gleichfalls akzessorische Chromosomen vorkommen, sondern ganz allgemein bei allen Tierstämmen. Und nach der Descendenztheorie müssen wir doch auch bei diesen annehmen, daß die Arten in Umbildung begriffen sind und damit auch in vielen Fällen die Normalzahlen. Wenn wir nun sehen, daß bei den Insecten akzessorische Chromosomen sehr weit verbreitet sind, ja in manchen Ordnungen vielleicht in den Spermatocyten keiner einzigen Species fehlen, sie dagegen bei vielen Tiergruppen nie vorzukommen scheinen, so erscheint es nicht gerechtfertigt, eine ganz allgemeine Erscheinung, wie die Änderung der Normalzahl der Chromosomen, auf spezielle Einrichtungen zurückzuführen, die sich nur bei wenigen Tierklassen vorfinden, welche zu dem in der Hauptsache alle einem Tierstamm angehören. Ich glaube eher, daß das akzessorische Chromosom durch ganz bestimmte biologische Eigentümlichkeiten wird erklärt werden müssen, die sich vornehmlich bei Insecten und andern Arthropoden finden.

Interessanter, aber auch gewagter, sind die Versuche, die

akzessorischen Chromosome für die Geschlechtsbestimmung verantwortlich zu machen. Bekanntlich war McCLUNG (1902) der Erste, der diese Hypothese aufstellte. Er nimmt an, daß die im Besitz des akzessorischen Chromosoms befindliche eine Hälfte der Spermatozoen bei der Befruchtung das Ei zur Hervorbringung eines männlichen Organismus befähige, die chromatinärmere dagegen nicht. Ich habe schon in meiner frühern Arbeit (1904 b) darauf hingewiesen, daß diese Annahme höchstens bei einem Teil der Insecten zutreffen kann. Denn nach McCLUNG's Hypothese muß ein Ei, das ein männliches Individuum hervorbringen soll, unter allen Umständen befruchtet sein. Ein parthenogenetisches Ei, in das ja kein akzessorisches Chromosom hineingelangt sein kann, könnte also nur Weibchen liefern. Bei manchen Insectenordnungen, Orthopteren und Lepidopteren, sprechen in der Tat die Erfahrungen über die Entwicklung unbefruchteter Eier für McCLUNG, bei andern aber, namentlich Hymenopteren und Aphiden, dagegen. Allerdings muß zugegeben werden, daß gerade bei diesen ein akzessorisches Chromosom noch nicht nachgewiesen ist. McCLUNG scheint übrigens seine Hypothese selbst nicht mehr aufrecht zu halten. Wenigstens kommt er in seiner neuesten Arbeit nicht mehr darauf zurück.

In Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmung will auch WILSON (1905 b u. c) das akzessorische Chromosom bringen, aber in genau entgegengesetzter Weise wie McCLUNG. WILSON hat die auffallende Entdeckung gemacht, daß bei einer Reihe von Hemipteren sowohl Soma- als Keimzellen bei weiblichen Tieren immer ein Chromosom mehr enthalten als bei männlichen derselben Art. Bei einigen andern Formen derselben Ordnung ist die Zahl der Chromosomen in beiden Geschlechtern zwar dieselbe, aber die männlichen Zellen enthalten ein kleines Element, dem in den weiblichen ein bedeutend größeres entspricht.<sup>1)</sup> Bei der 1. Gruppe fand sich in der Spermatogenese

---

1) Es liegt mir fern, die Richtigkeit von WILSON's merkwürdiger Beobachtung anzufechten. Nur gegen die von ihm beliebte Verallgemeinerung seiner Befunde möchte ich mich wehren. WILSON hat nach PAULMIER's Originalpräparaten festgestellt, daß auch bei *Anasa tristis* die Zahl der Chromosomen in den Zellen beider Geschlechter verschieden ist, und glaubt sich zu dem Schlusse berechtigt, daß alle frühern Autoren falsch gezählt haben. Ich habe meine Zählungen in genau derselben Weise vorgenommen wie WILSON. Ich habe auf meinen Präparaten von Hoden und Eiröhren die Äquatorialplatten ausgewählt, die ein einwandfreies Resultat versprochen, d. h. diejenigen, in denen alle Chromosomen

ein akzessorisches Chromosom, das nur der einen Hälfte der Spermatischen zugeteilt wird. Bei der 2. Gruppe treten 2 akzessorische Chromosomen auf, 1 größeres und 1 kleineres. Von den Spermatozoen erhält jede Hälfte eins, sie unterscheiden sich also durch den Besitz von verschiedenen großen Chromosomen. Bei der Befruchtung muß dann natürlich in der 1. Gruppe von Arten ein Teil der Eier 1 Chromosom mehr zu denen des weiblichen Vorkerns hinzubekommen. Und aus diesen Eiern sollen nach WILSON weibliche Tiere hervorgehen, aus den andern männliche nach dem Schema:

$$\text{Ei } \frac{n}{2} + \text{Spermatozoon } \frac{n}{2} = n (\text{♀}).$$

$$\text{Ei } \frac{n}{2} + \text{Spermatozoon } \frac{n}{2} - 1 = n - 1 (\text{♂}).$$

Bei der 2. Gruppe von Tieren würden die Furchungskerne immer die gleiche Zahl von Chromosomen enthalten, aber in den weiblich prädestinierten Eiern würde ein großes einem kleinen der männlich prädestinierten entsprechen. Der Vergleich dieser Verhältnisse mit den in den somatischen Zellen festgestellten Zahlen ist so frappant, daß sich auf den ersten Blick gar nicht an der Beweiskraft von WILSON'S Schlußfolgerungen zweifeln läßt. Und doch stehen ihr schwerwiegende Bedenken gegenüber, sobald wir das cytologische Gebiet verlassen und uns die biologischen Tatsachen ins Gedächtnis zurückrufen. Für solche Formen, bei denen parthenogenetische Eier ausnahmslos Weibchen ergeben, könnte WILSON'S Hypothese zutreffen. Denn auf welchem Weg hier auch die Erhaltung oder Wiederherstellung der Normalzahl in den Eikernen vor sich geht, es ist anzunehmen, daß die Chromosomen in der „weiblichen“ Zahl vorhanden sein werden. Wie steht es aber mit dem bei den Insecten so weit verbreiteten gelegentlichen Hermaphroditismus? Nach der Theorie müßte bei einem halbierten Zwitter in der einen Körperhälfte die männliche, in der andern die weibliche Normalzahl vorwalten. Selbst wenn man das Vorhandensein von verschiedenen Chromosomenzahlen in den Zellen eines und desselben

---

frei und durch Zwischenräume getrennt lagen. Ich habe sie mit der Camera gezeichnet und dann erst gezählt. Ich habe jedesmal über 20 Äquatorialplatten so untersucht und zwar am Anfang meiner Arbeiten, als ich die Zahlenverhältnisse in den Spermatozyten noch gar nicht kannte und mithin völlig unbefangen war. Bemerken will ich noch, daß es bei einer solchen Zählmethode entschieden leichter ist, ein Chromosom zu übersehen, als eins zu viel zu zählen.

Organismus ruhig hinnehmen wollte, so müßte man doch ganz sonderbare Zellteilungsvorgänge bei der Entwicklung eines solchen Wesens annehmen. Es müßten etwa bei den ersten Furchungen abnorme Mitosen vorkommen, bei denen Tochterzellen von verschiedener Chromosomenzahl resultieren. Noch unwahrscheinlicher wird es aber, wenn wir an die sogenannten gemischten Zwitter denken, bei denen männliche und weibliche Charaktere auf allen Körperteilen und in denselben Organen und Geweben durcheinander vorkommen. Hier müßten die Vorgänge, die zur Bildung von Zellen mit verschiedener Chromosomenzahl führen, nicht nur in den ersten Furchungen vorkommen. Sie müßten sich auf einen großen Teil des Verlaufs der ganzen Entwicklung erstrecken, um z. B. zu bewirken, daß gewisse Teile der Cuticula ein Nebeneinander männlicher und weiblicher Färbungscharaktere aufweisen. Denn hier handelt es sich doch um Zellen, die erst in verhältnismäßig späten Entwicklungsstadien durch Teilung aus gemeinsamen Mutterzellen hervorgegangen sind. Bei hermaphroditischen Insecten können sich übrigens sogar in den Geschlechtsorganen männliche und weibliche Eigenschaften in „völliger Durcheinandermengung“ vorfinden, wie v. SIEBOLD'S Untersuchungen an den Zwitterbienen aus dem berühmten EUGSTER'Schen Stock gezeigt haben.<sup>1)</sup> So bestechend daher WILSON'S Theorie anscheinend ist, um so bedenklicher sind ihre Konsequenzen. Mir scheint es noch immer das Wahrscheinlichste zu sein, daß alle Spermatozoen, denen das akzessorische Chromosom fehlt, vielleicht auch die, welche statt eines großen ein kleines enthalten, überhaupt nicht fähig sind, eine wirkliche Befruchtung auszuüben. Daß somit die Hälfte aller gebildeten männlichen Keimzellen zu Grunde geht, bietet keine Schwierigkeit. Wir wissen ja längst, daß bei den Insecten, im Gegensatz zu andern Tieren, Polyspermie eine weit verbreitete Erscheinung ist. Und HENKING (1891) hat bereits nachgewiesen, daß auch polysperm besamte Eier einer normalen Entwicklung fähig sein müssen. Auch finden sich an vielen Insecteneiern höchst eigentümliche Micropylen, deren Bau sich am besten erklären läßt als Einrichtungen, die direkt den Zweck haben, Polyspermie zu ermöglichen.

---

1) Ich zitiere nach DALLA TORRE u. FRIESE (1899).

### 3. Sind die Spermatozoen als doppelkernige Zellen aufzufassen?

Die neuern Forschungen, namentlich die Arbeiten von SCHAUDINN (1903, 1904, 1905), LÉGER (1904) und PROWAZEK (1903, 1904 a u. b), haben uns darüber belehrt, daß der schon seit langem von den ciliaten Infusorien bekannte Kerndualismus, die Existenz von generativem und somatischem Kern in einem Individuum, bei den Protozoen weit verbreitet ist und in verschiedener Form vielleicht allen Vertretern des Stamms zukommt. GOLDSCHMIDT (1904) hat dann versucht, diese Anschauung auch auf die Metazoen zu übertragen. Namentlich in Drüsen- und andern lebhaft funktionierenden Gewebszellen glaubt er neben dem längst bekannten, von ihm als hauptsächlich generativ aufgefaßten Kern noch einen zweiten somatischen nachweisen zu können, meist in Form eines Chromidialapparats.

GOLDSCHMIDT's Arbeit ist in ihren Konsequenzen von so weittragender Bedeutung für die ganze Zellenlehre, daß es geboten erscheint, bei jeder cytologischen Arbeit seine Theorie zu berücksichtigen und auf ihre Tragkraft zu prüfen. Zu den von GOLDSCHMIDT als somatischer Kernapparat in Anspruch genommenen Strukturen im Zellplasma gehören auch die Pseudochromosomen, Mitochondrien etc. in den männlichen Geschlechtszellen. Auch bei *Pyrrhocoris* finden sich, wie ich im speziellen Teil mitgeteilt habe, Pseudochromosomen in den Spermatozyten, und es ergibt sich daher die Frage, ob wir sie als Andeutung für die Doppelkernigkeit der Zelle auffassen dürfen. Ich glaube zeigen zu können, daß sie in unserm Fall diese wichtige Bedeutung nicht haben können.

Ich will fürs erste ganz davon absehen, daß sie keine konstante Erscheinung zu bilden scheinen. Ich habe sie nur in 2 Hoden, und auch in diesen nicht in allen Follikeln auffinden können. Auch bei andern Tieren. z. B. bei *Proteus* nach HEIDENHAIN (1900), scheinen die Pseudochromosomen ein mehr gelegentliches Vorkommen zu sein. Doch wenn man sie auch als normale Erscheinung auffassen wollte, so wäre erst noch zu beweisen, daß sie wirklich aus Chromatin bestehen. Ich habe sie nur mit Eisenhämatoxylin nachweisen können, das ganz gewiß kein echter Kernfarbstoff ist, sondern die verschiedensten Zellbestandteile, z. B. chromatinfreie Nucleolen, färbt. Aber wenn sie sich auch genau so färbten wie echte Chromosomen, so wäre auch das noch kein zwingender Beweis für ihre Kernnatur. Chromatin ist doch nicht jeder sich in bestimmter Weise färbende

Bestandteil der Zelle, sondern per definitionem: färbbare Kernsubstanz. Es müßte also erst die Herkunft der Pseudochromosomen aus dem Kern nachgewiesen werden. Nun liegen sie zwar bei ihrem ersten Auftreten dicht an der Kernmembran. Daß sie aber durch diese in das Plasma der Spermatocyte gelangt sind, läßt sich nicht beweisen. Sie können ebensogut unter Einwirkung der physiologischen Tätigkeit des Kerns im Plasma neu entstanden sein. Doch will ich immerhin die Möglichkeit zugeben, daß sie wirklich aus dem Kern stammen. Aber selbst dann dürfen wir die Pseudochromosomen noch nicht ohne weiteres als 2. Kern auffassen und etwa mit dem Macronucleus der Infusorien vergleichen. Denn dieser wird nachweislich jedesmal durch eine echte Mitose vom Micronucleus gebildet, ist also auch seiner Herkunft nach ein wirklicher Kern, der sich erst am Ende seiner Tätigkeit in Chromidien auflöst. Die sonstigen bei Protozoen vorkommenden vegetativen Chromidien, wie z. B. die von HERTWIG (1904) in hungernden und überfütterten Actinosphären beobachteten, treten allerdings einfach aus dem Kern aus, wie GOLDSCHMIDT das auch für Pseudochromosomen, Mitochondrien etc. annimmt. Sie sind aber rein degenerative Erscheinungen und deshalb nicht einem 2. Zellkern äquivalent zu setzen.

Aber auch das weitere Verhalten der Pseudochromosomen von *Pyrrhocoris* spricht sehr dagegen, ihnen überhaupt eine wichtige Rolle bei der Spermatogenese beizumessen. In beiden Reifungsmitosen kann ihre Masse in sehr verschiedener Weise verteilt werden. Oft erhält allerdings jede Tochterzelle ungefähr gleich viel von ihnen. In andern Fällen aber gelangen sämtliche Pseudochromosomen in eine Spermatocyte 2. Ordnung oder eine Spermatide. Ihre ganze Funktion besteht darin, daß sie sich an der Bildung des Nebenkerns beteiligen. Dieser kann aber auch in ganz normalen Spermatiden desselben Follikels ganz frei von Pseudochromosomen sein. Eine wirklich wesentliche Bedeutung haben sie also in unserm Fall für die Spermatogenese jedenfalls nicht und können daher auch nicht als Kernäquivalent aufgefaßt werden.

Auch das akzessorische Chromosom hat GOLDSCHMIDT als somatischen, neben dem propagatorischen bestehenden, Kern zu deuten gesucht. Er stützt sich dabei besonders auf die allerdings auffallende Tatsache, daß es nach SUTTON (1900, 1902) bei *Brachystola* während der Ruhestadien einen besondern kleinen Kern mit eigener Membran bildet. Dieses Verhalten ist aber bis jetzt bei keinem andern Insect nachgewiesen worden, bildet also eine Besonderheit

dieser einen Art und vielleicht ihrer nächsten Verwandten. Zu Verallgemeinerungen und als Stütze für umfassende Theorien läßt sich deshalb SURTON'S Befund sicher nicht verwenden, so interessant er an sich ist. Überhaupt scheint es mir richtiger, die akzessorischen Chromosomen, die doch selbst noch sehr genauerer Untersuchung bedürftig sind, bei der Aufstellung allgemeiner Theorien vorläufig aus dem Spiel zu lassen. Sonst gelangt man leicht dazu, Unbekanntes durch Unbekanntes zu erklären, womit der Wissenschaft wenig gedient ist.

Dagegen ließe sich in anderer Weise schon jetzt ein Kern-dualismus in den männlichen Geschlechtszellen der Metazoen begründen. SCHAUDINN (1905) hat darauf hingewiesen, daß sich das Centriol der Metazoenzelle sehr wohl mit dem Zentralkorn der Protozoen vergleichen lasse. Dieses hat sich aber durch die neuere Protozoenforschung, namentlich durch mehrere Arbeiten SCHAUDINN'S selbst und PROWAZEK'S, als unzweifelhafter Kern herausgestellt, der durch echte Mitose von andern Kernen abstammt. Und wenn SCHAUDINN (1905) meint, am meisten Aufschluß über die eventuelle Gleichwertigkeit von Zentralkörper und Centriol könne die Spermatogenese der Metazoen uns schaffen, so wird man ihm damit unbedingt beipflichten dürfen. Bei Trypanosomen und Flagellaten teilt sich bekanntlich das Zentralkorn, und das eine Teilkorn wird zum Blepharoplasten: es bildet die Zentralgeißel. Ganz dasselbe sehen wir in der Spermatogenese vieler Metazoen. Das Centriol teilt sich, und aus dem einen der beiden Tochtercentriolen wächst der Achsenfaden aus, der doch im wesentlichen auch eine Geißel ist. Die große Ähnlichkeit der Spermatozoen mit Flagellaten und Trypanosomen ist ja auch schon längst erkannt worden. Etwas anders übrigens, als es gewöhnlich beschrieben wird, scheint der Achsenfaden bei *Pyrrhocoris* zu entstehen. Hier wächst er nicht aus dem distalen Centriol aus, sondern geht aus einer Art von Centrodosome hervor, die sich durch Auseinanderrücken in die Länge zieht. Doch gibt es auch hierfür ein Analogon bei den Protozoen. Ganz auf demselben Wege wird nämlich die Saumgeißel der Ookineten von *Trypanosoma lewisi* nach PROWAZEK (1905) gebildet. Die Übereinstimmung zwischen Flagellaten und Spermatozoen ist in der Tat eine so große, daß sie sich bis in feine Einzelheiten verfolgen läßt. Und nicht am wenigsten fällt dabei immer wieder die Ähnlichkeit zwischen Zentralkorn resp. Blepharoplast und Centriol auf, so daß es schon jetzt erlanbt erscheint, sie beide gleich zu setzen. Bei der

großen Übereinstimmung beider Gebilde bietet es auch keine prinzipielle Schwierigkeit, daß das Zentralkorn der Flagellaten und Trypanosomen jedesmal durch eine echte Mitose, von einem unzweifelhaften Kern aus, seine Entstehung nimmt, was beim Centriol der Spermatozoen nicht mehr der Fall ist. Dieses bildet vielmehr ein bleibendes Organell der Zelle, das zum Kern keinerlei genetische Beziehungen mehr erkennen läßt. Aber ich glaube, es läßt sich im Prinzip nichts gegen die Hypothese einwenden, daß das Centriol ursprünglich, bei den Vorfahren der Metazoen, durch Teilung eines Kerns entstand, sich später aber selbständig gemacht und seine ehemaligen Beziehungen zum propagatorischen oder generativen Kern ganz aufgegeben hat. Man könnte das damit vergleichen, daß Organe höherer Tiere phylogenetisch von bestimmten Organen ihrer Vorfahren abstammen, jetzt aber ontogenetisch ganz selbständig von anderer Grundlage aus entstehen, so daß die ursprünglichen Beziehungen nicht mehr entwicklungsgeschichtlich, sondern nur noch vergleichend anatomisch erschlossen werden können. Es scheint also eine wohl begründete Annahme zu sein, daß das Centriol der Spermatozoen als zweiter, und zwar seiner Funktion nach, als lokomotorischer Kern aufzufassen ist. Gesteht man aber die Berechtigung dieser Deutung zu, so darf man auch weiter gehen und sie auf die Centriole sämtlicher Zellen ausdehnen. Überall spielen sie ja in der Zellteilung die Rolle von Bewegungsapparaten. Da ferner das Centriol des Eies nach der Befruchtung zu Grunde geht, stammen folglich die Centriole sämtlicher Körperzellen von jenen der Spermatozoen ab, die nach der Theorie als lokomotorische Kerne erkannt sind. Dabei ist es eine interessante Tatsache, daß wenigstens in einzelnen Fällen, wie JOSEPH (1901) gezeigt hat, das Centriol auch in Gewebszellen die Fähigkeit beibehalten kann, eine Geißel zu bilden, obgleich diese hier gar keine erkennbare Bedeutung zu haben scheint. Gerade der letztere Umstand spricht dafür, daß wir es hier nicht mit einer Neubildung zu tun haben, sondern mit einem Überbleibsel oder einem Rückschlag. Die Bildung der Geißel scheint dabei ganz wie bei den Spermatozoen vor sich zu gehen. Das Centriol ist ebenfalls in ein „Diplosom“ geteilt, an dessen einem Teilstück die Geißel sitzt. Nimmt man die von SCHAUDINN (1905) angedeutete Theorie an, dann verliert auch der alte Streit seine Bedeutung, ob das Centriol aus dem Kern oder aus dem Plasma stamme. Dann ist die in manchen Fällen beobachtete Lage im Kern einfach die ursprüngliche, die noch den Zustand bei den Protozoen wiederholt. Auch das

vielumstrittene Problem der Basalkörper in Flimmerzellen könnte durch die Auffassung der Centriole als lokomotorische Kerne wieder erneutes Interesse gewinnen. Doch will ich auf diese nicht weiter eingehen. Ich bin schon so weit genug von meinem eigentlichen Thema abgeschweift.

Gießen, Zoologisches Institut, Januar 1906.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BOVERI, TH. (1902), Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), Vol. 35.
- VON DALLA TORRE, R. W. u. H. FRIESE (1899), Die hermaphroditen und gynandromorphen Hymenopteren, Innsbruck.
- GOLDSCHMIDT, R. (1904), Der Chromidialapparat lebhaft functionierender Gewebszellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
- (1905), Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus*, *ibid.*, Vol. 21, Anat.
- GRÉGOIRE, V. (1905), Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes, in: *La Cellule*, Vol. 22.
- GROSS, J. (1904a), Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren, in: Verh. 14. Vers. deutsch. zool. Ges., Tübingen.
- (1904b), Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.
- HÄCKER, V. (1904), Bastardirung und Geschlechtszellenbildung, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7, Festschr. WEISMANN.
- HEIDENHAIN, M. (1900), Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen, in: Anat. Anz., Vol. 18.
- HENKING, H. (1891), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. II. Über die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51.
- HERTWIG, R. (1904), Über physiologische Degeneration bei *Actinospaerium Eichhorni*, in: Festschr. HAECKEL, Jena.
- JOSEPH (1901), Beiträge zur Centrosomen- und Flimmerzellenfrage, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 13.
- LÉGER, L. (1904), La reproduction sexuelle chez les *Stylorhynchus*, in: Arch. Protistenk., Vol. 3.

- LERAT, P. (1905), Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*, in: *La Cellule*, Vol. 22.
- MAYER, P. (1875), Anatomie von *Pyrrhocoris apterus*, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1875.
- MCCLUNG, C. E. (1902), The accessory chromosome sex-determinant?, in: *Biol. Bull.*, Vol. 3.
- (1905), The chromosome complex in Orthoptera spermatocytes, *ibid.*, Vol. 9.
- MONTGOMERY, TH. (1897), Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of *Pentatoma*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 20.
- (1899 a), The spermatogenesis in *Pentatoma* up to the formation of the spermatid, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 14, Anat.
- (1899 b), Chromatin reduction in Hemiptera, in: *Zool. Anz.*, Vol. 22.
- (1901 a), A study of the chromosomes of the germ cells of metazoa, in: *Trans. Amer. phil. Soc.*, Vol. 20.
- (1901 b), Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera, in: *Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*, Vol. 53.
- (1905), The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes, *ibid.*, Febr. 1905.
- PRANDTL, H. (1905), Reduktion und Karyogamie bei Infusorien, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 25.
- PROWAZEK, S. (1902 a), Spermatologische Studien, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 13.
- (1902 b), Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese, in: *Zool. Anz.*, Vol. 25.
- (1903), Flagellatenstudien, in: *Arch. Protistenk.*, Vol. 2.
- (1904 a), Die Entwicklung von *Herpetomonas*, in: *Arb. kais. Gesundheitsamt*, Vol. 20.
- (1904 b), Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten, *ibid.*, Vol. 21.
- (1905), Studien über Säugetiertrypanosomen, *ibid.*, Vol. 22.
- SCHAUDINN, F. (1903), Untersuchungen über die Fortpflanzungen einiger Rhizopoden, *ibid.*, Vol. 19.
- (1904), Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*, *ibid.*, Vol. 20.
- (1905), Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen, in *Verh. 15. Vers. Deutsch. zool. Ges.*, Breslau.
- SCHREINER, A. und K. E. (1905), Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* L., in: *Arch. Biol.*, Vol. 21.
- SUTTON, W. (1900), The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*, in: *Bull. Univ. Kansas*, Vol. 1 (Kansas Univ. Quart., Vol. 9).

- SUTTON, W. (1902), On the morphology of chromosome group in *Brachystola magna*, in: *Biol. Bull.*, Vol. 4.
- WEISMANN, A. (1892), *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung*, Jena.
- WILSON, E. (1905 a), Studies on chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 2.
- (1905 b), Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotypic chromosomes in Hemiptera, *ibid.*, Vol. 2.
- (1905 c), The chromosomes in relation to the determination of sex in insects, in: *Science (N. S.)*, Vol. 22.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Die Vergrößerung beträgt bei allen Figuren 1200:1; hom. Imm.

Tinktion der Präparate: in Fig. 4 Boraxkarmin und Bleu de Lyon, in den Figg. 35, 36, 45—48, 51, 53—56, 103, 128—131 FLEMMING's Dreifachfärbung, in allen übrigen Figuren Eisenhämatoxylin.

#### Tafel 19.

- Fig. 1—8. Spermatogonien im Rubestadium.  
 Fig. 9—10. Spermatogonien, Äquatorialplatten in Polansicht.  
 Fig. 11—16. Spermatocyten 1. Ordnung, 1. Synapsisstadium.  
 Fig. 17—20. Spermatocyten 1. Ordnung, Auflockerung des 1. Synapsisknäuels.  
 Fig. 21—26. Spermatocyten 1. Ordnung, Wachstumsstadium.  
 Fig. 27—29. Spermatocyten 1. Ordnung, Umbildung der Chromatinschleifen zu kugelförmigen Chromosomen.  
 Fig. 30—36. Spermatocyten 1. Ordnung, Auflockerung und staubförmige Verteilung des Chromatins.  
 Fig. 37—50. Spermatocyten 1. Ordnung, 2. Synapsisstadium.  
 Fig. 51—59. Spermatocyten 1. Ordnung, Bildung der Tetraden.  
 Fig. 60—61. Spermatocyten 1. Ordnung. Tetraden.  
 Fig. 62—64. Spermatocyten 1. Ordnung. Aufstellung der Tetraden zur 1. Reifungsteilung.  
 Fig. 65—66. 1. Reifungsteilung: Monasterstadien in Profilsansicht.  
 Fig. 67. 1. Reifungsteilung: Äquatorialplatte in Polansicht.  
 Fig. 68—70. 1. Reifungsteilung: Dyasterstadien in Profilsansicht.

#### Tafel 20.

- Fig. 71. 1. Reifungsteilung: Dyasterstadium in Profilsansicht.  
 Fig. 72. 1. Reifungsteilung: Tochterplatte in Polansicht.

- Fig. 73. 1. Reifungsteilung: Zellteilung.
- Fig. 74. 1. Reifungsteilung: Tochterplatte in Polansicht.
- Fig. 75. Spermatocyte 2. Ordnung: Umordnung der Chromosomen zur 2. Reifungsteilung.
- Fig. 76—78. 2. Reifungsteilung: Monasterstadium in Profilansicht.
- Fig. 79—80. 2. Reifungsteilung: Äquatorialplatte in Polansicht.
- Fig. 81—85. 2. Reifungsteilung: Dyasterstadien in Profilansicht.
- Fig. 86—90. 2. Reifungsteilung: Tochterplatten in Polansicht.
- Fig. 91—92. 2. Reifungsteilung: Zellteilung.
- Fig. 93—113. Spermatisden auf verschiedenen Stadien.
- Fig. 114—115. Querschnitte durch Nebenkern und Achsenfaden.
- Fig. 116—131. Spermatozoen.
- Fig. 132—158. Pseudochromosomen in Spermatozyten und Spermatisden.
- Fig. 132—135. Spermatozyten 1. Ordnung, 1. Synapsisstadium.
- Fig. 136. Spermatozyte 1. Ordnung, Stadium der staubförmigen Verteilung des Chromatins.
- Fig. 137. Spermatozyte 1. Ordnung, 2. Synapsisstadium.
- Fig. 138—139. 1. Reifungsteilung, Monasterstadium in Profilansicht.
- Fig. 140—141. 1. Reifungsteilung, Äquatorialplatte in Polansicht.
- Fig. 142. 1. Reifungsteilung, Monasterstadium in Profilansicht.
- Fig. 143—145. 1. Reifungsteilung, Zellteilung.
- Fig. 146. 2. Reifungsteilung, Monasterstadium in Profilansicht.
- Fig. 147—149. 2. Reifungsteilung, Zellteilung.
- Fig. 150. 2. Reifungsteilung, Äquatorialplatte in Polansicht.
- Fig. 151. Spermatisde.
- Fig. 152—153. Nebenkern.
- Fig. 154. Spermatisde.
- Fig. 155—156. Nebenkern.
- Fig. 157—158. Spermatisden.

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Anatomy of a new Species of *Nectonemertes*.

By

**Mary R. Cravens and Harold Heath**  
(Leland Stanford Jr. University, California).

With plates 21—22.

In 1893 VERRILL described, under the name *Nectonemertes mirabilis*, a remarkable nemertean taken by the U. S. F. C. Steamer Albatross off the eastern coast of the United States in water 636—1735 fath. in depth. This was made the type of a new family, *Nectonemertidae*, with the following characters: "Body broad and decidedly flattened, with thin lateral margins; head broad; neck constricted, with pair of cirriform lateral appendages; posterior extremity produced into a broad, finlike appendage. Mouth and proboscis aperture separate; intestine straight, with lobed lateral diverticula; anus at end of caudal 'fin'. Musculature, blood vascular system, and position of lateral nerves much as in typical *Hoploneurtea*. Proboscis sheath extends nearly to posterior end of body; proboscis without stylets. Ocelli wanting" (COE, 1905).

Recently JOUBIN (1904) has described another species, *N. grimaldii*, taken by the *Princesse-Alice* (Expedition of the Prince of Monaco) in the vicinity of the Azores. But one specimen was secured and, as this was not sectioned, the examination related merely to the more obvious features, such as the general shape of the head and body, the size of the cirri and the appearance of the fin. From our specimens it is at once apparent that little reliance

may be placed on such characters for, owing to the different degree of muscular contraction, the variations in our specimens are fully as great as those separating *N. mirabilis* and *N. grimaldii*. In regard to the more highly branched condition of the intestine in the last named species, this may be a specific difference but only a careful examination of the types will settle the matter.

On three occasions nemerteans, to which we give the name *Nectonemertes pelagica*, have been found entangled in the lines used by the Chinese fishermen in rock-cod fishing in Monterey Bay, California; but except in one instance the specimens had shrivelled to such an extent that practically no distinctive characters were visible save their cirri. The exception is a beautiful specimen which was taken in Nov. 1903 by TACK LEE while fishing about ten miles from shore along the line of the submerged valley where the water was said to be "very deep".<sup>1)</sup> The animal was dead but owing to the cold foggy day was unmacerated and retained its brilliant scarlet tint. VERRILL considered that *N. mirabilis* is in life probably transparent or at all events translucent since some of his specimens "even in alcohol show considerable translucency, — nearly as much as the larger species of *Sagitta*". In the present case the body is sufficiently translucent to allow some of the larger and more opaque organs to show through, the reproductive organs and the alimentary canal being especially noticeable.

Through the courtesy of Dr. W. E. RITTER two additional specimens have come into our possession which were taken by the Str. Albatross off the southern coast of California (Sta. 4393). The original color is given as flame scarlet but this was destroyed as micro-corrosive was used as a fixing agent.

The depth (2113—2259 fath.) at which these latter specimens were taken is unquestionably very much greater than that in which the first individuals were probably captured, and this inclines one to the belief that this genus may be free swimming. VERRILL has called attention to the fish-like tail possessed by these creatures and to the thin marginal fin-like membrane along the sides of the body, characters which suggest active, swimming movements. The fact that one specimen was known to have been entangled in the trawl wings and that the others had escaped mutilation, such as

---

1) Coast Survey charts show a depth, for this general locality, of 400—550 fath.

usually befalls delicate organisms captured by the dredge on the sea floor, indicates also that they had been taken at some intermediate depth. The specimen described by JOUBIN was captured by means of a vertical net lowered to a depth of 3000 meters, and as no mention is made of contact with the bottom, he is inclined with VERRILL to consider it an actively swimming species. In all of the specimens of *N. pelagica* the lateral margins of the body are produced into two thin fin-like projections, giving the animal a decided fish-like appearance. It is to be noted however that these lateral folds are not especially muscular, rather the reverse, and if they take any part in the locomotion it is very probably as a rudder.

The more important measurements of the type specimen are as follows: total length 41 mm; length of head — level of base of cirri — 4,5 mm; width of head 5,3 mm; greatest width of body 7,2 mm; length of cirri 6 mm; thickness of head 3,3 mm; thickness (average) of body 2,5 mm.

The epithelium is evidently very delicate and readily dislodged, for in two specimens it is entirely wanting and in the other it occupies but a small area on the dorsal side of the animal in the posterior part of the body (Fig. 13). Nowhere is any present on the ventral surface. From such scant material it appears that over the body generally the cells are relatively low but in the mid dorsal line, in the neighborhood of the dorsal nerve, and especially at the sides of the body their height becomes more than twice as great. In these two last named locations the component elements (Fig. 19) are clearly seen to embrace supporting cells, gland cells and interstitial cells, some of which are connective tissue.

The supporting cells are of the usual goblet shape, the stem being twice as long as the slender bowl but in the material in hand all traces of cilia have disappeared. In regions where the epithelium is low these cells become almost cubical and the stem disappears completely or becomes very short.

The gland cells consist of two types. The more conspicuous is likewise club-shaped with a narrow root-like projection extending inward to the basement membrane, while the swollen portion contains an abundance of some homogeneous secretion staining actively with logwood dyes. In the mid line such cells occur with comparative frequency, along the sides of the body they appear to be lacking completely, while in an intermediate position, where the epithelium is low, they are relatively scarce and like the cells of the foregoing

type are globular in shape. The cells of the second class where the epithelium is low are similar in form to the foregoing but where it becomes high they assume a very slender vase-like shape. At all points they are comparatively rare but may be recognized by their secretion, reddish yellow after treatment with haematoxylin, and occasionally coarsely granular though usually the granules become more or less confluent.

In the mid line and at the sides of the animal and to a very slight extent in the intermediate tract the epithelium is supplied with sense organs which are represented in a typical condition in Fig. 19. Each of these consists of an internal group of 3 or 4 cells, of thick spindle shape and composed of almost homogeneous cytoplasm containing a spherical nucleus twice the size of those of the surrounding sensory cells. These latter elements are fully 25 in number and although of essentially the same general character as the solitary sense cells scattered over the body may be distinguished from them by the more compact nucleus which stains darkly in haematoxylin. All of these elements meet at the surface at a point immediately surrounding the outer tips of the interior, possibly supporting, cells, thus giving the organ a globular form. No especial connective tissue sheath nor muscle fibres are attached to these structures, the surrounding supporting cells holding them in place, and although probably sensory no nerves have been found in their immediate neighborhood.

The basement layer, separating the epithelium from the underlying musculature, is approximately 0,0027 mm thick throughout the body generally, although owing to the development of numerous papillae (Fig. 19) serving to attach the epithelial cells, especially in the head region, it may attain a thickness twice or three times as great. Under high magnification it is clearly stratified but so far as we have been able to determine lacks any cellular elements.

The muscles of the body wall form two distinct divisions, an outer circular sheet and an inner longitudinal layer of variable thickness. The circular layer everywhere throughout the body is relatively but slightly developed (Fig. 19) and is uniformly about 0,0054 mm in thickness. In the region of the cirri, which are lateral outgrowths of the body wall, the circular muscles in the body become highly developed (Fig. 18) and extend as longitudinal muscles throughout the entire extent of each cirrus; but elsewhere there are no especial developments.

A clearly defined layer of diagonal muscles has no existence in this species. At the extreme anterior end of the animal there are indications that such fibres are present but in almost every case they may be seen to be in reality longitudinal bands, which here are considerably curved, or they are continuous with fibres attaching to the proboscis.

The longitudinal layer in the head is relatively thin (0,02 mm) but a short distance anterior to the cirri it becomes well developed dorsally and ventrally save in the mid line (Fig. 13, 16) where throughout the entire body anterior to the base of the tail it remains comparatively undeveloped. In the region of the cirri the longitudinal muscles along the sides of the body increase in thickness and become continuous with the circular muscles of the cirri (Fig. 18). Posterior to these last named organs the longitudinal muscle sheet assumes a condition of affairs represented in Fig. 13 which continues to the tail region with a few comparatively slight modifications. As the posterior end of the body is approached the fibres of the mid line become as abundant as in the adjoining regions; but on the other hand in the lateral regions, which are abruptly thinner especially posteriorly, the longitudinal fibres become reduced to a thin sheet. This is especially well shown in Fig. 16 which represents a section taken a short distance in front of the caudal peduncle. In the narrow region immediately in front of the tail fin the keel-like projection is lacking and the longitudinal layer is of uniform thickness throughout (Fig. 14). This last statement applies with equal force to the caudal fin for although the longitudinal muscles form a thinner sheet than more anteriorly they nevertheless constitute a layer of uniform thickness (Fig. 20).

Dorso-ventral fibres occur throughout the entire body. In the head they are comparatively few and slender but in the intestinal region they become somewhat more numerous and of larger size and as usual alternate with the intestinal lobes. At certain points some of their fibres attach to the oesophagus and stomach and others aid in the movements of the proboscis though this in addition to its intrinsic musculature is operated by numerous radial fibres. In the lateral margins of the body which become thin, and in the tail fin and especially in the cirri dorsoventral fibres become numerous and are frequently of considerable size.

Regarding the histology of this system little need be said. Each fibre is a single cell and contains a well developed elliptical

or spherical nucleus. These latter elements are usually placed about the middle of the cell and especially in the dorsoventral bands form conspicuous groups (Fig. 18, 20).

Concerning the cirri VERRILL writes (p. 448): "From the back part of the head, or commencement of the neck, a long, tapering cirrus arises on each side. The cirri have a thick, roundish, muscular base from which they taper to a long, slender, lash-like, often coiled tip. These organs seem to be mere extensions of the muscular walls of the body and are not hollow". This description applies closely to *N. pelagica*; the cirri are mere expansions of the body wall, and while they are not hollow in the sense of containing an open cavity their muscle layers are tubular and the small central lumen is filled with parenchyma which is continuous with that of the body. The nerves, as is more fully described in the section on the nervous system, do not pass down this axial portion but are eccentrically distributed in the outlying muscular walls.

In the head region the parenchyma is a conspicuous feature but more posteriorly in the intestinal region it becomes scant in amount. In the neighborhood of the brain several lacunae of relatively small size are developed within it and in the cirri it forms a central canal extending nearly to the free extremity. Elsewhere it constitutes a comparatively uniform feltwork supporting the organs of the body and extending in between the muscles, especially the longitudinal layer, which becomes developed into a number of conspicuous bands visible both in sections and surface views. The cell elements composing it are small, with dense nuclei, and occasionally in favorable situations may be seen to possess an irregular often stellate form.

As noted in a preceding paragraph the epithelium is lacking from the greater part of the body and it is accordingly not possible to determine if the epithelial gland cells undergo any modifications especially in the anterior end of the animal. From sections and surface views it appears certain that cephalic glands are lacking in this species and submuscular gland cells, if they exist at all, are comparatively rare. Here and there over the body, especially in the keel-like projection at the sides of the animal, minute cells occur which show a decided affinity for logwood dyes. Some of these are imbedded in the circular muscles while others extend into the superficial layers of the longitudinal bands but all are connected with the basement layer above by what appears to be a delicate duct

charged with a darkly staining secretion. In some respects these elements resemble those of the connective tissue and may in reality be such since they manifest no distinct characters when treated with the ordinary stains.

The proboscis in all of the specimens has been discharged and lost, but by means of sections it may be clearly established that it holds a position from a short distance in front of the brain to a point about 3 mm from the posterior end of the body. The rhynchodaeum is therefore relatively short, extending from the small, nearly terminal, proboscis pore slightly less than half way to the dorsal commissure. Its lining epithelium throughout has been dislodged and anteriorly the heavy basement membrane is thrown into several prominent folds which diminish the size of the lumen to a considerable degree; but in its posterior half the folds become more numerous and smaller and the cavity attains a size equal to that of the rhynchocoel shown in Fig. 7. Numerous longitudinal muscle bands, continuations of some of the bundles of the forward end of the proboscis sheath, form its walls and are intermingled with a very few diagonal fibres and radial bundles which extend outward and unite with the body wall.

In the middle regions of the body a cross section of the proboscis sheath presents the appearance represented in Figs. 11, 13. The epithelium has been dislodged at most points but where it persists its general arrangement and form are typical. The basement layer is relatively thick and homogeneous but otherwise exhibits no noteworthy characters. The layer of longitudinal muscles is thin but well defined and consists of numbers of fibres arranged into small bundles placed side by side against the basement membrane. The outlying layer of circular muscles is considerably thicker and is composed of a feltwork of fibres among which a few appear from sections to hold a circular position while the remainder are diagonal. Passing anteriorly, this condition of affairs continues to within a short distance of the brain where some of the fibres of the inner longitudinal layer become diagonal and finally merge indistinguishably with an inner circular band, which originates at this point and continues anteriorly to the rhynchodaeum. Some of the longitudinal fibres appear to be continuous with the rhynchodaeum and to a very much less extent the same is true of the outer layer of circular muscles which diminish in number in the region of the brain and at the junction of the rhynchodaeum form a relatively inconspicuous

layer, being almost wholly absent five sections posterior to the one represented in Fig. 7.

At a distance of about one third the length of the animal from the hinder end of the body the proboscis sheath becomes more circular, the lumen relatively larger and while the inner longitudinal muscle sheath remains essentially unchanged the outer layer grows thicker and more distinctly circular than in the mid section of the animal. Neglecting the variations in the diameter of the canal, which are illustrated in Fig. 1, 2, 9, the arrangement and relative proportions of these layers remain unchanged throughout the remainder of the sheath although there is a gradual diminution in the amount of the constituent elements.

In the extreme posterior end of its sheath a small portion of the proboscis remains in position. As may be seen in Fig. 11 it is bounded externally by an extremely thin endothelium, in which the cell boundaries are invisible and the body of the cell very thin save where thrown into prominence by the protruding elliptical nuclei. Beneath this the longitudinal muscle layer is prominent, forming fully half the thickness of the wall. A definite circular layer does not exist in this part of the proboscis. However it may be said that immediately anterior to the union of proboscis and sheath a small but clearly marked circular band is present. Here and there delicate fibres exist having more or less of a circular position, but these appear in most if not all cases to be continuations of some of the definite longitudinal bands. At the extreme posterior end of the proboscis, which continues to be tubular to this point, the muscles of its walls become continuous with those of one side of the sheath, thus forming a retractor of very small size. An inner glandular epithelium is present but the abundant secretion, within and without, renders it impossible to determine the cell boundaries, the presence of flagella and usually masks the nuclei which are basally situated. No nerves were visible.

VERRILL states (p. 448) that "the proboscis-sheath is well developed and extends back nearly to the base of the tail, where it is abruptly narrowed to a short muscular band that joins the walls of the body". In *Nectonemertes pelagica* the proboscis terminates freely in the parenchyma immediately above the median division of the intestine and there are no indications of any connection whatever with the body wall.

In its main features the digestive tract conforms to the hoplo-

nemertean type as represented by BÜRGER (1895) in tab. 28, fig. 1. The mouth is separate from the proboscis and like the oesophagus is relatively large but the arrangement of the stomach, pylorus and intestine, with its anterior coecum and lateral pouches, is characteristic.

The mouth opening, as usual with the hoplonemerteans, is sub-terminal and ventral (Fig. 3) but is peculiar in being of relatively large size and separated from the proboscis pore. The buccal cavity is likewise of large calibre but the extensive and more or less temporary folds in the surrounding walls obliterate this space to a considerable degree in preserved material.

Although the diameter of the buccal cavity is relatively large its length is short and its union with the oesophagus rather abrupt. This last named section of the gut is also of very limited extent, being but 0,05 mm in length and therefore scarcely longer than the width of the commissures which almost conceal it when viewed from the dorsal side. Its walls are developed into numerous papillae which are of a permanent character and are supported by muscle and connective tissue fibres.

The majority of the cells of the oesophageal epithelium are cubical or low columnar and consist of a spongy granular protoplasm with a spherical centrally placed nucleus. Among these are a few gland cells whose secretion appears almost homogeneous and is scarcely affected by DELAFIELD'S haematoxylin. In no case are there traces of cilia although these are abundant and well preserved in the succeeding section of the digestive tract.

Immediately behind the brain the stomach appears, characterized by the presence of numerous gland cells and a greater lateral diameter than the adjacent regions of the gut. Sections show that a fold of the inner wall projects forward a short distance into the oesophagus thus forming a valve such as has been described for *Zygeupolia* and some other species. In one specimen the dorsoventral diameter of the stomach is not over one half that of the lateral; in another the canal is nearly circular. As usual the inner lining is developed into folds of great complexity.

Two types of cells compose the gastric epithelium. The first and most abundant is nearly cubical in shape and consists of protoplasm which in some cases is comparatively dense but usually of a watery consistency, appearing vacuolated in sections. Each bears a dense coat of cilia and contains a spherical nucleus rich in

chromatin. The second type of cell is glandular and is usually three or four times the size of the foregoing. In most cases it projects for a considerable distance beneath the bases of the adjacent cells. Each is filled with an abundant coarsely granular secretion which after treatment with haematoxylin has a reddish cast in the earlier stages of its formation but later becomes almost black. The secretion makes its escape, through a slender neck supported between the neighboring cells, in the form of several delicate threads.

Both in external appearance and in the finer histological details the transition from stomach to pylorus is gradual. The latter is dorsoventrally compressed between the proboscis sheath and the intestinal coecum and the epithelial folds, so prominent in the stomach, become almost obliterated, but the lining ciliated and gland cells are essentially the same in both organs. Slightly behind the bases of the cirri (Fig. 10) the intestine communicates with the pylorus whose cells have become slightly lower and relatively free from gland cells.

The intestine is divided into the following regions: coecum, mid-gut proper and a small terminal section, the rectum (COE, 1905) or "Enddarm" (BÜRGER, 1895). Histologically these various sections are of essentially the same general character and in external appearance the distinction is but little marked. The coecum extending from the opening of the pylorus to within a short distance of the brain, is an extensive organ with lateral diverticula which proceed dorsally, keeping on the inner side of the lateral nerves and blood vessels and extend nearly or quite to the mid line. Minor branches in varying numbers and of diverse shapes increase the extent of the primary pouches.

The transition from the coecum to the intestine is very gradual; in fact the resemblance between the two is so close that there is little more than position to mark the coecum as such. In the mid-gut the spaces between the diverticula are very small (Fig. 5), there being no reproductive glands in this region, and the number of secondary coeca is somewhat greater, but in both the main pouches are directed dorsally to within a short distance of the mid line, and laterally overlapping the lateral nerves and blood vessels extend to the sides of the body. In the tail region (Fig. 9) the primary coeca are smaller and relatively simple, becoming in the more posterior regions little more than small knoblike diverticula.

The rectum is relatively small but in all of the specimens is a

constant feature, in the type specimen having a globular form with a diameter of nearly 0,5 mm in one specimen.

Throughout the intestine and to a considerable extent in the pylorus the epithelium is usually dislodged, owing possibly to the rapid change of pressure on the journey upward or to violent peristaltic movements. This latter process evidently ensued for portions of the pyloric lining have been shifted into the adjoining portions of the intestine, several fragments finding lodgment in the outer blind ends of the coeca. In these latter locations throughout the entire intestine it is possible to find portions of the intestinal epithelium intact and in a fair state of preservation. The ordinary type of cell is high and slender, with indistinct cell boundaries and no trace of cilia but with cytoplasm filled with vacuoles and numerous granules of various size and character. Among these is a very much smaller number of club-shaped gland cells which carry a globular mass of coarsely granular secretion.

In this species three longitudinal vessels are present, a dorso-median canal and two lateral channels, which unite in characteristic hoplonemertean fashion in the extreme anterior and posterior ends of the body. On each side of the proboscis sheath immediately behind the dorsal commissure the median vessel, which has divided, meets the lateral and the resulting vessels pass forward between the two brain commissures and become continuous above the rhyncho-coel at the extreme anterior end of the body. Posteriorly the median and lateral vessels gradually approach each other and, after having taken a position dorsal to the intestine in the tail region, unite with each other a short distance in front of the rectum. In the brain region the median vessel lies beneath the proboscis but soon penetrates its walls and after having formed a ridge on the ventral side of the rhyncho-coel emerges in the region of the cirri. The lateral vessels throughout most of the head and body closely follow the lateral nerve cords and are accordingly ventral. Nowhere are these larger vessels supplied with branches, nor are the relatively small lacunae of the head and the central canal of the cirri connected with them.

Judged by the nuclei, the blood corpuscles are of two varieties. In both the amount of cytoplasm is small and in the more abundant type the compact nucleus is approximately 0,0027 mm in diameter while in the other it is upwards of twice as large and contains a relatively small amount of chromatin. The walls of the blood vessels

are lined with a thin endothelium in which cell boundaries are obscure but the nuclei usually distinct. Here and there, especially in the posterior end of the animal, stalked cells are visible attached to the wall of the blood vessel, and judging from their size and general appearance are immature blood cells in process of formation. Exterior to the endothelium a delicate basement membrane exists and in a small number of favorable sections this is seen to be in contact with a few small muscle and connective tissue fibres among which are a few nuclei similar to the connective tissue elements elsewhere in the parenchyma.

Although we have examined repeatedly both cleared preparations and sections, no sign of the kidney has come to light. At various points in the head small cavities, lined apparently with epithelium, have been located but thus far no connection has been traced between them and the blood vessels nor with the exterior.

Speaking of *N. mirabilis* VERRILL writes (p. 448): "On the ventral surface of the head and occupying a large ovate patch on each side, there is a group of small acute papillae, projecting slightly above the surface; they are arranged in three or four irregular rows, and are connected beneath the integument with pyriform organs which can be seen by transmitted light as opaque bodies." These structures number about 20 in each cluster and concerning their function a note on p. 447 reads as follows: "The precise nature of these organs has not been ascertained, but they are probably special sense organs."

JOUBIN (p. 5) notes the presence of these same organs in *N. grimaldii* but without any trace of the papillae noted above. The organs themselves however are not unlike those described by VERRILL since they are said to form "de chaque côté, sous la peau, un groupe de gros globules blancs, sphériques, d'autant plus développés qu'ils sont plus en arrière". Speaking of their probable use he adds "s'ils avaient un pigment coloré on dirait, sans hésiter, que ce sont des yeux, car ils sont à la place et ils ont l'apparence que ces organes présentent d'habitude chez les Némertes. Mais, faute de pigment, je ne puis conclure ainsi, et peut-être faut-il les considérer comme des glandes céphaliques si communes chez les Némertes."

In *N. pelagica* the same bodies exist in the head and open to the exterior on the ventral surface. The presence or absence of papillae, bearing the outer pore, is apparently a matter of small moment since they are very sharply defined in one specimen and

scarcely visible in another. From surface view one might readily suppose that they are cephalic glands or organs of special sense, but sections leave no doubt whatever that they are the reproductive organs. No other generative glands exist in the body, a very careful scrutiny of the region behind the cirri showing that between the lobes of the intestine organs of this character do not exist. JOUBIN states that in *N. grimaldii* "Entre les rameaux de l'intestin on peut voir des amas un peu plus opaques qui me paraissent être des glandes genitales" but since sections were not studied this statement is not conclusive, and in the light of our studies it is more than likely that the masses he observes are of some other character.

All of our specimens are males and the reproductive glands throughout are of the same structure and in the same stage of development, so that a description of one applies with equal force to the others. It is worthy of note that, as JOUBIN states, some of the more anterior organs are "plus développés" than those posterior, but this applies chiefly to the size of the organ for although smaller and perhaps of later origin the posterior ones have essentially the same features as those of larger size. In every case, whether large or small, a duct leads to a distinct opening through the body wall. As usual each gland is situated in the parenchyma between the branches of the intestine and the body musculature, but as is indicated in Fig. 3 they do not occupy spaces between the coeca as is generally the case with other nemertean, being grouped compactly into a ventral cluster between the level of the brain and the base of the cirri. Generally speaking, each testis is spherical or somewhat elliptical in form and communicates by means of a short duct with the exterior, in some cases opening along the sides of the body and in other examples far down on the ventral surface.

The internal lining epithelium in the main section of the organ is exceedingly thin and delicate and only rarely one may detect its elongated darkly staining nuclei. More exteriorly especially in the terminal section of the duct the cells become higher, the nuclei more globular and readily distinguishable. Immediately within the lining epithelium sex cells in various stages of development fill the cavity (Fig. 17). Among these it is not possible to clearly distinguish spermatogonia, though here and there nuclei of larger size may belong to such. Spermatocytes on the other hand are very numerous, and are characterized by spherical nuclei in which the chromatin is abundant and often in a well defined spireme stage, and much

more rarely in the later stages of mitosis. Spermatids occur much less frequently but are readily recognized by their small sized, dense and darkly staining nuclei. Fully developed spermatozoa are very abundant and, arranged in packets, occupy most of the central portions of the sac. The head of the sperm is elongated, needle-like and considerably curved. In the majority of cases the reagents have destroyed the tails, but in a few rare instances they exist and are at least fully twice the length of the head.

Each testis is surrounded by a muscular coat (Fig. 8, 17), which in surface views is seen to consist entirely of circular bands. These are especially abundant about the duct and the adjoining section, but more distally the fibres become less numerous and may finally disappear almost entirely. In some cases those attached to the gland may not be superficially placed throughout their extent, but on one side may pass inwardly leaving a small outlying crypt (Fig. 17), filled with sex cells, which communicates with the main body of the gland by a small pore. The presence of such a powerful musculature indicates that the sex products are probably very forcibly discharged but under what circumstances it is impossible to state.

As in typical hoplonemertean, the central nervous system lies imbedded in the body parenchyma entirely internal to the muscles of the head and trunk, and in cleared preparations and to some extent in fresh material its main features may be determined. The four-lobed character of the brain cannot be made out in surface views, but sections show the division into nearly equal dorsal and ventral ganglia. These are united by two commissures, encircling the proboscis sheath, of which the ventral band is considerably larger and more anteriorly situated than the dorsal one. From the posterior ends of the brain the large lateral nerve trunks pass downward and backward usually external to the main intestinal lobes [though frequently overlapped by some of the smaller diverticula (Fig. 2)], and in this position proceed to the posterior end of the body where they again change their course, coming up between the gut pouches to unite on the dorsal side of the rectum a short distance back of the union of the median and lateral blood vessels (Fig. 9).

Regarding the histological character of the brain and lateral cords the constituent elements and their relations are somewhat the same as in the species described by BÜRGER (1895), MONTGOMERY (1897) and THOMPSON (1902). The small cells of BÜRGER (No. I of

MONTGOMERY) are the most abundant and are specially numerous on the anterior, lateral and dorsal surfaces of the brain, but practically at all points form a sheath about the inner fibrous core, and to some extent separate the dorsal and ventral lobes.

The medium sized cells of BÜRGER (type II, MONTGOMERY) are said by these two authors to be confined to the ventral brain lobes and the lateral cords, and we have satisfied ourselves that such is the case in several species of nemerteans from the California coast. In the present species however this type of cell is by no means sharply defined. There are small numbers of nuclei, located about the periphery of the fibrous core, which are slightly larger and are imbedded in cytoplasm somewhat more abundant and spongy than in the cells of the first type, but they blend so imperceptibly with the small cells of BÜRGER that it is by no means certain they represent a distinct class. Furthermore in the dorsal lobes elements of essentially the same character appear, holding position chiefly on the dorsal surface. Also in the lateral cords they exist in small numbers.

On the other hand several cells, which probably correspond to BÜRGER'S large sized cells (type III, MONTGOMERY), are present in both the dorsal and ventral brain lobes, especially along their anterior, ventral and inner surfaces; and they appear here and there in the lateral cords. They contain round, clearly defined nuclei each with a distinct nucleolus and uniformly distributed chromatin.

The colossal neurochord cells, stated by BÜRGER and several other authors to hold positions on the median surface of the ventral brain lobes, may be readily discovered in some of the nemerteans from the west coast of the United States but we have never been able to detect their presence in *N. pelagica*.

In a cross section of the lateral cords, represented in Fig. 5, 13, 16, it will be seen that the fibrous portion forms two distinct bundles, which with the surrounding nerve cells is enclosed in a connective tissue sheath. Of these two portions the ventral has fully three times the area of the dorsal, and when treated with DELAFIELD'S haematoxylin it presents a darker more compact appearance. Furthermore in its fibrous portion numerous interlacing fibres appear, while in the dorsal section the fibrils are uniformly of small size and longitudinally parallel. Anteriorly this dorsal part of the lateral cords connects with the dorsal brain lobe, while the ventral portion is attached to the ventral half of the brain. Both

divisions give rise to nerves but we have been unable to trace them to their final destination.

The dorsal, smaller fibrous core of the lateral cords is evidently a conspicuous feature in *N. mirabilis* as is witnessed by the following comments of VERRILL: "The lateral nerve trunks are very large and quite inferior to the muscle layers. They are situated ventrally, some distance from the edges, and near the commencement of the thin-walled marginal portion of the body. In transverse sections they are elliptical or rounded, with an eccentric translucent core along the dorsal side, thus giving the cellular portion a thick lunate or reniform shape." He makes no mention of a fibrous core among the cells of the ventral part but it is most probable that it exists.

Throughout their entire extent these lateral cords give off branches whose course, in many cases, may be traced to the muscles of the body wall, where they rapidly become indistinguishable. At various points nerves arise from the ventral section of the cord and extend inward nearly to the mid line, but in no case have we been able to determine that they are actually commissural fibres. Other, usually small nerves, originate in the ventral substance of the cord and pass into the muscles of the ventral body wall. The lateral regions of the body receive a relatively large nerve supply, especially in the anterior half of the body, from the inner side of the lateral cord at the junction of the dorsal and ventral fibrous bundles. In this position the four or five comparatively large branches, destined to innervate the cirri, take their origin. These usually soon divide (Fig. 4, 18), one branch passing into the cirrus ventral to its axis while the other courses dorsal to it. In this position they may be followed for a considerable distance, but developing numerous branches, they rapidly become distributed throughout the entire extend of the cirrus, being especially abundant in its distal half. The nerves arising wholly from the dorsal fibrous core of the lateral cords are comparatively few in number. In several cases they disappear in the neighborhood of the intestine and may possibly serve to innervate it, although at other points it is possible to trace them between the diverticula of the gut to the body wall of the sides and particularly the back of the animal. From the anterior borders of the brain at least 14 pairs of nerves arise, and judging from their position, the more ventral ones — perhaps half of the total number — connect with the ventral lobe, while those more dorsally located unite with the dorsal part of the brain.

The majority of these pass anteriorly, and branching repeatedly are distributed chiefly to the body wall. Owing to the fact that branches of one or two of these nerves are imbedded in the connective tissue sheath surrounding the brain, they have been followed laterally into close proximity to some of the more anterior reproductive glands. A very few small fibres have their origin on the dorsal surface of the brain (Fig. 6) and passing dorsally become lost in the somatic musculature.

On each side of the mid line and originating from the ventral commissure at its junction with the brain, the proboscoidal nerve arises (Fig. 6), and pursuing its course dorsally for a short distance divides repeatedly, and the resulting branches take their position among the muscles of the proboscis sheath. As is shown in Fig. 7 there are 19 of these nerves, which may be traced forward to the rhynchodaeum where, having become smaller and united by a nerve plexus, they disappear. Owing to the absence of the greater portion of the proboscis nothing is known of its innervation.

About one third the length of the animal from the anterior end of the body the dorsal nerve becomes apparent and continues as a conspicuous feature (Fig. 5, 13, 19) throughout the succeeding third. Since this fibre has been found to connect with the dorsal brain commissure in certain other nemertean (cf. BÜRGER'S fig. 20, tab. 25), it may exist in the anterior part of the body of the present species in the form of a plexus, but it is to be noted that no nerve arises from the mid section of the dorsal commissure in BÜRGER'S figure of a species of *Carinella*. Posteriorly the dorsal nerve gradually diminishes in size and finally becomes lost to view.

Imbedded in the wall of the median blood vessel or in close contact with it, is a delicate nerve which may be traced from a point about 0.25 mm behind the brain to the posterior end of the proboscis. Anteriorly it branches repeatedly and becomes lost in the tissues of the proboscis sheath, while posteriorly it gradually diminishes in size and finally disappears.

As the researches of VERRILL have shown, the members of the genus *Nectonemertes* are undoubtedly hoplonemertean, but their more intimate relationships are still uncertain although they have been discussed by a number of authors. A few genera (*Hyalonemertes*, *Planktonemertes*, *Pelagonemertes*) are now known which possess broad, flattened more or less gelatinous bodies and the ability to swim, but that they are necessarily closely related is by no means certain.

COE (1905) believes that *Hyalonemertes* and *Pelagonemertes* are rather intimately allied with *Nectonemertes* and this statement must likewise include *Planktonemertes* if we agree with WOODWORTH (1899) that it with *Pelagonemertes* constitutes a single family (*Pelagonemertidae*). BÜRGER (1895) writes „Ich glaube, die Zeit wird lehren, daß *Pelagonemertes* und *Planktonemertes* trotz ihrer äußerlichen Ähnlichkeit nicht näher miteinander verwandt sind“ and in the geneological tree on p. 478 *Pelagonemertes*, owing to the absence of a dorsal vessel, is considered to have early branched off from the hoplonemertean stem, while *Planktonemertes*, *Nectonemertes* and *Hyalonemertes* are held to be so fundamentally alike that they with *Amphiporus* are believed to have had a common ancestor. Without considering the possible affinities of the other pelagic nemerteans figuring in this discussion, it appears to us that *Nectonemertes* certainly resembles *Amphiporus* in several fundamental particulars and we are inclined with BÜRGER to believe that the two have had a common progenitor.

---

### Literature.

---

1895. BÜRGER, O., Nemertinen, in: Fauna Flora Golf Neapel, Monog. 22, 743 p., 31 pl.
1905. Nemertinen, in: BRONN, Kl. Ordn. Tierreich, Vol. 4, Suppl., Lief. 23—26.
1905. COE, W. R., Nemerteans of the West and Northwest coasts of North America, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 47, p. 1—319, 25 pl.
1904. JOUBIN, L., Note sur une nouvelle Némerte pélagique (*Nectonemertes Grimaldii*), in: Bull. Mus. océanograph. Monaco, No. 20.
1897. MONTGOMERY, THOS. H., Studies on the elements of the central nervous system of the Heteronemertini, in: Journ. Morphol., Vol. 13, p. 381—444, tab. 24—26.
1901. THOMPSON, C. B., *Zygeupolia litoralis*, a new Heteronemertean, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, p. 657—739, tab. 40—44.
1892. VERRILL, A. E., The marine Nemerteans of New England and adjacent waters, in: Trans. Connecticut Acad., Vol. 8, p. 382—456, tab. 33—39.
1899. WOODWORTH, W. M., Preliminary account of *Planktonemertes agassizii*, a new pelagic Nemertean, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 35, p. 1—4, 1 pl.
-

### Explanation of plates.

The following abbreviations have been used in the explanation of the figures:

<i>bm</i> basement membrane	<i>lv</i> lateral vessel
<i>br</i> brain	<i>m</i> mouth
<i>coe</i> intestinal coecum	<i>mv</i> median vessel
<i>cir</i> cirrus	<i>n</i> nerve
<i>dn</i> dorsal nerve	<i>op</i> opening of gonad
<i>go</i> gonad	<i>pro</i> proboscis
<i>int</i> intestine	<i>sto</i> stomach
<i>ln</i> lateral nerve	

### Plate 21.

Fig. 1. *Nectonemertes pelagica* n. sp., dorsal view. 3:1.

Fig. 2. Anterior end, dorsal view, showing central nervous system, proboscis, stomach and intestinal coecum with lateral pouches. 12:1.

Fig. 3. Same, ventral view, showing gonads, nervous system and alimentary canal. 12:1.

Fig. 4. Blood and nervous systems of anterior end of body. 12:1.

Fig. 5. Portion of middle section of body. The proboscis has been removed and the dorsal portions of the intestinal pouches, present on left side, have been cut away to expose their connections with ventral portions of gut. 12:1.

Fig. 6. Brain and principal nerves arising from it. Those shaded are distributed to ventral side of body. *dc* dorsal brain commissure, *prn* proboscis nerves.

Fig. 7. Section through anterior end of rhynchocoel. *bc* buccal cavity, *bv* blood vessel, *lm* longitudinal muscles, *np* nerve plexus.

Fig. 8. Gonads, with muscular walls and outlet to exterior.

Fig. 9. Posterior end of body, dorsal view. 12:1.

Fig. 10. Side view of anterior end of alimentary canal, slightly diagrammatic.

Fig. 11. Section through posterior end of proboscis. 100 : 1.

Plate 22.

Fig. 12. Cross section through brain region. 25 : 1.

Fig. 13. Same through middle of body. 25 : 1.

Fig. 14. Same through pedicel of caudal fin. 25 : 1.

Fig. 15. Same through head at level of anterior end of intestinal coecum. 25 : 1.

Fig. 16. Same through body one fifth of total length from posterior end of animal. 25 : 1.

Fig. 17. Section through gonads; duct to exterior indicated by dotted lines.

Fig. 18. Section through region of cirri. 25 : 1.

Fig. 19. Epithelium of mid dorsal line at about same level as fig. 16. 555 : 1.

Fig. 20. Section through caudal fin at level of posterior union of lateral blood vessels. *D*, *V* dorsal, ventral surfaces. 25 : 1.

---

*Nachdruck verboten,  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala* Dug.

Von

**Waldemar Schleip,**

Assistent am Zoologischen Institut in Freiburg i. Br.

Mit Tafel 23—24.

---

Es sind in der neuen und neuesten Zeit eine ganze Reihe von Arbeiten über die Reifung der Keimzellen erschienen, deren Ergebnisse in folgendem Punkt miteinander übereinstimmen: Die Chromosomen, welche durch die Teilung der letzten Generation von Oogonien bzw. Spermatogonien zu den Chromosomen der Oocyten bzw. Spermatocyten 1. Ordnung geworden sind, gehen nicht als solche in die Chromosomen der 1. Reifungsteilung über, sondern das aus ihnen entstandene Chromatingerüst zerfällt vollständig; einige Autoren geben sogar an, daß ein Teil des Chromatins im Kernsaft sich auflöse oder daß sichtbare Teile desselben in das Zellplasma auswandern. Die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsspindel gehen dann aus einer mehr oder weniger vollständigen Neuordnung des Chromatins hervor, so daß also eine Kontinuität der Chromosomen nicht bestünde. Derartige Vorgänge sind besonders von den neuesten Bearbeitern der Eireifung bei den Polycladen, SCHOCKAERT (1901 u. 1902) und GÉRARD (1901) beschrieben worden, ferner wenigstens ähnliches von MATTIESEN (1904) für die Tricladen. Auch über die Eireifung anderer Tiergruppen sind ganz gleiche Angaben gemacht worden. Es ist nun wohl außer Frage, daß ein solcher vollständiger

Zerfall der Chromosomen, wenn er sich bewahrheiten sollte, einen großen Einfluß auf unsere theoretischen Vorstellungen von der Bedeutung der Chromosomen haben müßte, und es dürfte daher nicht wertlos sein, an einem Objekt, für welches ein solcher Zerfall beschrieben ist, die Reifungsvorgänge nachzuprüfen. Es soll daher der Zweck der vorliegenden Arbeit sein, alle Veränderungen des Chromatins von der Oogonie bis zur Ausbildung der 1. Richtungsspindel soweit als möglich zu verfolgen. Auf die beiden Reifeteilungen selbst gehe ich nicht ein, und zwar deshalb, weil es mir aus äußern Gründen während der vergangenen 2 Jahre nicht möglich war, im Herbst zur Zeit der stärksten Eiproduktion die nicht ganz leichte Konservierung der Kokons selbst vorzunehmen; überdies dürfte die Art und Weise der Reifeteilungen — ob Reduction oder Äquation — schon ohne weiteres aus der Form der definitiven Chromosomen hervorgehen. Ferner bin ich auch nicht auf die Ausbildung der achromatischen Figur eingegangen, da ich den Beobachtungen MATTIEN'S in dieser Hinsicht wenigstens nichts wesentlich Neues hinzufügen konnte.

### Technisches.

Die zur Untersuchung benutzte *Planaria gonocephala* DUG. wurde im Lauf der Jahre 1904 und 1905 gesammelt und Tiere zu allen Jahreszeiten fixiert. Als Fixierungsflüssigkeit diente hauptsächlich das von PETRUNKEWITSCH (1901) modifizierte Sublimatgemisch nach GILSON, welches sich am geeignetsten erwies zur Darstellung der chromatischen Substanz; allerdings treten die Spindelfasern dabei nicht deutlich hervor. Zur Färbung wurde die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin-Methode nach Vorbehandlung mit Bordeauxrot angewandt, außerdem noch BÖHMER'sches Hämatoxylin und Gegenfärbung mit Pikrokarmen, was für viele Stadien bessere Resultate gibt als Eisenhämatoxylin. Ferner wurden Hämatoxylin-Pikrokarmen-Präparate zur Nachprüfung mit Eisenhämatoxylin umgefärbt. Die Schnittdicke betrug meistens  $7,5 \mu$ ; man kann bei solcher Dicke in den hellen Keimbläschen noch die feinsten Einzelheiten erkennen und hat dabei den Vorteil, daß ein Keimbläschen in nicht zu viele Schnitte fällt; allerdings habe ich auch unter den jüngern Keimbläschen nur selten ein nicht angeschnittenes gefunden.

## Das Ovarium.

Die Bedeutung, welche die das Ovarium der Turbellarien zusammensetzenden Zellen haben, ist in der Literatur schon vielfach erörtert worden. IJIMA (1884) findet zwischen den Eizellen, welche zuerst in der Mitte des Ovariums heranreifen, kleine schlanke und verästelte Zellen, welche den Eiern gewissermaßen als Umhüllungs-gewebe dienen; er faßt dieselben im Gegensatz zu MOSELEY (1874), KENNEL (1879) und LANG (1884) nicht als Bindegewebszellen, sondern als Eizellen auf, welche ihr Material an andere abgegeben haben, wobei sie dann degenerieren. LANG (1884) findet zwischen den jüngsten Eiern keine Follikelzellen, sondern erst zwischen den ältern; er leitet demnach sowohl die Ei- wie die Follikelzellen von den das Keimlager bildenden Zellen ab. CURTIS (1900) läßt es unentschieden, ob die zwischen den Eizellen liegenden kleinern Kerne unentwickelte Eizellen sind oder zu einem Bindegewebe gehören. Bei *Planaria maculata* konnte der gleiche Verfasser (1902) wahrscheinlich machen, daß sowohl die Eizellen wie die zwischen diesen liegenden kleinen Kerne aus den großen Kernen des Parenchyms, den sog. Bildungszellen, hervorgehen. MATTIESEN (1904) erwähnt über die verschiedenen Zellarten des Ovariums nichts.

In den jüngsten Ovarien von *Plan. gon.*, welche im Januar und Februar fixiert sind, findet man folgende Zellarten: 1. Zellen ohne deutliche Abgrenzung des Zellkörpers und mit verhältnismäßig großen Kernen, welche eine stark färbbare Kernmembran, einen mit Kernfarbstoffen sich nur schwach färbenden Nucleolus und ein Chromatingerüst haben, welches wenigstens scheinbar aus zahlreichen im Kernraum verteilten unregelmäßigen Brocken besteht. Ihre Kerne gleichen vollkommen den großen im Parenchym des Tiers vorkommenden Kernen, welche die Kerne der von KELLER (1894) so genannten Stammzellen sind. Die Ovarien sind auf diesen Stadien noch nicht abgrenzbar, so daß oft nicht zu entscheiden ist, ob ein solcher Kern im Ovarium oder im Parenchym liegt. Man findet auch Teilungsstadien dieser Kerne, typische Mitosen, wie sie ganz gleich auch im Parenchym zu sehen sind. Je jünger ein Ovar ist, um so mehr treten die beschriebenen Kerne in ihnen hervor. Die „Stammzellen“ sind also im Einklang mit den meisten der obengenannten Autoren als die Zellen des Keimlagers aufzufassen. 2. Eizellen auf ganz jungen Entwicklungsstadien. In den ganz reifen Ovarien, aus Tieren, die im Herbst fixiert sind, kann man 3 Arten von Zellen

unterscheiden: 1. Stammzellen in viel geringerer Zahl, 2. Eizellen auf allen Entwicklungsstadien, 3. sog. Follikelzellen, d. h. Zellen mit kleinen Kernen, zwischen den reifenden Eiern liegend. Alle 3 Arten von Kernen sind aber durch Übergangsstufen miteinander verbunden, und man kann mit Sicherheit schließen, daß sowohl Eizellen wie Follikelzellen aus den Stammzellen entstanden sind. Was die sog. Follikelzellen angeht, so dienen sie wohl in der Hauptsache als Umhüllungsgewebe; doch scheint es mir wahrscheinlich, daß eine oder die andere derselben, wenn gerade an einer Stelle im Ovarium viel Platz frei wird, sich auch wieder zu einer Eizelle entwickeln kann. Wir finden hier also noch keine so starke Spezialisierung der Follikelzellen für ihre besondere Arbeitsleistung. Auf die Bedeutung, die IJIMA ihnen zuspricht (s. o.), werden wir weiter unten noch zu sprechen kommen.

Einmal habe ich noch eine weitere Zellart im Ovarium gefunden, nämlich Dotterzellen. Innerhalb eines völlig normalen Ovariums, welches Eier mit schon entwickelter 1. Richtungsspindel enthielt, lagen etwa 10—12 verschieden große Zellen, deren dicht mit Chromatin erfüllter Kern sehr dunkel erschien. In ihrem Plasma fanden sich zahlreiche Dotterkugeln, und das Plasma selbst zeigte sich nach der Eisenhämatoxylin-Färbung intensiv schwarz granuliert. Die Zellen waren ringsum von Eiern auf verschiedenen Altersstufen umgeben (Fig. 1). Ein Vergleich mit den Zellen der Dotterstränge zeigte, daß die beschriebenen Zellen typische Dotterzellen sind. Da nun in der Nachbarschaft der Ovarien keine Dotterstränge zu sehen sind, so ist nicht anzunehmen, daß diese Dotterzellen etwa durch Wachstumsverschiebungen in das Ovarium hineingelangt sind; sie müssen vielmehr ebenso wie die Eizellen aus den „Stammzellen“ entstanden sein, welche das Ovarium ursprünglich zusammensetzten. Dieser Befund erscheint mir deshalb erwähnenswert, weil ja die Dotterstöcke als ein Teil der weiblichen Keimdrüse aufgefaßt werden, dessen Zellen nur noch Dotter bilden, aber sich nicht mehr zu entwicklungsfähigen Eiern ausbilden. Das oben beschriebene Verhalten, das wohl sicher ein abnormes ist, da ich es nur in einem Ovarium fand, scheint mir ein neuer Beweis für diese Anschauung zu sein.

#### Oogonien.

Die „Stammzellen“, welche das junge Ovarium zusammensetzen, sind als Oogonien anzufassen, da ihre Teilung ebenso verläuft wie diejenige der somatischen Zellen und da aus ihnen die Oocyten

hervorgehen. Im Ruhestadium ist der Kern einer Oogonie von einer ebenso wie das Chromatin färbbaren Membran umgeben, welcher zahlreiche Chromatinkörnchen angelagert sind. Außerdem sind viele Chromatinkörnchen unregelmäßig im Kernraum verteilt, ferner liegt darin ein kleiner runder Nucleolus, der sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt, nach Anwendung der übrigen Kernfarbstoffe aber blaß bleibt. Die Kerne der Oogonien sind zu klein, als daß man sicher feststellen könnte, ob das Chromatin wirklich in Form von Körnchen unregelmäßig in der Kernvacuole zerstreut ist oder ob etwa die Körnchen durch ein Liningerüst zu einem oder mehreren Fäden aufgereiht sind. Die Umwandlungen, welche der Teilung einer Oogonie vorangehen, bestehen darin, daß die Kernmembran verschwindet und daß allmählich statt der Chromatinkörnchen ein immer deutlicher werdender Chromatinfaden hervorgeht; doch sind gerade diese Stadien die seltensten. Im Monasterstadium kann man bei Polansicht der Teilungsfigur die Chromosomen genauer erkennen und zählen (Fig. 2). Man sieht hier unregelmäßige Schleifen, deren Zahl in der abgebildeten Zelle 16 beträgt. Bei dieser Ansicht ist in ihnen keine Längsspaltung zu erkennen. Es sind sehr deutliche Größenunterschiede zwischen den Chromosomen einer Zelle vorhanden; da aber bei der relativen Seltenheit der Oogonienteilungen überhaupt die Stadien, in welchen die Chromosomen so gut erkennbar sind, ungemein selten vorkommen, konnte nicht festgestellt werden, ob diese Größenunterschiede konstant sind. Aus der Abbildung kann man ferner auch nicht herausfinden, daß etwa je 2 Chromosomen von gleicher Größe sind. Bei seitlicher Ansicht des Monasters sind die Chromosomen wegen ihrer dichten Lagerung nicht zu zählen, man kann aber feststellen, daß sie eine Längsspaltung erfahren. Der Nucleolus ist auf diesem Stadium schon auf nicht näher erkennbare Weise verschwunden. An den Polen der Spindel sieht man die Centriolen als kleine schwarze Punkte; zuweilen ist eine hellere homogene Zone um sie herum vorhanden.

### Oocyten 1. Ordnung.

Es fragt sich: Teilen sich die „Stammzellen“ oder Oogonien, welche das ganze junge Ovarium zusammensetzen, stets ein oder mehrere Male und werden dann erst die Tochterzellen dieser sekundären Oogonien zu Oocyten 1. Ordnung, oder können sie sich direkt ohne Teilung einfach in Oocyten umwandeln? Im letztern Fall wäre natürlich die Bezeichnung Oogonie falsch und nur auf ihre Mutter-

zellen anzuwenden. Diese Frage läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden und hat auch wohl keine besondere Bedeutung. Sicher ist, daß einige der Oogonien sich teilen, wie oben beschrieben ist, und daneben ist es sehr gut möglich, daß andere sog. Oogonien sich direkt in Oocyten umwandeln. Vor allem läßt sich die Frage deshalb nicht entscheiden, weil die jüngsten Oocyten sich ebenfalls wie die Oogonien in einem vollständigen Ruhezustand befinden, sie gleichen den Stammzellen des Parenchyms und des jungen Ovariums vollständig mit der Ausnahme, daß die Kernmembran nur von zahlreichen Körnchen dargestellt wird, welche der Kernoberfläche anliegen; gleiche Körnchen liegen zerstreut im Kernraum, und wir dürfen diese vielleicht als die Microsomen des spätern Kernfadens ansehen. Ein Liningerüst habe ich nicht feststellen können. Der Nucleolus ist bald vorhanden, bald fehlt er, trotz Anwendung verschiedener Färbemethoden. Der Plasmaleib ist auf diesen Stadien noch nicht abgrenzbar, und im Plasma selbst sind keine chromatophilen Körnchen zu sehen (Fig. 3).

Wir stoßen also hier gleich auf eine Lücke in der Kenntnis der Genese der Oocyten bei unserm Objekt; es fehlen die Stadien der Anaphase, d. h. der Umwandlung der Chromosomen der eben entstandenen Oocyten in das oben beschriebene Kerngerüst. Gerade das Fehlen dieser Stadien, die sonst bei der großen vorhandenen Zahl von jungen Oocyten häufig sein müßten, spricht meiner Ansicht nach dafür, daß sich die ruhenden Kerne der Stammzellen direkt in die der Oocyten umwandeln können.

Ausbildung der dünnen Chromatinfäden (Fig. 4). Auf dem nächsten Stadium hat der Kern erheblich an Größe zugenommen. Eine Membran ist nicht mehr zu erkennen. Das Chromatin ist noch als kleine Körnchen vorhanden, aber die meisten Körnchen sind zu kürzern oder längern Fädchen aneinander gereiht; dabei erscheinen jetzt die Körnchen (= Microsomen) viel kleiner als in der Fig. 3. Ein Liningerüst ist, soweit erkennbar, nicht vorhanden. Anfangs zeigen die Fädchen keine besondere Anordnung, doch bald, selbst dann wenn sie noch kurz sind, kann man doch erkennen, daß wenigstens viele von ihnen nach einem Punkt der Kernoberfläche gerichtet sind. In diesem Ausbildungszustand ist der Nucleolus sehr deutlich geworden; er ist größer und verhält sich bezüglich seiner Färbbarkeit wie der Nucleolus der Oogonien. Auffallend ist, daß man auf diesem Stadium zuweilen 2 Kernkörperchen findet, ein auf spätern und frühern Stadien nie

beobachtetes Vorkommen. Die weiteren Umwandlungen bestehen darin, daß allmählich statt der kürzern Fädchen längere hervortreten, die vorläufig noch mehr oder weniger deutlich eine Zusammensetzung aus Microsomen zeigen (Fig. 5). Durch die Sammlung des Chromatins in zusammenhängende Fäden wird die Kernvacuole, die unterdessen oft noch weiter an Größe zugenommen hat, heller. Schließlich ist folgendes Stadium erreicht (Fig. 6 u. 7): Das Chromatin ist in Form von Fäden angeordnet, welche eine glatte Begrenzung haben und demgemäß ihre Zusammensetzung aus Microsomen nicht mehr erkennen lassen. Die Dicke der Fäden ist schätzungsweise dieselbe wie die der Tochterchromosomen einer Oogonie während der Metaphase. Die Chromatinfäden zeigen eine sehr charakteristische Anordnung; sie bestehen aus einer Anzahl von Schleifen, deren Umbiegungsstellen in die helle Kernvacuole hineinschauen, während die freien Enden nach einem Punkt der Wand des ellipsoidischen Kerns gerichtet sind. Dieser Punkt kann sowohl an einem der Pole des Ellipsoids wie an einer beliebigen Stelle dazwischen liegen. Daß der Kernfaden nicht einheitlich ist, sondern, wie schon erwähnt, aus einer Anzahl von Schleifen besteht, kann man bei dieser Ansicht allerdings meistens nur schwer feststellen, da die Fadenenden an der Stelle, nach welcher sie konvergieren, sehr zusammengedrängt sind. Die Fäden zeigen keine Spur einer Längsspaltung. Der große Nucleolus enthält meist 1 oder 2 verschieden große Vacuolen. Sehr charakteristisch ist seine Lage: er befindet sich immer in der Nähe der Stelle der Kernwandung, nach welcher die Fäden konvergieren. Stets ist er von letztern rings umgeben, ohne daß sie ihn aber berühren. Im Plasma findet man ab und zu einige unregelmäßige Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen. Die Centriolen habe ich hier noch nicht finden können. Die Chromatinschleifen sind, wie aus der Fig. 6 u. 7 hervorgeht, von verschiedener Länge. Die Keimbläschen sind jetzt schon so groß, daß sie nie in einen einzigen Schnitt fallen, daher ist die Bestimmung der Zahl der Schleifen so gut wie unmöglich. Sieht man eine derartige Oocyte von der Seite des Kerns aus, nach welcher die Chromatinschleifen konvergieren (Fig. 8), so kann man zunächst feststellen, daß die Schleifen wirklich freie Enden haben. Die freien Schenkel erscheinen zum Teil nur als Punkte, nämlich dann, wenn sie im Querschnitt gesehen werden. Es sind ungefähr 25—30 solcher freier Schenkel vorhanden, doch läßt sich ihre Zahl nicht mit Sicherheit bestimmen. Faßt man die Faden-

schleifen als die Chromosomen auf, welche durch die letzte Teilung einer Oogonie in die Oocyte 1. Ordnung übergegangen sind — und dazu berechtigt uns ihr weiteres Verhalten —, so müßte man 16 Fadenschleifen finden und demgemäß 32 freie Enden. Da aber nicht alle freien Fadenenden den Punkt erreichen, nach welchem sie konvergieren, so wird man öfters weniger als 32 freie Enden zählen. Andererseits kann oft ein Schleifenschenkel infolge unregelmäßiger Krümmung doppelt gezählt werden. Alle freien Fadenenden scheinen bei dieser Ansicht gegen den Nucleolus zu konvergieren, ohne ihn aber zu berühren. Solche Oocyten können natürlich außer in den 2 beschriebenen Stellungen noch in den verschiedensten andern gesehen werden, und dann scheinen die Chromatinschleifen mehr oder weniger unregelmäßig zu verlaufen (Fig. 9).

Stadium der dicken Chromatinfäden: Die nächsten Stufen in der Ausbildung der Oocyten wollen wir vorläufig übergehen und zunächst folgendes sehr charakteristische Stadium betrachten: Das Chromatin ist wiederum in Form von Schleifen angeordnet, die sehr verschiedene Länge haben. Es ist auch hier bei seitlicher Ansicht (Fig. 13) meistens nicht möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Schleifen ein zusammenhängendes Spirem bilden oder ob sie freie Enden haben. Sie zeigen genau dieselbe Anordnung wie auf vorigem Stadium. Es sind aber folgende wichtige Unterschiede vorhanden: 1. Die Zahl der Chromatinschleifen beträgt weit weniger als 16, sie läßt sich aber nicht mit Sicherheit bestimmen, da die Kerne stets in 2 Schnitte fallen und die einzelnen Schlingen daher selbst durchschnitten sind; immerhin ist es nicht unwahrscheinlich, daß es 8 sind. 2. Die Fäden sind bedeutend dicker als vorher, ziemlich genau doppelt so dick. 3. Die Fäden sind längsgespalten; diese Spaltung ist bald sehr deutlich, bald nicht, so daß sie oft im Bild nicht ohne Übertreibung wiedergegeben werden kann. Die Fäden zeigen ferner deutlich eine Zusammensetzung aus Microsomen, die viel größer sind als die Microsomen der dünnen Schleifen; und die Spaltung beruht darauf, daß diese Microsomen in der Längsrichtung des Fadens geteilt sind. Der Nucleolus hat seine schon oben erwähnte Lage beibehalten und noch weiter an Größe zugenommen; die Vacuolen in ihm sind auch entsprechend größer geworden. Chromatophile Granula sind fast immer im Plasma zu finden. Sie liegen häufig in der Nähe der Stelle, nach welcher die Schleifen konvergieren, also auch in der Nähe des Nucleolus. Der Zellkörper ist etwas, aber nicht viel größer ge-

worden. Die Kernvacuole, die auf frühern Stadien hell war, ist jetzt von einer fädig-netzförmig angeordneten Substanz erfüllt, zeigt also ganz die gleiche Struktur wie das Plasma, nur ist sie immer noch heller. Auch im Stadium der dicken Chromatinschleifen kann man bei Ansicht von der Stelle aus, nach welcher die Fäden konvergieren, feststellen, daß kein einheitlicher Kernfaden vorhanden ist, sondern einzelne Schleifen (Fig. 14). Die Zahl der freien Enden erreicht 16 nie, in der abgebildeten Zelle sind sogar nur 9 zu sehen; der Grund, warum man die theoretisch zu erwartende Zahl 16 nie findet, sondern immer eine kleinere, ist derselbe, der schon oben für die entsprechende Erscheinung im Stadium des dünnen Spirems angeführt wurde. Der Kernfaden erscheint ferner in unregelmäßiger Ansicht, wenn man den Kern in einer andern als den beiden eben geschilderten Stellungen zu sehen bekommt (Fig. 15). Stets ist es aber auffallend, daß bedeutend weniger Windungen als im Stadium der dünnen Chromatinfäden zu sehen sind.

#### Entstehung der dicken Chromatinfäden aus den dünnen. — Synapsis.

Es gibt folgende Möglichkeiten für die Entstehung der eben geschilderten dicken längsgespaltene Chromatinschleifen aus den dünnen Fäden: 1. Entweder die eine Hälfte der dünnen Schleifen ist auf irgend eine Weise verschwunden, und die übrigen haben sich verdickt und der Länge nach gespalten. 2. Oder je 2 der dünnen Schleifen sind mit je einem Ende miteinander verwachsen; durch starke Kontraktion des nun langen Fadens ist derselbe etwa doppelt so dick geworden, und dann ist die Längsspaltung aufgetreten. 3. Es könnten sich auch alle Schleifen zu einem kontinuierlichen Spirem vereinigt haben, das sich dann ebenfalls durch Kontraktion verdickte und dann in die halbe Zahl längsgespaltener Schleifen zerlegte. 4. Oder schließlich: Es haben sich je 2 der dünnen Fäden der Länge nach aneinander gelegt zu einem dicken Faden, und die Längsspalte in letzterm bedeutet die noch sichtbare Trennungslinie seiner beiden Komponenten. Welche Anhaltspunkte finden wir nun zur Entscheidung der Frage? Es sind keinerlei Zeichen vorhanden, daß ein Teil der dünnen Schleifen zu Grunde geht; es fällt also die zuerst genannte Möglichkeit hinweg. Ferner finden wir stets freie Fadenenden, so daß auch die unter 3 angeführte Entstehungsmöglichkeit nicht verwirklicht sein kann. Außerdem finden wir niemals irgend welche Zwischenstufen in der Dicke des Fadens, was

in gleicher Weise gegen die 3 ersten Entstehungsweisen spricht; immer sind entweder dünne oder dicke Fadenschleifen zu sehen. Wir haben also bisher keine Tatsache gefunden, welche gegen die zuletzt genannte Entstehungsmöglichkeit spricht; dagegen sind nun aber mehrere vorhanden, welche sehr entschieden für sie sprechen. Erstens findet man ab und zu Kerne im Stadium der dünnen Schleifen, in welchen je 2 der letztern wenigstens eine Strecke weit parallel und nahe nebeneinander verlaufen. In Fig. 10 sind, um das Bild nicht zu verwirren, nur einige Schleifen bzw. Teile von solchen eingezeichnet. Ferner sind solche Kerne verhältnismäßig häufig, in welchen neben den dicken, mehr oder weniger deutlich längsgespaltenen Schleifen noch dünne, halb so dicke wie jene, vorkommen, und man kann dann erkennen, daß mindestens sehr häufig in diesen Kernen immer 2 der dünnen Schleifen einander benachbart und auch schätzungsweise gleich lang sind (Fig. 11). Manchmal kann man auch dicke Schleifenschenkel finden, die sich an einer Stelle plötzlich in 2 dünne Fäden fortsetzen. Kerne dieser Zwischenstadien, welche man von der Seite aus sieht, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren, zeigen folgendes Verhalten (Fig. 12): Man sieht in ihnen einige dünne Fäden scheinbar nach dem Nucleolus konvergieren, die zum Teil wenigstens paarweise benachbart verlaufen; außerdem sind ungefähr doppelt so dicke freie Enden in Längsansicht oder im Querschnitt zu sehen, von denen einige sehr deutlich noch eine Längsspalte in der Mitte zeigen. Nun ist es ausgeschlossen, etwa anzunehmen, daß aus den dicken Chromatinschleifen durch Längsspaltung doppelt so viele dünne entstehen, da wir in diesem Fall von größern Keimbläschen und größern Eiern zu kleinern gelangen würden. Daher muß mit der Sicherheit, wie sie eben bei nicht direkter Beobachtung einer Umwandlung möglich ist, geschlossen werden, daß durch paarweises Aneinanderlegen der (wahrscheinlich 16) dünnen Chromatinschleifen die (wahrscheinlich in der 8-Zahl vorhandenen) dicken Schleifen entstehen.

Mit dem Namen Synapsis bezeichnete man früher und auch noch vielfach jetzt jenes Stadium, in welchem das Chromatin einseitig im Kern zu einem dichten Knäuel zusammengedrängt ist; ein derartiges Stadium ist in der Oogenese von *Plan. gonoc.* nicht vorhanden. Neuerdings bezeichnet man ziemlich allgemein mit Synapsis nur den Vorgang der „Conjugation zweier Chromosomen“, und wir werden deshalb die eben beschriebenen Stadien auch als Synapsis bezeichnen dürfen. Die oben erwähnte einseitige Zusammendrängung

des Chromatins scheint bei vielen Objekten eine Begleiterscheinung der paarweisen Zusammenlegung der Chromosomen zu sein.

Das scheinbare postsynaptische Kerngerüst. Unmittelbar nachdem die dünnen Fäden sich paarweise zu den dicken vereinigt haben, ist die Verklebung so dicht, daß der Doppelcharakter der Schleifen nur undeutlich erkennbar ist (Fig. 13—15). Während der folgenden Veränderungen geht dann die charakteristische, nach einem Punkt der Kernmembran gerichtete Lage der Schleifenschenkel verloren, wenigstens ist sie zunächst nicht erkennbar (Fig. 16—19). Gleichzeitig beginnt die Längsspaltung wieder deutlicher zu werden. Sie beruht darauf, daß die verhältnismäßig großen Microsomen, welche die dicken Fäden zusammensetzen, in der Längsrichtung des Fadens gespalten erscheinen; zwischen den Microsomen ist die Spaltung nicht zu sehen (Fig. 16 u. 17). Dadurch kommt das Bild zustande, als ob die dicken Fäden aus zahlreichen sehr kleinen Ringen oder Kettengliedern zusammengesetzt seien (Fig. 16 u. 17). Nun haben wir gesehen, daß die Chromatinschleifen durch paarweises Aneinanderlegen von dünnen Schleifen entstanden sind, und wir werden daher auch annehmen müssen, daß die verhältnismäßig großen Microsomen, welche die dicken Schleifen zusammensetzen scheinen, solange letztere die Längsspaltung undeutlich zeigen, in Wirklichkeit aus 2 aneinandergelegten kleinen Microsomen bestehen, wie sie in den dünnen Fäden zu erkennen waren. Der Spalt in den größern Microsomen bedeutet dann die Trennungslinie zwischen den beiden kleinern, die die erstern zusammensetzen. Indem sich die beiden Hälften eines Doppelfadens allmählich auf größere Strecken hin voneinander lösen, geht die geschilderte Kettenform dann wieder verloren; gleichzeitig strecken sich die Einzeläden wieder etwas, und man sieht sie daher wieder aus den kleinen Microsomen zusammengesetzt. Es mag hier erwähnt werden, daß die Microsomen überhaupt weder alle eine gleichmäßige Größe noch eine regelmäßige Form haben; aber es ist wohl keine unwahrscheinliche Annahme, wenn man vermutet, daß das an den lebenden Microsomen anders ist als an den fixierten, geschrumpften und mit Farbstoff imprägnierten.

Schließlich sieht ein Kern dieses Stadiums so aus, als ob das ganze Chromatin unregelmäßig in Körnchen oder kürzere Stränge verteilt wäre. Doch zeigt sich bei genauester Betrachtung stets, daß im Kern ziemlich lange Fäden vorhanden sind, von denen je 2 mehr oder weniger innig miteinander verklebt oder umeinander

herumgewunden sind, und daß ferner alles Chromatin zu dem einen oder dem andern dieser Fadenpaare gehört. Fig. 19 zeigt einen solchen Kern; in demselben konnten aber nur einzelne Chromatinkörnchen am Rande als nicht zu einem Faden gehörig erkannt werden, und zwar deswegen, weil ihre Fortsetzung durch den Schnitt abgetrennt war. Die Fäden dehnen sich auf diesem und auch auf den folgenden Stadien so weit aus, daß sie an einzelnen Stellen sehr dünn sind und ihre Microsomen weit auseinander liegen; dann erscheint namentlich nach Eisenhämatoxylin-Färbung ein Faden manchmal unterbrochen, während in Präparaten, die mit BÖHMER'schem Hämatoxylin gefärbt sind, stets noch ein Zusammenhang erkennbar ist.

Eine weitere sehr charakteristische Veränderung auf diesem Stadium ist folgende: Alle Chromatinfäden rücken an die Oberfläche des Kerns und legen sich ihr dicht an (eine Kernmembran ist zuweilen schwach angedeutet sichtbar), während das Kerninnere gar kein Chromatin mehr enthält. Auf einem Schnitt mitten durch ein solches Keimbläschen (Fig. 20) besteht dann scheinbar das Chromatin nur aus einigen Körnchen an der Peripherie. Fig. 21 zeigt ein gleiches Keimbläschen bei verschiedener Einstellung; bei a ist es nach einem Schnitt ungefähr durch die Kernmitte gezeichnet; bei b ist die Hälfte der kugligen Kernoberfläche auf eine Ebene projiziert, und da sieht man die Doppelfäden recht deutlich.

Während dieser Veränderungen hat das Keimbläschen an Größe zugenommen, ebenso der Nucleolus, dessen Vacuolen sehr deutlich hervortreten. Besonders ist aber der Zelleib gewachsen, wie aus einem Vergleich zwischen den verschiedenen Abbildungen hervorgeht. Es muß auch eine Veränderung in dem Plasma vor sich gegangen sein, indem sein Netzwerk grobmaschiger ist (in den Figuren nicht genügend hervorgehoben) und häufig mehrere Vacuolen einschließt. Auch hier findet man häufig Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen. Es fragt sich, woher dieselben stammen. Ich habe niemals etwas gefunden, was dafür spricht, daß Chromatinpartikelchen aus dem Kern ins Plasma übertreten, doch kann man eine andere Quelle ihrer Entstehung finden. Oft sieht man, wie der Nucleolus kleine mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Körperchen abschnürt. Diese treten aus dem Kern aus und sind im Plasma an ihrer Gestalt leicht wieder zu erkennen; außerdem färben sie sich mit BÖHMER'schem Hämatoxylin wie der Nucleolus blaß. Durch spätere Deformierung entstehen dann die mehr un-

regelmäßig geformten Granula. Diese Abschnürungsvorgänge am Nucleolus sind auf spätern Stadien noch häufiger (Fig. 26).

**Ausbildung der definitiven Chromosomen der 1. Richtungsspindel.** Nachdem die Chromatinfäden eine Zeitlang in der oben beschriebenen Weise der Kernoberfläche angelegen und so scheinbar ein zweites, postsynaptisches Spirem gebildet hatten, tritt allmählich wieder eine Kontraktion der Fäden ein. Dadurch werden sie etwas dicker, ferner decken sie sich nicht mehr so häufig, so daß das ganze Bild übersichtlicher wird (Fig. 23—27). Man findet dann in jedem Kern 8 Fadenpaare von sehr verschiedener Länge; die beiden Fäden jedes Paares sind an einzelnen Stellen miteinander verklebt oder sie sind umeinander herungewickelt. Dadurch nehmen die Doppelfäden wiederum das Aussehen einer Kette an, wobei die Kettenglieder aber größer sind als bei der frühern Kettenform und nicht so regelmäßig. Die Enden der Einzelfäden sind miteinander verklebt oder frei. Die Microsomen sind gut erkennbar. Leider ist es nicht möglich, auf diesem Stadium alle Doppelfäden mit dem Zeichenapparat zu zeichnen, um eine Vergleichung ihrer Größe vorzunehmen; denn die Keimbläschen fallen infolge ihrer Größe meistens in 3 Schnitte, und dabei werden die Doppelfäden auch mit durchschnitten; außerdem sieht man einige der letztern stets in Verkürzung. In den Einzelfäden tritt nun während ihrer Dickenzunahme eine Längsspaltung auf, die aber fast immer sehr undeutlich bleibt; am besten ist sie noch an den freien Fadenenden zu erkennen, namentlich dann, wenn die Enden der Einzelfäden miteinander verklebt sind; an diesen Stellen weichen die Längshälften oft stark auseinander (Fig. 28). Während der Verkürzung bilden sich die Doppelfäden zu mehr regelmäßigen Figuren um, wie sie in Fig. 27 u. 28 abgebildet sind, zu den bekannten Ringen, Achtern usw. Oft scheint die Anordnung, welche die dünnen und die dicken Fäden eines viel frühern Stadiums zeigten, auch hier noch erhalten zu sein, wie aus Fig. 22 u. 24 hervorgeht.

Wenn die Eier sich anschicken, die 1. Richtungsspindel auszubilden, dann gehen die Doppelchromosomen anscheinend ziemlich rasch eine auffallende Veränderung ein; denn man findet nur selten Zwischenstufen. In den Figg. 29—31 sind alle 8 Doppelchromosomen in Polansicht abgebildet, nur in Fig. 29 fehlt eins, das im nächsten Schnitt liegt. Sie stellen in vielen Fällen unregelmäßige, meist etwas gestreckte Chromatinbrocken dar, die nur das Gemeinsame haben, daß sie stets ihre Doppelnatur durch eine in ihrer Längs-

richtung verlaufende Spaltung zu erkennen geben. In andern Fällen bestehen sie deutlich aus 2 nebeneinander liegenden Stäbchen. Nur selten findet man noch deutliche Ringe, wenigstens bei Polansicht (Fig. 29). In einigen der Doppelchromosomen kann man auch jetzt noch mit Sicherheit die Längsspaltung der Einzelchromosomen feststellen (Fig. 31). Einige Zwischenformen zwischen diesen ausgebildeten Doppelchromosomen und den Ketten der Figg. 26 u. 27 sind in Fig. 28 dargestellt. Die Chromosomen haben also eine sehr starke Verkürzung erfahren, wobei gleichzeitig ihre Zusammensetzung aus Microsomen verloren gegangen ist. Es fragt sich, ob die oben geschilderten unregelmäßigen Doppelchromosomen abnorm oder Kunstprodukte sind; und ich glaube, daß sie in vielen Fällen infolge der Fixierung ihre normale Form von Ringen verloren haben; wahrscheinlich sind sie gerade in diesem Stadium weich und daher durch äußere Einflüsse leicht deformierbar. Bei seitlicher Ansicht der 1. Richtungsspindel (Fig. 32) sieht man öfters die Ringform sehr deutlich und kann feststellen, daß die eine Ringhälfte dem einen und die andere dem gegenüberliegenden Spindelpol zugewandt ist. Sehr gut sind jetzt noch die Größenunterschiede der Doppelchromosomen erkennbar, doch ist es meiner Ansicht nach nicht möglich, konstante Größendifferenzen festzustellen.

Der Nucleolus ist auf diesen Stadien verschwunden; ganz sicher bin ich über sein Schicksal nicht geworden, doch scheint er allmählich immer mehr oder größere Vacuolen in sich zu bilden, bis er sich schließlich ganz auflöst. Manchmal ist er von einer großen Vacuole ganz ausgefüllt bis auf eine dünne, dieselbe umgebende Membran. Im Plasma sind zu dieser Zeit auch alle mit Eisenhämatoxylin färbbaren Granula verschwunden. Eigentümlich ist, daß in manchen Eiern ein Teil des Plasmas, und zwar ein peripher gelegener, sich dunkler färbt als das übrige (Fig. 29 u. 31). Es könnte das vielleicht mit der Auflösung der Kernvacuole und dem Eindringen des Kernsafts in das Plasma zusammenhängen, es kann aber ebensogut ein Kunstprodukt sein.

#### Degeneration von Oocyten.

In jedem Ovarium ist eine sehr große Anzahl von Eiern vorhanden. Selbst wenn ein Tier eine Menge von Eikokons produziert, so können bei der geringen Zahl von Eizellen in einem Kokon doch nur ein Teil aller vorhandenen Eier zur Entwicklung gelangen. Wir sehen daher in jedem Ovarium bald mehr, bald weniger Ei-

zellen einem Degenerationsprozeß anheimfallen. Dieses Schicksal kann die Oocyten sowohl auf einem sehr jungen wie auf einem weit vorgeschrittenen Stadium treffen; letzteres scheint das häufigere zu sein. Die Degeneration beginnt im Kern, während das Plasma anfangs noch normal bleibt. Das Chromatin verliert seine Anordnung in Fäden und klumpt sich mehr und mehr zusammen; der Nucleolus zerfällt in mehrere Stücke (Fig. 34 a u. b). Dann nimmt auch der Zelleib an Größe ab und färbt sich dunkler, wobei die Kernvacuole immer deutlich sichtbar bleibt, wenn auch in geschrumpftem Zustand (Fig. 35 a). In einigen sehr vorgeschrittenen Fällen von Degeneration findet man neben den Resten des Nucleolus kein Chromatin mehr, dafür aber in dem dunklen Plasma zahlreiche, nadelförmige, mit Eisenhämatoxylin geschwärzte Gebilde, deren chemische Natur nicht festgestellt wurde (Fig. 35 b). Fig. 33 zeigt schließlich noch eine Oocyte, deren Plasmaleib noch ganz normal ist, während das Chromatin zu einem mit Vacuolen durchsetzten Klumpen zusammengeballt ist. Im Kern wie im Plasma sind mehrere Kugeln vorhanden, die sich mit BÖHMER'schem Hämatoxylin blaß gefärbt haben; in Eisenhämatoxylin-Präparaten findet man ganz ähnliche, dunkel gefärbte Gebilde; man muß daher wohl annehmen, daß sie von dem färberisch sich ganz gleich verhaltenden Nucleolus abstammen. Zuweilen findet man Oocyten mit zusammengeklumptem Chromatin, welche 3 Centrosomen mit Strahlung enthalten. Die Degeneration dürfte wohl durch lokalen Nahrungsmangel bedingt sein, manchmal vielleicht auch durch zu langes Verweilen der Oocyten mit ausgebildeter 1. Richtungs- spindel im Ovarium.

Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß das bei der Verkleinerung einer Eizelle freiwerdende Material von günstiger gestellten benachbarten Eizellen als Nahrung verwertet wird; es muß dies in verflüssigtem Zustand geschehen, da man eine direkte Aufnahme von degenerierten Eizellen in normale nicht beobachten kann. Die heranwachsenden Embryonen bzw. Eier der Tricladen werden also nicht nur von Dotterzellen, d. h. von spezialisierten Eizellen ernährt, sondern auch von degenerierten. Gleiches berichtet SCHUBMANN (1904) für die Eier von *Fasciola hepatica* L., bei welchen außer den zwei schon genannten Ernährungsformen noch ein sog. Eistiel vorhanden ist und für Zufuhr von Nahrungsmaterial sorgt. IJIMA (1884) nimmt, wie schon oben erwähnt, an, daß die kleinen schlanken Zellen im Ovarium (Follikelzellen anderer Autoren) degenerierte Eizellen seien, welche ihr Plasma als Nährmaterial an

andere Eier abgegeben haben; doch wird diese Auffassung nicht haltbar sein, da die sog. Follikelzellen dann doch auch in ihrem Kern Zeichen von Rückbildung oder Auflösung zeigen müßten, was nicht der Fall ist.

### Zusammenfassung und Deutung der Befunde.

1. Die Oogonien, welche sich von den im Parenchym des Tiers liegenden großkernigen sog. Stammzellen ableiten, enthalten 16 Chromosomen von verschiedener Größe, ohne daß aber nachweisbar ist, daß je 2 derselben gleich groß sind. Ihre Chromosomen teilen sich durch Längsteilung.

2. Die Umwandlung der Tochterchromosomen der letzten Teilung, welche der Bildung der Oocyten vorangeht, in das ruhende Kerngerüst der jüngsten Oocyten konnte nicht verfolgt werden. Ebenso konnten in diesem ruhenden Kerngerüst die einzelnen Chromosomen nicht mehr gesondert erkannt werden. Es sind also in diesem Stadium die Chromosomen entweder wirklich in einzelne Körnchen zerfallen, oder sie scheinen es nur zu sein, weil der Zusammenhang der letztern nicht nachweisbar ist. Über diese Frage hoffe ich bei der Untersuchung der Spermatogenese des gleichen Objekts Klarheit zu erhalten. Jedenfalls hat diese Chromatinverteilung mit dem auf viel spätem Stadium nach Angabe mehrerer Autoren vorkommenden postsynaptischen Zerfall der Chromosomen nichts zu tun.

3. Aus dem ruhenden Kerngerüst entwickeln sich eine größere Anzahl (wahrscheinlich 16) verschieden lange, dünne Schleifen, deren Schenkel nach einem Punkt konvergieren. Durch paarweises Zusammenlegen von je 2 dünnen Fäden entstehen (wahrscheinlich 8) dicke längsgeteilte Schleifen (Synapsis). Die 16 dünnen Schleifen entsprechen den 16 Chromosomen der Oogonien; die dicken Schleifen sind also Doppelchromosomen.

4. Es legen sich nicht nur die Chromosomen als Ganzes aneinander, sondern es scheint, als ob auch je 2 Microsomen sich aneinanderlegen.

5. Die paarweise verbundenen Fäden entfernen sich dann wieder mehr voneinander; gleichzeitig strecken sie sich und legen sich der Kernoberfläche dicht an, wobei die Anordnung des Chromatins in 8 Doppelfäden undeutlicher wird. Es entsteht also, aber nur scheinbar, ein postsynaptischer Zerfall der Doppelchromosomen. Tatsächlich aber bleiben die Chromosomen erhalten. Es spricht nichts

dafür, daß ein Teil des Chromatins sich auflöst oder in das Plasma ausgestoßen wird.

6. Aus den Doppelfäden entstehen durch Verkürzung die 8 mehr oder weniger deutlich ringförmigen Doppelchromosomen der 1. Richtungsspindel. In jedem Einzelchromosom tritt eine undeutliche Längsspaltung auf. In der 1. Richtungsspindel sind die Doppelchromosomen so orientiert, daß ihre beiden verschiedenen Ringhälften nach den beiden verschiedenen Polen sehen.

7. Die Ringe sind den sogen. Tetraden durchaus vergleichbar, da sie 2 Trennungslinien enthalten, von denen die eine ganze Chromosomen scheidet, die andere dagegen Längshälften eines Einzelchromosoms. Voraussichtlich ist die 1. Teilung eine Reduktionsteilung, indem sie die in der Synapsis vereinigten Einzelchromosomen (= Ringhälften) trennt, und die 2. eine Äquationsteilung, falls in ihr die schon vorher angedeutete Längsspaltung der Einzelchromosomen durchgeführt wird.

8. Der Nucleolus zeigt eine typische Lagerung in Beziehung auf die Chromosomen; sonst aber steht er in keiner erkennbaren Beziehung zu dem Chromatin. Die Abschnürung der rundlichen, in das Ei auswandernden Körper kann als ein Secretionsprozeß angesehen werden.

#### Vergleich mit den frühern Beschreibungen der Eireifung bei den Turbellarien.

Bei den Tricladen hat wie oben erwähnt kürzlich erst MATTIESEN (1904) die Oogenese untersucht und ist auch auf die Ausbildung der Chromosomen näher eingegangen. Die großen Verschiedenheiten, welche zwischen seinen Ergebnissen — er studierte die Eireifung an *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria torva* und *polychroa* — und meinen eignen hervortreten, machen es erforderlich, ausführlicher auf seine Resultate einzugehen, da wir doch bei der nahen Verwandtschaft aller *Planaria*-Arten einen wenigstens in den Hauptzügen gleichen Reifungsvorgang erwarten müssen. Die Beschreibung, welche MATTIESEN für die das jüngste Ovarium zusammensetzenden Zellen gibt, stimmt in der Hauptsache mit meinen Befunden überein, wenn auch unsere Abbildungen etwas verschieden sind. Er sagt übrigens nichts darüber, ob auch typische mitotische Teilungen (der Oogonien) im Ovarium vorkommen. Im Vergleich zu den reifen Keimbläschen erscheinen die Kerne seiner jüngsten Eizellen sehr groß; allerdings ist es fast unmöglich, einen solchen Vergleich anzustellen, da

MATTIESEN die verschiedenen Figuren, wie er selbst erwähnt, bei verschiedenen Vergrößerungen gezeichnet hat und diese nicht angibt. Die Eireifung beginnt nun nach MATTIESEN damit, daß sich das Chromatin um den Nucleolus zu einem kompakten Knäuel zusammenballt und sich dabei zu einem oder mehreren sehr langen Fäden vereinigt. Während dieses Stadiums soll der Nucleolus verschwinden, um später wieder zu erscheinen. Dieses Stadium sieht MATTIESEN als Synapsis an, welche wohl „sozusagen ein Umgießen des Chromatins in neue Formen“ bezwecke. Das beschriebene Stadium ist nun, wie aus der weitem Beschreibung hervorgeht, meinem Stadium der dicken Chromatinschleifen homolog und stellt also auch wirklich in Übereinstimmung mit meinen Befunden die Synapsis dar. Es ist nun sehr gut möglich, daß sich bei den von MATTIESEN untersuchten Arten die dicken Chromatinschleifen zu einem kompakten Knäuel zusammendrängen; allerdings habe ich davon bei *Dendrocoelum lacteum*, welches ich nebenbei auch mit untersucht habe, nichts gesehen. Es ist aber auch möglich, daß die beschriebenen kompakten Knäuel Degenerationsprozesse oder Kunstprodukte sind, und MATTIESEN hält dieses selbst ja bei einigen Zellen, die 2 solche Knäuel enthalten, nicht für ausgeschlossen. Jedenfalls aber müssen wir in der sogen. Synapsis einen andern Vorgang suchen als eine Umgießung des Chromatins in neue Formen. Alle frühern Stadien der Eireifung bei *Plan. gon.*, z. B. das der dünnen Schleifen, welches ich auch bei *Dendrocoelum lacteum* fand, beschreibt MATTIESEN nicht.

Der weitere Reifungsprozeß soll nun darin bestehen, daß der Chromatinknäuel sich wieder lockert und zu einem typischen Spiremstadium überleitet. Darauf soll eine Längsspaltung des Fadens auftreten und zwar so, daß sie in bestimmten Abständen unterbleibt, so daß eine Kette entsteht. Die Kettenglieder, deren Zahl meistens um 16 herum betragen soll, lösen sich dann voneinander und bilden sich zu einzeln liegenden Vierergruppen um, während andere solcher Vierergruppen zu langgestreckten Gruppen vereinigt bleiben. Diese Beschreibung paßt ziemlich genau auf die postsynaptischen Stadien der Eireifung bei *Plan. gon.* mit den Ausnahmen, daß hier erstens kein typisches Spirem entsteht, sondern die Schleifen gesondert bleiben, daß zweitens die Kettenglieder sich nicht voneinander lösen, sondern die Doppelfäden erhalten bleiben, und daß drittens die Kettenglieder sich weder zu Tetraden umbilden noch überhaupt jemals irgendwie in konstanter Zahl auftreten. Die beschriebenen Tetraden sollen nun aber nach MATTIESEN den Vierergruppen im gewöhnlichen Sinne

nicht entsprechen, sondern es sollen aus allen diesen scheinbaren Tetraden, sowohl den zu Gruppen vereinigten wie den einzeln liegenden, 4 kompakte gedrungene Chromosomen hervorgehen. MATTIESEN läßt unaufgeklärt, was die Tetradenbildung bedeuten solle. Zu erwähnen ist, daß er ebensowenig wie ich den Austritt von Chromatin aus dem Kern oder die Auflösung von Chromatin im Kernsaft beobachtet hat. Während der Bildung der 1. Äquatorialplatte sollen nun die definitiven Chromosomen, deren es wie bei meinem Objekt 8 sind, durch Querteilung aus den vorher vorhandenen 4 hervorgehen; doch beruht die Angabe nur auf der Beobachtung, daß die Chromosomen während ihrer Vermehrung von 4 auf 8 verschiedene Länge haben. Bei *Plan. gon.* ist gar nichts zu sehen, was diesen Vorgängen ähnelt; wir haben daselbst von vornherein 8 Doppelfäden, die sich zu den 8 Ringen der 1. Richtungsspindel umwandeln. Man darf daher wohl annehmen, daß MATTIESEN sich durch eine entfernte Ähnlichkeit einzelner Kettenglieder mit Tetraden und durch Kunstprodukte hat täuschen lassen. Auf die ebenfalls einzeln dastehende Art und Weise der beiden Reifeteilungen selbst, welche MATTIESEN beschreibt, kann hier nicht eingegangen werden, da ich sie in der vorliegenden Arbeit nicht nachgeprüft habe.

Das, was N. M. STEVENS (1904) über die Eireifung von *Planaria simplicissima* bringt, ist nur wenig; sie findet eine 2malige Längsteilung der Chromosomen und auffallenderweise bald 6, bald 3 Chromosomen oder auch Mittelzahlen. Über die frühern Stadien der Eireifung erwähnt STEVENS nichts.

Die Reifungsvorgänge bei den Polycladen dürfen wir natürlich nicht ohne weiteres mit denen der Tricladen vergleichen, denn es ist nicht ausgeschlossen, daß sie bei den beiden Abteilungen der Dendrocölen etwas verschieden verläuft. Da wir aber in den Arbeiten verschiedener Autoren Figuren finden, welche sehr ähnlich denen bei *Plan. gon.* sind, so dürfte es doch angebracht sein, zu untersuchen, ob die eingangs erwähnte Verschiedenheit zwischen ihren und meinen eignen Resultaten vielleicht nicht darauf beruhen, daß die Figuren bisher falsch gedeutet wurden. Die frühern Bearbeiter der Eireifung bei den Polycladen VAN DER STRICHT (1898), KLINCKOWSTRÖM (1897) und FRANCOTTE (1898) sind auf die vorbereitenden Stadien der Eireifung so gut wie nicht eingegangen. Erst SCHOCKAERT (1901 u. 1902) und GÉRARD (1901) haben diese Lücke wenigstens teilweise ausgefüllt. Ersterer kam

zu folgenden Ergebnissen: Er beobachtete in den jüngsten Oocyten eine Anzahl (wahrscheinlich 9) Kernschlingen, welche aus einer Doppelreihe von Granula bestehen und nach einem Pol des Kerns gerichtet sind. Wir haben hier also fast genau dasselbe Bild wie bei *Plan. gon.*, SCHOCKAERT deutet die Schlingen aber ganz anders. Nach seiner Ansicht sind die 9 Schlingen direkt aus den 18 Tochterchromosomen der letzten oogonialen Teilung hervorgegangen und zwar dadurch, daß sich je 2 Tochterchromosomen mit je einem Ende vereinigt haben. Die Zusammensetzung der 9 Schleifen aus einer Doppelreihe von Granula sei das Resultat einer Längsspaltung. Nun hat SCHOCKAERT die Teilung der Oogonien nicht beobachtet, und deshalb ist seine Deutung der eben beschriebenen Zellen als jüngste Oocyten nicht genügend begründet. Ich halte es demnach nicht für ausgeschlossen, daß SCHOCKAERT die wirklich jüngsten Stadien der Oocyten nicht gefunden hat, besonders also das Stadium der dünnen Chromatinschleifen und die Synapsis. Nun beschreibt SCHOCKAERT weiter, daß die 9 längsgespaltenen Chromatinschleifen vollkommen zerfallen, so daß zwischen ihnen und dem spätern Kernfaden keinerlei morphologischer Zusammenhang bestehe. Der spätere Kernfaden bilde sich vielmehr dadurch heraus, daß eine Anzahl Granula sich zu einem Faden aneinanderreihen, während andere Körnchen isoliert bleiben. Von dem neuentstandenen Faden zerfallen wiederum einige Stücke, andere bleiben erhalten, wachsen heran und teilen sich der Länge nach; diese Längsteilung verschwindet später zwar wieder, kann aber vielleicht der Vorläufer der Längsteilung der Chromosomen während der 2. Reifungsteilung sein. Die Befunde einer frühen Längsteilung stimmen also mit meinen eignen überein, nicht aber der Zerfall, und sogar ein zweimaliger Zerfall des Chromatins. Bei *Planaria gonocephala* ist nichts derartiges zu beobachten. Vorausgesetzt also, daß der Reifungsprozeß bei den Polycladen und den Tricladen wenigstens ähnlich verläuft, muß man annehmen, daß SCHOCKAERT übersehen hat, daß alle die scheinbar einzeln liegenden Körnchen doch tatsächlich zu einem Faden vereinigt bleiben. Es mag dies mit daran liegen, daß SCHOCKAERT fast ausschließlich mit Eisenhämatoxylin gefärbt hat; und nach meinen Erfahrungen werden bei der Reduktion der Färbung mit Eisensalzlösung oft kleinste Partikelchen, welche den Zusammenhang mit den größern darstellen, entfärbt und daher unsichtbar. — Nun findet aber SCHOCKAERT auch Doppelchromosomen, deren Komponenten sich bei der 1. Reifungsteilung voneinander trennen. Diese

sollen aber dadurch entstehen, daß der einfache Faden sich wie ein doppelt genommer Bindfaden doppelt legt und daher aus 2 Schenkeln besteht, die sich aneinanderlegen und umeinanderwickeln und sich dann segmentieren (vgl. sein Schema). Ich muß gestehen, daß auch ich lange Zeit dieses bei *Plan. gon.* für verwirklicht gehalten habe, bis mir die jüngsten Stadien der Oocyten auffielen und bis ich erkannte, daß die Schenkel des Doppelfadens durch Auseinanderweichen der Längshälften der dicken Schleifen entstanden sind.

GÉRARD (1901) hat bei *Prostheceracus vittatus*, *Stylochus* und *Leptopleura* im wesentlichen dasselbe gefunden wie SCHOCKAERT bei seinem Objekt, und es ist daher nicht nötig, näher auf seine Beschreibung einzugehen. Auffallend ist, daß er die polare Anordnung der Kernschleifen, die SCHOCKAERT sehr gut zeichnet, nicht gefunden hat.

Über den Reifungsprozeß in den Eiern der Rhabdocölen besitzen wir nur eine ganz kurze Angabe von BRESSLAU (1904); derselbe fand in der 2. Richtungsspindel des Eies von *Mesostomum chrenbergi* 10 Chromosomen von etwa Vförmiger Gestalt. 5 von diesen sollen in der Eizelle verbleiben, die andern in das 2. Richtungskörperchen eintreten. Danach würde also der Reifungsmodus in den Eiern der Rhabdocölen wesentlich von dem bei unserm Objekt verschieden sein; doch dürfte erst die von BRESSLAU in Aussicht gestellte ausführlichere Arbeit abzuwarten sein.

Es ist hier nicht meine Aufgabe, eingehender die Literatur über Reduktionsteilung zu besprechen; es sei aber kurz hervorgehoben, daß die Vorgänge der Eireifung bei *Plan. gon.* nicht allein dastehen, sondern daß ähnliches schon mehrfach gefunden wurde. Um nur eins herauszugreifen, möchte ich auf die große Ähnlichkeit meiner Befunde mit den Reifungsvorgängen bei *Myxine* und *Spinax* hinweisen, die A. u. K. E. SCHREINER (1904) beschrieben haben.

Zum Schluß sei mir gestattet, Herrn Geheimrat Prof. Dr. WEIS-MANN meinen herzlichen Dank dafür auszusprechen, daß er, seitdem ich in seinem Institut weile, in mir das Interesse für die kerntheoretischen Fragen erweckt und wachgehalten und meine Arbeit mit Interesse verfolgt hat.

---

### Literaturverzeichnis.

- BRESSLAU, E., 1904, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien, I. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 76.
- CURTIS, W. C., 1900, On the reproductive system of *Planaria simplicissima*, a new species, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 14, Anat.
- , 1902, The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*, in: *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, Vol. 30, No. 7.
- FRANCOTTE, P., 1898, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades, in: *Arch. Zool. expér.* (3), Vol. 6.
- GÉRARD, O., 1901, L'ovocyte de premier ordre du *Prostheceraeus vittatus*, in: *Cellule*, Vol. 18.
- IJIMA, J., 1884, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen (Tricladen), in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 40.
- KELLER, J., 1894, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 28.
- KENNEL, J., 1879, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien *Rhynchodemus terrestris* O. F. MÜLL. und *Geodesmus bilineatus* METSCHN., in: *Arb. zool. Inst. Würzburg*, Vol. 5.
- LANG, A., 1884, Die Polycladen des Golfes von Neapel, in: *Fauna Flora Golf Neapel*, Monogr. 11.
- MATTIESEN, E., 1904, Die Eireifung und Befruchtung der Süßwasserdendrocoelen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 27.
- , 1904, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 77.
- MOSELEY, H. W., 1874, On the anatomy and histology of the Landplanarians of Ceylon, with some accounts of their habits etc., in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*.
- PETRUNKEWITSCH, A., 1901, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten *Bienenei*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 14, Anat.
- SCHOCKAERT, R., 1900, Nouvelles recherches sur la maturation de l'ovocyte de premier ordre de *Thysanozoon Brocchi*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 18.
- , 1901, L'ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchi*, I. Partie, in: *Cellule*, Vol. 18.
- , 1901, L'ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchi*, II. Partie, *ibid.*, Vol. 20.

- SCHREINER, A. und K. E., 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: *Anat. Anz.*, Vol. 24.
- STEVENS, N. M., 1904, On the germ cells and the embryology of *Planaria simplicissima*, in: *Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*.
- VAN DER STRICHT, 1898, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oeuf de *Thysanozoon*, in: *Arch. Biol.*, Vol. 15.

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf Objektischhöhe entworfen bei einer Tubuslänge von 160 mm. Bei Fig. 1 wurde ZEISS Achrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 2 angewandt, bei allen andern ZEISS Achrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 6.

#### Tafel 23.

- Fig. 1. Schnitt durch Ovarium. Zwischen den verschieden alten Eizellen 6 dunkel gefärbte Dotterzellen.
- Fig. 2. Oogonie, Monaster in Polansicht; 16 Chromosomen.
- Fig. 3. Jüngste Oocyte. Kern im Ruhezustand.
- Fig. 4. Anordnung der Microsomen zu Fädchen.
- Fig. 5. Dasselbe in vorgeschrittnem Stadium.
- Fig. 6 und 7. Stadium der dünnen Chromatinschleifen, von der Seite gesehen.
- Fig. 8. Dasselbe von unten gesehen, d. h. von der Seite, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren.
- Fig. 9. Dasselbe; Schleifen anscheinend unregelmäßig angeordnet; schräge Ansicht.
- Fig. 10. Einige dünne Chromatinfäden verlaufen paarweise parallel. Es sind nur einige Schleifen bzw. Teile von solchen eingezeichnet.
- Fig. 11. Kern mit dünnen und mit dicken Chromatinschleifen.
- Fig. 12. Dasselbe, von der Seite gesehen, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren. Die dicken Fäden zeigen Andeutung einer Längsspaltung, die dünnen verlaufen paarweise parallel.
- Fig. 13. Stadium der dicken Chromatinfäden; von der Seite gesehen.
- Fig. 14. Dasselbe, schräg gesehen.
- Fig. 15. Dasselbe, von der Seite gesehen, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren. Längsspaltung schwer sichtbar.
- Fig. 16 u. 17. Wiederauftreten der Längsspaltung in den dicken Fäden, welche dadurch das Aussehen einer Kette mit kleinen Ketten-

gliedern annehmen. Es sind nur Teile der jetzt mehr unregelmäßig angeordneten Fäden gezeichnet.

Fig. 18. Weitere Trennung der Einzelfäden.

Fig. 19. Dasselbe, weiter vorgeschrittenes Stadium; scheinbarer Zerfall der Fäden.

Fig. 20. Durchschnitt durch den Kernmittelpunkt. Chromatin peripher angeordnet; Nucleolus mit Vacuolen.

Fig. 21. Ein Kern bei verschiedener Einstellung: a Schnitt durch die Kerumitte, b die eine Hälfte der Kernoberfläche auf eine Ebene projiziert.

Fig. 22. Kernoberfläche eingestellt (wie Fig. 23—26). Fäden zeigen noch eine ähnliche Anordnung wie in Fig. 15.

Fig. 23. Doppelfäden, sehr lang und dünn.

Fig. 24. Doppelfäden, etwas kontrahiert.

#### Tafel 24.

Fig. 25. Doppelfäden in Form von unregelmäßigen Ketten, Ringen usw. Größenunterschiede.

Fig. 26. Dasselbe; Nucleolus schnürt einen kugligen Körper ab.

Fig. 27. Doppelfäden bilden mehr regelmäßige Figuren (Ketten, Ringe, Achter).

Fig. 28. 3 einzelne stark kontrahierte Doppelchromosomen. Längsspaltung in den Einzelchromosomen sichtbar.

Fig. 29—31. Äquatorialplatte der 1. Richtungsspindel. In Fig. 29 fehlt ein Doppelchromosom, das im Nachbarschnitt liegt. Chromosomen stark verkleinert.

Fig. 32. 1. Richtungsspindel in Seitenansicht; 3 Doppelchromosomen sichtbar. Die achromatische Figur wegen Färbung mit BÖHMER'schem Hämatoxylin nur teilweise sichtbar.

Fig. 33. Chromatin zusammengeklumpt; Nucleolus zerfallen. Degenerationsstadium.

Fig. 34. Degenerierende Kerne.

Fig. 35. Degenerierte und stark verkleinerte Oocyten. In b nadelartige Gebilde.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus* Gr.

Von

Al. Mrázek in Prag.

Mit 118 Abbildungen im Text.

## Einleitung.

Nur selten gelingt es, wenigstens nach den bisherigen Berichten, *Lumbriculus variegatus* im geschlechtsreifen Zustand anzutreffen. In dieser Hinsicht weicht die Form von der Mehrzahl der Süßwasser-Oligochäten ab, und es steht diese Erscheinung auch in einem gewissen Mißverhältnis zu der sonst allgemeinen Verbreitung des *Lumbriculus* in unsern Gegenden, und zwar auf Standorten offenbar ganz verschiedenartigen biologischen Charakters. Vereinzelt wurden geschlechtsreife Lumbrikeln jedoch schon von mehreren Beobachtern gefunden, und es liegen auch bereits einige anatomische Untersuchungen des Geschlechtsapparats vor [VEJDOVSKÝ (1884), HESSE (1894), VEJDOVSKÝ (1895), WENIG (1902), HESSE (1903)]. Es könnte daher scheinen, daß durch diese Arbeiten, die größtenteils gerade aus dem letzten Dezennium stammen, die Geschlechtsverhältnisse von *Lumbriculus* in hinreichendem Maße aufgeklärt seien, insbesondere nach der anatomischen Seite hin.

Nichtsdestoweniger widmete ich, da ich beim Einsammeln des Materials für meine anderweitigen wissenschaftlichen Untersuchungen sehr oft in der freien Natur dem *Lumbriculus* begegnete, meine be-

sondere Aufmerksamkeit dieser Sache. Dies beruhte einerseits auf Gründen mehr persönlichen Charakters (war ich ja auch bei dieser Frage selbst beteiligt gewesen, wenn auch nur indirekt, indem ich [vgl. MRÁZEK, 1901] zu der Arbeit WENIG's den ersten Anlaß gab), andererseits interessierten mich hierbei hauptsächlich die auf der biologischen Seite dieser Sache sich aufwerfenden Fragen, die besonders durch die wichtige Arbeit v. WAGNER's (1900) angeregt worden sind. Ich hoffte, daß es mir gelingen werde, zur Lösung solcher Fragen neues Tatsachenmaterial zu sammeln, wie es schon der erste Fund (MRÁZEK, l. c., p. 3), der mitten im Sommer gemacht wurde, versprach.

Meine Bestrebungen blieben nicht ohne Erfolg. Es ist mir gelungen, wiederholt geschlechtsreife *Lumbriculi* zu beobachten, und ich glaube, daß ich zur Lösung der biologischen Fragen einige nicht unwichtige Aufschlüsse bringen kann. Natürlich untersuchte ich die aufgefundenen geschlechtsreifen Exemplare von *Lumbriculus* auch eingehend anatomisch, vorerst nur zur eignen Belehrung und um in meiner Präparatensammlung dieses immerhin seltne Objekt zu besitzen. Aber schon die ersten angefertigten Schnittserien zeigten nur allzu deutlich, daß auch die rein morphologische Seite noch viel geradezu Überraschendes bietet und daß derartige Untersuchungen nicht nur in rein deskriptiver Hinsicht, sondern auch vom allgemeinem Standpunkt aus von Bedeutung sind. Gleichzeitig aber kam ich zur Überzeugung, daß zu einer befriedigenden Lösung der Aufgabe es nicht mehr genügt, nur ein paar Exemplare zu untersuchen — meine sämtlichen Vorgänger verfügten nur über ein vollkommen unzureichendes Material (HESSE z. B. nur über 3 Exemplare) —, sondern daß hier, wie anerkanntermaßen überhaupt überall da, wo wir es mit einer Variabilität zu tun haben, auch wenn dieselbe nicht so groß wäre, wie dies tatsächlich bei den Geschlechtsorganen von *Lumbriculus variegatus* der Fall ist, die Untersuchung auf möglichst breiter Grundlage geschehen muß. Ich suchte mir also so viel Beobachtungsmaterial zu verschaffen, wie es überhaupt möglich war. Das Resultat war, daß ich im Zeitraum von 2 Monaten (vom 15. Juni bis 15. August 1905) auf zahlreichen Exkursionen ein im Vergleich zu meinen Vorgängern enormes Material einsammelte, obgleich ich schon hier bemerken will, daß es wünschenswert gewesen wäre, noch reicheres Material zu besitzen, da das meinige z. B. zu eigentlichen variationsstatistischen Untersuchungen doch noch ungenügend ist. Im ganzen basieren die auf den folgenden Seiten

mitgeteilten Resultate meiner Untersuchungen auf einer Durcharbeitung von mehr als 200 Schnittserien durch die Vorderteile ebenso vieler geschlechtsreifen Exemplare von *Lumbriculus*.

### Die Beschaffung des Materials und Technik.

Die Fundorte, von denen ich meine Lumbrikeln bezog, sind Tümpel, wie solche auf dem rechten Ufer der Moldau dicht hinter dem Navigationsdamm zwischen Modřan und Braník in der nächsten Umgebung von Prag zahlreich vorhanden sind. *Lumbriculus* kommt hier sowohl als auch in der Moldau selbst überall vor, doch nicht überall kann man sich leicht, ohne großen Zeitverlust, in kurzer Zeit die nötige große Menge von Exemplaren verschaffen. Dies ist besonders schwer da, wo der Boden und das Ufer mit Sand oder gar Steingeröll bedeckt ist. Auf meinen zahlreichen Besuchen des ganzen Gebiets ist es mir im Jahre 1904 gelungen eine Stelle zu finden (unweit der Dampferstation Modřany), wo die Tiere sehr leicht in großer Zahl zu sammeln waren. Leider trocknete die Stelle bei einem niedrigen Wasserstand in der Moldau im Sommer aus, und dies geschah im Jahr 1904, das sehr trocken war, schon Anfang Juni gerade zu der Zeit, wo die ersten geschlechtsreifen Exemplare von *Lumbriculus* sich zeigten, so daß ich die ganze Sache auf das nächste Jahr verschieben mußte. Auch im Jahr 1905 trocknete dieser Fundort wieder aus, wenn auch etwas später, so daß ich die wenigen geschlechtsreifen Exemplare mühsam in den tiefsten noch feuchten Schichten, unter größeren Steinen etc. suchen mußte. Glücklicherweise entdeckte ich jedoch zu dieser Zeit eine andere Stelle ungefähr 1 Kilometer flußabwärts, welche den ganzen Sommer über unter Wasser blieb und wo die Lumbrikeln überaus zahlreich vorkamen und relativ leicht zu sammeln waren. Der kleine Tümpel wies einen üppigen Pflanzenwuchs auf. Verschiedene Wasserpflanzen bildeten rings um das Ufer eine flottierende dichte Decke, in welcher es besonders an deren Unterseite, zwischen dem dichten weißen Wurzelwerk, von Hunderten von *Lumbriculus*-Exemplaren wimmelte. Die Würmer wurden hier nun herausgesucht, wo es ging, einzeln oder gruppenweise zusammen mit den Pflanzenteilen in die Sammelgefäße geworfen. Teilweise wurden schon an der Lokalität selbst die Tiere aus dem Pflanzengeflecht herausgesiebt.

Zu Hause im Laboratorium bediente ich mich zur Isolierung der heimgebrachten zahlreichen Lumbrikeln wie überhaupt bei allen meinen ähnlichen Untersuchungen an andern Süßwasser-Oligochäten der Siebmethode. In einem feinen Sieb wird der ganze Inhalt des Sammelgefäßes im fließenden Wasser unter der Wasserleitung so lange ausgewaschen, bis alle Erde, Schlamm etc. ausgewaschen ist und das Wasser klar bleibt. Jetzt kommt der Inhalt partienweise in ein gröberes Sieb, und es genügt meistens, dasselbe in eine flache Porzellanschale zu stellen, so daß das Gesiebsel (sei es nun Steingeröll oder Pflanzenbüschel, Wurzeln, halbvermodertes Laub usw.) nur soeben vom Wasser bedeckt ist, eventuell sogar aus dem Wasser herausragt, um die Oligochäten (ebenso wie viele andere

Tiere, Turbellarien, Insectenlarven etc.) zum Herauskriechen in das reine Wasser der Schale zu bewegen. Man kann auch durch Schütteln des Siebes von Zeit zu Zeit nachhelfen, eventuell indem man abwechselnd Siebe von verschiedener Maschenweite benützt, die Tiere, wenn nötig, ganz rein ohne jede Beimischung von Fremdkörpern, Sand etc. bekommen. Auf diese Weise ist es leicht, sich in kurzer Zeit viele Tausende z. B. von *Limnodrilus*, *Tubifer*, *Psammoryetes* und ähnliche, wie ich sie bei meinen Arbeiten über verschiedene Parasiten (Sporozoen, *Archigetes*, Cysticercoiden) benötigte, zu verschaffen.

Natürlich muß man bei dem Sieben mit gewisser Vorsicht und Schonung vorgehen, aber wir brauchen auf der andern Seite wieder nicht geradezu ängstlich zu sein. Die Hunderte von Lumbrikeln, die ich von einer jeden Exkursion heimbrachte, waren in kleinen Sammelgläsern von etwa 250 ccm Inhalt mit vielem Pflanzendetritus zusammengepfertcht und dann später vielfach tüchtig gesiebt, ohne irgend welche Spuren dieser oft unsanften Behandlung zu zeigen oder gar zu autotomieren. Wenn es nach den Ausführungen v. WAGNER's noch eines weitem Beweises bedürfte, daß die Lumbrikeln keineswegs allzu empfindlich sind gegen mechanische Reize, so würden meine Erfahrungen einen solchen in hinreichendem Maße liefern.

Aus dem gesiebten Material wurden die geschlechtsreifen Exemplare herausgesucht, einige Stunden in Schalen mit reinem Wasser gelassen, damit wenigstens in dem zu schneidenden Vorderende der Darm leer wird. Dann wurde der Vorderteil ein Stück hinter der sichtbaren Genitalgegend abgetrennt und in Sublimatgemischen konserviert. Wird die Schale mit der Fixierungsflüssigkeit tüchtig geschüttelt, so bleiben die Stücke gewöhnlich gut gestreckt.

Beinahe sämtliche geschlechtsreifen Exemplare, deren ich habhaft werden konnte, habe ich in Schnittserien zerlegt. Bei der Fülle des Materials mußte ich eine solche Schnittrichtung wählen, welche einerseits die instruktivsten Übersichtsbilder liefert und bei welcher andererseits die Rekonstruktion die leichteste ist. Beiden Bedingungen genügen am besten die horizontalen Längsschnittserien, schon aus dem Grunde, weil die Zahl der Schnitte bei ihnen relativ sehr gering ist, und deshalb wurden dieselben, wo es ging, bevorzugt. Bei etwas gekrümmten Stücken wurden gewöhnlich Längsschnittserien in sagittaler Richtung angewendet, Querschnittserien jedoch auf das Minimum reduziert, da hier wegen der endlosen Schnittreihen die Rekonstruktion sehr zeitraubend ist und besonders bei ein wenig schiefer Schnittrichtung das Zählen der Segmente dazu noch unsicher sein kann.

Da es sich nur um anatomische Übersicht, nicht aber um histologische Details handelte, so wählte ich, um die lästige Arbeit des Mikrotomierens etc. etwas abzukürzen, die Schnittdicke gewöhnlich  $10 \mu$ , nur in seltenen Fällen, besonders da, wo Sporozoen vorkamen oder wenigstens vermutet wurden, wurde bis zu 8 oder  $5 \mu$  herabgestiegen. Aus demselben Grunde wurden auch die gewöhnlichsten, einfachsten und schnellsten Färbungen angewandt, entweder Pikromagnesiakarmin oder DELAFIELD'sches Hämatoxylin kombiniert mit Eosin, Orange oder Pikromagnesiakarmin. Es kam

dabei nur Schnittfärbung in Betracht. Um die ganze Prozedur noch etwas abzukürzen, klebte ich die auf den mit Eiweißglycerin bestrichenen Objektträgern angeordneten Schnittreihen statt mit Wasser mit Orangefärbung im Thermostaten auf. Nach dem Entfernen des Paraffins etc. kommen die Objektträger auf einige Augenblicke in eine Schale mit destilliertem Wasser, bis sich die beim Abdampfen des Wassers gebildeten Orangekristalle gelöst haben, und von da in Hämatoxylin. So erhalten wir in wenigen Minuten eine schöne Doppelfärbung, die meiner Ansicht nach viel schönere und distinktere Orangefärbung (z. B. der Muskulatur) bietet, als sich bei der Behandlung der schon entparaffinierten Schnitte mit Orangefärbung erzielen läßt, einerlei ob wir vorfärben vor dem Hämatoxylin oder nachfärben.

### Biologischer Teil.

Zum Ausgangspunkt für die biologische Betrachtung der Geschlechtsverhältnisse von *Lumbriculus variegatus* wollen wir die Arbeit v. WAGNER'S (1900) wählen. Dies bedeutet nicht etwa, daß wir mit seinen Ansichten überall übereinstimmen könnten, hat ja der Verfasser dieser Zeilen schon vor einigen Jahren bald nach dem Erscheinen der Arbeit v. WAGNER'S seine Bedenken gegen einen Teil der Ausführungen desselben ausgedrückt (MRÁZEK, 1901, p. 3). Doch ist v. WAGNER unstreitig derjenige, der am ausführlichsten über die Geschlechtsverhältnisse des *Lumbriculus* vom biologischen Standpunkt aus handelt, denselben ein besonderes Kapitel in seiner Arbeit widmet und auch schon die Fragestellung präzisiert hat. v. WAGNER gebührt auch das Verdienst, gegenüber geäußerten Bedenken dargetan zu haben, daß *Lumbriculus* eine Form ist, die sich regelmäßig ungeschlechtlich vermehrt, wenn auch nur durch eine einfache Querteilung. v. WAGNER läßt es aber vorläufig dahingestellt, ob „in der Entwicklung der Lumbrikeln ein gesetzmäßiger Wechsel von ungeschlechtlich und geschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen stattfindet“ oder ob dies nicht der Fall ist. Doch neigt der Autor offenbar der erstern Möglichkeit zu, wie aus seinen übrigen Ausführungen sich herausfühlen läßt, und hat sich auch über die zeitliche Aufeinanderfolge der Generationen eine bestimmte Ansicht gebildet. Er hat gefunden, daß Spätherbst die „bevorzugte Zeit der Teilungsreife und damit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung“ von Lumbrikeln ist, und es schien ihm dann als das Wahrscheinlichste und Natürlichste, daß die Zeit der Geschlechtsperiode oder der Geschlechtsgeneration in die Wintermonate falle. In dieser Hinsicht

schließt sich v. WAGNER einer Vermutung VEJDOVSKÝ's (1884) an, während HESSE (1894) dagegen die ersten Frühlingsmonate als die Zeit der Geschlechtsreife betrachtet. Durch diesen Umstand glaubte v. WAGNER auch die bereits eingangs erwähnte Tatsache erklären zu können, warum nämlich geschlechtsreife Lumbrikeln so selten, wirkliche Raritäten sind. Die Geschlechtsreife geschieht im Verborgenen, wenn die Tiere sich bereits vollständig in den schlammigen Grund zurückgezogen haben, und die hier und da zufällig beobachteten geschlechtsreifen Exemplare sind nur „versprengte Spätlinge“. Dagegen läßt sich zuerst einwenden, daß Würmer, falls dieselben wirklich ganz tief in den Grund sich zurückgezogen haben, sich kaum in ihrem winterlichen Versteck geschlechtlich fortpflanzen werden. Wir kennen ja gerade aus der Gruppe der Lumbriculiden einen Winterlaicher par excellence, *Rhynchelmis limosella*. Ich habe in den letzten 8 Jahren vielmals in jedem Winter Gelegenheit gehabt, während der Monate Dezember bis Februar diese Form, teilweise unterm Eis, in der freien Natur zu beobachten und zu sammeln.<sup>1)</sup> Da konnte ich konstatieren, daß die Form im Winter keineswegs versteckter lebt als im Sommer und daß dieselbe zur Zeit des Eierlegens sogar vollkommen aus dem Bodenschlamm herauskommt und die Kokons im freien Wasser auf Wasserpflanzen etc. befestigt. Und etwas ähnliches müßte auch für *Lumbriculus* gelten, so daß, wenn derselbe im Winter sich fortpflanzen sollte, dies nicht so gänzlich der Beobachtung sich entziehen könnte, zumal da es, wie besonders gerade in den letzten Jahren in unsern Gegenden, oft ganz milde Winter gibt, wo die Lumbrikelfundorte einen großen Teil des Winters überhaupt ohne Eisdecke bleiben.

Lassen wir aber von solchen rein theoretischen Erwägungen ab, und wenden wir uns zu den wirklichen Funden von geschlechtsreifen Lumbrikeln. VEJDOVSKÝ fand solche im April 1876, HESSE Anfang April 1894. Der letzte Autor, der meines Wissens eine Angabe über Geschlechtsperiode von Lumbrikeln macht, DITLEVSEN (1904), erwähnt, daß er ein Exemplar mit Spuren beginnender Geschlechtsreife im Januar und ein anderes vollkommen reifes am 20. April 1901 beobachtet habe. Alle diese Funde sprechen gegen die Annahme v. WAGNER's und würden in Übereinstimmung mit der Ansicht HESSE's auf die ersten Frühlingsmonate als die Zeit der Geschlechts-

---

1) Vgl. VEJDOVSKÝ und MRÁZEK, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 62, 1903.

periode von *Lumbriculus* hinzuweisen, wenn nicht demgegenüber ganz abweichende Funde ständen. VEJDOVSKÝ hat später noch einmal geschlechtsreife Lumbrikeln zu Gesicht bekommen, und aus seiner mündlichen Aussage entnehme ich, daß der Fund im Monat Mai gemacht war. Wenn sich dies schon unmöglich mit der Annahme einer winterlichen Geschlechtsperiode vereinigen läßt, so ist dies noch um so mehr der Fall bei den folgenden Befunden, wo die Geschlechtsreife mitten in den Sommer, in die heißesten Monate Juni bis August, fiel. Die erste Angabe in diesem Sinne findet sich in meinem Aufsatz vom Jahr 1901. Die vollkommen geschlechtsreifen Lumbrikeln wurden Ende Juni und Anfang Juli 1900 beobachtet. WENIG, welcher das Material bearbeitet hat, berichtet in seiner Arbeit, daß es ihm auch in dem folgenden Sommer 1901 gelungen sei, geschlechtsreife Tiere (wenn auch nur in 2 Exemplaren) wiederzufinden. Er ist der Ansicht, daß die Geschlechtsreife bei *Lumbriculus* unzweifelhaft von der Jahreszeit unabhängig sei. Um nun zu meinen eignen Resultaten überzugehen, so kann ich anführen, daß ich in einer und derselben Lokalität in 2 aufeinander folgenden Jahren 1904 und 1905 zu derselben Zeit (Mitte Juni) geschlechtsreife Lumbrikeln fand und im Jahre 1905 das Auftreten von vollkommen geschlechtsreifen Exemplaren ununterbrochen durch volle 2 Monate hindurch (vom 15. Juni bis 15. August) verfolgen konnte. Ich bemerke ausdrücklich, daß ich am 15. August noch 3 Exemplare fand, und es ist vielleicht erlaubt als wahrscheinlich anzunehmen, daß es doch nicht die letzten waren, die an der Lokalität überhaupt auftraten, ebenso wie es möglich ist, daß ich auch nicht gleich die ersten Exemplare, die überhaupt geschlechtsreif wurden, zu Gesicht bekommen habe. Durch Hochwasser und später durch mehrtägige Abwesenheit von Prag nahmen meine Untersuchungen ein Ende, und als ich dann im September dieselben wieder aufnahm, fand ich schon keine geschlechtsreifen Tiere mehr.

Durch diese Funde ist wohl zunächst festgestellt, daß nach während 4 verschiedener Sommer gesammelten Erfahrungen geschlechtsreife Lumbriculi gerade im Sommer mit großer Regelmäßigkeit wenigstens in der Umgebung Prags auftreten. Es fragt sich nun, ob wir berechtigt sind, als die Zeit der Geschlechtsperiode die Sommermonate zu bezeichnen, und wie es erklärbar ist, daß vereinzelt auch in andern Monaten, Januar bis Mai, geschlechtsreife Lumbrikeln angetroffen werden.

Ich glaube, daß wir insbesondere in Berücksichtigung der weiter

unten näher besprochenen zahlengemäßen Verteilung der geschlechtsreifen Lumbrikeln auf einzelne Jahreszeiten vollkommen berechtigt sind, die Sommermonate als die normale Zeit der Geschlechtsreife von *Lumbriculus* anzusehen. Nach meinen obigen Ausführungen (S. 387) dauert die Geschlechtsperiode ziemlich lang, man kann ungefähr ein volles Vierteljahr sagen. Natürlich ist es wahrscheinlich, daß sie bezüglich ihres Anfangs und Endes an keine festen unveränderlichen Termine gebunden, sondern nach beiden Seiten hin verschiebbar ist. Es werden gewiß an verschiedenen Lokalitäten oder besonders in verschiedenen Gegenden etwas abweichende Verhältnisse sich zeigen, doch auch an einer und derselben Lokalität wird je nach Umständen die Geschlechtsreife das eine Jahr etwas früher, das andere etwas später auftreten. In letzter Instanz ist die Geschlechtsreife durch innere physiologische Ursachen oder Zustände hervorgerufen, doch können wir, schon per analogiam, annehmen, daß auch gewisse, wenn auch vorläufig nicht näher präzisierbare physikalische Einflüsse, klimatische Verhältnisse, Nahrung usw. als auslösende Entwicklungsreize in Betracht zu ziehen sind. So wäre es erklärlich, daß zuweilen die Geschlechtsperiode schon im Spätfrühling (Ende April, Mai) auftreten kann.

Man könnte ja aber trotzdem vielleicht noch behaupten, es sei möglich, daß *Lumbriculus* bezüglich seiner Geschlechtsperiode an keine bestimmte Jahreszeit gebunden sei und zu jeder Zeit geschlechtsreif werden könne. Es sind ja die geschlechtsreifen Exemplare, wie es gerade auch meine Untersuchungen dargetan haben (siehe weiter unten), auch in der vollen Geschlechtsperiode doch nur in einer relativ ganz unbedeutenden Individuenzahl vorhanden, und es wäre ja denkbar, daß aus diesem Grunde dieselben leicht übersehen werden können, wenn man nicht die nötige große Menge von Stücken untersucht und keine Massenfänge macht. Es ist hier schwer, wie in allen ähnlichen Fällen, wo es sich um negative Funde handelt, ein vollkommen sicheres Urteil abzugeben, da ein einziger positiver Fund die ganze Schlußfolgerung zu Fall bringen kann, und man kann nicht wissen, wie und unter welchen Umständen die frühern Beobachter Lumbrikeln gesammelt haben, als sie nach geschlechtsreifen Individuen fahndeten.<sup>1)</sup> Wenn DITLEVSEN erwähnt

1) Es ist z. B. nicht einerlei, ob wir 1000 Stück auf 10 verschiedenen Exkursionen, eventuell sogar an verschiedenen Lokalitäten, oder ob wir die 1000 Stück auf einmal an einer einzigen Stelle sammeln.

(l. c., p. 454—455), er habe *Lumbriculus* beinahe das ganze Jahr hindurch eine jede dritte Woche untersucht und zwar „allemal eine große Zahl Individuen (mindestens etwa 50)“, so ist die von ihm angeführte Zahl nach unserer Erfahrung keineswegs groß, sondern im Gegenteil verschwindend klein und ungenügend. Ich bestreite nicht, daß unter besondern Umständen die hier in Betracht kommenden biologischen Bedingungen auch außerhalb der normalen Zeit zur Geschlechtsreife Anlaß geben können, aber dies hindert nicht, daß außerdem doch eine normale bestimmte jährliche Geschlechtsperiode eintritt, die bei *Lumbriculus* in den Sommer fällt. (Dieselbe Ansicht vertritt für die Naidomorphen DITLEVSEN, l. c. p. 451.) Ich habe für meinen Standpunkt zweierlei Gründe. Die Angaben früherer Untersucher basieren, wie man zugeben kann, auf unzureichendem Beobachtungsmaterial, aber wenn *Lumbriculus* normalerweise auch in andern Jahreszeiten als im Spätfrühling und Sommer geschlechtsreif würde, so müßten doch, auch wenn wir die Sammelresultate meiner Vorgänger als bloße Stichproben ansehen wollten, die geschlechtsreifen Individuen in bedeutend zahlreichern Fällen zur Beobachtung gelangen, als dies tatsächlich geschehen ist, um so mehr als dieselben nicht so leicht zu übersehen sind, da sie schon habituell von ungeschlechtlichen Individuen bedeutend abweichen. Größern Wert lege ich aber darauf, daß auch meine Nachforschungen in andern als eben Sommermonaten ohne Erfolg geblieben sind, obgleich ich stets Massenfänge trieb und viele Hunderte von Individuen sammelte.

Aber noch ein anderer Umstand ist hier zu berücksichtigen: das große Mißverhältnis der Individuenzahl, wenn es sich um im Winter oder Frühling auf der einen und im Sommer auf der andern Seite gemachten Funde handelt.

Die Mehrzahl der Autoren, welche geschlechtsreife Lumbrikeln überhaupt zu Gesicht bekommen haben, fand nur einige wenige (2 oder 3 Stück) Exemplare davon, so BÜLOW 3, HESSE 3, DITLEVSEN 2. VEJDOVSKÝ macht über seinen ersten Fund (vom Jahre 1876 datierend) keine bestimmten Angaben, aber aus seiner Darstellung der anatomischen Verhältnisse (1884, p. 56) läßt sich schließen, daß auch ihm nur 3 Individuen vorgelegen haben.<sup>1)</sup> Alle diese Funde fallen in

1) Es dürfte interessant sein, zu erwähnen, daß dasselbe auch für die nordamerikanische Art *Lumbriculus inconstans* SMITH Geltung hat. SMITH (1905) führt an, daß er unter Hunderten von Exemplaren dieser Form nur drei geschlechtsreife Individuen gefunden habe.

den Winter oder die Frühlingsmonate, soweit bestimmte Angaben darüber vorliegen. Überall da, wo es sich um eine spätere wärmere Jahreszeit handelte, kamen die geschlechtsreifen Individuen in beträchtlich größerer Zahl vor. VEJDOVSKÝ spricht z. B. (l. c., p. 150) bei seinem zweiten Befund, welcher, wie ich aus seiner mündlichen Mitteilung weiß, in den Monat Mai fiel, von einer größern Anzahl von Exemplaren, und dasselbe ist auch für Sammelresultate WENIG's sowohl als auch meine eignen in 2 aufeinander folgenden Sommern gültig. Besonders im soeben verflossenen Jahr (im Jahre 1904 machte, wie bemerkt wurde, das Austrocknen der Lokalität dem Sammeln bald ein unfreiwilliges Ende) ist meine Ausbeute gegenüber meinen Vorgängern enorm, da ich mehr als 200 Stück vollkommen geschlechtsreifer Würmer fand.

Ich betrachte also aus den angeführten Gründen die wärmere Jahreszeit als die Zeit, in der normalerweise die geschlechtliche Vermehrung von *Lumbriculus* geschieht. Doch wie verhält es sich mit der Frage nach dem eventuell vorhandenen gesetzmäßigen Wechsel von ungeschlechtlich und geschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen? v. WAGNER war der Ansicht, daß durch die Verfolgung der Größenverhältnisse der Individuen in einzelnen Jahreszeiten, insbesondere auch derjenigen der Geschlechtsgeneration, es gelingen werde, hierüber einen Aufschluß zu gewinnen. Es galt ihm als Regel, daß intakte Tiere im freien Naturstand nicht kurz und zugleich dick oder dünn und zugleich lang angetroffen werden, und er hat außerdem beobachtet, daß die Lumbrikeln, je später im Jahre sie eingefangen wurden, desto kleiner zu sein pflegten. Auf diesem Wege ist aber die Frage nicht lösbar. Ich habe bereits seinerzeit angegeben, daß ich gerade im Spätherbst Lumbrikeln fand, die im Vergleich zu Sommerexemplaren riesig waren, und auf Grund meiner jetzigen auf zahlreichen Massenfängen basierenden Erfahrungen kann ich behaupten, daß bezüglich der Größe sich keine bestimmte Norm aufstellen läßt. Zu einer jeden Jahreszeit treten nebeneinander ganz kleine, mittelgroße und lange, riesige Exemplare auf. Auch die Dicke kann verschieden sein, so daß tatsächlich nebeneinander dünne und zugleich lange und lange, aber zugleich dicke Individuen zu finden sind. Was nun die Gestalt- und Größenverhältnisse der Geschlechtsindividuen betrifft, so unterscheiden sich dieselben sehr auffallend von den ungeschlechtlichen und könnten sogar, wenn auch nur annähernd, das Bild eines ausgestreckten *Allurus* vortäuschen. Sie sind ungemein dick (2 mm in der Clitellarregion, an

fixierten Exemplaren gemessen) und weichen auch in der Färbung, in der die rötlichen Töne fehlen und schmutzig- oder schwarzbraune vorherrschen, von den ungeschlechtlichen Exemplaren ab. Doch in der Größe resp. Länge herrschten ganz bedeutende Unterschiede. Es kamen ganz kleine, kurze und dicke Individuen neben mehr als 2mal so langen und ebenso dicken vor, ohne daß die kleinen Individuen als defekt zu bezeichnen wären. Stammen dieselben aus Teilstücken, so waren sie schon sicher längst regeneriert und egalisiert. Besonders die kleinen Individuen unterscheiden sich habituell von den langen dünnen ungeschlechtlichen sehr stark.

Ein Umstand jedoch muß besonders hervorgehoben werden, welcher einiges Licht auf die erwähnte biologische Frage werfen könnte, und das ist das Verhältnis zwischen der Zahl der geschlechtsreifen Individuen und derjenigen der ungeschlechtlichen. Nach meinen Untersuchungen bildeten die „Geschlechtsindividuen“ nur einen winzigen Bruchteil der sämtlichen zur Beobachtung gelangten Individuenzahl. Ich habe zwar mehr als 200 Stück gesammelt, aber das ist ein Ergebnis emsigen Sammelns während eines Zeitraums von 2 Monaten auf zahlreichen, beinahe täglich sich wiederholenden Exkursionen. Ich konnte natürlich nicht alle gesammelten Individuen zählen, aber nach einigen Probezählungen, die doch angestellt wurden, kann ich annehmen, daß von einer jeden Exkursion stets mindestens 500—1000 Stück Lumbrikeln mitgebracht wurden. Die Gesamtzahl der untersuchten Individuen schätze ich auf etwa 50 000 Stück. Es wären demnach nur 4<sup>0</sup>/<sub>100</sub> geschlechtsreif. Aber dieser ohnehin schon niedrige Satz entspricht nicht vollkommen der Wahrheit, sondern in der Natur kamen die geschlechtsreifen Individuen sicher noch in einem viel kleinern Bruchteil der gesamten Individuenzahl vor. Ich habe zwar, besonders später, als ich in den einzelnen Lumbrikeln auch verschiedene Parasiten entdeckte (Sporozoen und Cysticeroiden), wirkliche Massenfänge gemacht, indem ich überhaupt alle Individuen, deren ich habhaft werden konnte, ohne Unterschied nach Hause gebracht und untersucht habe. Doch ist es unmöglich, hier ganz objektiv vorzugehen, reine quantitative Fänge zu machen. Die Geschlechtsindividuen sind durch ihren ganzen Habitus, wie bemerkt, sehr auffallend und leicht bemerkbar. Da es mir jedoch in erster Linie darum zu tun war, gerade eine womöglich große Anzahl von Geschlechtsindividuen zu sammeln, so griff ich, nachdem ich ein Stück des flottierenden Pflanzengeflechts aus dem Wasser emporgehoben und umgewendet

hatte, stets zuerst nach den sich etwa zeigenden Geschlechtsindividuen oder nach den größten Exemplaren, die auch leichter sich aus dem Pflanzenknäuel herauslesen ließen. Eine beträchtliche Zahl besonders der kleinern Individuen hatte dabei Zeit, entweder ins Wasser zu flüchten oder sich zwischen die Pflanzenteile zu verkriechen, und ich konnte doch nicht viel Pflanzenmaterial nach Hause schleppen, sondern suchte, soweit es ging, schon an Ort und Stelle das Material möglichst rein ohne allzu große Beimischung von Pflanzenstengeln, Blättern etc. zu erhalten. Sicher ist, daß mir wohl kaum viele geschlechtsreife Individuen entkommen sind, die ich auf einer Exkursion gesehen habe, daß ich aber, was die ungeschlechtlichen betrifft, sonst stets einigemal so viele Individuen gesehen, wie ich wirklich gesammelt habe.

Es bilden also die geschlechtlichen Individuen nur einen höchst unbedeutenden Prozentsatz der gesamten Individuenzahl. In dieser Hinsicht weicht *Lumbriculus* also bedeutend von vielen andern Süßwasser-Oligochäten ab, bei denen wir zur Zeit der Geschlechtsperiode wenn nicht sämtliche, doch wenigstens die überwiegende Mehrzahl der Individuen mit ausgebildeten Geschlechtsorganen antreffen. Auch bei solchen Formen findet man zur Zeit der Geschlechtsperiode oft Exemplare, die ohne Geschlechtsorgane sind, und dies hat seine Ursache darin, daß das Wachstum der Oligochäten ziemlich lange dauert, so daß die aus den Eiern hervorgegangenen Würmer nicht schon gleich im 1. Jahr geschlechtsreif werden. Dies ist auch besonders z. B. bei *Rhynchelmis* der Fall. Bezüglich der Fortpflanzungsverhältnisse der Naidomorphen äußert sich der letzte Autor, der sich mit dieser biologischen Frage beschäftigt hat, DITLEVSEN (1904, p. 451) folgendermaßen: „Nach den Untersuchungen von TAUBER scheint es, daß die Naiden mehrere Jahre zu ihrer postembryonalen Entwicklung brauchen; man muß deshalb allemal eine sehr große Zahl Individuen untersuchen, um sicher zu sein, daß man geschlechtsreife Individuen zu sehen bekommt; ferner leuchtet es ein, daß eine Geschlechtsperiode ganz gut ‚vollständig‘ sein kann, obwohl nicht alle Individuen gleich geschlechtsreif sind.“

Sicher wird wohl auch *Lumbriculus* nicht gleich im 1. Lebensjahr zur Geschlechtsreife gelangen, und auch für die auf dem Weg der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gebildeten Würmer ließe sich so etwas annehmen, doch dies alles erklärt doch noch nicht das überaus seltne prozentuale Vorkommen von geschlechtsreifen Individuen. Wie an-

geführt, dauert die Geschlechtsperiode von *Lumbriculus* nach meinen Beobachtungen ziemlich lange, ungefähr 3 volle Monate, und es könnte der Gedanke aufkommen, daß während dieses Zeitraums nach und nach alle ältern Exemplare geschlechtsreif werden. Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und die Funktionsdauer derselben wissen wir nichts Bestimmtes<sup>1)</sup>, und so ist diese Möglichkeit nicht so ohne weiteres abzuweisen, doch auch wenn die erste Anlage und Ausbildung der Geschlechtsorgane vielleicht sehr schnell verläuft, so erheischt doch wahrscheinlich die Reifung der weiblichen Sexualzellen, wie ich aus meinen Befunden schließen darf, eine gewisse Zeit. Würde aber die ganze Dauer der Geschlechtsperiode bei einem Individuum auch nur eine Woche betragen, so bleibt auch unter der soeben erwähnten Annahme die Frequenzzahl der geschlechtsreifen Individuen noch auffallend klein.

Die ganze Erscheinung läßt sich, wie ich glaube, nicht anders erklären, als daß *Lumbriculus*, wie es v. WAGNER angenommen hat, eine Form ist, die sich regelmäßig auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen pflegt und die wohl erst immer nach einer Reihe von Generationen geschlechtsreif wird, resp. wieder zur geschlechtlichen Vermehrung übergeht. So würde der geringe Prozentsatz der Geschlechtsindividuen leicht erklärlich. Während nach v. WAGNER die Teilung am regsten im Spätherbst ist, fällt die Geschlechtsperiode in den Sommer; jedoch ohne bestimmte Grenze, und ausnahmsweise können auch (vielleicht unter besondern Umständen) vereinzelt Geschlechtsindividuen zu ganz andern Jahreszeiten vorkommen.

Natürlich brauchen die Verhältnisse nicht überall vollkommen gleich zu sein. Möglich ist es, daß dieselben sich auch in verschiedenen Lokalitäten verschieden gestalten werden, z. B. auch die Häufigkeit der geschlechtsreifen Individuen eine andere sein wird. Ich besitze darüber vorderhand keine Erfahrungen, da mein Bemühen, im verflossenen Sommer auch Lumbrikeln von einer andern Lokalität (der Originallokalität, von wo WENIG seine geschlechtsreifen Individuen bezog) durch Austrocknen derselben vereitelt wurde. Es würde ja diese Erscheinung nichts Überraschendes bieten, ja vielmehr im Einklang mit andern ähnlichen biologischen Tat-

---

1) Auch ich konnte keine Untersuchungen in dieser Richtung anstellen, da ich mit meinen rein anatomischen Arbeiten schon ohnehin so sehr viel zu tun hatte.

sachen stehen. Fälle, wo es sich um einen Wechsel zwischen parthenogenetischen und amphigonen Generationen handelt, können als Beispiel herausgegriffen werden. Die Männchen von vielen Ostracoden-Arten sind in einigen Gegenden äußerst selten, kommen dagegen in andern regelmäßig vor. *Cypris incongruens*, an der WEISMANN seine Experimente über Parthenogenese angestellt hat, ist bei uns in Böhmen gerade die einzige Art der Gattung *Cypris*, welche normal Männchen aufweist. Es wären also vergleichende Untersuchungen an Lumbrikeln aus andern Gegenden und Standorten sehr wünschenswert, schon vom rein biologischen Standpunkt aus. Besonders die austrocknenden Tümpel wären hier in Betracht zu ziehen. Ich selbst habe oft *Lumbriculus* in ganz kleinen Tümpeln angetroffen, die sicher im Sommer vollkommen austrocknen. Über ähnliche Funde berichtet BRETSCHER (1901). Die Verfolgung des Lebenszyklus von *Lumbriculus* aus solchen Lokalitäten würde gewiß viel Interessantes bieten.

### Morphologischer Teil.

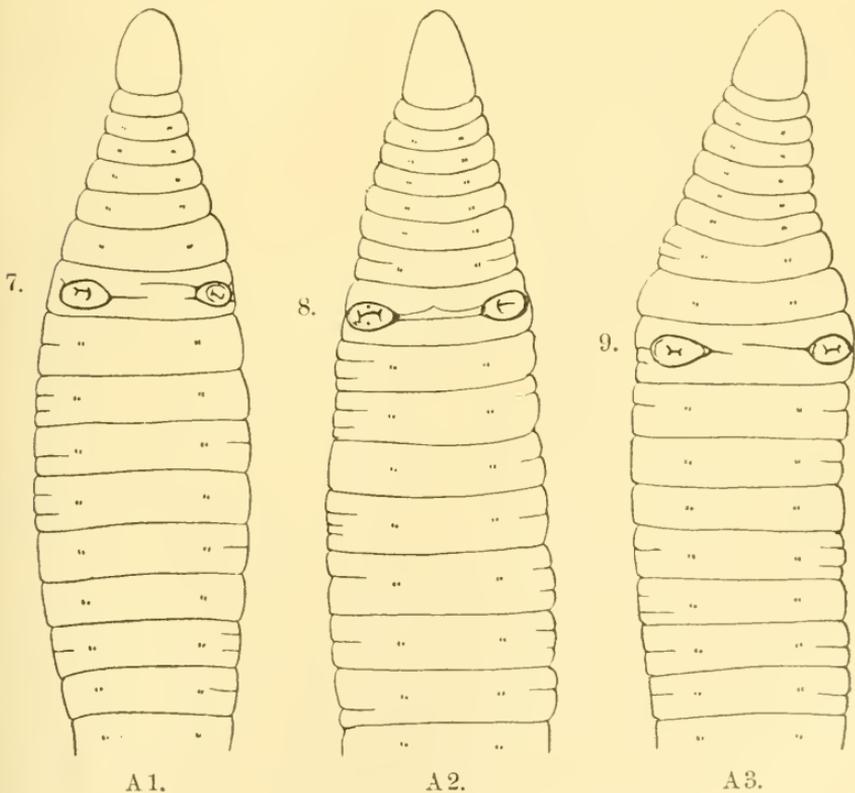
Schon die frühern Forscher, welche die Gelegenheit hatten, geschlechtsreife Exemplare von *Lumbriculus* zu untersuchen, betonen die große Variabilität des Geschlechtsapparats dieser Form. Dieselbe zeigte sich hauptsächlich darin, daß die männlichen Geschlechts-poren bald am 7., bald am 8. Körpersegment auftraten, und weiter in der veränderlichen Zahl der Receptacula. Abnormste Verhältnisse fand und beschrieb WENIG, welcher Exemplare mit nur einseitig entwickelten männlichen Atrien und ganz asymmetrisch verteilten Spermatheken beobachten konnte. Doch auf Grund des spärlichen meinen Vorgängern vorliegenden Materials konnte die geradezu beispiellose Variabilität des *Lumbriculus* in dieser Beziehung nicht klargelegt werden. Bei meinen Untersuchungen trat die Variabilität schon vom Anfang an deutlich zutage, so daß ich mir die Aufgabe stellte, die Variationsbreite festzustellen; doch erst allmählich im Laufe der Arbeit zeigte sich dieselbe in ihrem vollen Umfang und drängte so immer stärker zum intensiven Sammeln möglichst reichen Untersuchungsmaterials. Die große Variabilität war schon beim Vorbereiten des gesammelten Materials sichtbar. An den fixierten Tieren treten die Mündungen des männlichen Begattungsapparats als papillenartige Stellen sehr deutlich hervor, und schon hier konnte eine große Variabilität, nicht weniger als 20 verschiedene Typen, wahrgenommen werden. Ein ungefähres Bild davon geben die Text-

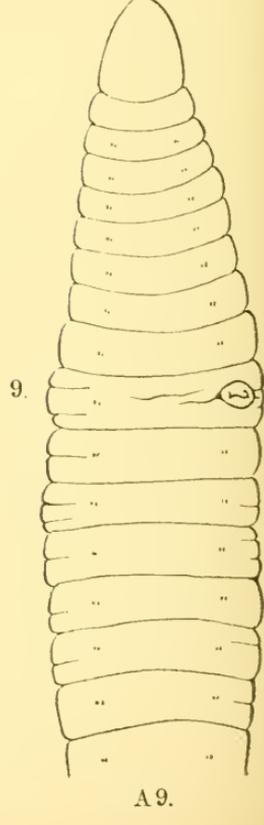
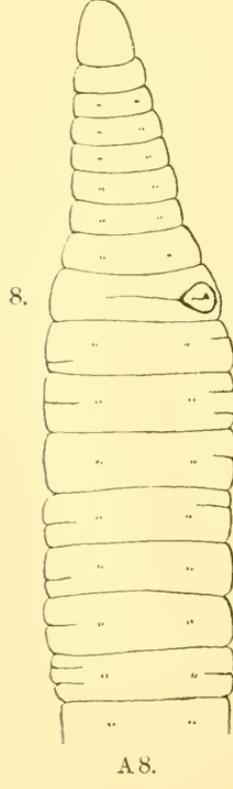
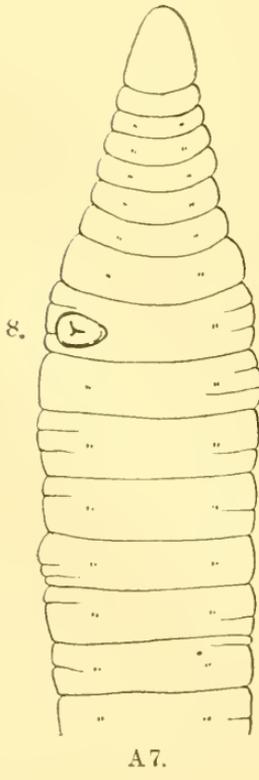
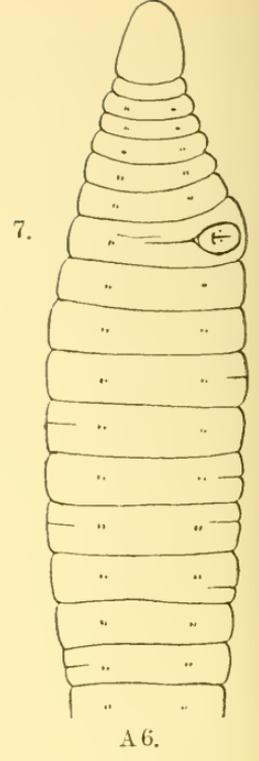
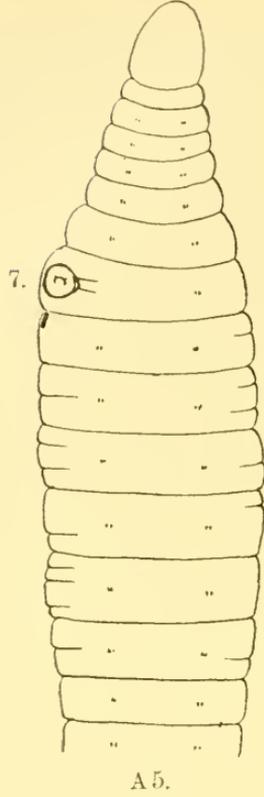
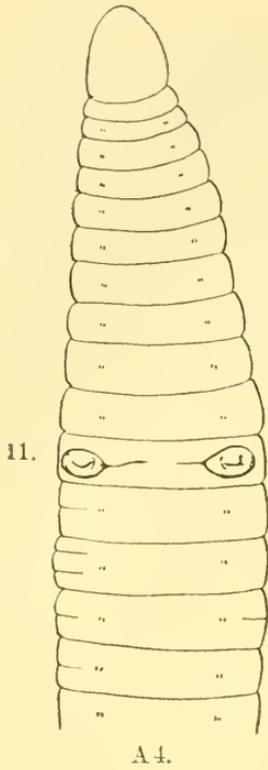
figuren A1—20, die sämtlich Habitusbilder sind, gezeichnet nach konservierten Vorderteilen geschlechtsreifer Lumbrikeln.

Es waren die männlichen Atrien in vielen Fällen „paarig“, das heißt beiderseitig entwickelt und symmetrisch (Fig. A1—4), aber auf recht verschiedenen Körpersegmenten, entweder am 7. (A1), oder am 8. (A2), 9. (A3) oder sogar am 11. Körpersegment (A4). In andern Fällen war ähnlich, wie es WENIG zuerst beobachtet hatte, der männliche Begattungsapparat „unsymmetrisch“, d. h. nur einseitig entwickelt, so daß nur ein einziges Atrium vorhanden war (Fig. 5—7), doch kamen auch hier wieder verschiedene Körpersegmente (7.—9.) in Betracht, und die Reduktion trat bald auf der linken, bald auf der rechten Seite auf, so daß z. B. Fig. A5 und A6, oder Fig. A7 und A8 Spiegelbilder sind. Die Reduktion des männlichen Begattungsapparats ging jedoch bei einigen, nicht

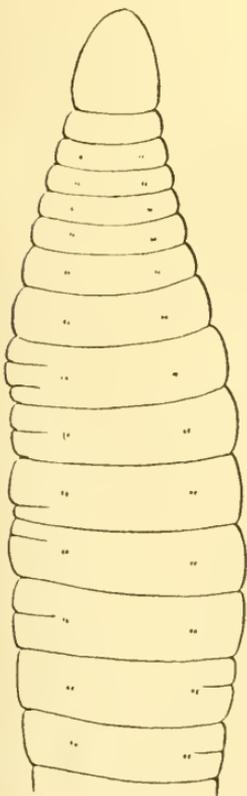
Fig. A.

1—20. Habitusbilder der vordern Körperpartie geschlechtsreifer Individuen von *Lumbriculus variegatus*, die verschiedenartige Ausbildung und Verteilung der männlichen Atrien zeigend.

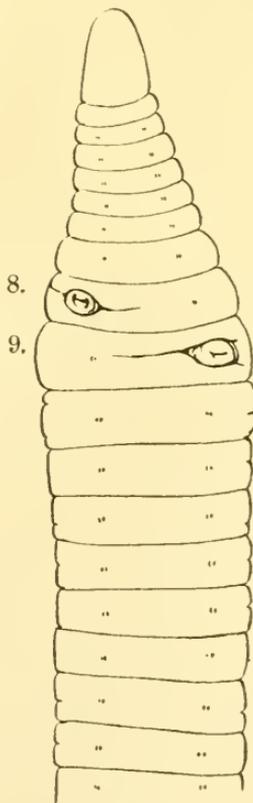




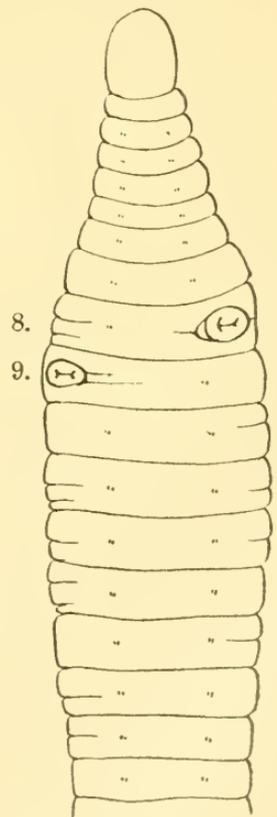
eben gar seltenen Exemplaren so weit, daß überhaupt keine Atrien vorhanden waren (Fig. A10). Interessant sind Fälle, wo die Atrien zwar paarig und beiderseitig, aber asymmetrisch, nämlich auf beiden Seiten in verschiedenen Körpersegmenten (8. und 9. Segm.) entwickelt waren (Fig. A11—12). Asymmetrische Bildungen stellen auch die übrigen Textfigg. A13—20 dar, doch gestalten sich hier die Verhältnisse viel komplizierter, indem wir es mit einer Hyperplasie, mit Vermehrung der Zahl der Atrien zu tun haben. Bei allen solchen Individuen kamen 3 männliche Atrien gleichzeitig vor, sonst aber waren die 8 Fälle, die zur Beobachtung gelangten, recht verschieden (vgl. die Abbildungen). Die Atrien kamen entweder auf 2 dicht hintereinander folgenden Körpersegmenten vor (Fig. A13, 15, 17, 18, 19), oder es fand sich zwischen ihnen ein leeres Körpersegment (Fig. A14, 16, 20). Die Fälle mit „überzähligen“ männlichen Begattungsapparaten waren auch insofern



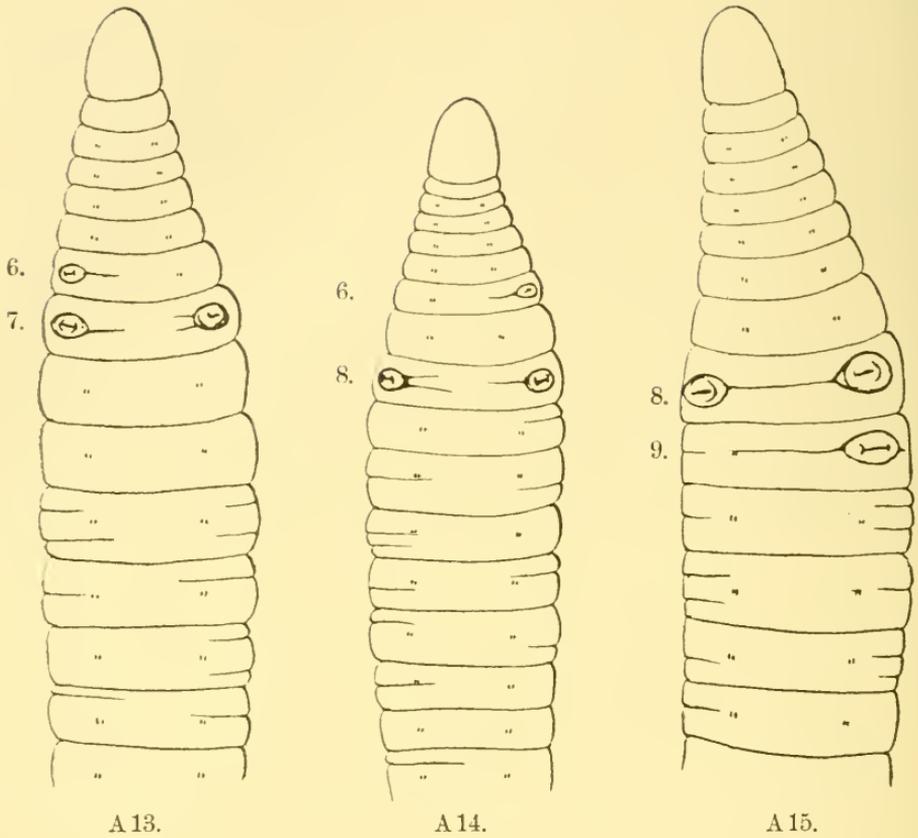
A 10.



A 11.



A 12.

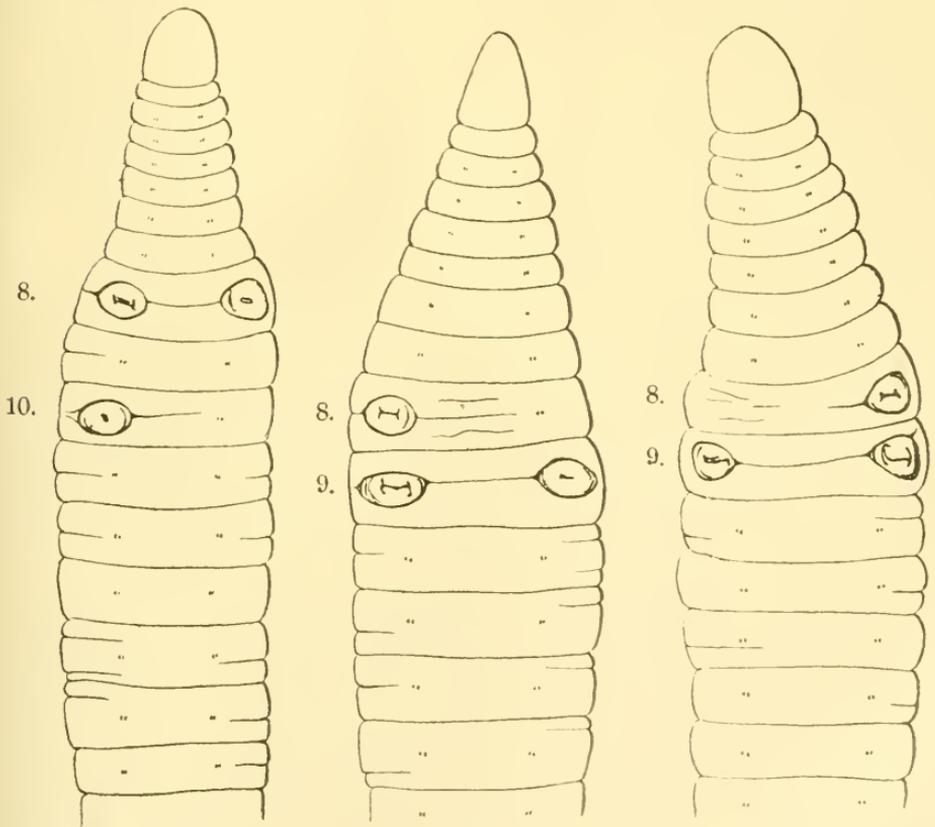


von gewissem Interesse, als bei denselben die Atrien auch am 6. (2mal) und 10. (3mal) Körpersegment vorkamen.

Mag das von mir gesammelte Untersuchungsmaterial im Vergleich zu demjenigen meiner Vorgänger noch so groß erscheinen (über 200 Individuen), so ist es doch ganz sicher, daß dasselbe noch viel zu klein ist, um behaupten zu können, daß alle möglichen Variationen von mir aufgefunden seien. Sicher sind noch manche der in der Natur wohl vorkommenden Varianten der Beobachtung entgangen. Schon die einfache Betrachtung und Vergleichung der einzelnen Varianten läßt a priori eine weitere Anzahl verschiedener anderer Varianten als sehr wahrscheinlich erscheinen. So fehlt z. B. die Variante mit rechtsseitigem Atrium im 9. Körpersegment (Spiegelbild zu Fig. A 9), oder es fehlen Spiegelbilder zu Fig. A 13—16, 19—20. Ebenso ist es wahrscheinlich, daß sich sowohl Pendants zu den Figg. A 1—8, aber das 6. und 10. Körpersegment betreffend, als

auch noch viele andere in einem noch viel umfangreichern Beobachtungsmaterial auffinden lassen würden.

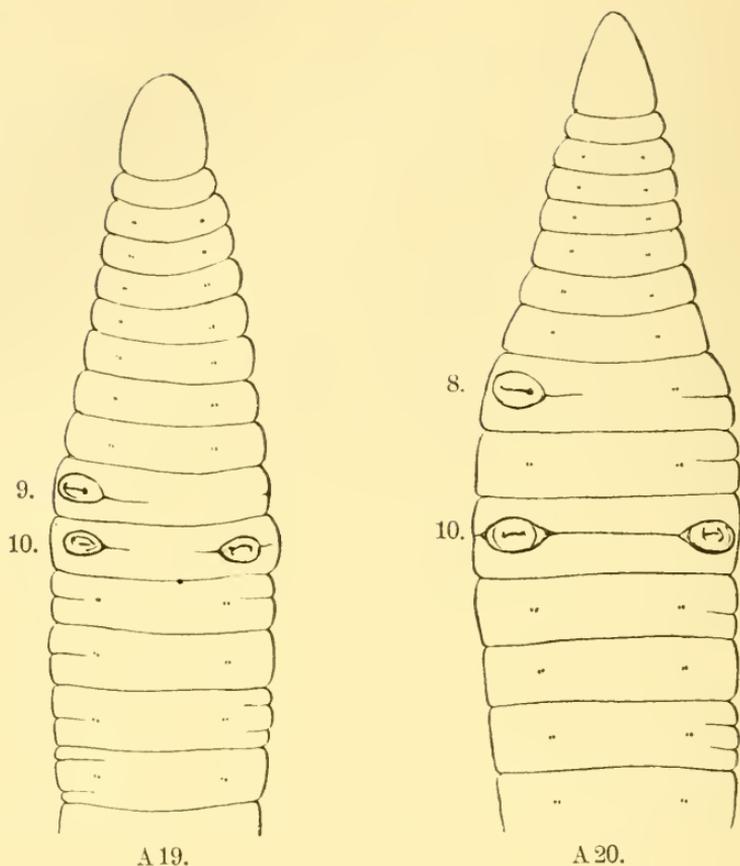
War aber trotzdem die Variabilität auch an dem bereits vorliegenden Material eine ganz beträchtliche, schon bei der rein äußerlichen Besichtigung, so erwies sich dieselbe bei der genauen anatomischen Untersuchung als eine schier unbegrenzte. Zu den wechselnden Verhältnissen des männlichen Begattungsapparats, bezüglich dessen die anatomische Untersuchung nur die schon bei äußerlicher Beobachtung gemachte Erfahrung in ihrem vollen Umfang bestätigte, kam die wechselnde Lage und Zahl sowohl der eigentlichen Gonaden (Eierstöcke und Hoden) als auch der Ausführungsgänge (Samentrichter und Eileiter) und, last not least, der Spermatheken. Alle diese Bildungen variieren so viel und in allen möglichen Kombinationen untereinander, daß eine variationsstatistische



A 16.

A 17.

A 18.



Untersuchung im eigentlichen Sinne des Worts unmöglich war, da eine jede Variante nur einmal vertreten war, also: soviel Individuen soviel Varianten. Wenn wir sämtliche Komponenten des Geschlechtsapparats berücksichtigen, können wir sagen, daß nicht einmal 2 Exemplare einander vollkommen gleich waren.

Ich habe in Fig. B1—57 in diagrammatischer Form eine Anzahl schematischer Übersichtsbilder des Geschlechtsapparats von *Lumbricus variegatus*, wie er sich bei verschiedenen Individuen präsentieren kann, zusammengestellt, wobei ich jedoch bemerken muß, daß dies nur etwa ein Drittel meiner sämtlichen Zeichnungen ist und daß ich mich nur auf eine Auswahl der hier vorkommenden Typen beschränkt habe, soweit man bei unserm Objekt von irgend welchen Typen überhaupt reden kann.

Fig. B.

In allen Abbildungen ist die vordere Körperregion zwischen dem 6. bis 20. Segment dargestellt (nur bei Fig. B37 die Segmente 6—25). Die männlichen Atrien sind schraffiert, Spermatheken schwarz gehalten. Samentrichter sind durch ein  $\odot$ , Eileiter durch einen abgestutzten Trichter auf dem betreffenden Dissepiment angedeutet. Die Hoden und Ovarien sind durch die verschiedene Größe der sie zusammensetzenden Elemente (klein. Hoden) dargestellt. Die komplizierten Verhältnisse der Samen- und Eiersäcke konnten in den Schemata weder eingehend dargestellt noch auseinandergelassen werden. Die Schemata geben nur an, in welchem Umfang (in welchen Segmenten) diese Bildungen entwickelt und ob reife Eier vorhanden waren.

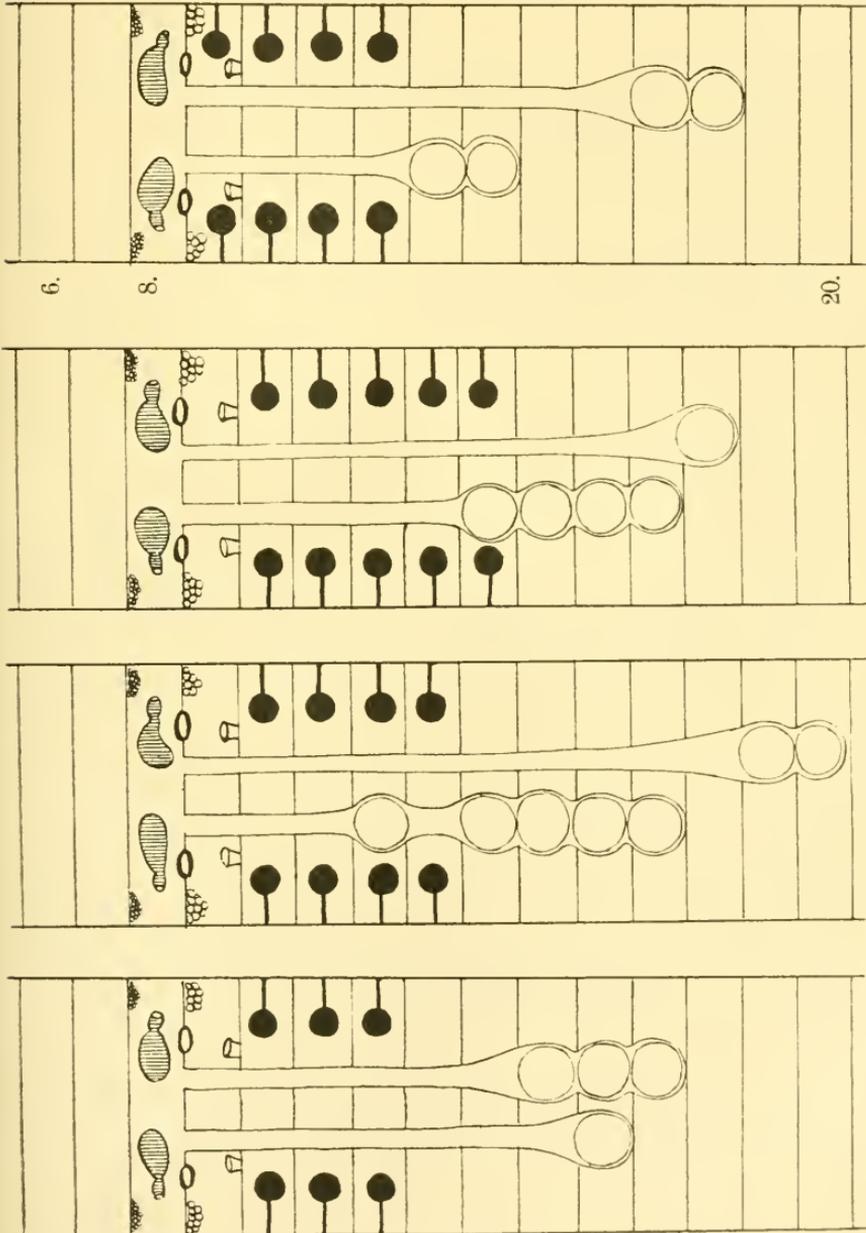


Fig. B1—B4. Männliche Atrien paarig, in 8. Körpersegment. Einfache, „symmetrische“ Fälle. Gonaden, Samentrichter und Eileiter in der Anzahl vorhanden. Spermatheken in verschiedener Anzahl und Lage.

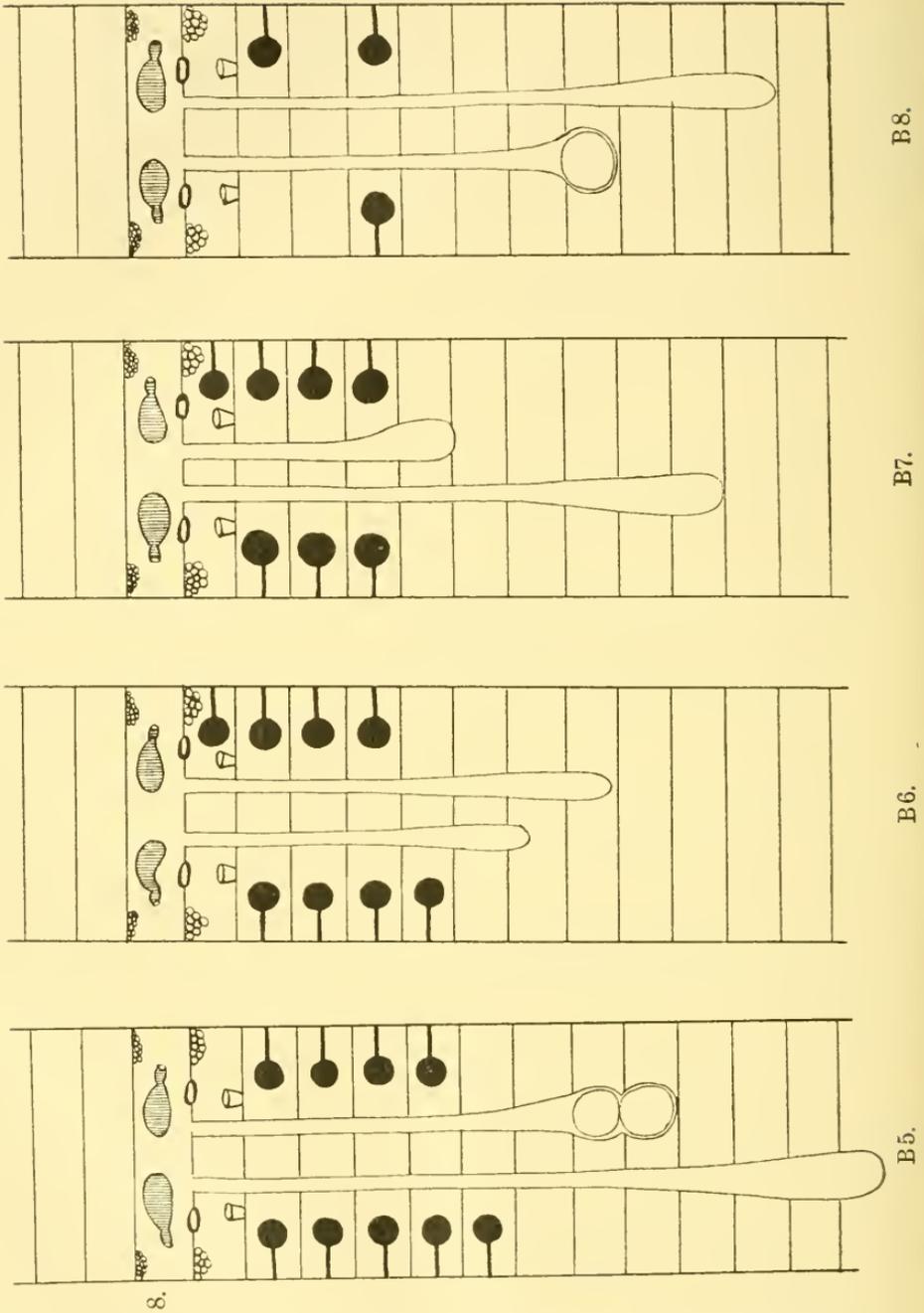
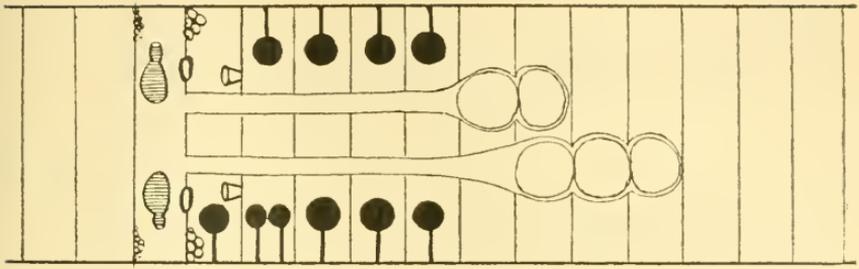
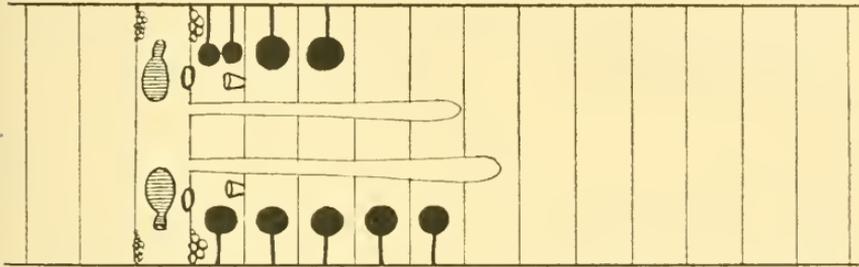


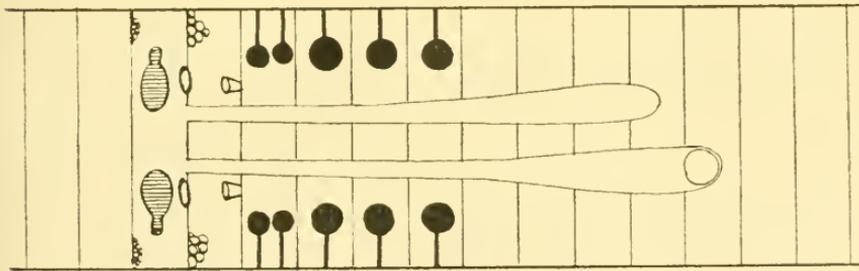
Fig. B5—B8. Alles sonst wie im Vorhergehenden. Spermatheken jedoch asymmetrisch gebildet und teilweise an Zahl stark reduziert.



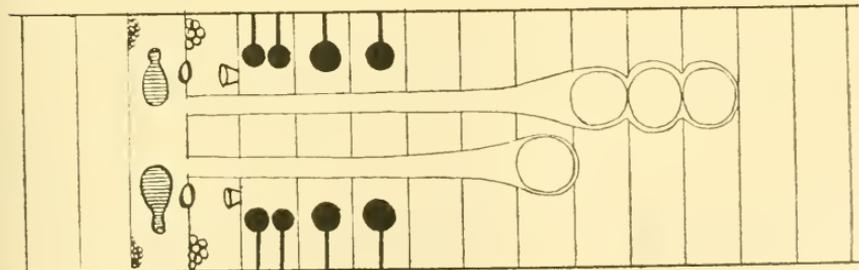
B12.



B11.



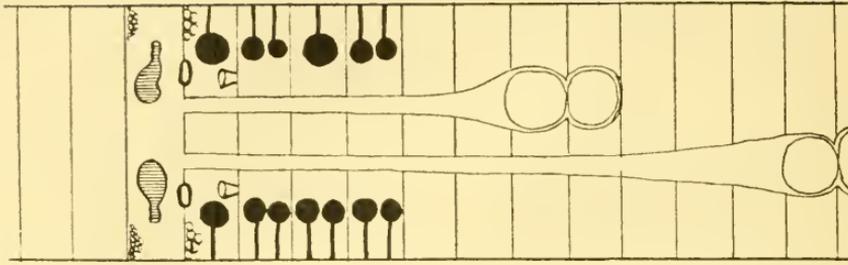
B10.



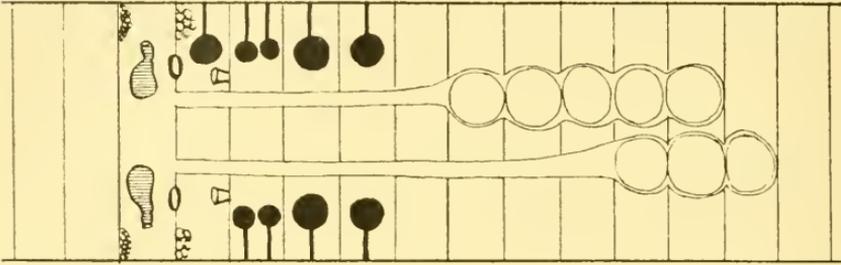
B9.

♂

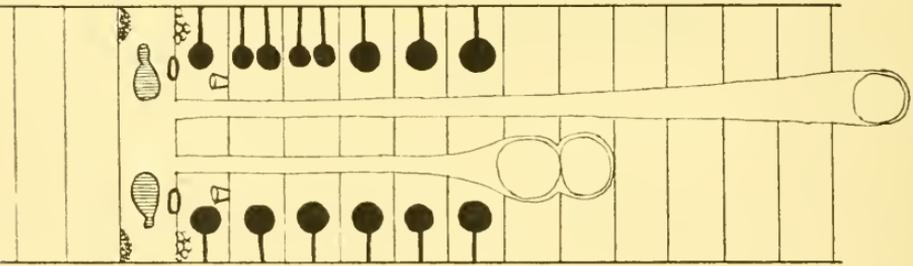
Fig. B9—B12. Desgl., aber mit Verdoppelung der Spermatheken, sei es symmetrisch, sei es nur einseitig. Einfache Fälle.



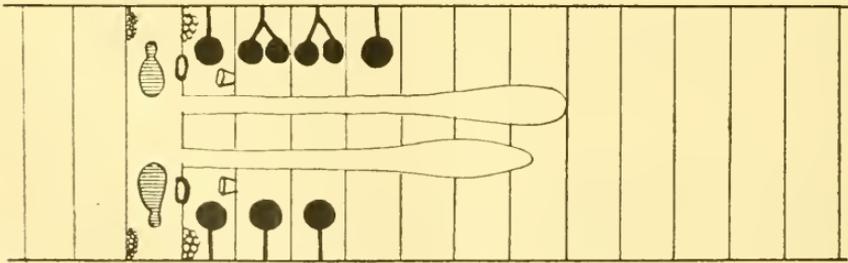
B16.



B15.



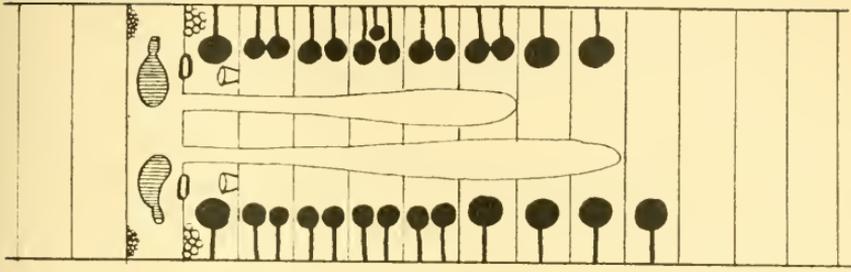
B14.



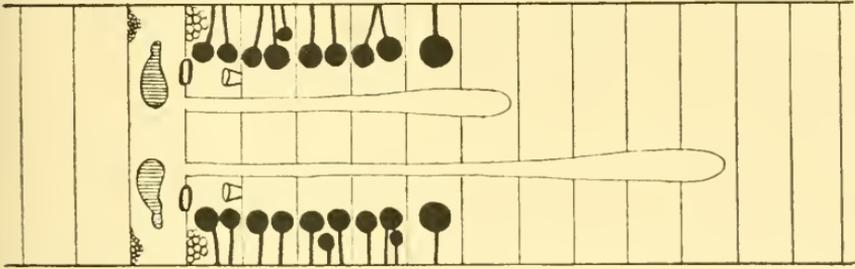
B13.

♂.

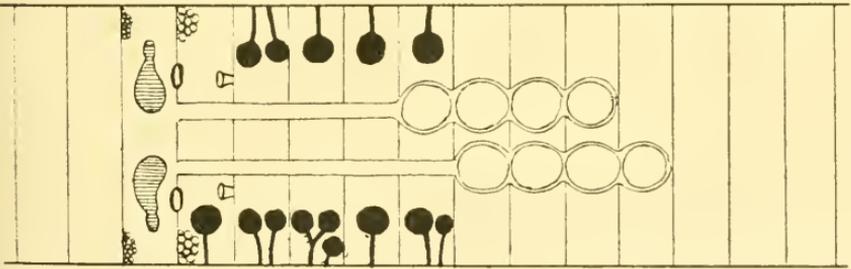
Fig. B13—B16. Fälle mit zahlreichern Doppelbildungen der Spermatheken.



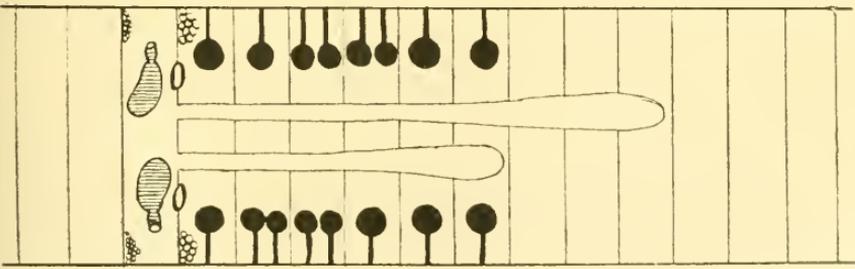
B 20.



B 19.



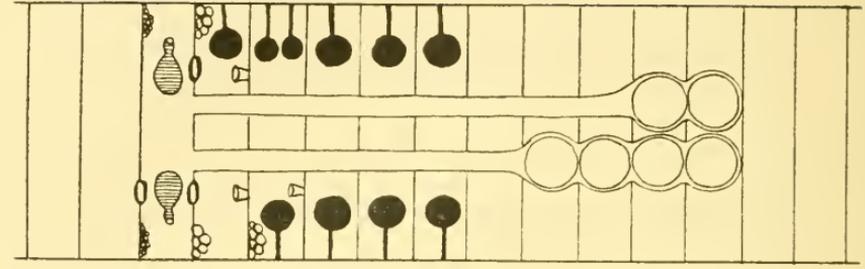
B 18.



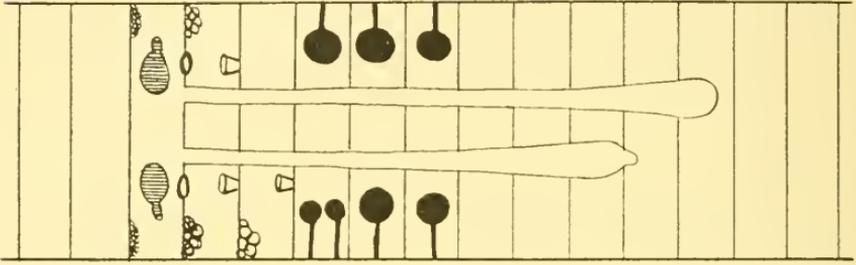
B 17.

∞.

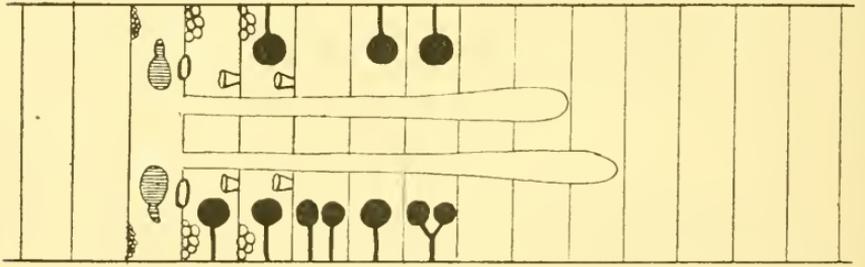
Fig. B 17—B 20. Desgl., aber die Verhältnisse der Spermatheken höchst kompliziert.



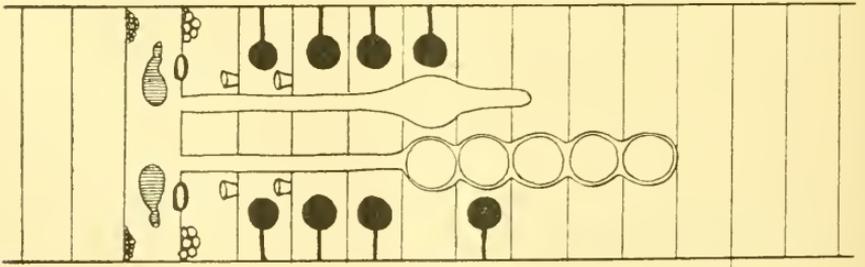
B 24.



B 23.



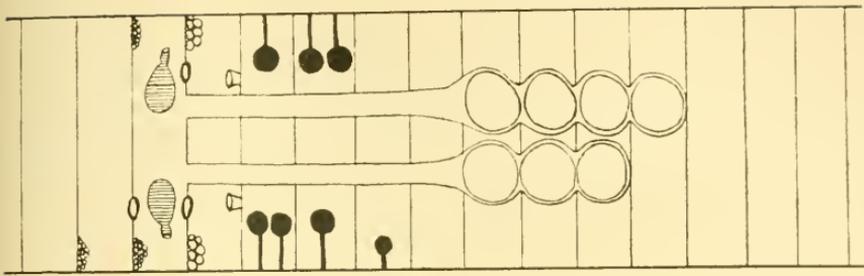
B 22.



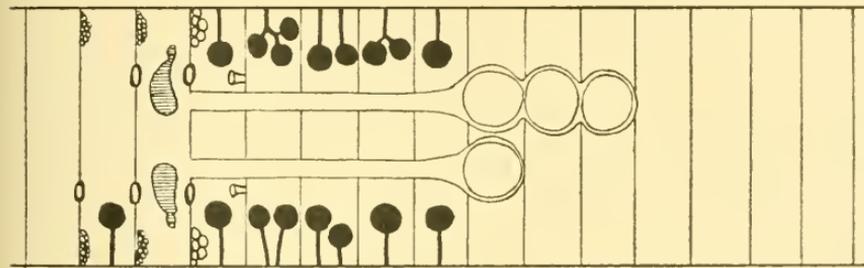
B 21.

♂

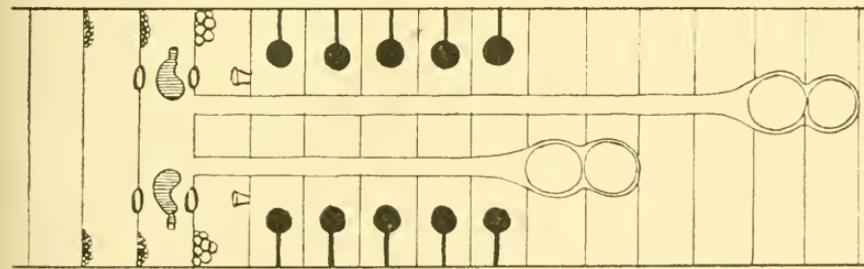
Fig. B21—B24. Vermehrung der Ovarien, Oviducte und z. T. auch (Fig. B24) der Samentrichter.



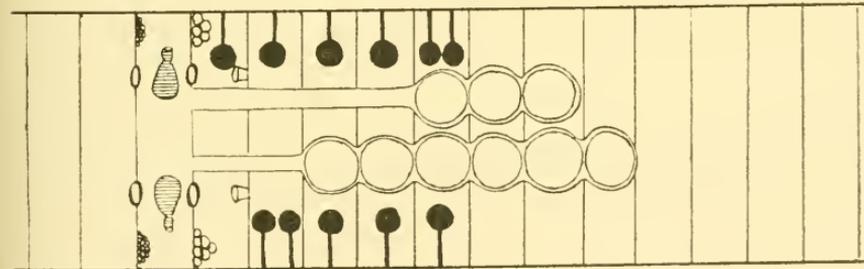
B28.



B27.



B26.

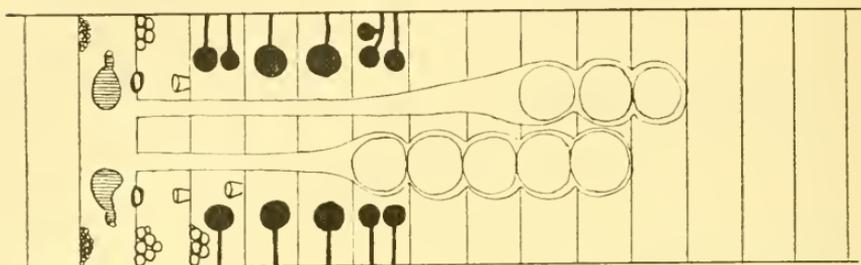


B25.

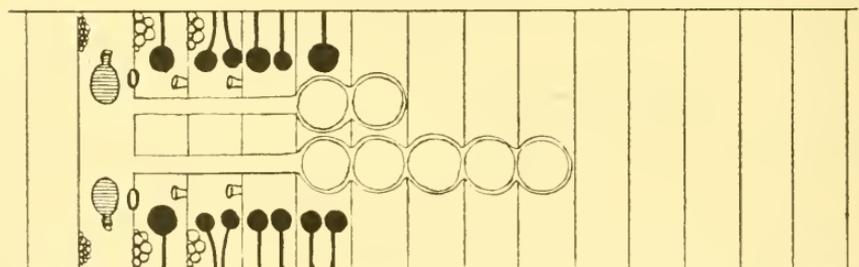
♂.

Bei den ersten 7 Reihen der Schemata (Fig. B1—28) waren die männlichen Atrien paarig, d. h. auf beiden Seiten entwickelt und befanden sich sämtlich im 8. Körpersegment, aber bezüglich der andern Teile des Geschlechtsapparats zeigen diese Schemata sehr deutlich sehr verschiedene Variationen.

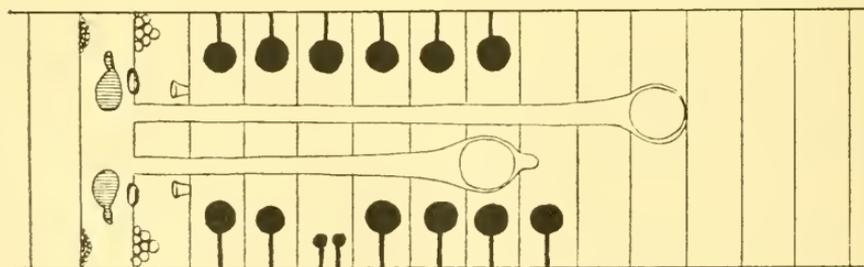
Ganz ähnlichen Veränderungen und Variationen ist der Geschlechtsapparat unterworfen, wenn die Atrien zwar paarig symmetrisch entwickelt, aber in andere Körpersegmente verlegt sind (7., 9. oder 11. Körpersegment), wie es die Bilder B29—37 darstellen, oder wenn die Atrien nur einseitig in der Einzahl (Fig. B38—49) oder zuletzt zwar in Mehrzahl (2—3) vorhanden, aber asymmetrisch auf die beiden Körperhälften verteilt sind (Fig. 50—57).



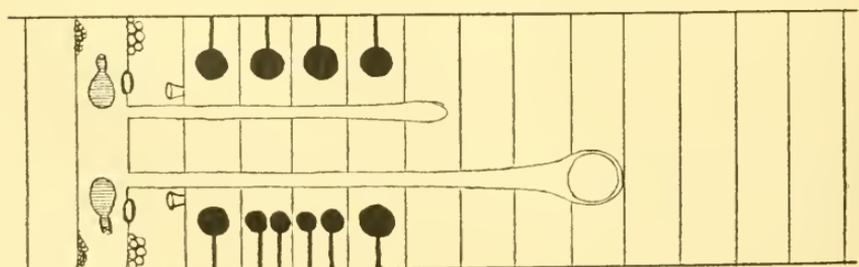
B32.



B31.

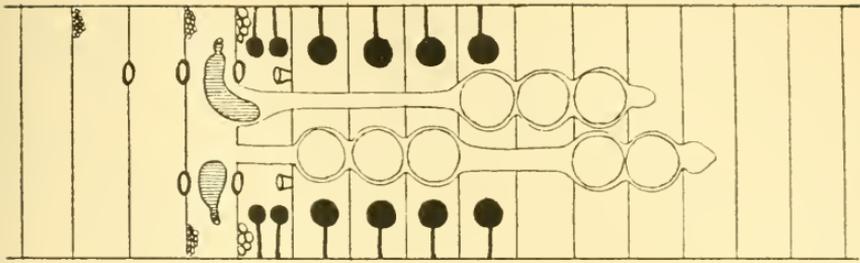


B30.



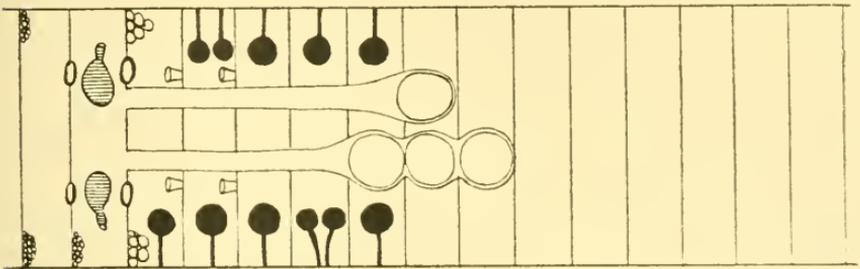
B29.

Fig. B29—B32. Atrien im 7. Körpersegment, paarig, die übrigen Teile des Geschlechtsapparats wieder in verschiedenen Kombinationen vorkommend.

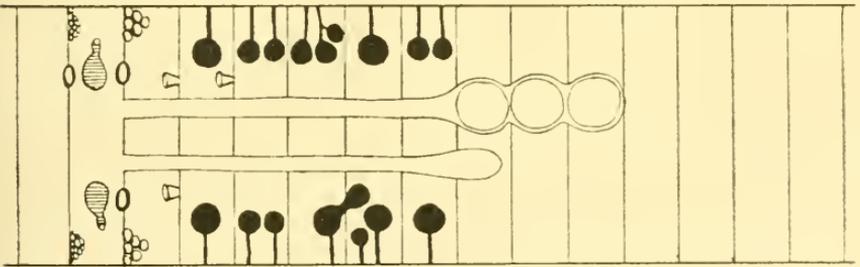


B36.

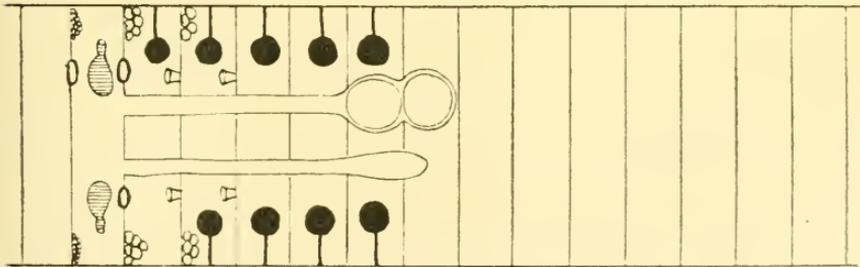
9.



B35.



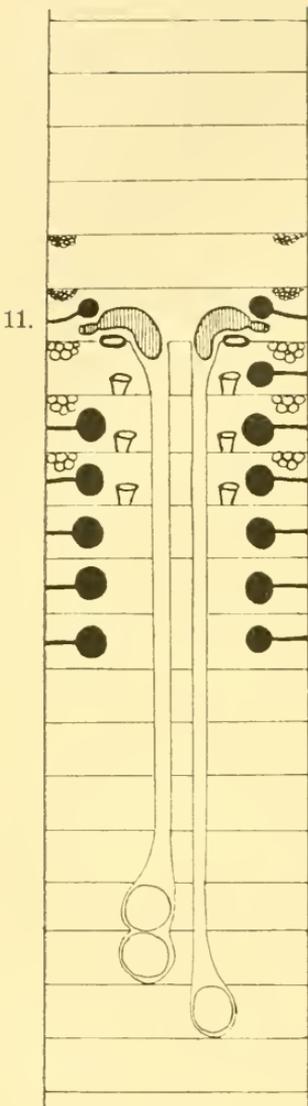
B34.



B33.

7.

Fig. B33—B36. Fortsetzung der vorhergehenden Reihe. In Fig. B36 Atrien im 9. Körpersegment.



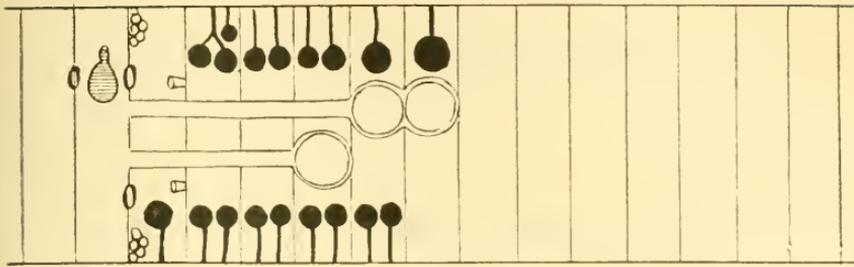
B.37.

Schema eines extremen Falls, bei welchem die männlichen Atrien bis in das 11. Körpersegment verlegt waren.

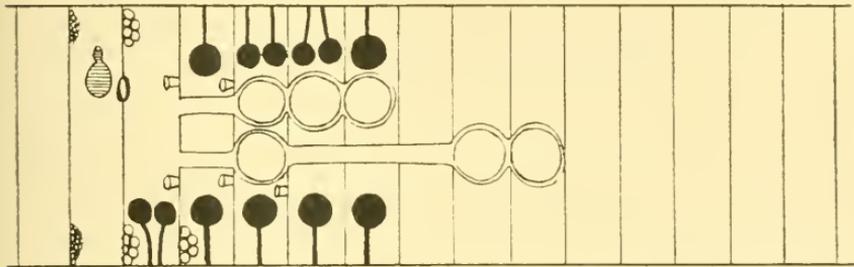
Was zunächst die Gonaden betrifft, so können dieselben entweder nur in je 1 Paar vorhanden sein oder auch in vermehrter, 2-, ja 3facher Zahl. Dies kann sich entweder auf Ovarien oder bloß Hoden oder beide zugleich beziehen. Auch kann hier wie sonst überall in dem Bau der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus* eine Asymmetrie sich zeigen, indem auf der einen Seite die Zahl der Gonaden reduziert sein kann. Dies gilt besonders von den Ovarien, wo von den Ovarien des 2. Paares sehr oft nur das eine entwickelt war.

Für die Oviducte sollte man nach den Angaben von VEJDOVSKÝ, HESSE, WENIG 2 Paar als die Normalzahl annehmen, doch kamen in meinem Material sehr zahlreiche Fälle vor, wo nur 1 Paar Oviducte vorhanden waren, oder umgekehrt wieder, obgleich viel seltner, Fälle, wo die Zahl auf 3 Paar gestiegen war.

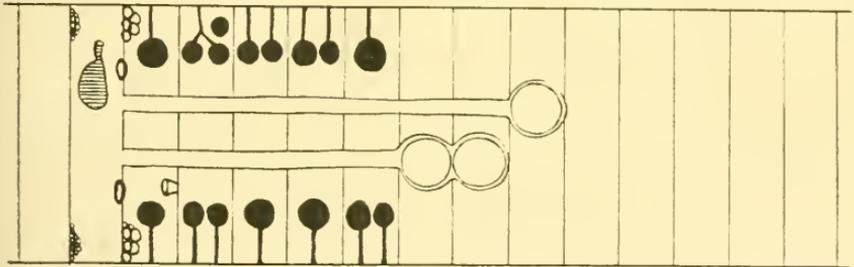
Über die Ausbildung der männlichen Atrien wurde schon oben berichtet, und wir können uns zu den mannigfaltigen Verhältnissen wenden, welche die Samentrichter darbieten. Nach den frühern Beobachtern (VEJDOVSKÝ, HESSE, WENIG) kommt *Lumbriculus* 1 Paar Samentrichter zu. Diese entwickeln sich nach der Abbildung WENIG's, was HESSE besonders hervorhebt, auch dann, wenn das dazu gehörende Atrium der entsprechenden Seite nicht vorhanden ist. Ich kann dem gegenüber anführen, daß dies zwar zuweilen wirklich stattfindet, daß dagegen in andern Fällen der Samentrichter vollkommen verschwinden kann. Umgekehrt aber fand ich sehr oft Individuen, bei denen die Samentrichter vermehrt waren (2—3 Paar, oftmals jedoch asymmetrisch).



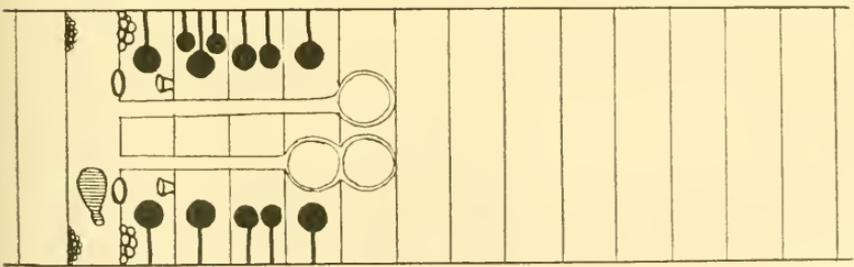
B41.



B40.



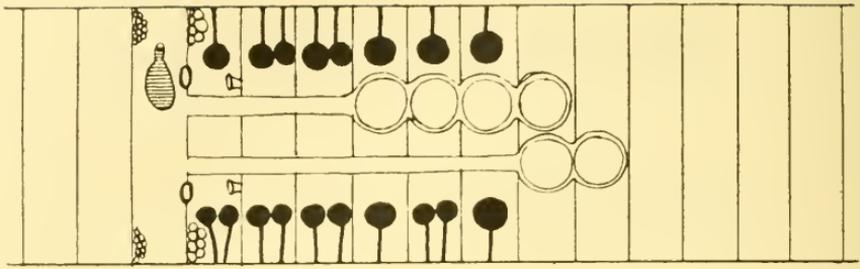
B39.



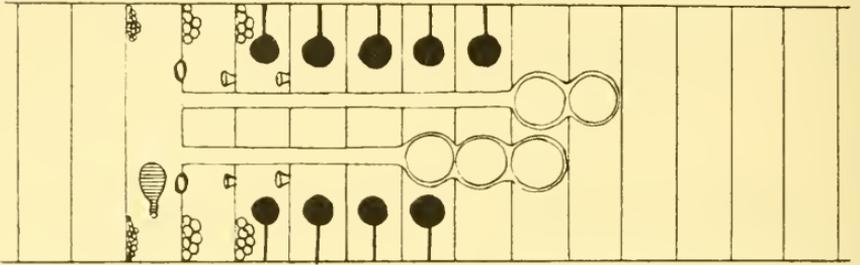
B38.

7.

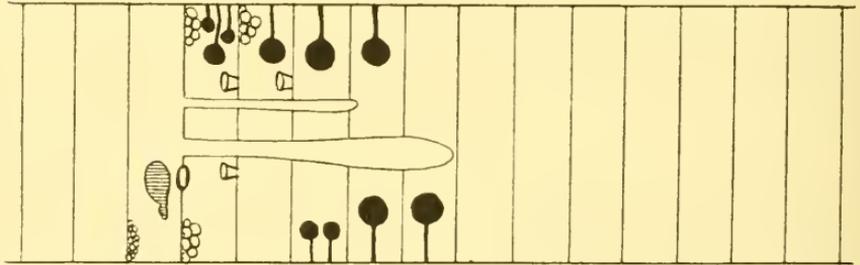
Fig. B 38—B 41. Atrium nur einseitig im 7. Körpersegment entwickelt.



B45.

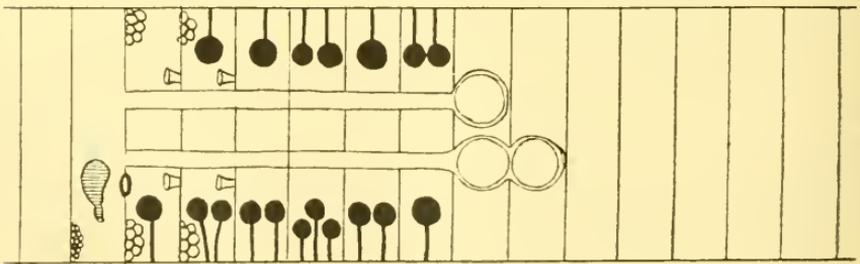


B44.



B43.

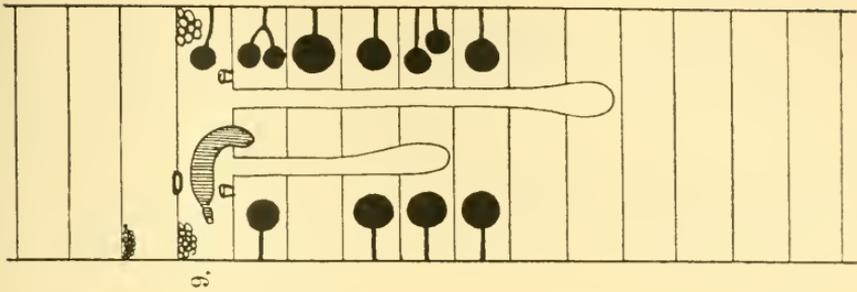
8.



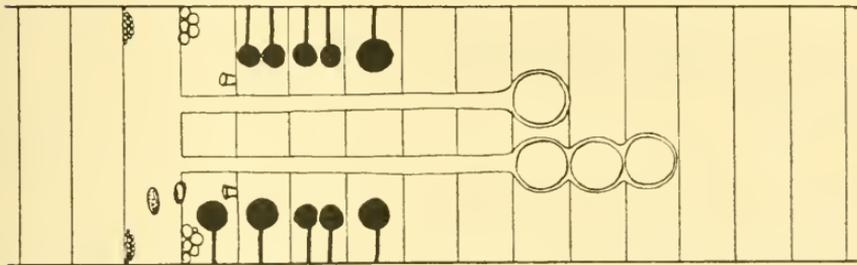
B42.

7.

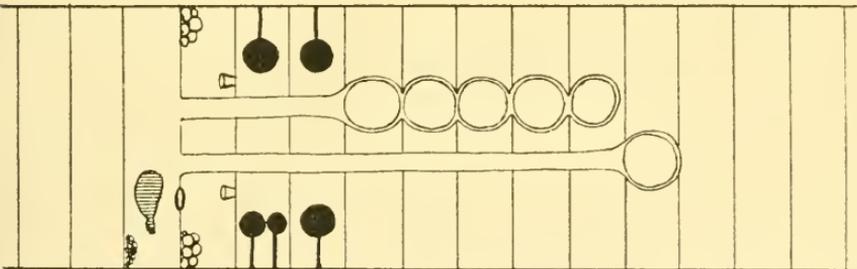
Fig. B 42—B45. Atrium einseitig im 7. (Fig. B42) oder 8. (Fig. B43—B 45) Segment vorhanden.



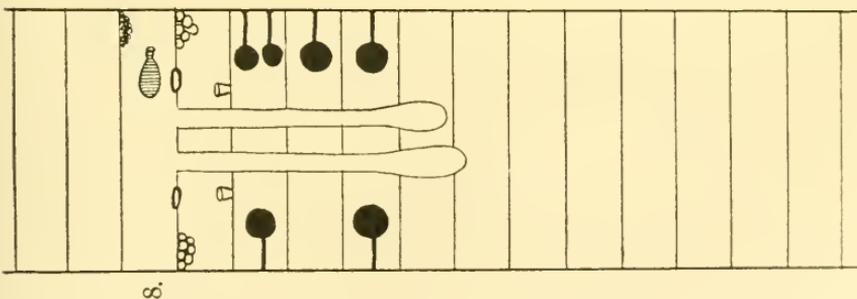
B49.



B48.

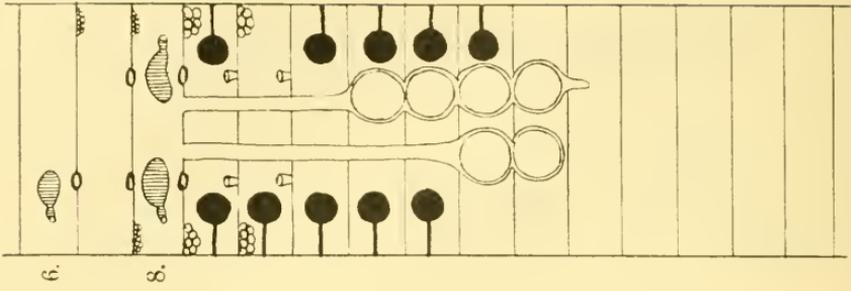


B47.

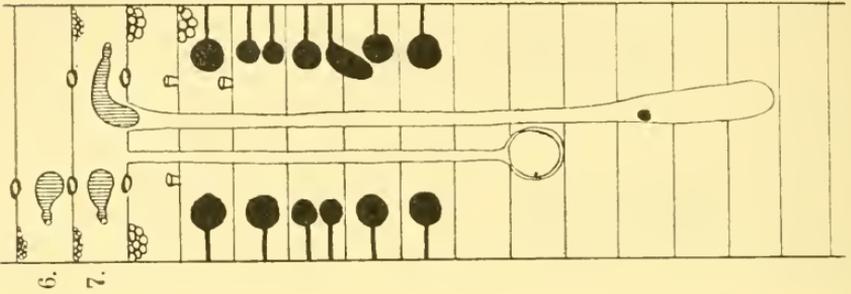


B46.

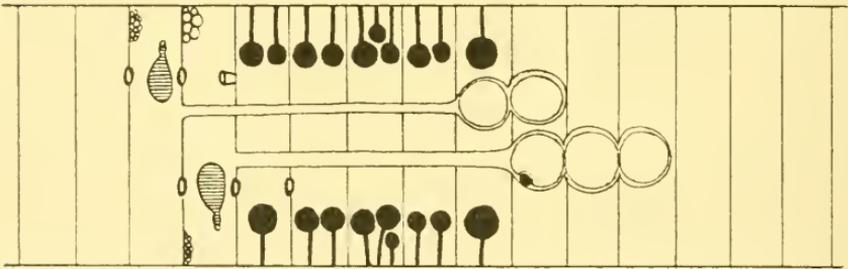
Fig. B46—B49. Atrien einseitig im 8. (in Fig. B48 nur rudimentär) oder 9. Körpersegment.



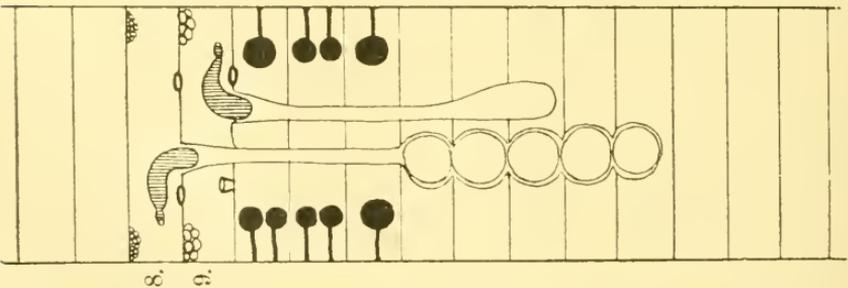
B53.



B52.

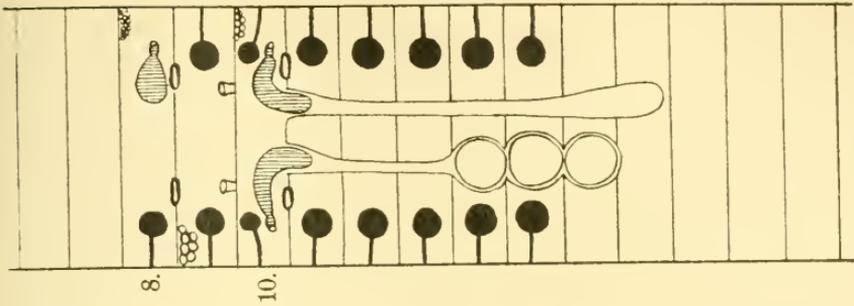


B51.

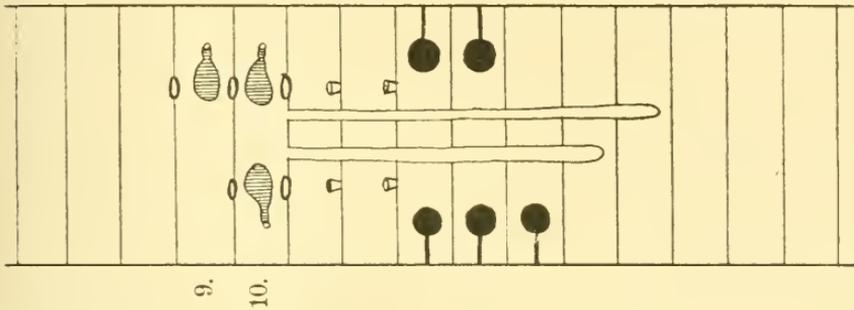


B50.

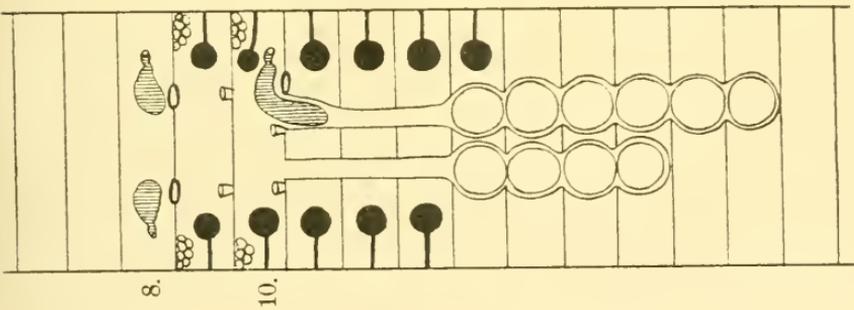
Fig. B50—B53. Atrien asymmetrisch (Fig. B50—B51) und dazu noch in Überzahl entwickelt.



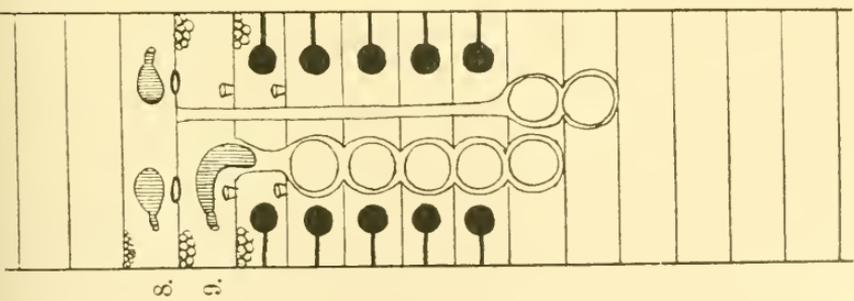
B57.



B56.



B55.



B54.

Fig. B54—B57. Asymmetrische überzählige Atrialbildungen.

Den größten Grad der Variabilität zeigen aber die Verhältnisse der Spermatheken. Relativ sehr selten sind Fälle, wo die Spermatheken symmetrisch einfach je paarweise in einem Körpersegment vorhanden sind. Die Zahl variiert jedoch beträchtlich (2—5 Paar). Die kleinste Zahl (2 Paar) fand ich in einem einzigen Fall, der nicht unter die Bilderserie B aufgenommen wurde, da das betreffende Individuum ein reines Weibchen war (vgl. Fig. E10). Eine andere Variation bestand darin, daß die Spermatheken entweder gleich hinter dem Atrialsegment vorkamen oder das auf das Atrialsegment folgende Körpersegment (Ovarialsegment) frei ließen. [Vereinzelt kamen jedoch auch solche Fälle vor, wo Spermatheken auch neben dem Atrium selbst im Atrialsegment oder gar im vorhergehenden vordern Körpersegment entwickelt waren, und dies nicht nur in jenen extremen Fällen, wo die Atrien in exzessiver Weise in sonst ungewohnten Segmenten (9. und 10.) zu finden waren, sondern auch da, wo nur 1 oder 2 Atrien in „normalen“ Körpersegmenten (7. oder 8.) sich befanden.] In weitaus der Mehrzahl der Fälle waren die Spermatheken auf beiden entgegengesetzten Seiten ganz asymmetrisch entwickelt, einerlei, ob es sich hier um eine Reduktion oder um eine Hyperplasie der Spermatheken handelte. Nach beiden Richtungen hin variieren nämlich auch die Spermatheken. Die Reduktion ist zwar nicht so häufig, aber nichtsdestoweniger sehen wir doch oft, daß in einzelnen Segmenten, wo sonst „normal“ Spermatheken auftreten, dieselben fehlen, entweder ganz oder nur auf der einen Seite. Die äußerste Grenze, die bei einer solchen Reduktion an dem mir vorliegenden Material erreicht worden war, veranschaulicht die Fig. B8, wo nur 3 Spermatheken im ganzen vorhanden waren. Viel häufiger hatten wir es mit einer Vermehrung, Hyperplasie, der Spermatheken zu tun. Eine solche entsteht entweder dadurch, daß die Spermatheken sich in einer größern Zahl der Körpersegmente entwickeln, als es diejenige ist, die nach den frühern Beobachtern, VEJDOVSKÝ, HESSE, als Normalzahl gelten könnte, oder dadurch, daß die Zahl der in einem Segment vorhandenen Spermatheken sich vermehren, verdoppeln, ja sogar verdreifachen kann. Schon HESSE und WENIG erwähnen solche Vermehrung der Spermathekenzahl, und ein Blick auf meine Schemata genügt, um sogleich zu erkennen, daß diese Erscheinung bei *Lumbriculus* keineswegs zu den Seltenheiten gehört, sondern im Gegenteil ganz gewöhnlich ist. Diese Vermehrung der Spermathekenzahl in einzelnen Segmenten ist wieder sehr verschieden, zuweilen symmetrisch (Fig. B9, 10), über-

wiegend asymmetrisch und entweder nur auf der einen Seite oder beiderseitig vorhanden. Da, wo die beiden erwähnten Vermehrungsmodi der Spermatheken kombiniert sind, entstehen solche komplizierte Fälle wie die in Fig. B17—20 abgebildeten, die über 20, ja beinahe 30 (27) Spermatheken aufweisen und wohl ohne Beispiel sind.

Es variieren also nach dem Dargelegten alle Komponenten des Geschlechtsapparats, und man kann diese Variation entweder als eine Reduktion oder als eine Hyperplasie bezeichnen. Alle diese zahlreichen Variationen sind aber in verschiedenster Weise miteinander kombiniert, und es entstehen auf diese Art die Individualvarianten. Wie bereits angeführt wurde, repräsentiert eigentlich ein jedes Individuum eine eigne Variante. Es lassen sich aber auch keine allgemeinen Regeln für diese Kombinationen aufstellen, keine korrelativen Beziehungen zwischen der Ausbildung und Zahl der einzelnen Organe nachweisen. Die zuletzt geschilderten Verhältnisse der Spermatheken bieten die schönsten Beispiele dafür. In einzelnen Individuen waren sowohl die Zahl der Spermatheken in einzelnen Körpersegmenten als auch die Gesamtzahl der Spermatheken führenden Segmente vermehrt (Fig. B20); es fanden sich jedoch auch Fälle, wo die Spermatheken zwar in einer größern Zahl der Körpersegmente vorhanden, aber nirgends verdoppelt waren (Fig. B37), und wieder andere, wo die Zahl der Spermatheken führenden Segmente reduziert, jedoch die Spermatheken selbst in den einzelnen Segmenten vermehrt waren. Auch ließ sich bei andern Exemplaren in noch auffallenderer Weise eine Reduktion in einzelnen Segmenten zugleich neben einer Hyperplasie in andern Segmenten desselben Individuums nachweisen (Fig. B28). Auch steht die Zahl der Spermatheken in keiner festen Beziehung zu den andern Komponenten des Geschlechtsapparats, speziell zu der Zahl der Gonaden und Oviducte. Es kann schon hier angeführt werden, daß z. B. bei „reinen Weibchen“ (vgl. darüber das weiter unten Gesagte) die Spermathekenzahl ganz klein (Fig. E10), bei „reinen Männchen“ dagegen wieder relativ sehr groß sein kann. Auch bezüglich anderer Komponenten, wo wir eine gewisse korrelative Beziehung in noch größerm Grade vermuten könnten, konnte eine solche nicht nachgewiesen werden. Die Samentrichter kamen ganz unabhängig von männlichen Atrien oder vom Hoden vor, die Oviducte von Ovarien etc. Mit der prinzipiellen Bedeutung dieser Erscheinung werden wir noch weiter unten Gelegenheit haben uns zu beschäftigen.

Da der ganze Geschlechtsapparat von *Lumbriculus variegatus*

unzähligen Variationen unterworfen ist, dürfte es sehr schwierig erscheinen, ein einheitliches Schema desselben, wie es sonst bei andern Oligochäten üblich ist, geben zu wollen. Doch können wir auch so etwas versuchen, und es bieten sich uns hier zwei verschiedene Wege dar.

Der eine besteht darin, daß wir versuchen, die einzelnen Beobachtungen zu kombinieren. Wir sehen, daß die Zahl der verschiedenen Komponenten zwar variabel, aber immer doch nur innerhalb gewisser Grenzen variabel ist, und daß

auch stets nur eine bestimmte Strecke des Körpers in Betracht kommt, daß z. B. die Spermatheken vom 7. bis zum 17. Körpersegment vorkommen. Es ist interessant zu verfolgen, daß die hintere Grenze (17. Segment), welche sich z. B. in Fig. B20 erreicht findet, auch da nicht überschritten wurde, wo sonst der ganze Geschlechtsapparat relativ weit nach hinten im Körper verschoben ist (Fig. B37, die Hoden im 10. und 11. Segment, Atrien im 11., Ovarien im 12., 13., 14. Körpersegment). Wir könnten uns also auf Grund einer Vergleichung ein ideelles Schema konstruieren, das ungefähr ein Bild wie unsere Fig. C liefern würde (2 Paar Hoden, 2 Paar Samentrichter, 3 Paar Ovarien, 3 Paar Oviducte, 1 Paar Atrien, 11 Paar Spermatheken).

Als das Atrialsegment wurde das 8. Körpersegment gewählt, da in diesem Körpersegment in mehr als der Hälfte der Fälle die Atrien wirklich vorkommen. Einem solchen Schema nähern sich ja einzelne der von uns untersuchten Exemplare (abgesehen z. B. von der Hyperplasie der Spermatheken in den einzelnen Körpersegmenten) schon ganz beträchtlich, und bei der beispiellosen Variabilität des *Lumbriculus* wäre es nichts Überraschendes, wenn bei Untersuchung eines

noch reichern Materials vielleicht ein Individuum zum Vorschein käme, welches sich als eine Realisierung des entworfenen Schemas präsentieren würde. Aber ein auf diese Weise gewonnenes Schema

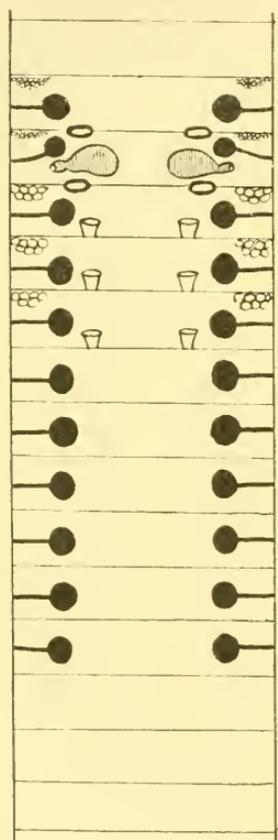


Fig. C. Kombiniertes Schema des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus variegatus*.

würde trotzdem, wie schon eine flüchtige Durchmusterung unserer sämtlichen Schemata lehrt, einen Typus darstellen, der von der Mehrzahl der tatsächlich vorkommenden Fälle bedeutend abweicht. Ein solches Schema wäre also nicht befriedigend, denn unter einem Schema verstehen wir gewöhnlich etwa einen Durchschnittstypus, von welchem sich dann nach beiden Seiten hin die extremen Typen ableiten lassen. Es ist möglich, auch bei unserm Objekt ein solches Schema zu konstruieren. Betrachtet man die Frequenz der einzelnen Varianten, so ergibt sich die Tatsache, daß zwar die vielen Varianten in verschiedenartigsten Kombinationen untereinander vorkommen, daß aber immerhin die einzelnen Varianten ungleich häufig wiederkehren, daß hier also große Unterschiede leicht festzustellen sind und daß also in dieser Beziehung eine statistische Betrachtungsweise möglich ist. Und diese könnte uns dazu dienen, ein Durchschnittsschema des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* zu konstruieren.

Unter 182 Exemplaren besaßen:

ein Paar Atrien	118 Expl. = 65 %
ein einziges einseitiges Atrium	34 „ = 18,5 „
paarig asymmetrische oder überzählige Atrien	10 „ = 5,5 „
keine Atrien (reine Weibchen)	20 „ = 11 „
	100 %

Nimmt man Rücksicht auf die Lage der Atrien in bestimmten Körpersegmenten, so ergeben sich folgende Zahlen<sup>1)</sup>:

Atrien paarig	im 7. Körpersegment	bei 14 Expl. = 11 %
„ einseitig	„ 7. „ „	8 „ = 6 „
„ paarig	„ 8. „ „	85 „ = 65 $\frac{1}{2}$ „
„ einseitig	„ 8. „ „	19 „ = 14 $\frac{1}{2}$ „
„ paarig	„ 9. „ „	2 „ = 1 $\frac{1}{2}$ „
„ einseitig	„ 9. „ „	1 „ = $\frac{3}{4}$ „
„ paarig	„ 11. „ „	1 „ = $\frac{3}{4}$ „
		130 Expl. 100 %

Schon hier prävaliert also die Variante mit doppelten Atrien im 8. Körpersegment bedeutend. Wenn wir nur zählen, in welchem

1) Da es auf den Schnittserien oft nicht möglich war, die Segmentzahl genau zu bestimmen, so wurden einzelne Individuen nicht mitgezählt, und so erklären sich hier wie in andern Fällen kleinere Gesamtzahlen.

Körpersegment überhaupt Atrien vorhanden waren (unter Berücksichtigung auch der überzähligen und asymmetrisch paarigen Bildungen), und auch die „Weibchen“ hinzunehmen und bei diesen nach der Lage der Ovarien und des Eileiters (2mal im 7., 7mal im 8. und 11mal im 9. Körpersegment) die Lage des Atrialssegment bestimmen, so ergeben sich folgende Zahlen:

Als Atrialssegment fungierte das

6. Körpersegment	5mal =	3 $\frac{0}{100}$
7. „	29mal =	17 $\frac{3}{8}$ „
8. „	120mal =	72 „
9. „	9mal =	5 $\frac{3}{8}$ „
10. „	3mal =	1 $\frac{3}{4}$ „
11. „	1mal =	$\frac{1}{2}$ „
	<hr/>	<hr/>
	167mal =	100 $\frac{0}{100}$

Statistische Daten sprechen also dafür, daß das 8. Körpersegment als das normale Atrialssegment anzusehen ist.

Was die Verhältnisse der Samentrichter anbelangt, so ergab die Zählung, bei der jedoch auf die Lage der Atrien und auf symmetrische Bildungsweise keine Rücksicht genommen wurde, folgende Daten:

1 einziger Samentrichter bei	105 Expl. =	77,25 $\frac{0}{100}$
2 Samentrichter	„ 28 „ =	20,60 „
3 Samentrichter	„ 3 „ =	2,15 „
	<hr/>	<hr/>
	136 Expl. =	100 $\frac{0}{100}$

Ähnliche Verhältnisse der Eileiter:

1 Paar Eileiter	112 Expl. =	68 $\frac{3}{4}$ $\frac{0}{100}$
1 $\frac{1}{2}$ „ „ (einseitige Bildung)	11 „ =	6 $\frac{3}{4}$ „
2 „ „	36 „ =	22 „
2 $\frac{1}{2}$ „ „	3 „ =	2 „
3 „ „	1 „ =	$\frac{1}{2}$ „
	<hr/>	<hr/>
	163 Expl. =	100 $\frac{0}{100}$

Hierbei wurden solche Fälle, wo der ganze Geschlechtsapparat stark asymmetrisch gebaut war, z. B. bei den Exemplaren mit überzähligen Atrien, wo auf der einen Seite eines und desselben Glieds ein Oviduct, auf der andern ein Samentrichter sich befand, nicht mitgerechnet.

Bezüglich der außerordentlich variierenden Verhältnisse der Samentaschen kann folgendes angeführt werden. Wenn wir nur

solche Fälle berücksichtigen, die, abgesehen von eventueller einseitiger Vermehrung der Spermatheken, symmetrisch sind, so kamen Samentaschen in

2 Segmenten	2mal
3 „	13mal
4 „	28mal
5 „	23mal
6 „	5mal
7 „	1mal

ohne jegliche Rücksicht auf Symmetrie, wenn einfach gezählt wurde in wie viel Segmenten überhaupt die Samentaschen vorkommen, ergaben sich Zahlen wie folgt in

2 Körpersegmenten	4mal
3 „	18mal
4 „	58mal
5 „	63mal
6 „	17mal
7 „	6mal
8 „	1mal
9 „	1mal

Was die Reihenfolge der Körpersegmente betrifft, so kamen bei Zählung von 159 Exemplaren Spermatheken vor im:

7. Körpersegment bei	3 Expl., d. h. bei	2 %
8. „ „	19 „ „ „	12 „
9. „ „	110 „ „ „	70 „
10. „ „	158 „ „ „	100 „
11. „ „	159 „ „ „	100 „
12. „ „	151 „ „ „	96 „
13. „ „	96 „ „ „	60 „
14. „ „	35 „ „ „	22 „
15. „ „	5 „ „ „	3 „
16. „ „	2 „ „ „	1 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> „
17. „ „	2 „ „ „	1 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> „

Diese Zahlen reden ganz deutlich, aber wir wollen noch, bevor wir auf Grund der angeführten Daten ein Schema konstruieren, anführen, daß die Spermatheken bei

103 Expl. gleich hinter dem Atrialegment,

53 Expl. erst im zweitnächsten Glied,

3 Expl. sogar erst im drittnächsten Glied auftraten.

Es ist klar, daß die hohe Frequenz, welche die Glieder 10—12 aufweisen, sich dadurch erklären läßt, daß in dieser Strecke sich die Genitalregion sämtlicher Tiere deckt, mag dieselbe nun, was das Auftreten der männlichen Atrien anbelangt, schon mehr nach vorn oder nach hinten verschoben sein.

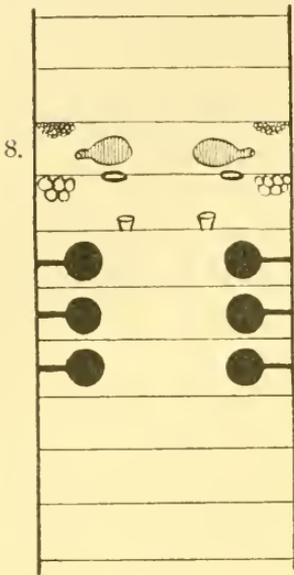


Fig. D.

Schema des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus variegatus*.

Nach statistischen Zählungen könnten wir also ungefähr das folgende Schema des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* entwerfen (Fig. D).

Doch es könnten auch noch andere Varianten auf Grund der Statistik aufgestellt werden. Wir könnten statt 3 Paar Spermatheken deren 4—5 annehmen, und die Spermatheken gleich in das 9. Glied eintragen, aber mir scheint das angeführte Schema das natürlichste zu sein.

Immerhin wird sich jedoch weitaus die Mehrzahl der zur Beobachtung gelangten Individuen von dem von uns konstruierten Schema mehr oder weniger entfernen, und zwar, wie bereits einigemal erwähnt, nach verschiedensten Richtungen hin. Von diesen zahllosen Variationen erheischen jedoch 2 Reihen ein besonderes Interesse, da sie auch von gewisser biologischer Bedeutung sind: diejenigen nämlich, in denen es zur Bildung rein männlicher und rein weiblicher Individuen kommt.

Es läßt sich schon durch vergleichende Untersuchung einer Anzahl von Exemplaren leicht feststellen, daß *Lumbriculus variegatus* ähnlich wie viele andere Süßwasser-Oligochäten etwas proterandrisch ist, indem die Bildung der Spermatogonien und Spermatozyten etwas früher erfolgt als diejenige der Ovocyten; aber wir können nicht im weitesten Sinn von einem sukzessiven Hermaphroditismus sprechen, da von einer ganz frühen Periode an sämtliche Komponenten des Geschlechtsapparats gleichzeitig nebeneinander ganz gut und funktionsfähig entwickelt oder wenigstens angelegt sind und da auch gegen Ende der Geschlechtsperiode, wo schon im Leib eine Anzahl von vollkommen reifen, mit Reifungsspindeln versehenen Eiern vorhanden war, die männlichen Atrien noch in voller Entfaltung sich befanden und in ihrem Innern mit

reichlichem Sperma angefüllt waren. Umgekehrt kamen aber deutliche Eileiter und wohlentwickelte Spermatheken bereits zu einer Zeit vor, wo die Eibildung kaum begonnen hat. Auf eine solche Weise lassen sich die von uns beobachteten Fälle nicht erklären. Bei ihnen allen handelte es sich um in sonst voller Entfaltung und Tätigkeit befindliche Geschlechtsorgane, wo jedoch einzelne Komponenten, das eine Mal z. B. Hoden und der männliche Ausführungsapparat (Samenleiter und Atrium), das andere Mal Ovarien und Eileiter fehlten. Es kamen also wirklich eingeschlechtliche Individuen vor, aber wir dürfen nicht nach Analogie mit andern ähnlichen Erscheinungen innerhalb der Tierreihe annehmen, daß dies ein Produkt bestimmt gerichteter Variation ist, die auf der einen Seite zu Weibchen, auf der entgegengesetzten zu Männchen führt, sondern wir müssen uns die Sache ganz anders vorstellen: als zufällige Variationskombinationen. Schon zu wiederholten Malen wurde betont, daß die Varianten der einzelnen Organteile sehr verschiedenartig untereinander kombiniert vorkommen und zwar ohne jegliche korrelative Beziehungen. Es zeigen sich auch, wie ebenfalls erwähnt wurde, Reduktionserscheinungen am Geschlechtsapparat, die sich entweder auf das Ganze oder nur auf einzelne Teile desselben erstrecken können. Die eingeschlechtlichen Individuen sind nun spezielle Fälle, wo die Kombination nur wegen der biologischen Bedeutung ihres Hauptmerkmals, der Eingeschlechtlichkeit, besonders stark hervortritt. Daß dem so ist, zeigen uns deutlich die „Mischformen“, die zugleich beweisen, daß die eingeschlechtlichen Individuen keineswegs Produkte einer kontinuierlichen Reihe sind, sondern auf ganz verschiedene Art und Weise entstehen können.

Schon in den im Vorstehenden gelieferten Abbildungen finden sich Fälle, wo das eine Geschlecht prävaliert, das andere jedoch in den Hintergrund tritt. So z. B. Fig. B51, wo nur 1 Ovarium und 1 einziger Oviduct vorhanden war, oder Fig. B55, wo keine Hoden vorhanden waren. In Fig. B56 fehlen die Gonaden überhaupt. Daß keine Korrelationen hier vorkommen, zeigen deutlich die Figg. B54 u. 55, wo das weibliche Geschlecht prävaliert, doch Hoden entweder überhaupt nicht (Fig. B55) oder nur 1 Hoden (Fig. B54) vorhanden war, und im krassen Gegensatz dazu gerade der männliche Begattungsapparat in Überzahl entwickelt war.

Eine Auswahl rein oder beinahe rein eingeschlechtlicher Fälle habe ich in der Bilderserie E zusammengestellt. In der 1. Reihe

(Fig. E1—E4) sind „Männchen“ dargestellt. Fig. E2 ist noch nicht vollkommen rein, da hier noch 1 Ovarium und 1 Oviduct vorhanden waren und das Tier auch wirklich reife Eier produzierte. Fig. E1 bildet ein Gegenstück zu Fig. B55, da wir es hier mit einem überzähligen männlichen Begattungsapparat zu tun haben. Fig. E3 u. E4 sind dann „normale“ wirkliche Männchen, wo die Ovarien und Oviducte vollkommen fehlen. In einer Beziehung können wir jedoch nicht von ganz reinen Männchen sprechen, solche gibt es nicht: mögen auch die wichtigsten Teile des weiblichen Geschlechtsapparats fehlen, ein Teil bleibt doch bestehen, die Spermatheken, und zwar zuweilen in beträchtlicher Anzahl (Fig. E3, 4).

Die andern 3 Reihen (Fig. E5—12) stellen Weibchen dar, die viel häufiger auftreten als „Männchen“. Es kommen zunächst wieder „Mischformen“ vor, die sich aber sehr verschieden präsentieren. Wir können unterscheiden:

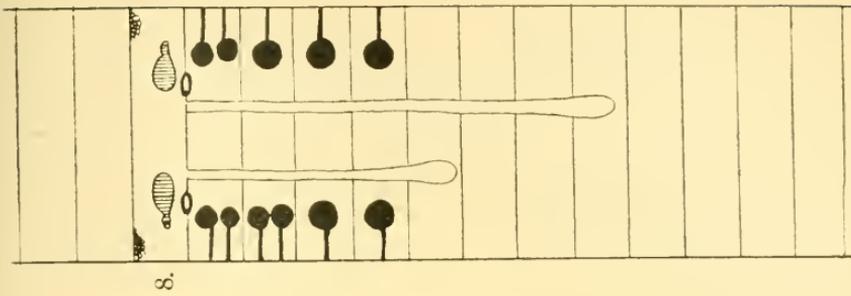
1. Weibchen, die noch (event. nur rudimentäre) Hoden und rudimentäres männliches Atrium und Samentrichter oder zwar Hoden, aber nur noch den Samentrichter ohne Atrium besitzen (Fig. E7, 8).

2. Weibchen, die zwar noch Hoden oder rudimentäre Hoden, aber nicht einmal Spuren des männlichen Ausführungs- und Begattungsapparats aufweisen (Fig. E9—10).

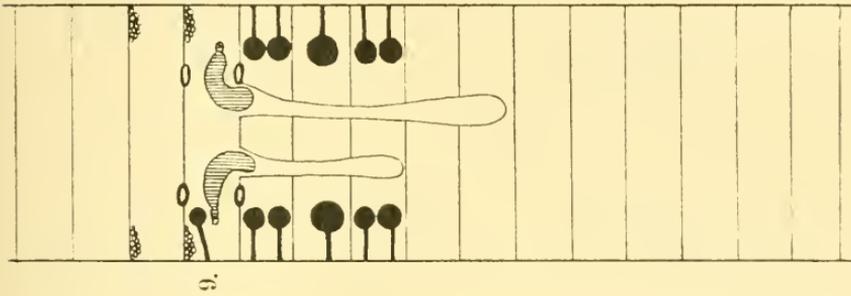
3. Weibchen, bei denen keine Hoden, aber noch ein normaler männlicher Begattungsapparat vorhanden ist (Fig. E5—6) und endlich

4. Weibchen ganz rein, ohne irgend welche Spur von männlichen Geschlechtsorganen (Fig. E11—16).

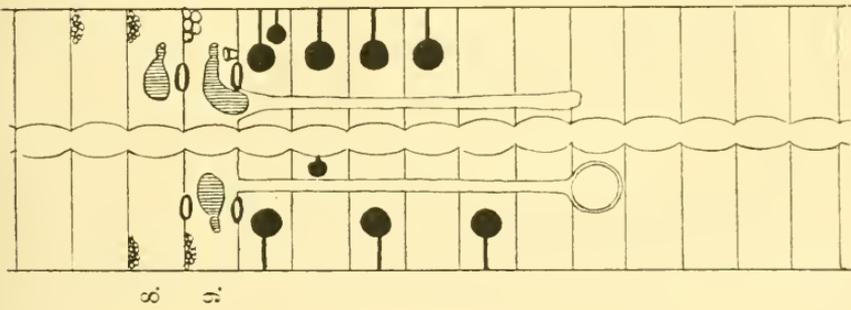
Es ist ohne weiteres klar, daß sich nicht alle diese Modifikationen in eine einzige Entwicklungsreihe einreihen lassen, sondern daß sie eben nur zufällige Kombinationen von Varianten sind, was auch aus dem Umstand erhellt, daß alle diese Fälle, wie ein Vergleich derselben lehrt, bis auf die Eingeschlechtlichkeit weiter nichts Gemeinsames haben. Es waren z. B. die Gonaden (Ovarien) und Eileiter nur in je 1 Paar vorhanden, oder in 2, ja sogar 3 Paaren (Fig. E13—14). Auch die Zahl der Spermatheken war bedeutenden Schwankungen unterworfen, und es sind Fälle erwähnenswert, wo bei solchen reinen Weibchen die Zahl der Spermatheken besonders klein war (z. B. nur 2 Paar im ganzen in Fig. E10).



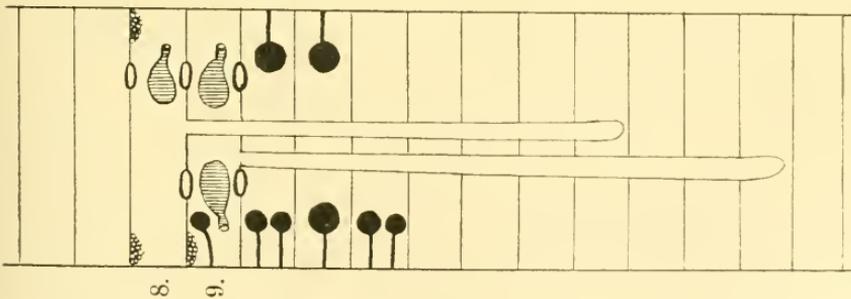
E4.



E3.



E2.



E1.

Fig. E1—E4. Überwiegend eingeschlechtliche Individuen: Männchen.  
(In Fig. E2 im 9. Segment gleichzeitig Samentrichter neben dem Oviduct!)

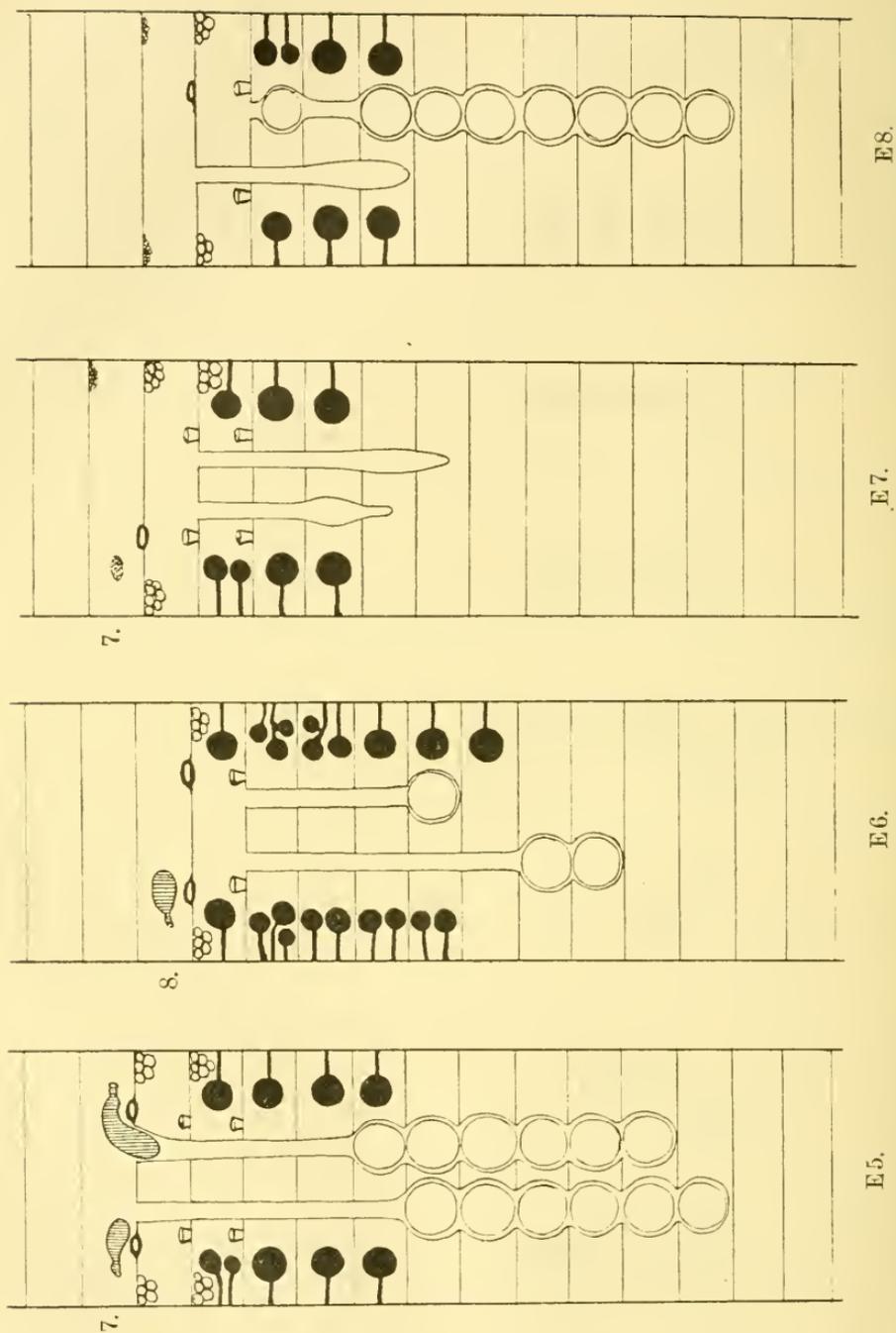
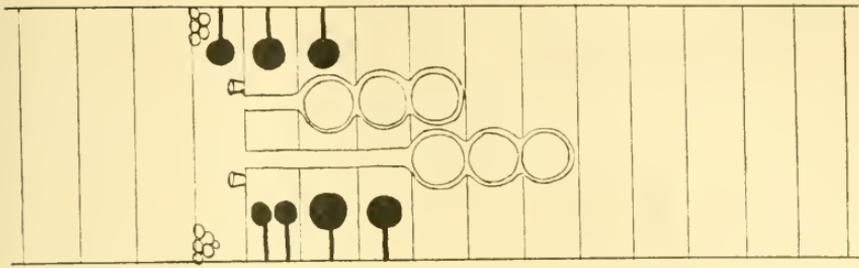
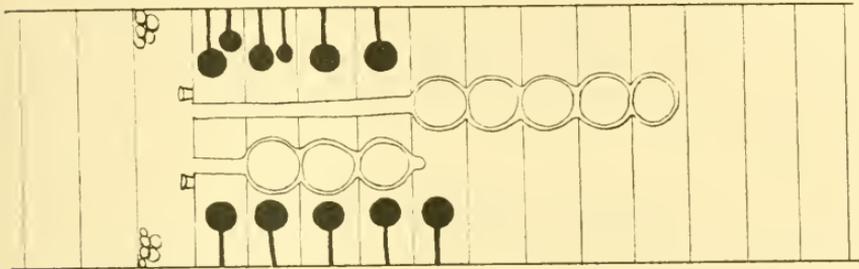


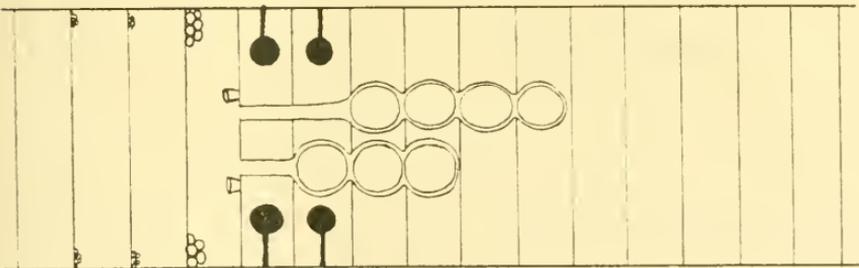
Fig. E5—E8. Überwiegend Weibchen mit Spuren männlicher Geschlechtsorgane.



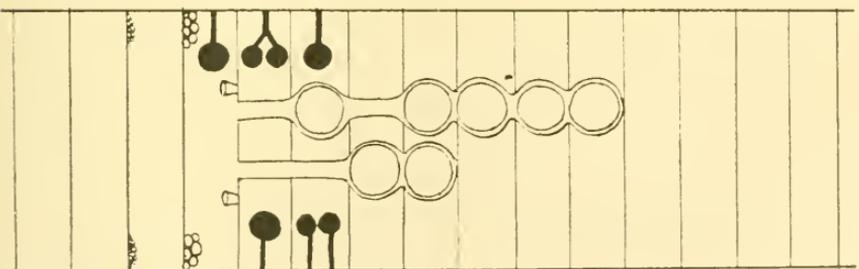
E12.



E11.



E10.

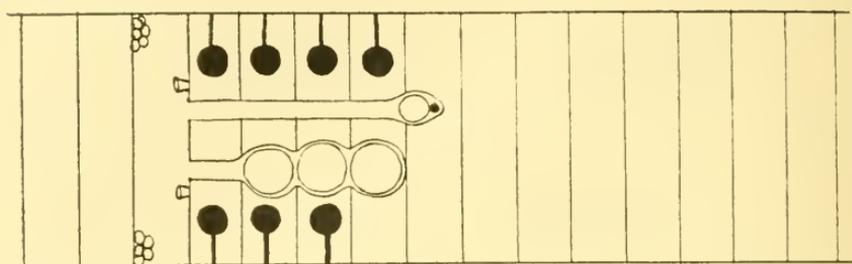


E9.

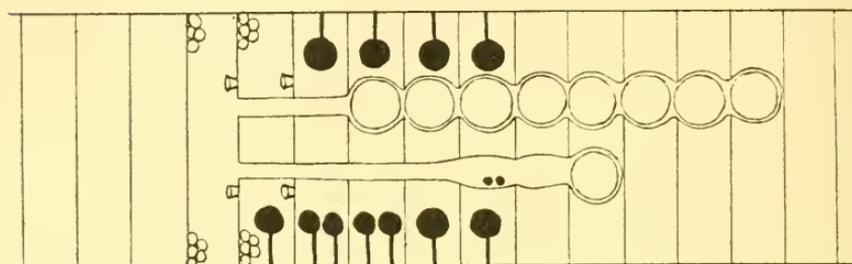
6.

20.

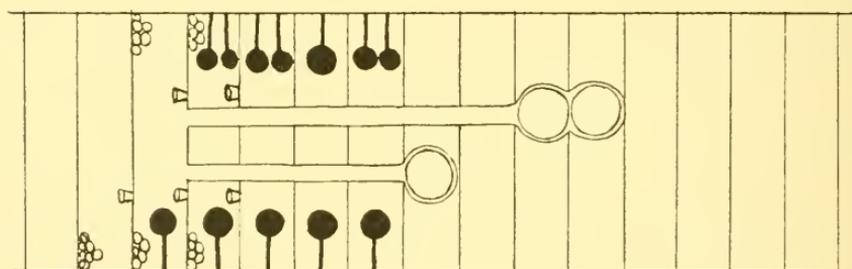
Fig. E9—E12. Weibchen, teilweise noch mit rudimentären Hoden (E9—E10).



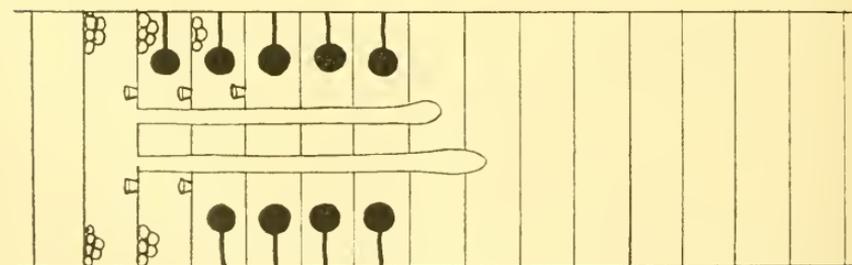
E 16.



E 15.



E 14.



E 13.

6.

20.

Fig. E 13—E 16. Reine Weibchen.

Nachdem also im Vorhergehenden der gesamte Geschlechtsapparat von *Lumbriculus* mit Rücksicht auf seine Variabilität im allgemeinen besprochen wurde, wollen wir im Folgenden einige Details zur speziellen Anatomie der Geschlechtsorgane hinzufügen. Von einer eingehenden Darstellung wurde Abstand genommen, da diese schon durch die Arbeiten von VEJDOVSKÝ, HESSE, WENIG gegeben worden ist. Wir beschränken uns also auf Zusätze, Ergänzungen und Berichtigungen zu den Angaben der erwähnten Forscher oder auf Behandlung solcher Punkte, die bisher nicht genügend geklärt waren.

Die geschlechtsreifen Individuen besitzen ein mächtig entwickeltes Clitellum, das allseitig entwickelt ist, wie auch bereits aus den Figuren WENIG's hervorgeht, obgleich derselbe keine besonderen Angaben darüber macht. Bei HESSE (1894, p. 362) lesen wir: „Ein Clitellum konnte ich . . . nicht bemerken. Es zeigte sich keine irgend wahrnehmbare Vermehrung der Drüsenzellen noch eine Erhöhung des Epithels in der Gegend der Geschlechtssegmente . . .“ Es ist möglich, daß es sich hier um noch allzu junge Exemplare gehandelt hat, aber bei meinen Exemplaren war ein Clitellum deutlich sichtbar bereits zu einer Zeit, wo die Geschlechtsorgane noch nicht in ihrer Funktion waren. Das Clitellum zeigt aber auch bei bereits in vollem Geschlechtsleben und Eiablage befindlichen Würmern recht verschiedene Entwicklung. Freilich gehören aber Fälle, wo dasselbe nur wenig entwickelt ist, nur unbedeutend höher als die gewöhnliche Hypodermis, zu den Seltenheiten, aber möglich ist es, daß HESSE's Exemplare zu diesen gehörten. Es scheint beinahe, als ob auch die Verhältnisse der Clitellarbildung bei *Lumbriculus* variabel wären. Nur im Bereich der männlichen Geschlechtsöffnung fehlt im ziemlich großen Umkreise der mächtige Drüsenbelag, und die Hypodermis bleibt ebenso niedrig wie auf dem übrigen Körper außerhalb der Clitellarregion (Fig. F).

Bezüglich der Gonaden kann hier nur wiederholt werden, daß dieselben sowohl in ihrer Lage in bestimmten Segmenten als auch in ihrer Paarenzahl variieren und oft unsymmetrisch, nur einseitig entwickelt sind. Insbesondere gilt dies vom 2. Gonadenpaar. Es mag jedoch erwähnt werden, daß zuweilen noch in 1—3 Segmenten hinter den „Ovarialsegmenten“, d. h. Segmenten, welche ausgebildete Ovarien führen, an entsprechender Stelle sich kleine Zellanhäufungen zeigten, die ganz den Anschein junger oder unentwickelt gebliebener Ovarialanlagen hatten.

Die männlichen Atrien sind auch gewissen Schwankungen bezüglich ihrer Größe bei den einzelnen Individuen unterworfen, doch es läßt sich feststellen, daß die Größe bis zu einem gewissen Grade von der Größe des Körpers und auch von der Zahl, in welcher die männlichen Begattungsapparate im Körper vorhanden sind, unabhängig ist. Wie WENIG zuerst fand, ist das Atrium oft nur einseitig, in der Einzahl entwickelt (Fig. F), und in solchen Fällen

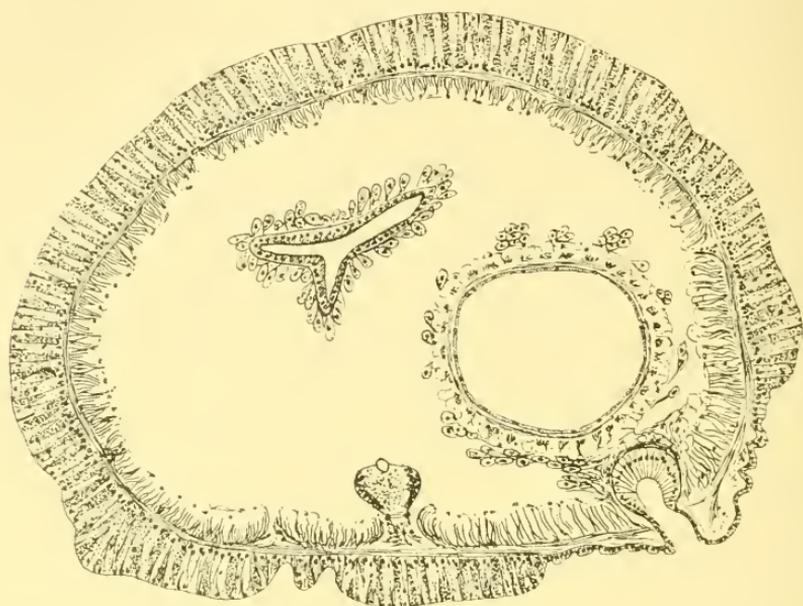


Fig. F.

Querschnitt durch den Vorderkörper in der Höhe der männlichen Begattungsöffnung. Atrium nur einseitig entwickelt.

besitzt das Atrium ungefähr dieselbe Größe, wie wenn die Atrien paarig auftreten, ist also keineswegs etwa kompensatorisch hypertrophiert. In der Mehrzahl der beobachteten Individuen blieben die Atrien auf ein Segment, dasjenige, in dem sie ausmünden, beschränkt, bei den übrigen erstrecken sie sich jedoch auch noch mehr oder weniger in das nächstfolgende Körpersegment hinein, und zwar geschieht dies so, daß sie mit ihrem gebogenen Hinterteil in die Samensäcke hineinreichen (vgl. Fig. G sowohl als auch einzelne Bilder der Reihen B, E). Die Atrien sind sackförmig und gehen dann in einen engern Halsteil über, der durch ein hohes Zellenpolster geschlossen ist, in dessen Mitte die kleine Penisröhre (vgl.

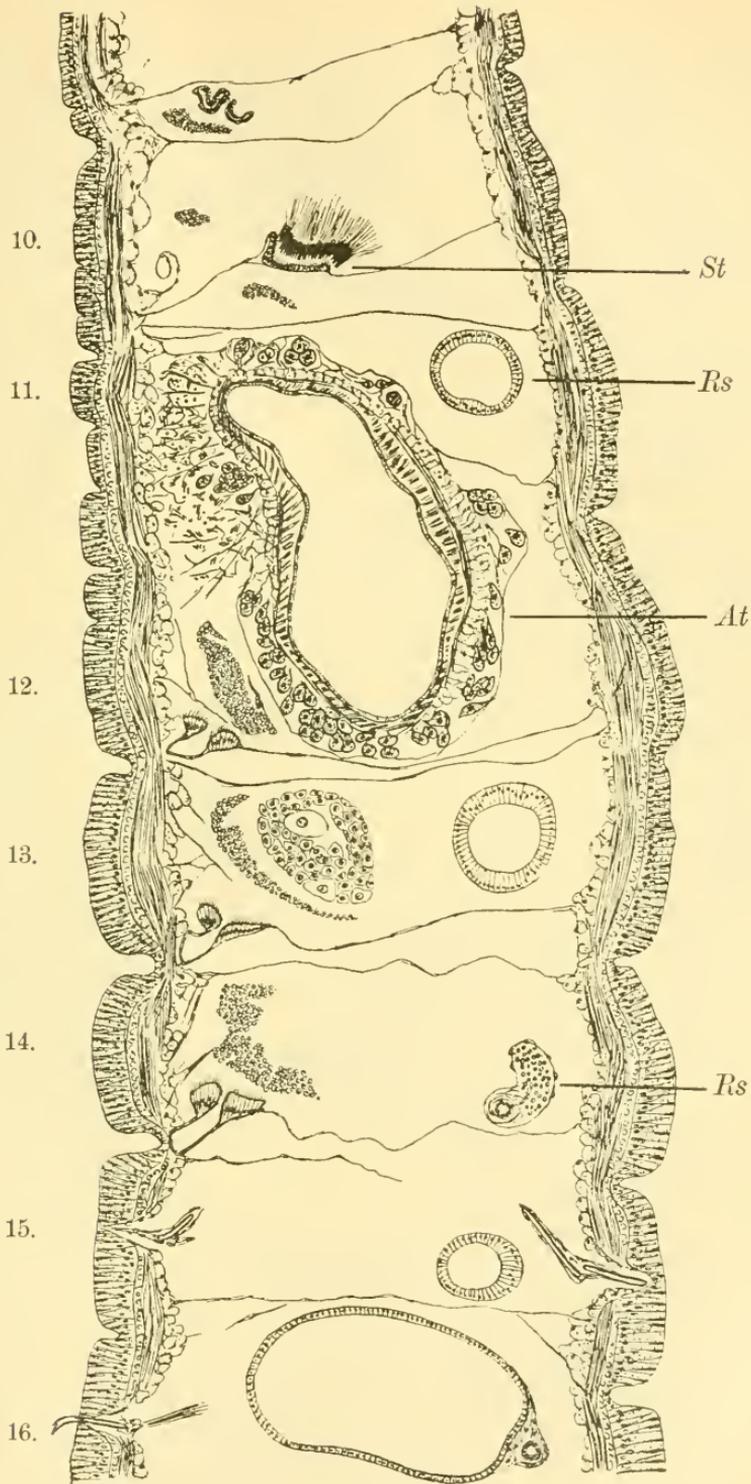


Fig. G.

Längsschnitt durch das Vorderende eines geschlechtsreifen Exemplars mit 3 Paaren von Oviducten (12./13., 13./14., 14./15. Segment). Atrium erstreckt sich in 2 Segmenten (11. u. 12.). Vorderer Samentrichter (*St*). Eine Spermatheke (*Rs*) im Atrialssegment!

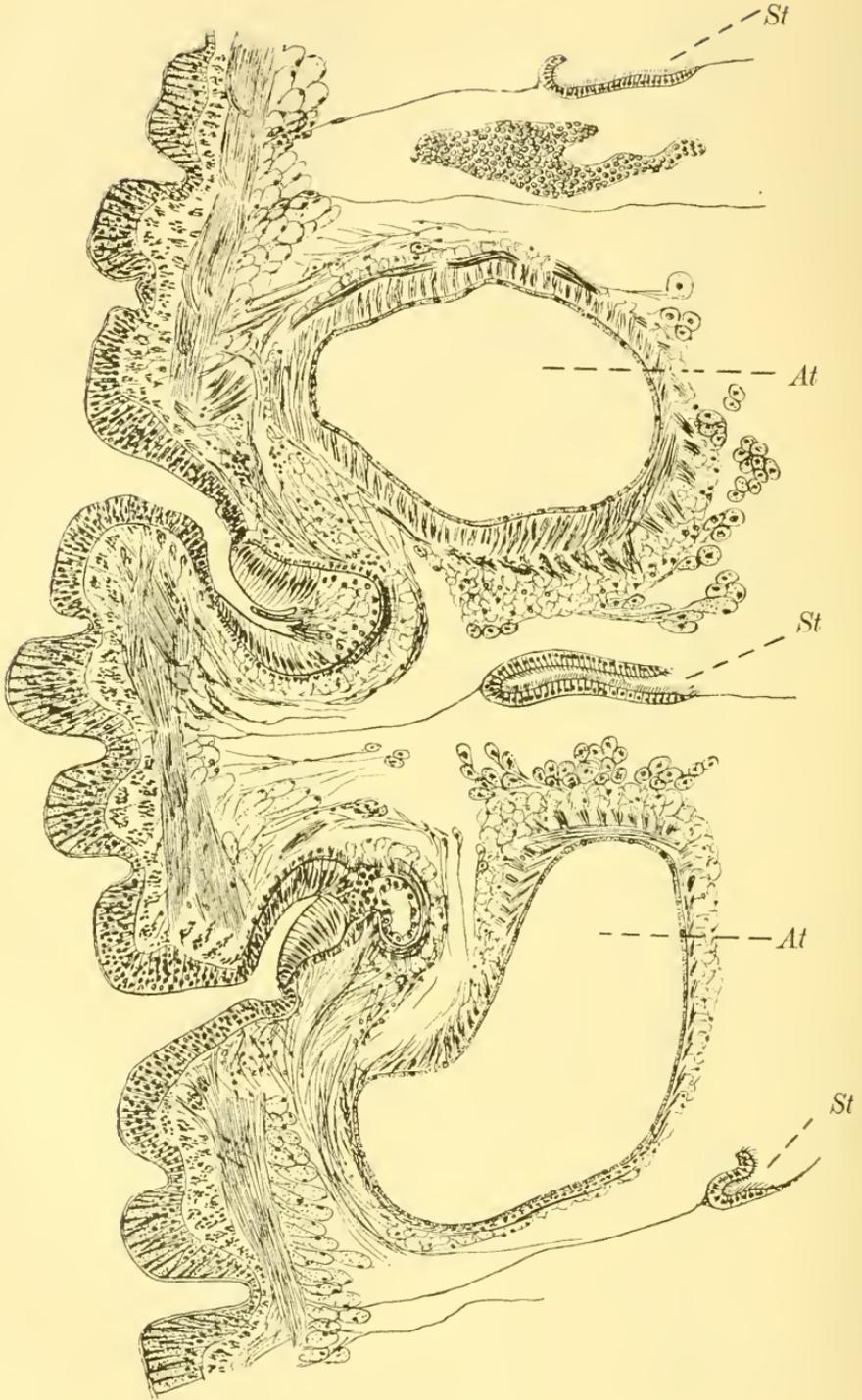


Fig. H.

Längsschnitt durch das Vorderende eines Exemplars mit 3 Atrien. Die 2 Atrien (At) der einen Seite sind im Schnitt dargestellt. St Samentrichter.

VEJDOVSKÝ 1895) stets auch auf den Schnittserien ganz leicht sich nachweisen läßt. An HESSE's (1894 und 1902) Abbildung finden wir dieses hohe Epithelialpolster dicht die Körperoberfläche berührend. Ich weiß nicht, ob dies durch die vielleicht noch jüngere Entwicklungsstufe von HESSE's Exemplar oder durch Kontraktionszustände zu erklären ist, muß aber bemerken, daß bei meinen Präparaten das Polster gewöhnlich bedeutend tief ins Innere eingestülpt war (Fig. F, H). Die, wie bemerkt, im Bereich der Atrialmündung niedrige Hypodermis bildete noch eine mehr oder weniger lange, oft krumme Einstülpung, und erst am Grunde derselben fand sich das besprochene Zellenpolster (Fig. H). Es ist mir aber gelungen (bei Fixierung mit verdünntem Sublimat) einige Exemplare

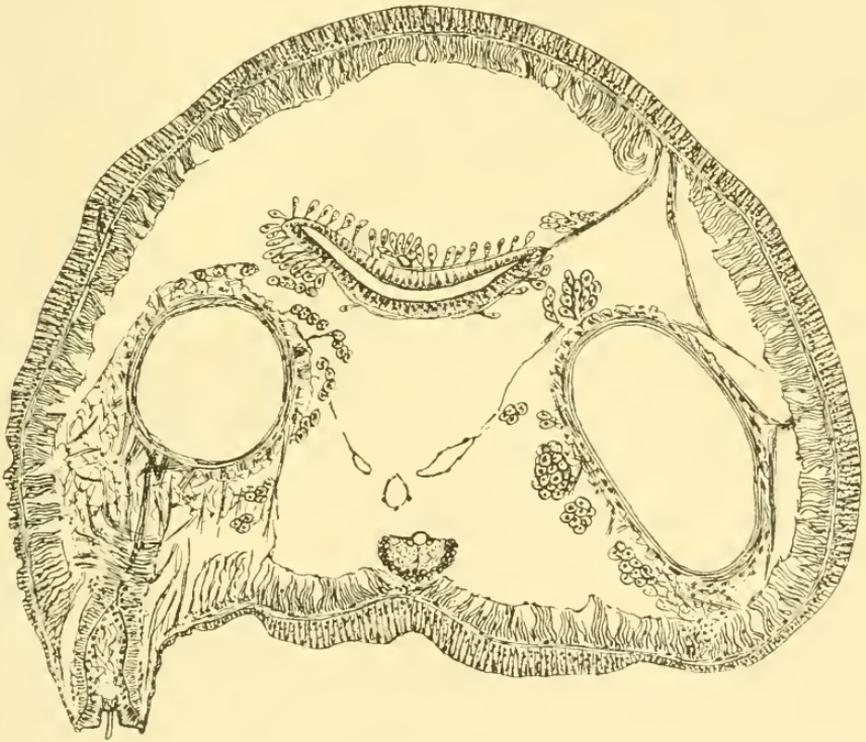


Fig. I.

Querschnitt durch das Vorderende mit dem ausgestülpten Begattungsapparat.

zur Ausstülpung des Begattungsapparats zu bewegen, und einen Querschnitt durch die Gegend des männlichen Begattungsporus eines solchen Exemplars stellt die Fig. I dar. Etwa die auf den Figg. H oder F eingestülpt gezeichnete Strecke kann heraus- und vorgestülpt werden, so daß ein abgestutzt kegelförmiger Stummel gebildet wird.

Die hohe Epithelschicht, die bereits besprochen wurde, erfährt dabei eine eigentümliche, aber wichtige Modifikation: sie breitet sich zu einem Napf aus, von dessen Mitte die schwache dünne Penisröhre herabhängt. Jetzt können wir uns den Begattungsakt sehr leicht vorstellen. Der herausgestülpte Begattungsstummel endet mit einem wirklichen Saugnapf, welcher sich an die Mündungsstelle einer Spermatheke dicht anlegt und die Penisröhre in die kleine Öffnung hineinbringt. Der ziemlich große Begattungsstummel macht es auch begreiflich, daß bei der bei den Oligochäten üblichen Bauchlage während der Begattung die seitlich und mehr dorsal gelegenen Mündungen der Spermatheken ganz leicht erreicht werden.

Ein Punkt bleibt noch aufzuklären, nämlich die Verbindung des Atriums mit dem Samenleiter und Samentrichter. Weder HESSE (1894), der zuerst die Samentrichter (und zwar in demselben Segment, in dem auch das Atrium liegt) fand, noch VEJDOVSKÝ (1895) oder WENIG (1902) machen darüber bestimmtere Angaben. Speziell HESSE „konnte die Einmündung der Samenleiter in die Atrien nicht mit vollkommener Sicherheit verfolgen, glaubte jedoch annehmen zu können, daß dieselbe weit unten erfolgt“, wie es auch in seiner fig. 1 dargestellt ist. Natürlich habe ich dieser Sache auch meine besondere Aufmerksamkeit geschenkt und kann positive Angaben darüber machen. Der Samentrichter ist ein großes, flach zusammengedrücktes, kegelförmiges Gebilde mit einem verjüngten Ende, mit dem es in den Samenleiter übergeht. Dieser zieht sich, dem Dissepiment noch immer dicht anliegend (Fig. J St), direkt nach unten, bis ungefähr in die Gegend, wo die äußere Hypodermaleinstülpung mit dem verdickten Bulbus des Atriums zusammenhängt. Dies ist auch bereits an der Figur HESSE's deutlich zu sehen, und dies hat auch HESSE dazu verleitet, anzunehmen, daß die Einmündung des Samenleiters hier geschieht. In Wirklichkeit verhält sich aber die Sache so, daß der Samenleiter um die vordere, halsartig verengte Partie des Atriums herumgeht und unter Schlingenbildung zu dem blasenartigen Endabschnitt des Atriums sich begibt, in den es vor dem Ende desselben, also etwas seitlich, einmündet. Diese topographischen Verhältnisse sind sowohl aus den Textfigg. J 1 u. 2 als auch aus der schematischen Fig. K wohl deutlich zu ersehen.

Eine genaue Verfolgung desselben war nur auf den Querschnittserien möglich, da auf Längsschnitten der überaus dünne Samenleiter, welcher infolge seines geschlängelten und zur Schmittichtung schiefen Verlaufs oft nur angeschnitten wird, sich sehr schwer ver-

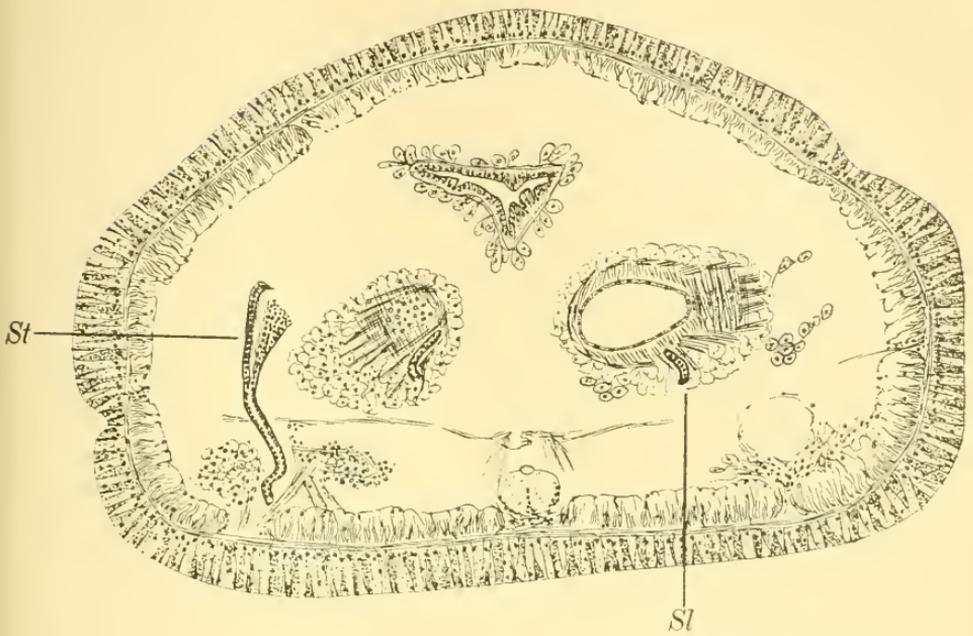


Fig. J1.

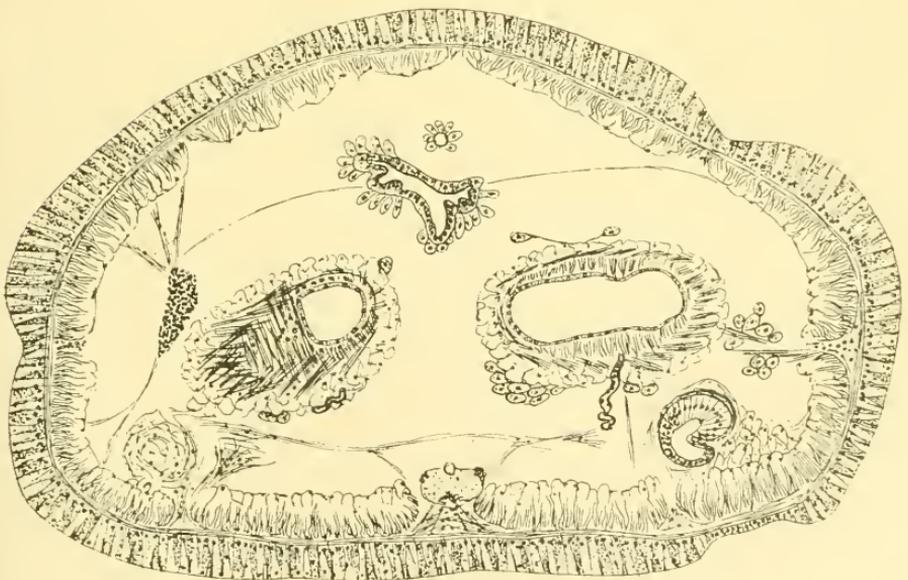


Fig. J2.

Fig. J1 u. J2. Querschnitte durch die Genitalgegend in der Höhe der Samentrichter (*St*) und Samenleiter.

folgen läßt. Da der ganze Samenleiter sehr dünn ist, ist es sehr wahrscheinlich, daß der dünne Gang, welchen VEJDOVSKÝ (1895) zeichnet (*nf* in seiner Figur), wirklich der Samenleiter ist.

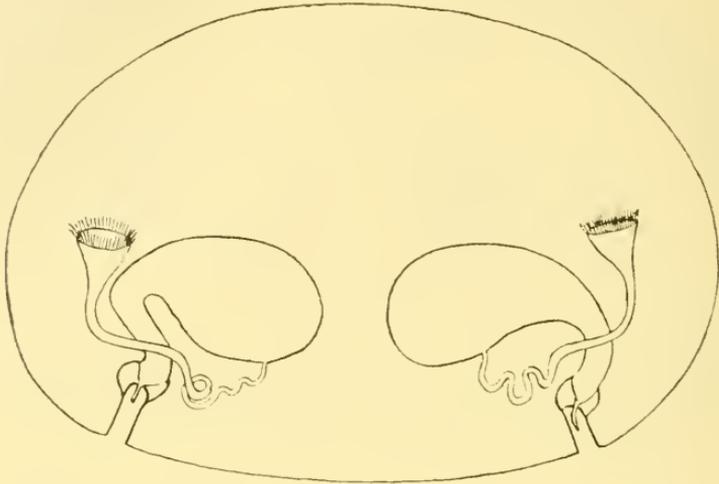


Fig. K.

Schema des männlichen Ausführungs- und Begattungsapparats.

Wie aber bereits oben erwähnt, kommen bei *Lumbriculus* außer solchen Fällen, wo gleichlautend mit den Angaben der frühern Beobachter HESSE und WENIG nur ein einziger Samentrichter bei einem jeden Atrium (also zusammen 1 Paar Samentrichter) vorhanden ist, Fälle vor, wo die Zahl der Samentrichter vermehrt ist und zwar auf 2, ja sogar 3 Paar.

Wie verhält sich nun der Samenleiter in solchen Fällen? Sind hier auch entsprechend der Samentrichterzahl so viele Samenleiter vorhanden, die in das Atrium münden? Dies würde besonders in solchen Fällen von Interesse sein, wo 2 Samentrichter, einer vor und einer hinter dem Atrium, vorkommen. Wir hätten dann dasselbe Verhalten wie bei einigen andern Gattungen von Lumbriculiden (z. B. *Stylodrilus*, *Trichodrilus*), wo 2 Paar Samentrichter und 2 Paar Samenleiter vorhanden sind. Da, wie gesagt, aus Bequemlichkeitsrücksichten und aus Zeitersparnis die größte Mehrzahl des Materials zu Längsserien verarbeitet wurde, eine genaue Verfolgung des Verlaufs der Samenleiter jedoch nur auf Querschnitten möglich ist, so kann ich kein abschließendes Urteil darüber aussprechen. Bei der großen Plastizität des gesamten Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* wäre es schon ganz möglich, daß auch zuweilen wirklich

die beiden Samentrichter mit dem entsprechenden Atrium verbunden sind, aber für gewöhnlich scheint dies nicht der Fall zu sein. Wenn wir die Verhältnisse von *Trichodrilus* etc. für ursprünglicher halten, so können wir höchstens sagen, daß bei *Lumbriculus* sich noch zuweilen Anklänge in Form überzähliger blinder Samentrichter finden. Solche Residua finden sich ja auch da, wo die Atrien fehlen, sei es nur einseitig oder gänzlich (bei den reinen Weibchen), wo ebenfalls noch Samentrichter, die blind geschlossen sind (ohne Samenleiter), vorkommen. Sicher aber kann ich behaupten, daß die vordersten Samentrichter solcher Exemplare, wo 3 Paar Samentrichter vorkommen, nur rudimentäre Bildungen sind, die nicht mit einem Samenleiter zusammenhängen. Aber eben solche Erscheinungen, wo (wenn auch oft nur einseitig) 3 Samentrichter entwickelt sind, mahnen zur Vorsicht bei der Annahme der doppelten Samentrichter als Rückschlagserscheinungen oder Reminiszenzen. Es kommen ja sehr viele Variationen des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* vor, und in einzelnen derselben, wo es sich ebenfalls um eine Vermehrung einzelner Teile handelt, wird sich wohl kaum von einer Reminiszenz an Vorfahren reden lassen können. Die Atrien kamen z. B. zuweilen in der Dreizahl und zwar in verschiedenen Segmenten (6.+8., 7.+8., 8.+9., 8.+10., 9.+10.) vor, und unter Berücksichtigung der Fälle, wo die Atrien noch im 11. Körpersegment vorkommen, könnten wir uns dann ja ein Schema konstruieren und sagen: die Vorfahren von *Lumbriculus* besaßen 6 Paar von männlichen Atrien und zwar im 6.—11. Körpersegment. Aber das würde weiter nichts als eine kühne bloße Spekulation sein, wenn wir uns hierbei auch auf die Gattung *Lamprodrilus* MICH. aus dem Baikalsee berufen könnten.

Die sonstigen anatomischen Verhältnisse des männlichen Begattungsapparats oder der „Atrien“ sind durch meine Vorgänger schon hinreichend geklärt (so ist das von VEJDOVSKÝ beschriebene Flimmerepithel im Atriolum wohl über allen Zweifel sichergestellt etc.). Nur über die Natur der Muskelschicht der Atrien umkleidenden Zellenlagen müssen wir einige Bemerkungen hinzufügen, da in diesem Punkt eine Divergenz zwischen WENIG und HESSE besteht. Die Muskellage ist, wie es auch unsere Textfiguren erkennen lassen, von einer mehr oder weniger entwickelten, oft ganz bedeutenden Zellschicht überzogen. Das Gros dieser Schicht kann man wohl ganz einfach als Myoblasten, Plasmateile der beiden Muskelschichten, ansehen. Dazwischen jedoch finden sich besonders auf der Oberfläche noch Zellen von ganz anderm Charakter. Die-

selben sind (vgl. Fig. H, I) oft zu Zellenbündeln vereinigt und färben sich ganz anders als die tiefer liegende Schicht unzweifelhafter Myoblasten, nämlich oft tief blau nach Hämatoxylin. Sie haben ganz das Aussehen von Drüsenzellen, und sie haben auch wohl Anlaß zu WENIG's Auffassung gegeben. Ich konnte ebensowenig wie HESSE wirkliche Ausführungsgänge dieser Zellen beobachten, wohl aber bemerkte ich an günstigen Stellen, daß sie durch ihren Fortsatz mit Bündeln feiner Fibrillen zusammenhängen. Durch ihr färberisches Verhalten weichen jedoch diese Fibrillen von den gewöhnlichen Muskelfibrillen bedeutend ab, und es wäre vielleicht am besten, sie für Bindegewebsfibrillen zu halten.

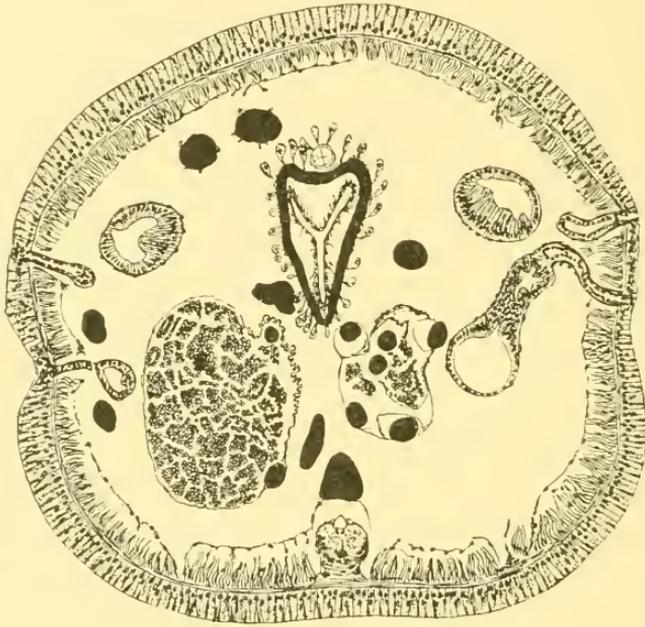


Fig. L.

Querschnitt durch die hintere Partie der Genitalgegend, 4 Spermatheken und 4 gesonderte Mündungen derselben zeigend.

Was die weiblichen Geschlechtsorgane betrifft, so können wir uns kurz fassen und nur einige Zusätze bezüglich der Spermatheken machen. Bei einer Mehrzahl der untersuchten Individuen war die Zahl der Spermatheken wenigstens in einzelnen Körpersegmenten vermehrt, und diese Vermehrung erstreckte sich oft auf sämtliche Segmente, in denen Spermatheken überhaupt vorhanden waren. Es waren oft 4, ja bis 6 Spermatheken in einem Segment vorhanden,

und zuweilen gelingt es, auf einem Schnitt die äußern Mündungen aller Spermatheken auf einmal zu treffen (Fig. L). Die Mündungen liegen gewöhnlich seitlich-dorsal, nur in einzelnen Fällen sind sie mehr der ventralen Fläche genähert. Eine jede Spermathek besteht aus einem mehr oder weniger geräumigen Sack und einem dünnen Ausführungsgang. Der Endabschnitt ist je nach den Individuen und vielleicht auch, je nachdem er mit Spermatozoen gefüllt ist oder leer geblieben ist, verschieden ausgebildet und bildete oft mehrere Anschwellungen, die auf Schnitten leicht den Eindruck zahlreicher gesonderter Spermatheken vortäuschen könnten. Wenn mehr Spermatheken als 1 Paar in einem Körpersegment vorhanden waren, so war das gegenseitige Verhalten der Spermatheken der einen Körperseite sehr variabel. Die Mündungen waren zunächst voneinander vollkommen gesondert und zwar entweder in vertikaler Richtung (übereinander, wie in Fig. L) oder in der Längsrichtung (hintereinander). Oft aber konvergierten die Mündungen derart, daß zwar noch besondere Mündungen da waren, aber ganz dicht nebeneinander. Dies führt dann zu solchen Fällen, wo die Ausführungsgänge der einzelnen Spermatheken eine verschieden weite Strecke miteinander verschmelzen, so daß wir gewissermaßen verzweigte Spermathekenbildungen vor uns haben. Alle diese Modifikationen sind auf den Bilderreihen A—E wohl in hinreichender Fülle zu ersehen. Es mag hier noch hervorgehoben werden, daß Spermatheken zuweilen auch im Atrialsegment selbst oder gar vor demselben vorkommen, was von den frühern Beobachtern nicht beobachtet wurde. Von einigen andern Verhältnissen der Spermatheken wird noch weiter unten die Rede sein.

Die Verhältnisse des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* geben auch einige schöne Beispiele für die Frage nach den Beziehungen der Geschlechtsgänge zu dem Nephridialapparat der Annulaten. Ich will hier nicht eine Übersicht der einzelnen Auffassungen, die über diesen Gegenstand seit der Monographie von VEJDOVSKÝ (1884) geäußert sind, geben, da dies schon oftmals [GOODRICH, LANKESTER, BENHAM (1904), FELIX (1905)] geschehen ist, sondern beschränke mich auf die Anführung meiner tatsächlichen Befunde.

HESSE erwähnt, daß er im 10. und 11. Segment die zu den beiden Eierstocksegmenten gehörigen Segmentalorgane fand, jedoch nicht ihre Wimpertrichter. Im 9. Segment jedoch fand er keine Segmentalorgane. Entsprechend meinem viel reichhaltigern Be-

obachtungsmaterial kann ich viel ausführlichere Angaben machen. In der Genitalregion von *Lumbriculus* sehen wir oft in einem und demselben Exemplar alle Übergangsstufen bis zum völligen Verschwinden der Nephridien in den vordern Genitalsegmenten (dem Atrialsegment). In den hintersten Gliedern, da, wo nur Spermatheken vorhanden sind, kommen ganz normale Nephridien vor und ebenfalls auch in den vordern (Ovarial-)Segmenten.

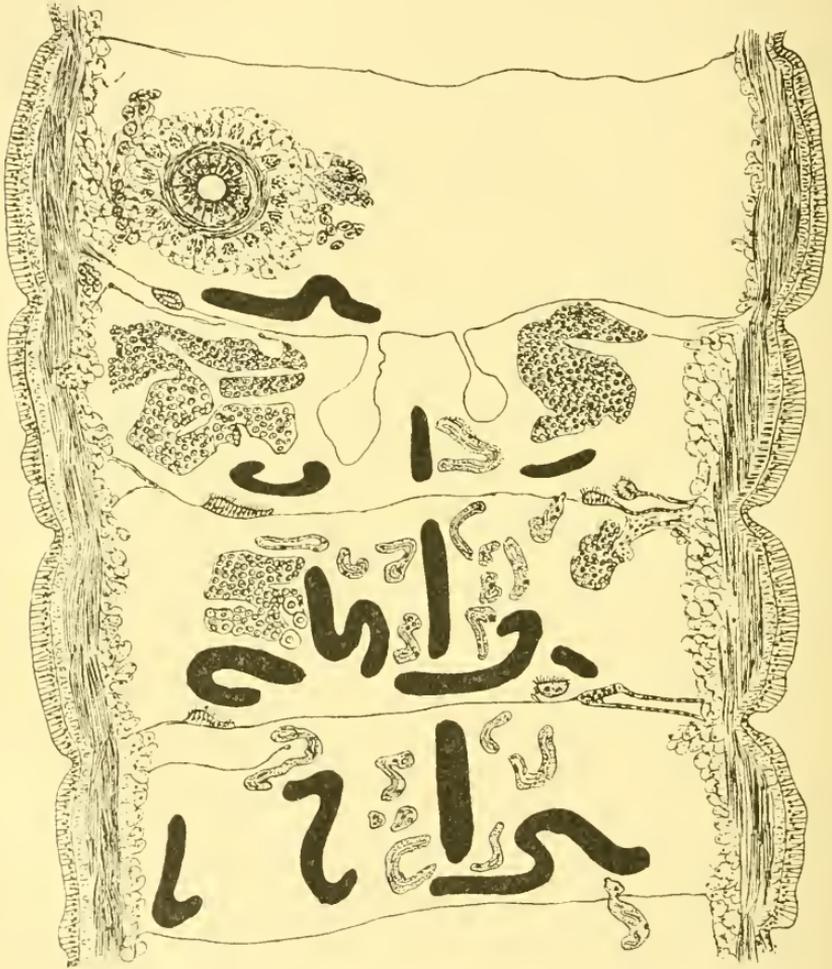


Fig. M.

Flächenschnitt durch die Glieder 8—11. Atrium nur einseitig im 8. Segment, normale Nephridien mit Nephrostomen im 10. und 11. Segment, rudimentäres noch im Segment 9.

Zuweilen finden wir zwar Nephridien, die schon rückdifferenziert sind, des Wimpertrichters entbehren, aber meistens, besonders da, wo 2 Paar Ovarien und 2 Paar Eileiter vorhanden sind, finden wir, daß wenigstens das hintere Nephridium das Dissepiment 10/11 und oft auch das vordere das Dissepiment 9/10 durchbricht und einen normalen Wimpertrichter bildet. Der kleine Nephridialtrichter und die große flache Tube des Oviducts stoßen in solchen Fällen dicht aneinander (Fig. N), so daß dieselben nur als Differenzierungen einer

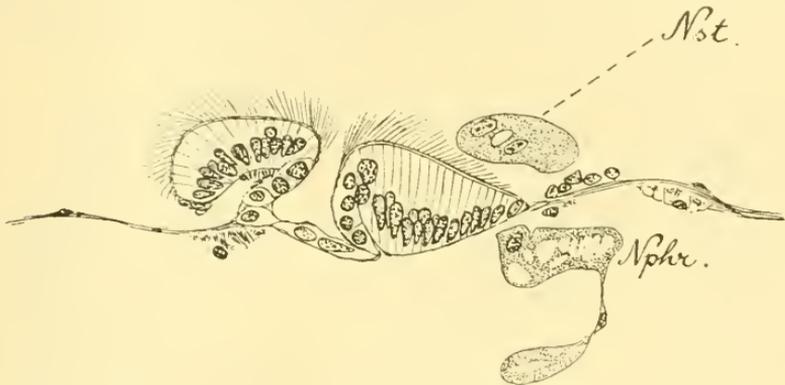


Fig. N.

Nephridium (*Nphr*) und Nephridialtrichter (*Nst*) neben dem Trichter eines Oviducts.

und derselben Anlage erscheinen. Es kommen also bei *Lumbricus* neben den eigentlichen Ausführungsgängen des Geschlechtsapparats noch vollkommen normale Nephridien vor. Im Atrialssegment selbst (dem 8. Segment) ist es mir nicht gelungen, Nephridien zu finden, dieselben obliterieren hier wahrscheinlich vollkommen, aber in dem nächstfolgenden 9. Segment, in dem HESSE keine Segmentalorgane fand, konnten doch wenigstens rudimentäre Nephridien (ohne Wimpertrichter auf dem Dissepiment 8/9), zuweilen dazu nur auf der einen Seite entwickelt, festgestellt werden. Interessante Erscheinungen zeigen sich in solchen Fällen, wo überzählige Atrien vorkommen. Dieselben finden sich auch in Segmenten, z. B. dem 9., die sonst als Ovarialssegmente zu betrachten sind. In solchen Fällen bleiben auch bei Anwesenheit des Atriums die Ovarien im betreffenden Körpersegment vorhanden, die Ausführungsgänge weisen aber ein sehr verschiedenes Verhalten auf. Entweder sind nur Eileiter vorhanden (Fig. O), also es kommt hier ein Eileiter hinter einem Atrium vor, oder wir finden, daß auf der einen Seite ein Samentrichter, auf der

andern Seite desselben Glieds ein Eileitertrichter entwickelt ist. Diese beiden Eventualitäten könnten ja so ausgelegt werden, daß Samentrichter und Eileiter einander vollkommen entsprechende Gebilde sind, die in Einzelfällen auch füreinander vikariieren können. Es ist mir aber gelungen, auch 2 Fälle zu beobachten (Fig. E2), wo in einem und demselben Glied auf derselben Seite neben einem Samentrichter noch ein Oviduct, resp. Trichter entwickelt war. Der Cölostom des Oviducts war in diesen Fällen zwar etwas deformiert und auch aus seiner gewöhnlichen normalen seitlichen Lage mehr gegen die Mittellinie des

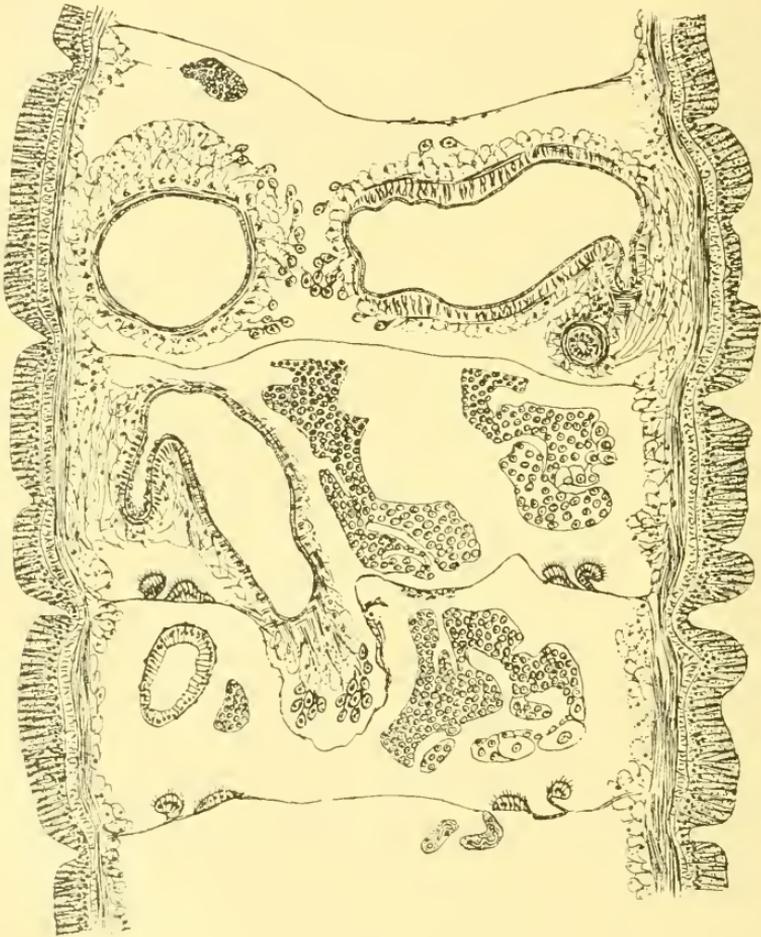


Fig. O.

Flächenschnitt durch ein Exemplar mit 3 Atrien (im 8. und 9. Körpersegment).  
2 Paar Eileiter (1 Eileiter hinter dem „überzähligen“ Atrium).

Körpers gedrängt, zeigte aber sonst noch unverkennbar alle Merkmale eines Eitrichters.

Über die Entwicklung des Geschlechtsapparats von *Lumbricus* kann ich nicht viel sagen. Ich konnte diesem Gegenstand keine besondere Aufmerksamkeit widmen, da ich mit der Feststellung der fabelhaften Variabilität schon mehr als genug zu tun hatte. Doch habe ich hier und da Exemplare gefunden, bei denen

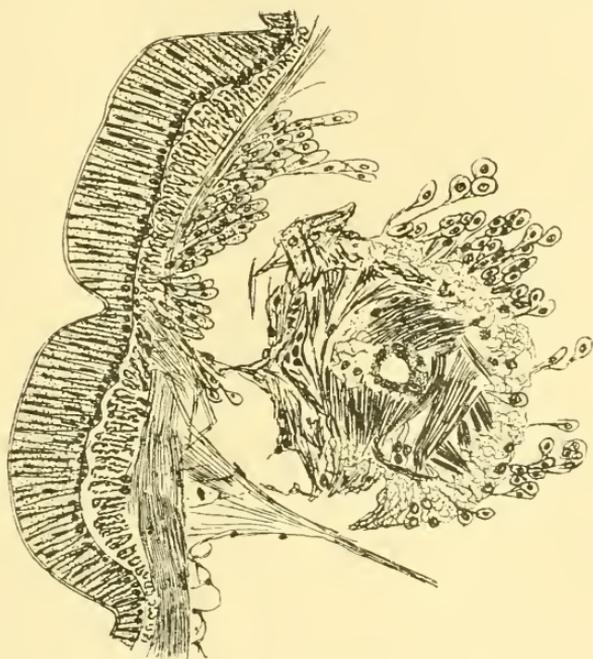


Fig. P.

Rudimentäres blindes Atrium.

wenigstens einzelne Teile des Geschlechtsapparats noch nicht vollkommen ausgebildet waren, aber eine auch nur einigermaßen vollständige Entwicklungsreihe konnte ich nicht zusammenstellen. Einige der von mir gemachten Beobachtungen sind aber vielleicht instande, einiges Licht auf die Entwicklungsvorgänge bei der Bildung des Geschlechtsapparats zu werfen oder vielleicht wenigstens zu erneuten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an anderm dazu geeigneterm Material Anlaß zu geben.

In einzelnen Exemplaren waren, wie bereits oben erwähnt, die männlichen Atrien nur als „Rudimente“ vorhanden. In solchen Fällen konnte kein Zusammenhang des Atriums mit der äußern

Körperwand, keine Hypodermaleinstülpung, wahrgenommen werden, das Atrium selbst aber war trotz seiner Rudimentation doch noch als solches deutlich erkennbar, die Muskellagen waren vorhanden, wenn auch schon nicht so regelmäßig angeordnet wie in normalen Fällen, ja auch das innere mit Epithel ausgekleidete Lumen war noch entwickelt. Bei andern Individuen fand sich an der Stelle des Atriums nur eine Anhäufung von mesodermalen Elementen, die mit dem peritonealen Belag der Körperwand zusammenhing, aber eine Einstülpung der Hypodermis konnte auch hier nicht wahrgenommen werden. Eine Einwendung wäre hier vielleicht möglich, und zwar die, daß wir es hier mit einem Rückbildungsprozeß des Geschlechtsapparats nach Ablauf seiner Tätigkeitsperiode zu tun haben. Dagegen aber schienen die übrigen Teile des Geschlechtsapparats zu sprechen, und leider besitzen wir auch, soviel ich augenblicklich beurteilen kann, keine neuern zusammenhängenden und mit modernen Hilfsmitteln durchgeführten Untersuchungen über die normale Degeneration des Geschlechtsapparats nach dem Aufhören der Geschlechtstätigkeit bei Oligochäten. Falls aber die erwähnten Gebilde keine Degenerationsstadien früherer normal funktionierender Organe sind, sondern wirkliche rudimentär gebliebene Anlagen solcher, so würden dieselben von großem Interesse sein.

Nach der üblichen Auffassung entstehen die Endteile des Geschlechtsapparats, die Atrien und Spermatheken, durch einfache Einstülpung vom Ectoderm. Zu dieser ectodermalen Anlage gesellt sich dann ein mesodermaler Überzug, welcher die Muskelhülle etc. bildet. In unsern Fällen könnten wir die Sache so auslegen, daß die beiden Anlagen, also einerseits die Ectodermal-, andererseits die Mesodermalanlage, in ihrem Auftreten voneinander unabhängig sind, daß also, auch wenn die eine derselben unterbleibt (hier die Ectodermaleinstülpung), die andere nichtsdestoweniger doch zustande kommt, ohne jedoch vielleicht ein komplettes Organ hervorbringen zu können. Eine Schwierigkeit bietet sich jedoch bei dieser Betrachtungsweise. Wir haben angeführt, daß auch in solchen blinden Atrien, ohne daß sie mit Ectoderm zusammenhängen, dennoch ein deutliches mit einem Epithel ausgekleidetes Lumen sich nachweisen ließ. Es müßte also hier die innere epitheliale Auskleidung des Atriums mesodermalen Ursprungs sein! So ganz absurd würde ja aber diese Auffassung nicht sein, sehe ich doch, daß auch VEJDOVSKÝ (1895, p. 82) sich in dieser Hinsicht sehr reserviert ausspricht („Inwiefern sich die hintere Abteilung durch die Einstülpung

des Hautmuskelschlauchs beweisen läßt, kann ich aus meinen spärlichen Erfahrungen in dieser Hinsicht nicht beurteilen“). Einige ergänzende Aufklärungen hierzu könnten vielleicht die an Spermatheken gemachten Erfahrungen bringen.

Die Spermatheken waren gewöhnlich schon vollkommen ausgebildet und mit Sperma gefüllt, vereinzelt kamen auch noch leere Spermatheken vor oder solche, die noch klein waren, aber sonst schon den Bau fertiger Spermatheken aufwiesen. Hier und da fand sich aber auch eine ganz rudimentär gebliebene Anlage, und solche waren auch bei einigen wenigen Exemplaren erst ausschließlich vorhanden. Auch hier schien es wieder, daß zwei gesonderte Anlagen, eine mesodermale und eine ectodermale, zu unterscheiden sind. Eine solche Anlage einer Spermatheke stellt eine kleine solide Kugel dar, die dicht der Längsmuskelschicht der Körperwand anliegt oder in dieselbe eingebettet ist und einerseits von einer Anhäufung offenbar mesodermaler Zellen bedeckt ist, andererseits durch einen kurzen Stiel mit der Hypodermis zusammenhängt. Sicher aber entsteht die Spermathek nicht durch eine einfache Einstülpung, als ein hohles Säckchen vom Ectoderm aus, sondern nur durch Proliferation, als solides Gebilde. Übrigens sind die Bilder dergestalt, daß man auf Grund derselben mit scheinbar ebenso großem Recht behaupten könnte, entweder daß hier eine Ectodermwucherung vorliegt oder daß eine Mesodermalanlage sekundär in Verbindung mit der Hypodermis tritt. Da noch jüngere Entwicklungsstadien wünschenswert wären, so halte ich die Sache nicht für spruchreif und habe auch auf Beigabe bezüglicher Abbildungen verzichtet. Ich will hier nur einige Beobachtungen anführen, die für die Frage nach der Bildungsweise der einzelnen Teile des Begattungsapparats wohl von gewisser Bedeutung sind.

An erster Stelle sind es blinde Spermatheken, d. h. solche Spermatheken, die ein vollkommen geschlossenes Säckchen ohne jede Kommunikation mit der Körperwand bilden. Eine Anzahl solcher Bildungen konnte ich beobachten. In einzelnen solchen Vorkommnissen waren die blinden Spermatheken noch in der normalen Lage, in den Seitenteilen des Körpers nahe unter der Körperwand (z. B. Fig. Q 1), und in solchen Fällen ist ja ein gewisser Zweifel nicht so leicht zu entkräften. Die Spermatheken sind, wie gesagt, oft verzweigt, und es könnte die „blinde“ Spermathek eine solche Nebenspermathek darstellen, bei der nur der Zusammenhang mit der Körperwand oder mit dem Ausführungsgang einer andern Spermathek

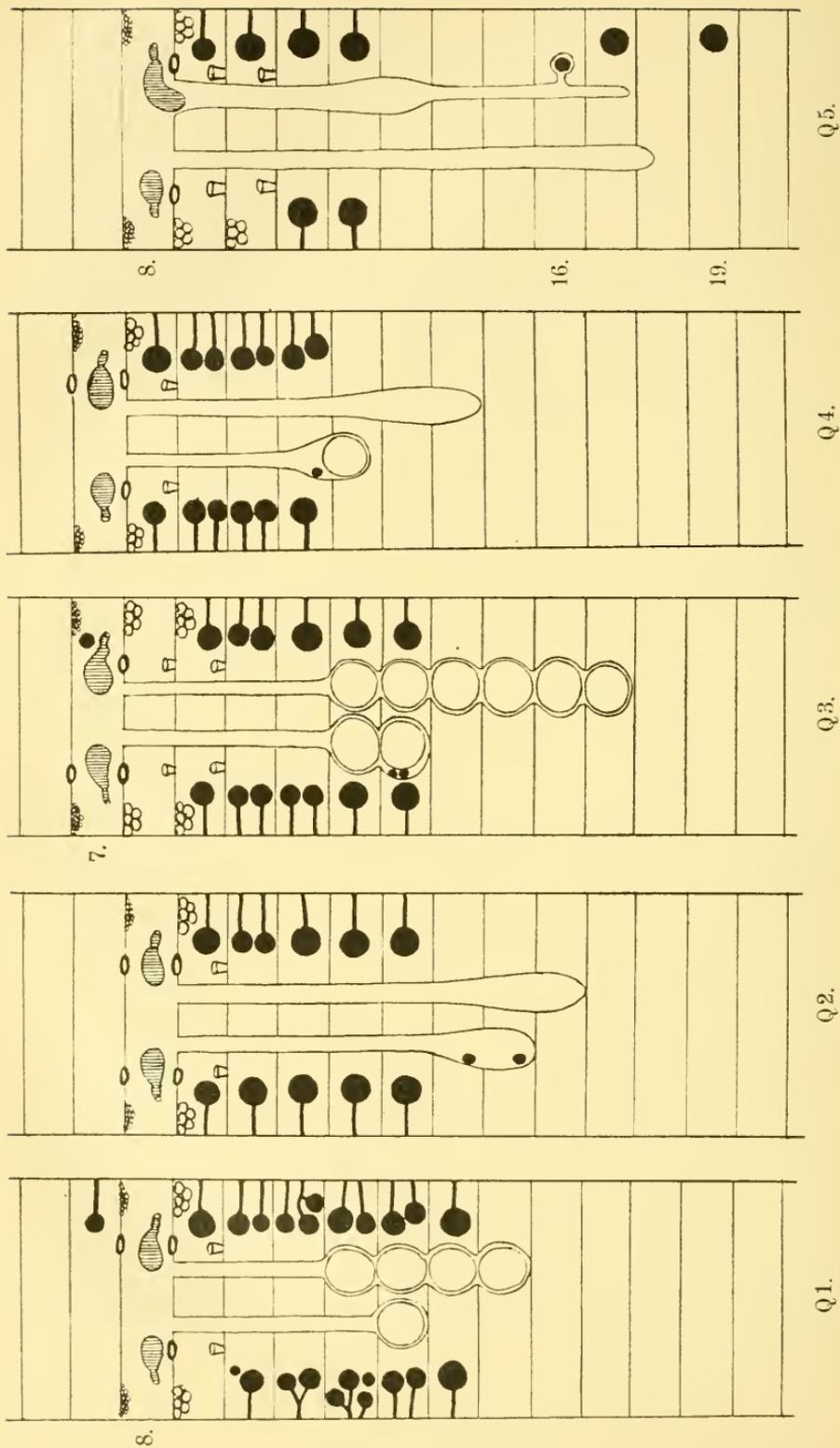


Fig. Q1—Q5.

Schemata des Geschlechtsapparats mit blinden, größtenteils in Samensäcken und Eisäcken befindlichen Spermatheken.

übersehen wurde. Trotzdem kann auf Grund sorgfältiger Untersuchung behauptet werden, daß hier wirklich blinde Spermatheken vorliegen, und jeder Zweifel muß verstummen bei andern Befunden. Es kamen nämlich die Spermatheken auch an andern Stellen vor:

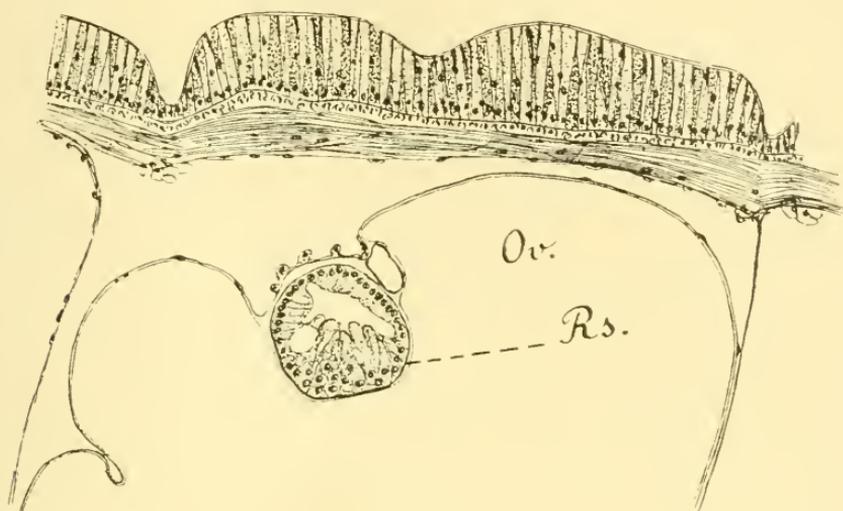


Fig. R.

Eine blinde Spermatheke (Rs) im Eisack (Ov Ei).

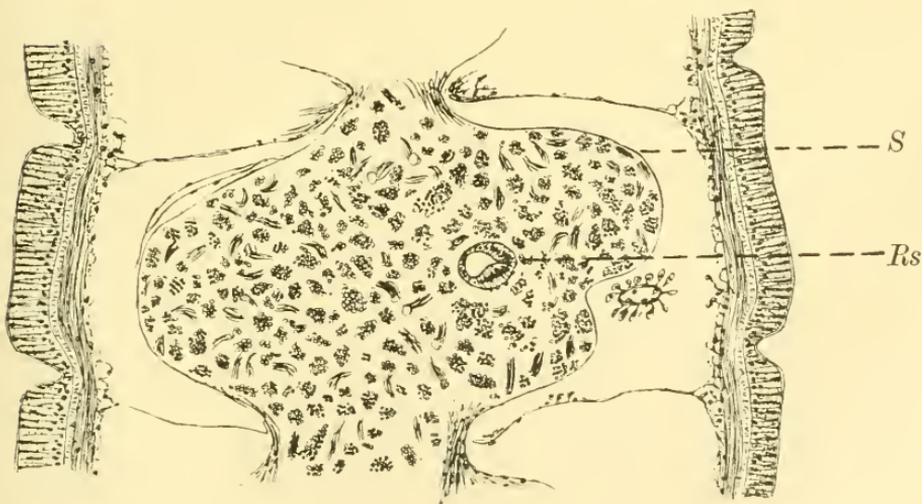


Fig. S.

Kleine blinde Spermatheke in der Mitte eines Samensacks (S).

in den Samensäcken und Eiersäcken! Einige Beispiele eines solchen Vorkommens finden sich schon auf den vorhergehenden Abbildungen (B 51, 52, E 15, 16), doch habe ich einige weitere in der vorstehenden Bilderreihe Q zusammengestellt. Es sind dies meist ganz kleine Bildungen, die nur auf einigen wenigen Schnitten auftreten, so daß man sich sehr leicht davon überzeugen kann, daß sie vollständig geschlossen und ohne Zusammenhang mit der Körperwand sind. Sie kommen ebenso in den Eisäcken (Fig. R) wie auch in Samensäcken vor; und besonders die Fig. S, welche eine solche Spermathek mitten zwischen den Spermatogonien und Spermatoocyten zeigt, ist instruktiv. Die Ei- und Samensäcke erstrecken sich bei verschiedenen Exemplaren verschieden weit nach hinten, und solche blinde Spermatheken finden sich in diesen Bildungen in verschiedenen Höhen, zuweilen vorn, sehr oft jedoch in der distalen Partie, und erscheinen dann in ziemlich entlegenen Körpersegmenten (17. Segment in Fig. B 52). Am weitesten nach hinten verlagert fand ich solche blinde Spermatheken in 1 Exemplar, dessen Verhältnisse das Schema Q 5 wiedergibt, wo dieselben im 16., 17., ja auch im 19. Körpersegment vorhanden waren. Das Receptaculum des 16. Segments war noch sicher vom Samensack umschlossen, die übrigen 2 Receptacula schienen ganz frei im Cöloin zu liegen. Da jedoch die Samensäcke in der betreffenden hintern Körperstrecke ganz leer waren und sich nur schwer verfolgen ließen, so läßt sich ein sicheres Urteil darüber nicht aussprechen. Auch das blinde Receptaculum im Atrialesegment der Fig. Q 3 war von einem kleinen Peritonealsack umgeben.

Es muß bemerkt werden, daß solche blinde Spermatheken bei Individuen vorkamen, die sonst ganz normal und oft in reichlicher Weise, resp. Zahl entwickelte Spermatheken besaßen (vgl. die Abbildungen). Wie ist nun das Vorkommen solcher Gebilde zu erklären? Man kann zunächst annehmen, daß früher eine Verbindung mit der Körperwand, resp. mit dem Ectoderm bestand, die jedoch später infolge mechanischer Insulte zerstört wurde. Die jetzt frei in der Leibeshöhle flottierende Endblase geriet dann ähnlich wie die Spermatogonien und Ovogonien in die Disseimentalaussackungen. Äußerlich sichtbare Verletzungen konnten jedoch an solchen Exemplaren nicht wahrgenommen werden, und bei der großen Biegsamkeit aller innern Teile, die doch fortwährend beim Kriechen hin und her geschoben werden, ist es nicht so leicht anzunehmen, daß eine solche innere Verletzung stattfinden kann.

Würden wir jedoch annehmen, daß ebenso wie die Atrien auch die Spermatheken zweifachen Ursprungs sind, so daß nur der Ausführungsweg ectodermaler Natur ist, so hätten wir eine ganz einfache Erklärung der soeben beschriebenen Erscheinung. Wir könnten annehmen, daß in diesen Fällen die ectodermale Anlage weggeblieben ist und daß der mesodermale Teil sich trotzdem zu einem Endabschnitt entwickelt hat.

Aber ebenso könnte umgekehrt in andern Fällen zwar die Ectodermaleinstülpung oder Proliferation stattfinden, ohne daß es zu einer parallelen Bildung seitens des Mesoderms käme. Und ähnlich lassen sich tatsächlich einige Abnormitäten deuten, die mir aufgestoßen sind. Bei einem Exemplar fand ich im 8. Körpersegment rechts ein normales Atrium, links aber eine Hypodermaleinstülpung, die mit einem schlauchartigen Körper in Zusammenhang stand, welcher ganz das Aussehen des nur wenig modifizierten distalen Abschnitts (der Halspartie) eines männlichen Atriums hatte, aber statt in die Atrialblase in eine ganz normale Spermathek überging (Fig. T). Zwei andere Fälle traten im postatrialen Segment auf.

Ein enger Kanal, der als der Ausführungsgang einer Spermathek anzusehen war, war mit dem vorhergehenden Dissepiment da, wo der Samentrichter sich befand, verwachsen. Es könnte die Sache so aufgefaßt werden, daß da, wo aus irgend welchen Ursachen die eine Anlage des Organteils unterbleibt, die andere vorhandene Anlage ein Bestreben zeigt, mit irgend einer entsprechenden (z. B. mesodermalen) Bildung in Kontakt zu treten. Und auf diese Weise entstehen dann solche abnormen Verwachsungen. Auf dieselbe Weise ließen sich auch solche Fälle erklären, die ich einigemal beobachtet hatte, wo die Samentaschen mit dem Darmtractus in Verbindung standen. Die Spermatheken waren dabei zum Teil abnormal entwickelt und modifiziert und entweder

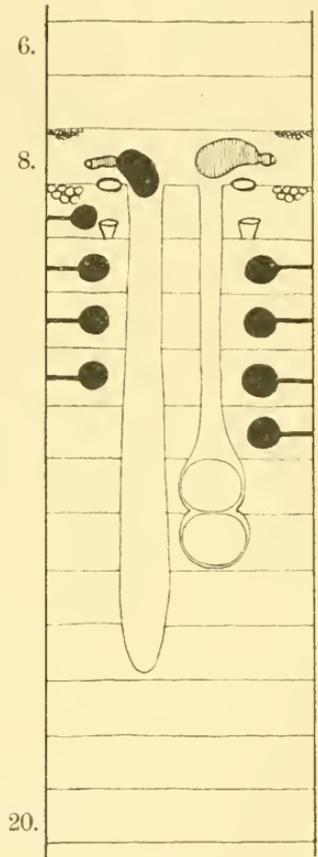


Fig. T.

bloß mit dem Darm oder außerdem noch mit der Körperwand verwachsen. Da aber gerade dasjenige Exemplar, welches solche Erscheinungen in größter Ausdehnung zeigte, nicht besonders gut fixiert war, so kann ich keine ausführlicheren Angaben darüber machen, doch es schien mir, daß wenigstens bei einzelnen Spermatheken eine wirkliche Verlötung mit dem Darmepithel vorkommt. Es waren dies ungefähr dieselben Bilder wie meine fig. 2 in bezug auf *Rhynchelmis* in der zitierten Notiz (MRÁZEK, 1901).

Wie gesagt, erlaube ich mir keine bestimmte Aussage in den schwebenden Fragen, doch sind vielleicht die angeführten Tatsachen und anormalen Bildungen danach angetan, einen Wunsch nach einer sorgfältigen und womöglich auf verschiedene Oligochäten-Gruppen ausgedehnten Untersuchungen über die Anlage der Leitungswege des Geschlechtsapparats der Oligochäten zu erwecken.

### Allgemeiner Teil und Schlußfolgerungen.

Meine Untersuchungen haben also dargetan, daß sich in dem Bau der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus* eine große Variabilität zeigt. Zwar sind ja auch die andern Oligochäten nicht vollkommen stabil, unveränderlich, fand ich ja bei meinen Untersuchungen, bei denen ich große Mengen von *Tubifex* untersuchte, daß einzelne Exemplare nur 1 Samenleiter und Samentrichter besaßen, oder bei *Pheretima* aus unserm Botanischen Garten [nach MICHAELSEN (1904) *Ph. rodericensis*] recht verschiedene Verhältnisse (Verdopplung etc.) der Spermatheken, aber gewiß wird nicht so leicht eine zweite Form zu finden sein, welche in einem solchen Umfang variabel wäre wie *Lumbriculus*. Eben diese Variabilität läßt es notwendig erscheinen, möglichst großes Material zu untersuchen, und es wäre erwünscht, wenn auf eine ähnliche Weise, wie ich es hier getan habe, bei passender Gelegenheit *Lumbriculus* auch von andern Lokalitäten bearbeitet würden. Wahrscheinlich würde eine solche massenhafte Untersuchung überall eine ähnliche großartige Variabilität zutage fördern, wie es meine Arbeit getan hat, aber es könnten vielleicht doch lokale Unterschiede vorkommen. Insbesondere wäre dies am Platze bei den Befunden WENIG'S, welcher bei allen seinen Exemplaren nur 1 Atrium fand. WENIG hatte nur eine kleine Anzahl von Exemplaren gesammelt, soviel ich weiß, aber da ein nur einseitiges Atrium in meinem Material nur in einem kleinen Bruchteil der Fälle

(in ca. 18,5%) vorkam, so ist es merkwürdig, daß er keine paarigen Atrien gefunden hat. Es neigte wahrscheinlich der *Lumbriculus* der betreffenden Lokalität weit mehr zu einer Reduktion des Atrialapparats als an der von mir benutzten Lokalität. Ich wollte mir hierüber auch ein eignes Urteil verschaffen, aber die Originallokalität WENIG's war ausgetrocknet, und so mußte ich meine Absicht aufgeben. Hätte WENIG seinerzeit ein viel reicheres Material gesammelt, so hätte er gewiß auch andere Variationen des Geschlechtsapparats, wenn auch vielleicht in etwas anderm Prozentsatz, gefunden. Es ist hier einfach die Methode der Massenfänge und einer möglichst ausgedehnten Untersuchung absolut allein am Platze. Ohne eine solche können die seltnern Varianten vollkommen den Beobachtungen entgehen oder umgekehrt wieder zufälligerweise beobachtete Ausnahmefälle für die Norm gehalten werden. Als ein Beispiel dafür mag erwähnt werden, daß WENIG auch in seiner fig. 3 ein *Receptaculum seminis* zeichnet, welches in 2 Segmenten liegt. Unter den vielen Hunderten von Spermatheken, die sich in meinem reichlichen Material fanden, erstreckten sich aber im ganzen nur 2 Stück davon durch 2 aufeinanderfolgende Körpersegmente. Da bei der großen Mehrzahl der Exemplare, wie meine statistischen Zählungen ergaben, doch nur einfach paarige Atrien vorkommen, so ist es ganz erklärlich, daß den ersten Beobachtern VEJDOVSKÝ und HESSE nur solche Individuen vorgekommen sind. Fälle, wo eine Hyperplasie der Atrien vorkommt, habe ich im ganzen nur 8 beobachtet, also nicht einmal volle 4%. Es ist also keineswegs befremdend, daß das Auffinden solcher Individuen erst meinen Nachforschungen vorbehalten geblieben ist. Aber ich habe einen Grund zu der Vermutung, daß einen ähnlichen Fall schon seinerzeit VEJDOVSKÝ gefunden hat, ohne ihn jedoch richtig beurteilt zu haben. VEJDOVSKÝ zeichnet nämlich auf tab. 12, fig. 16 seiner Monographie im 9. Körpersegment ein „unpaariges“ Gebilde, welches er als „Eiweißdrüse“ bezeichnet. Weder HESSE noch WENIG und ich selbst konnten etwas ähnliches an der entsprechenden Stelle finden. MICHAELSEN (1903, p. 60) hat die Vermutung ausgesprochen, daß es sich hier um ein anderes rudimentäres Organ handeln könnte, und diese Vermutung gewinnt sehr viel an Wahrscheinlichkeit durch meine Befunde überzähliger Atrien: wahrscheinlich wurde hier ein solches Atrium für die Eiweißdrüse gehalten. Ein solcher Irrtum ist um so mehr möglich, als ja VEJDOVSKÝ ursprünglich selbst die wirklichen Atrien nicht als solche erkannt, sondern als Spermatheken gedeutet hatte. Nur

mag bemerkt werden, daß in dem von VEJDOVSKÝ beobachteten Fall es sich keineswegs um Rudimente eines vordern Ausführungsapparats handelte (im Sinn der theoretischen Erwägungen MICHAELSEN'S).

Die festgestellte, überaus große Variabilität im Bau des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* gibt auch Anregung zu einigen allgemeinen Betrachtungen. Die Verhältnisse des Geschlechtsapparats pflegen sonst bei den Oligochäten sehr stabil, an ganz bestimmte Körpersegmente etc. gebunden zu sein, aber damit stimmen unsere Befunde an *Lumbriculus* keineswegs. Zwar finden wir auch hier, daß, wie eine statistische Untersuchung ergab, einzelne Körpersegmente bevorzugt werden, aber sonst können wir sagen, daß bei *Lumbriculus* die Geschlechtsorgane auf eine Strecke des Vorderkörpers, die Genitalgegend, zwar beschränkt sind, daß aber diese Strecke nicht scharf abgegrenzt ist, sondern bald mehr nach vorn oder umgekehrt nach hinten verschoben sein kann und daß innerhalb dieser Strecke ein jedes Körpersegment befähigt ist, sehr verschiedene Teile des Geschlechtsapparats zu produzieren. Einen großen Teil der Genitalgegend können wir mit vollem Recht für omnipotent erklären.

Es ist aber vom allgemeinen Standpunkt sehr lehrreich, sich noch einmal zu vergegenwärtigen, welche Bildungen durch dieses Vermögen zustande kommen. Einige Modifikationen des Geschlechtsapparats (das Auftreten von reinen Weibchen) scheinen auf den ersten Blick auf eine bestimmt gerichtete Entwicklungsreihe hinzuweisen, aber tatsächlich handelt es sich hier um nichts anderes als um ganz unregelmäßige Variabilität, durch welche die verschiedensten Kombinationen zustande kommen. Einzelne dieser Kombinationen widersprechen sogar den korrelativen Beziehungen, die wir zwischen den einzelnen Teilen des Geschlechtsapparats sonst gewohnt sind anzunehmen. (An Stelle eines Samentrichters hinter einem Atrium kommt z. B. 1 Eileiter vor etc.) Das Vorhandensein eines bestimmten Organs in einem Glied scheint also oft keinen formativen Reiz für das Auftreten einer korrelativen Bildung abzugeben. In einzelnen Fällen kann man jedoch Spuren einer solchen formativen Abhängigkeit oder Korrelation vermuten, da z. B., wo ein überzähliges Organ im sonst normalen Ganzen auftritt und wo dann trotz dem Festhalten an althergebrachter Anordnung doch auch die korrelativen Teile sich entwickeln (z. B. wenn bei dem überzähligen Atrium der Fig. E2 neben dem Eileiter ein Spermatrichter vorkam).

Viele der vorkommenden Modifikationen sind vom allgemeineren Standpunkt vollkommen belanglos, weil sie auf die normale Funktionsweise des gesamten Geschlechtsapparats keinen Einfluß haben können. Prinzipiell ist es doch einerlei, ob 1, 2 oder 3 Paar Oviducte vorhanden oder ob die Spermatheken vermehrt oder reduziert sind. Aber es muß stark betont werden, daß andere Modifikationen einen ganz abweichenden Charakter zeigen. Wir sind gewöhnt, zwischen den einzelnen Teilen oder Organen eines Organismus ein vollkommenes harmonisches Zusammenwirken zu sehen, einer zweckmäßigen Organisation zu begegnen. Und doch finden wir bei *Lumbriculus* nach dem geschilderten, wie sich ein jeder durch Studium der zahlreichen beigegebenen Schemata überzeugen kann, viele Beispiele, wo sich die Organisationsverhältnisse keineswegs als zweckmäßig präsentieren, wo keine zweckmäßige Korrelation sich zeigt, ja wo sogar im Gegenteil direkt widersinnige, unzweckmäßige Kombinationen vorkommen. Was beweist dies? Ich sehe hier zwei Möglichkeiten, diese Frage zu beantworten.

Die Harmonie eines Organismus ist kein prästablierter Zustand, vielmehr eine Erscheinung, die sich erst im Lauf der Entwicklung nach und nach herausgebildet hat. Er ist auch keineswegs stabil, sondern bedarf noch immer ganz bestimmter Bedingungen, unter denen er erst zutage tritt. Werden diese Bedingungen nicht gegeben, so verändert sich auch das harmonische Bild des Organismus oft bis zum Unkenntlichen. Bei der sexuellen Fortpflanzung entwickelt sich diese Harmonie, die ganz spezifisch ist, immer von neuem in der nächsten Generation, sie vererbt sich. Aber *Lumbriculus* ist eine Form, welche sich regelmäßig und in ausgiebiger Weise ungeschlechtlich fortpflanzt. Es wurde schon von verschiedenen Seiten her (so z. B. von DÖDERLEIN) hervorgehoben, daß ungeschlechtliche Fortpflanzung zu einer gewissen Labilität im Bau der betreffenden Organismen führt, die mitunter die spezifischen Unterschiede ganz verwischen kann, und etwas ähnliches hätten wir auch in unserm Fall. Ja wir können noch weiter gehen und sagen, daß auch die sexuelle Fortpflanzung, wenn dieselbe nicht ganz regelmäßig geschieht, diesen Einfluß nicht paralysieren kann. Auch der komplizierte Mechanismus, mittels dessen die Individualentwicklung geschieht, ist keineswegs vollkommen befestigt, sondern muß fortwährend „geübt“ werden. *Lumbriculus* könnten wir für eine Form erklären, die gewissermaßen „verlernt“ hat sich geschlechtlich fortpflanzen und bei welcher aus diesem Grund infolge des „Nicht-

gebrauchs“ der ganze darauf bezügliche Mechanismus in seinem innern Zusammenhang gelockert worden ist.

Doch es könnte vielleicht die große Variabilität der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus* noch auf eine andere Weise ihre Erklärung finden. Möglich wäre es, daß wir es hier mit Regenerationserscheinungen zu tun hätten. Es handelte sich bei den Individuen auch um hintere Teilstücke der ungeschlechtlichen Generationen, die erst die vordere Körperpartie mit den Geschlechtsorganen regenerieren mußten. Über die Regeneration der Geschlechtsorgane wissen wir überhaupt gar nichts, da es wohl in den meisten Fällen schwierig sein dürfte, die regenerierten Versuchsobjekte in der Gefangenschaft wieder bis zur Geschlechtsreife durchzubringen. Sicher ist, daß bei Oligochäten bestimmte Segmente des Vorderkörpers Geschlechtssegmente sind und daß eine Regenerierung des Vorderendes auch nach Abtragung der Geschlechtssegmente eintritt. Es ist nun die Frage, unter welchen Bedingungen auch die Regeneration des Geschlechtsapparats möglich ist oder ob dieselbe überhaupt möglich ist. Die vielen angeführten „abnormen“ Ausbildungen des Geschlechtsapparats könnten wir ansehen als Fälle, bei denen es sich um Regeneration handelt. Es ist eben nichts Ungewöhnliches, daß wir bei Regeneration Abnormitäten, sei es Hypo-, sei es Hyperplasien, begegnen. Und nach beiden Richtungen hin finden wir bei unserm Objekt eine reiche Auswahl. Aber auch bei dieser rein physiologischen Betrachtungsweise bleibt die Unzweckmäßigkeit vieler Bildungen bestehen. Die Regeneration der Organismen wird fast allgemein als eine zweckmäßige Reaktion angesehen. Und doch sind die vielen einzelnen Modifikationen des Geschlechtsapparats nichts weniger als zweckmäßig. Darüber läßt sich nicht streiten. Ich gebe vollständig zu, daß wir hier nicht hyperkritisch zu sein brauchen, daß wir auch im offenen Fall einer Heteromorphose die Zweckmäßigkeit der Bildung nicht kurzweg überhaupt abzuleugnen berechtigt sind. Eine regenerierte Antenne an Stelle des Stielauges ist immerhin besser als nichts. Aber in unserm Fall, wo es sich um die Bildung innerer Organe handelt und zwar solcher, die nur in ganz bestimmter Anordnung überhaupt einen Sinn haben, ist es etwas ganz anderes. Hier kann man ganz gut die Aussage von DRIESCH umkehren und behaupten: Wirklich lieber nichts als solche Bildungen (Begattungsapparat ohne Gonaden und Samentrichter, Hyperplasie der Spermatheken bei sonst reinen Männchen usw.).

Mag man sich aber schon für die erstere oder für die letztere Eventualität bei der Erklärung der Variabilität der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus* entscheiden; die Tatsache der oft ganz unzweckmäßigen Organisationsverhältnisse bleibt in beiden Fällen bestehen, und diese warnt uns davor, in einseitiger Weise unter Nichtbeachtung der zahlreichen indifferenten oder entschieden unzweckmäßigen Einrichtungen im Tierreich die vorhandene „Zweckmäßigkeit“ zu metaphysischen Spekulationen zu verwerten.

Aber es könnte vielleicht noch ein Weg eingeschlagen werden, um die variierenden Verhältnisse des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* einem Verständnis näher zu bringen: phylogenetisch systematische Erwägungen. Es wurde bereits oben erwähnt, daß das Vorkommen von paarigen Samentrichtern sich als eine Reminiszenz an das „ursprüngliche“ Verhalten der Gattungen *Stylo-drilus*, *Trichodrilus* auffassen ließe. Insbesondere die jüngst von MICHAELSEN beschriebene Gattung *Lamprodrilus*, die eine vermehrte Hoden- und Samenleiterzahl aufweist, würde für eine solche Auffassung viele Anhaltspunkte bieten. Tatsächlich hat auch MICHAELSEN (1903) die Mehrzahl der Lumbriculiden für Reduktionsformen, die aus *Lamprodrilus* entstanden seien, erklärt, und die von uns bei *Lumbriculus* festgestellten Tatsachen könnten als eine ganz intime Annäherung an die Verhältnisse des *Lamprodrilus*, als Rückschlagserscheinungen, gedeutet werden. Es scheinen ja die Lumbriculiden überhaupt sehr variabel zu sein, so z. B. auch die nordamerikanische Form *Lumbriculus inconstans* (SMITH), und diese Variabilität könnte überall als Reminiszenz an frühere Zustände angesehen werden. Doch ich will im Folgenden auf einige Schwierigkeiten, die sich einer solchen Lösung des Problems darbieten, hinweisen.

Wie MICHAELSEN selbst bemerkt, ist die Vermehrung der Gonaden- und Samenleiterzahl kein ursprünglicher Charakter, sondern erst innerhalb der Familie *Lumbriculidae* entstanden, und es kommen Formen mit ganz einfachem Apparat (*Teletoscolex*) vor. Und es zeigt sich hier dieselbe Erscheinung wie überall, wo man bei Konstruierung von Stammbäumen lediglich auf anatomische Vergleichung rezenter Tierformen angewiesen ist: man sieht eine Entwicklungsreihe, aber weiß nicht, welches Ende das vordere, ältere und welches das hintere ist. Es ist fraglich, „ob auch *Teletoscolex* aus *Lamprodrilus* oder ob umgekehrt *Lamprodrilus* durch Verdopplung oder Vermehrung der Hoden- und Samenleiterpaare entsprossen ist. Jedenfalls repräsentiert eine dieser beiden Gattungen die ursprünglichste

Form des Lumbriculiden-Stamms, aus der die andern Gattungen sich entwickelt haben.“ Viele Lumbriculiden-Formen sind aber nach MICHAELSEN sicher nur Reduktionsformen. Als wirkliche Reduktionsformen können wir unbedingt nur diejenigen Fälle betrachten, wo die Atrien nur einseitig entwickelt sind, wo das eine Atrium mit dem entsprechenden Samenleiter wirklich reduziert ist, eventuell können wir sogar noch *Lumbriculus* dem *Trichodrilus* gegenüber als eine reduzierte Form ansehen.

Aber es geht absolut nicht, aus einzelnen abnormen Bildungen, wie wir dieselben in Fülle bei *Lumbriculus* beobachten konnten, schließen zu wollen, daß es lauter Atavismen seien. Es ist dieselbe Sache wie z. B. mit der Hyperdactylie bei den Wirbeltieren. Auf Grund unseres Materials könnten wir, wenn wir die letzten Konsequenzen ziehen wollten, sagen, daß es heutzutage überhaupt nur reduzierte Lumbriculiden-Formen gibt. Auch *Lamprodrilus* könnte man als eine solche reduzierte Form betrachten, denn auf vergleichendem Wege könnten wir für *Lumbriculus* eine Stammform mit 6 Paar Gonaden, 6 Paar Eileitern und ebensoviel Samen-trichtern und Atrien und 11 Paar Samentaschen konstruieren, die also *Lamprodrilus* noch überbieten würde. Wir müßten dann konsequent sogar die Vermehrung der Spermatheken als einen „Rückschlag“ betrachten und 3 Paar Spermatheken für 1 Körpersegment als das ursprünglichste Verhalten ansehen. Daß dies alles nicht angängig ist, lehrt uns hinlänglich eine eingehendere Durchmusterung der angeführten Modifikationen des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus*.

Wir haben ja gesehen, daß der Reduktionsvorgang nicht stehen bleibt bei der „normalen Bildung“, sondern daß oft auch einzelne Teile des Geschlechtsapparats vollkommen verschwinden, wodurch eingeschlechtliche Individuen oder Individuen ohne Gonaden entstehen. Aber solche Fälle sind doch offenbar keine Etappen eines fortschreitenden Reduktionsvorgangs, sondern, wie wohl ohne weiteres ersichtlich ist, bloße Abnormitäten.

Wir können daher sagen, daß der Bildungsgang der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus* zur Bildung vieler Abnormitäten (teils Hypo-, teils Hyperplasien) neigt. Auf mögliche Erklärungsweisen derselben wurde bereits im Obigen hingewiesen, und hier mag nur betont werden, daß es überflüssig erscheint, denselben eine größere phylogenetische Bedeutung beizulegen.

Es wäre aber wünschenswert, daß auch die Organisations-

verhältnisse des Geschlechtsapparats sämtlicher übrigen Lumbriculiden in ähnlicher Weise, wie ich es bei *Lumbr. variegatus* getan habe, auf möglichst breiter Basis untersucht würden, denn dies könnte zur Aufklärung der zuletzt aufgeworfenen Fragen gewiß einiges beitragen.

Prag. Ende Januar 1906.

---

### Nachtrag.

---

Auch in diesem Jahr, während des Drucks der vorliegenden Arbeit, habe ich unser Thema weiter verfolgt. An derselben Lokalität, von welcher ich im Vorjahr mein Material bezog, fand ich die ersten Spuren einer beginnenden Geschlechtsperiode schon in der 2. Hälfte des Mai, vollkommen geschlechtsreife Exemplare dann Anfang Juni. Diesmal habe ich jedoch meine Nachforschungen auch auf andere Lokalitäten und zwar in verschiedenen Gegenden (in der Elbeniederung bei Čelakovice und Umgebung von Příbram) ausgedehnt, mit dem Resultat, daß überall im Juni Geschlechtstiere von *Lumbriculus* gefunden wurden. Der von uns gezogene Schluß, daß die Geschlechtsperiode von *Lumbriculus* wirklich ganz regelmäßig in die Sommermonate fällt, kann demnach als vollkommen gesichert gelten.

Mein diesjähriges Material ist nicht besonders groß<sup>1)</sup>, nichtsdestoweniger in mehrfacher Hinsicht interessant.

Die geschlechtsreifen Exemplare bildeten wieder nur einen kleinen Bruchteil der gesamten Individuenzahl. Dieselben wurden teilweise 2—3 Wochen lang in der Gefangenschaft lebend beobachtet, ohne daß die Geschlechtsorgane degenerierten. Da die Tiere schon beim Einsammeln vollkommen geschlechtsreif waren, z. B. ein schon ganz deutliches Clitellum aufwiesen, so kann die Dauer der Geschlechtsperiode eines Individuums sicher auf mehrere Wochen ge-

---

1) Da ich durch inzwischen in Angriff genommene neue andere Untersuchungen an einer intensiveren Sammeltätigkeit verhindert war, begnügte ich mich hauptsächlich mit dem Nachweis des Vorkommens geschlechtsreifer Individuen.

schätzt werden, und dieser Umstand ist von großer Wichtigkeit für unsere Erörterung auf S. 393.

Das neue Material bringt auch 2 weitere neue Varianten zu unserer Bilderreihe A. Daß sich so etwas schon a priori erwarten ließ, habe ich oben (S. 398) ausgesprochen. Beide Varianten sind sehr bemerkenswert, die eine (Fig. U1) dadurch, daß hier das männliche Atrium schon am 6. Körpersegment vorkommt, die andere durch die Kombination der Hyperplasie (Atrien in 2 Segmenten) mit einer Reduktion (Atrien nur einseitig entwickelt).

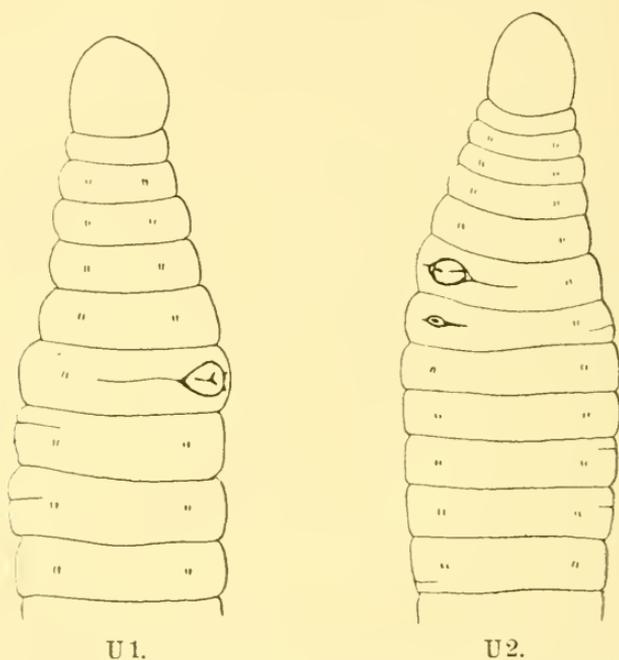


Fig. U1 u. U2. Ergänzung zu der Reihe A1—A20.

An der Lokalität bei Přeboram habe ich im ganzen 12 geschlechtsreife Individuen gefunden. Von diesen besaßen

6 Expl. 2 Atrien am 8. Körpersegment

1 " 2 " " 9. "

3 " 2 " " 11. "

1 " 1 Atrium " 6. "

1 " 1 " " 8. "

In diesem kleinen Material war also nicht nur eine überhaupt neue Variante vertreten, sondern es kamen in demselben

auch 2 andere Varianten vor (Atrien am 9. oder 11. Segment), die in dem großen Material des Vorjahrs äußerst selten waren (vgl. die Statistik S. 419), und zwar die eine Variante jetzt sogar 3 mal!

Noch auffallender ist jedoch der 2. Fall. Bei Čelakovice fand ich auf der einzigen Exkursion, die gemacht wurde, zwischen etwa 100 gesammelten Exemplaren überhaupt nur 1 einziges geschlechtsreifes: die neue Variante der Fig. U2. Man sieht daraus, wie notwendig es ist, da, wo die Variabilität mit im Spiel ist, auf möglichst breites Material sich zu stützen, und wie in solchen Fällen ein ungenügendes Material leicht zu ganz irrtümlichen Schlüssen führen könnte. Andererseits scheinen diese Funde dafür zu sprechen, daß die Variabilitätskurve an verschiedenen Lokalitäten wahrscheinlich doch einen verschiedenen Gang aufweist, und der Fall WENIG'S, welcher an seiner Lokalität nur Individuen mit einem (einseitig entwickelten) Atrium fand, ist jetzt einem Verständnis näher gebracht. Es wurde oben betont, daß die Ansicht MICHAELSEN'S, wonach *Lumbriculus* eine Reduktionsform sei, die sich von *Lamprodrilus* ableiten läßt, sehr fraglich ist. Wie in allen deszendenztheoretischen Spekulationen könnte man auch hier die Reihe umkehren und behaupten, daß die Organisationsverhältnisse von *Lumbriculus* vielmehr den Anfang zu der *Lamprodrilus*-Reihe bedeuten. Eine größere Wahrscheinlichkeit würde jedoch einer dritten Denkmöglichkeit zukommen, daß nämlich bei *Lumbriculus* sich ganz unabhängig soeben derselbe Prozeß wiederholt, welcher einst zur Ausbildung der Gattung *Lamprodrilus* führte und welcher vielleicht bei *Lampr. satyriscus* bei der Bildung der „Lokalformen“ noch fortbesteht. Bei *Lumbriculus* wäre also die Bildung der Lokalrassen erst in ihrem allerersten Anfang begriffen.

Zu dem merkwürdigen Funde frei in den Samensäcken, resp. in der Leibeshöhle „flottierender“ Spermatheken kann ich jetzt eine vollkommene Parallele anführen, bei welcher es sich um ein Atrium handelte. In 1 Exemplar war das eine männliche Atrium ganz normal, die Endblase desselben mit reichlichen Sperma-massen angefüllt, das andere dagegen nur rudimentär, aber am innern Ende ganz intakt, in eine kleine Blase übergehend. Solche Atrien fanden sich zuweilen auch an andern Exemplaren des vorjährigen Materials, und ganz genau so war auch das kleine Atrium des 7. Körpersegments der Fig. U2 gebaut. Wenn wir ein solches Atrium betrachten, so müssen wir geneigt sein, anzunehmen, daß

sich hier die Atrialbildung entweder verspätet hat oder auf einer Entwicklungsstufe stehen geblieben ist, ohne sich weiter zu entwickeln. (Bei den Spermatheken sind solche Erscheinungen ganz sicher zu beobachten.) Zugleich könnte ein solches „junges“ Atrium scheinbar zum Beweis dienen, daß das ganze Atrium als eine Ectodermaleinstülpung sich entwickelt. In dem betreffenden *Lumbriculus*-Exemplar fand ich jedoch ganz frei in dem Samensack derselben Seite ein Gebilde, welches zwar viel kleiner war als eine normale Endblase des Atriums, sonst aber unverkennbare Charaktere einer solchen trug. Es besaß ungefähr die Form des „rudimentären“ Atriums unserer Fig. P. Ich kann mir diese Erscheinung nicht anders erklären, als wie ich es früher tat. Auch das männliche Atrium entsteht aus 2 verschiedenen Anlagen, die gewöhnlich zeitlich und örtlich zusammentreffen. Ist dies letztere nicht der

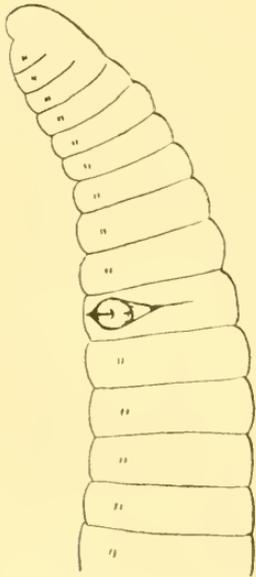


Fig. V.

Männliches Atrium am 11. Körpersegment, die ersten 4 borstentragenden Segmente jedoch offenbar als Regenerat entstanden.

Fall, so entstehen solche abnorme Bildungen, wie ich dieselben zu beachten Gelegenheit hatte. Entweder bildet sich nur die Einstülpung von außen her oder nur die distale muskulöse Blase (Fig. P). In andern Fällen sind zwar beide Anlagen vorhanden, es kommt jedoch nicht zu einer Vereinigung derselben, und dies führte zu dem jetzt beschriebenen Beispiel.

Ein Exemplar der diesjährigen Ausbeute liefert auch den Beweis, daß die so abnorm erscheinenden Verhältnisse des Geschlechtsapparats von *Lumbriculus* sich zum Teil wirklich auf Regenerationserscheinungen und Regenerationsfähigkeit überhaupt zurückführen lassen. In der vorhergehenden Tabelle wurde das Vorkommen paariger Atrien im 11. Körpersegment bei 3 Exemplaren angeführt. Bei dem einen Exemplar war dies jedoch nur dann der Fall, wenn wir die Körpersegmente auf der Bauchseite zählten. Bei der Betrachtung des Tiers in einer Seitenlage verhielt sich die Sache jedoch ganz anders. Die ersten 4 borstentragenden Segmente waren nur unvollkommen abgetrennte Teile der stummelförmigen vordern Partie des Körpers. Schon dies genügte zur Annahme, daß wir es

hier mit einem Regenerat zu tun haben, was dann auch die anatomische Untersuchung an den Schnittpräparaten vollkommen bestätigte, indem sie große histologische Unterschiede zwischen dieser Partie und dem übrigen Körper zeigte. *Lumbriculus* ist dadurch ausgezeichnet, daß bei ihm die sonst konstante Lage der Genitalöffnungen innerhalb weiter Grenzen (3 Poren vom 6.—11. Segment) veränderlich ist. Doch dies braucht keineswegs als „atavistische Reminiszenzen“, sondern zum Teil sicher als bloße Folgen einer hypo- oder hypertypischen Regeneration aufgefaßt zu werden, wie gerade in dem vorliegenden Fall.

Prag, 27. Juli 1906.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BRETSCHER, K. (1901), Beobachtungen über Oligochaeten der Schweiz, in: *Rev. Suisse Zool.*, Vol. 9.
- DITLEVSEN, ASGER (1904), Studien an Oligochaeten, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 77.
- HESSE, RICH. (1894), Die Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus* GRUBE, *ibid.*, Vol. 58.
- (1902), Zur Kenntniss der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 25.
- MICHAELSEN, W. (1900), Oligochaeta, in: *Tierreich*, Lief. 10.
- (1902), Die Oligochaeten-Fauna des Baikal-Sees, in: *Verh. nat. Ver. Hamburg*, Vol. 9.
- (1903), Die geographische Verbreitung der Oligochaeten.
- (1905), Die Oligochaeten des Baikal-Sees, in: *Wiss. Ergebn. zool. Exped. KOROTNEFF*, 1. Lief., Kiew und Berlin.
- MRÁZEK, AL. (1901), Die Samentaschen von *Rhynchelmis*, in: *SB. böhm. Ges. Wiss.*, Jg. 1900, No. 35.
- SMITH, FRANK (1895), Notes on species of North American Oligochaeta, in: *Bull. Illinois St. Labor. nat. Hist.*, Vol. 4.
- (1905), Notes on species of North American Oligochaeta, V. The systematic relationships of *Lumbriculus (Thinodrilus) inconstans* (SMITH), *ibid.*, Vol. 7.
- VEJDOVSKÝ, FR. (1884), System und Morphologie der Oligochaeten.
- (1895), Zur Kenntniss des Geschlechtsapparates von *Lumbriculus variegatus*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 59.
- v. WAGNER, FR. (1900), Beiträge zur Kenntniss der Reparationsprocesse bei *Lumbriculus variegatus* GR., I, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 13, Anat.
- WENIG, JAR. (1902), Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus* GRUBE, in: *SB. böhm. Ges. Wiss.*, Jg. 1902, No. 14.
-

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Die Pterobranchier.

Anatomische und histologische Untersuchungen über  
*Rhabdopleura normanii* ALLMAN und *Cephalodiscus*  
*dodecalophus* M'INT.

1. Teil.

*Rhabdopleura normanii* ALLMAN.

1. Abschnitt.

Die Anatomie von *Rhabdopleura*.

Von

Dr. A. Schepotieff in St. Petersburg.

Mit Tafel 25–33.

### I. Historisches.

Im Jahr 1868 fand NORMAN zusammen mit JEFFREYS bei seinen Dredgungen in der Nähe der Shetlands-Inseln ein bisher unbekanntes Tier, daß ALLMAN im Jahr 1869 genauer beschrieb (1, 3, 4). Er nannte es *Rhabdopleura normanii*, eine besondere Form der Bryozoen.

Unabhängig von genannten Forschern fand G. SARS 1866 in der Nähe der Lofoten dasselbe Tier, das er zuerst als eine Hydroiden-Kolonie betrachtete. Die genauere Untersuchung von M. SARS (2) sowie die spätern Forschungen von G. SARS 1874 (5, 6) erwiesen jedoch die besondere Natur der Tierform, die jetzt *Halilophus mirabilis* genannt und als eine ganz besondere Form, die vielleicht nur mit den Bryozoen gewisse Beziehungen habe, betrachtet wurde.

Nach ALLMAN'S Veröffentlichung über *Rhabdopleura* änderte M. SARS den obigen Namen in *Rhabdopleura mirabilis*, da die Beschreibungen beider Forscher sich sicher auf dasselbe Tier bezogen. Diese ersten sowie die spätern Untersuchungen von G. O. SARS (5, 6)

waren sehr unvollkommen und behandelten nur den allgemeinen Bau der Kolonien und die äußere Körperform der Tiere, welche ALLMAN nur an Spiritusexemplaren studiert hatte.

Aber schon diese Forscher haben die eigentümliche Organisation von *Rhabdopleura* wohl bemerkt. Nach ALLMAN bildete *Rhabdopleura* eine ganz besondere Unterklasse der Bryozoen (8); G. O. SARS (5, 6) hielt sie für ein Übergangsstadium von Hydrozoen zu Bryozoen, entsprechend einem Überbleibsel früherer Typen, die jetzt fast gänzlich ausgestorben sind und von denen nur eine geringe Zahl von lebenden, isolierten Formen vorhanden ist, wie z. B. „*Hydra*, Rhizopoden, Ganoidei“ (6, p. 44).

Die Beschreibungen genannter Forscher haben hauptsächlich nur die äußere Form und den allgemeinen Bau der Kolonien berücksichtigt, die innere Organisation dagegen fast nicht. ALLMAN gab folgende Genus- und Species-Diagnose (4, p. 58):

„*Rhabdopleura* ALLMAN.

Coenoecium consisting of a branched, adherent membranous tube, in whose walls, along their adherent side, a rigid chitinous rod extends, and whose branches terminate each in a free open tube, through which the Polypides emerge. Lophophor hippocrepial, with a shield-like process on the haemal side of the tentacular series; Polypides connected to the chitinous rod by a flexible cord or funiculus. Name: *Ραβδός*, rod and *πλευρον*, side, in allusion to the rod-like structure which is developed in the walls of the coenoecium.

*Rhabdopleura normanii* ALLMAN.

Coenoecium sub-alternately branched; ectocyst delicate transparent and colourless; free portion of the coenoecial tubes of the same diameter as the adherent portion, and very distinctly and regularly annulated.

Habitat. Creeping over the surface of dead shells from a depth of 90 fathoms.

Locality. Shetland Seas.“

G. SARS gab eine ausführliche lateinische Beschreibung, wobei er folgende Bestandteile der Kolonie unterscheidet (6, p. 25):

„Besides the outer chitine-line tube, with its off-shoots or cells (polyzoarium) there may be distinguished in the animal under consideration the following principal parts:

- 1) the polypide itself, which again shows three principal parts:
  - a) the body.
  - b) the tentacular arms.
  - c) the buccal shield.
- 2) the contractile cord.
- 3) the axial cord.“

Das Hauptergebnis der Sars'schen Untersuchungen war die Erkenntnis, daß das „Tubarium“ (die Wohnröhre) nicht die eigentliche Körperwand des Tiers ist, wie ALLMAN meinte, sondern ein von ihm unabhängiges Gehäuse. Es steht in keiner direkten Verbindung mit dem Tier selbst, das sich in ihm frei bewegt. Die von Sars angegebenen Hauptteile entsprechen allen wichtigen Abteilungen der Kolonie und der Einzeltiere. Von ihm wurden auch schon einige junge Knospen gesehen.

Von der innern Anatomie hat G. Sars nur den Verlauf des Darmkanals (da die Tiere etwas durchsichtig sind) beobachtet.

Die innere Organisation wurde erst 1884, wenn auch oberflächlich, von RAY LANKESTER (11, 12) untersucht, der die Sars'schen Hauptbestandteile der Kolonie als

1. Tubarium (Polyzoarium Sars, Coenocidium ALLMAN, Wohnröhre),
2. Gymnocaulus (contractile cord Sars, funiculus oder flexible cord ALLMAN, kontraktiler Stiel),
3. Pectocaulus (axial cord Sars, rigid chitinous rod, blastophor ALLMAN, schwarzer Stolo) und
4. Polypides (Einzeltiere) bezeichnete.

Er hat auch verschiedene Knospenstadien aufgefunden. Die Hauptergebnisse seiner Untersuchungen waren:

1. Existenz eines innern knorpelähnlichen Gewebes in der Halsregion und dem Lophophor;
2. Vorhandensein einer wohl entwickelten Leibeshöhle;
3. Anwesenheit von Genitalorganen, von welchen er aber nur die Hoden auffand;
4. die erste, wenn auch sehr unvollkommene Beschreibung des schwarzen Stolos;
5. die Schilderung der äußern Knospenformen.

Er untersuchte zuerst Schnitte der Tiere.

Erst nach der Entdeckung von *Cephalodiscus* (1882, resp. 1876, McINTOSH) klärte sich die eigentümliche Stellung von *Rhabdopleura* im zoologischen System etwas mehr auf. McINTOSH zeigte schon in

seiner „preliminary notice“ über *Cephalodiscus*<sup>1)</sup> die Ähnlichkeit dieses Tiers mit „Prof. ALLMAN's *Rhabdopleura*“; die Untersuchungen von RAY LANKESTER (12) haben diese Anschauung nur bestärkt; und die erste gründliche Untersuchung von *Rhabdopleura* an guten Schnittserien, die FOWLER im Jahre 1893 unternahm (14, 15), hat sie vollständig bestätigt. Dagegen muß die ursprüngliche Meinung RAY LANKESTER'S (7), daß *Rhabdopleura* mit den Lamellibranchiaten verwandt sei, als irrtümlich bezeichnet werden.<sup>2)</sup> Die Untersuchungen FOWLER'S (an Challenger-Material) haben, obwohl sie keine genauern histologischen, sondern nur schematische Zeichnungen geben, die Hauptresultate der RAY LANKESTER'schen Untersuchungen bestätigt und durch weitere Entdeckungen ergänzt. Die wichtigsten Resultate FOWLER'S sind folgende:

1. Entdeckung der sog. Notochorda, eines Auswuchses der Oesophaguswand gegen den Kopfschild.
2. Nachweis des dorsalen Cerebralganglions.
3. Feststellung der Dreisegmentierung des Körpers und des Medianseptums im Cölom der Halsregion.

Die übrigen Teile der Kolonie (Wohnröhre, Stolo, Stiel, Knospen) wurden dagegen von ihm nicht weiter untersucht.<sup>3)</sup>

Im Jahr 1900 veröffentlichten CONTE u. VANEY (19, 20) 2 kurze Notizen ohne Abbildungen über die Knospung und die Organisation von *Rhabdopleura*. Ihre Befunde stehen in schroffem Gegensatz zu den Angaben RAY LANKESTER'S, FOWLER'S und meinen eignen Untersuchungen. Da diesen Notizen gar keine Zeichnungen beigegeben sind und sie nur eine Anzahl „Resultate von Untersuchungen“ mitteilen, entziehen sie sich einer genauern Kritik.

Merkwürdigerweise wurde eine der auffallendsten Erscheinungen bei *Rhabdopleura* — nämlich der Bau des Stolos, welcher in solcher Weise bei keiner andern Tierform mehr vorkommt — nur durch RAY LANKESTER (12) und zwar wenig eingehend studiert.

Eine Anzahl weiterer Beobachter wie STORM (9, 21), HINCKS (10), JULLIEN (13, 23), NORMAN (16) haben *Rhabdopleura* nur von faunistischem oder systematischem Standpunkt aus behandelt. Für

1) W. MCINTOSH, Preliminary notice of *Cephalodiscus*, new type (n. g.) allied to Prof. ALLMAN's *Rhabdopleura*, dredged in H. M. S. Challenger, in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 10, 1882.

2) Er hat den Fuß der Lamellibranchiaten mit dem Kopfschild von *Rhabdopleura* verglichen.

3) Die Knospen teilweise, 1904 [FOWLER (27)].

weitere Forschungen haben also nur die Arbeiten RAY LANKESTER'S (12) und FOWLER'S (15) erheblichen Wert.

Zwei vorläufige Mitteilungen über meine Untersuchungen habe ich in den Jahren 1904 (25) und 1905 (28) veröffentlicht.

## II. Geographische Verbreitung.

*Rhabdopleura* ist sehr weit, aber nur spärlich verbreitet und wurde öfters nur in vereinzelt Kolonien nachgewiesen. Bis jetzt (Herbst 1905) wurde sie nur an folgenden Orten beobachtet:

1. Lofoten-Inseln. Scraaven-I. Tiefe von 250—550 m. Steinboden und Schlamm Boden („soft clay bottom“). M. Sars (2) und G. Sars (5, 6), 1868 u. 1869.

2. Throndhjemfjord. Rödberget. Tiefe 150 Faden. Steinboden (auf *Serpula* und Bryozoen). Storm, 1879 (9), 1900 (21) und Norman, 1894 (16).

3. An einigen Stellen in den Fjorden bei Bergen ist *Rhabdopleura* ziemlich zahlreich. Sie ist früher [Nordgaard (22)] im Hjeltefjord in ziemlich seichtem Wasser (Steinboden) gefunden worden, im Rafjord in einer Tiefe von ca. 100 m (Steinboden) und in letzter Zeit im Byfjord südlich von Florvaagsskjær. Während meines zweimaligen Aufenthalts in Bergen (1903 u. 1905) konnte ich an der zuletzt erwähnten Stelle, die Herr Dr. Appelöf mir auf einer Exkursion des „Kursus für Meeresforschung“ in Bergen im Herbst 1903 liebenswürdigerweise gezeigt hat, insgesamt mehr als 300 *Rhabdopleura*-Kolonien von verschiedener Größe erbeuten. Sie stammen alle vom Rücken eines unterseeischen Grats, der quer durch den Fjord von Florvaagsskjær bis zum Leuchtturm des Forts Kvarvens geht und einen sehr harten Steinboden besitzt. Dieser Grat hat bei einer Tiefe von 300—375 m und einer Länge von ca.  $\frac{3}{4}$  km nur ca. 200—250 m Breite und beherbergt eine sehr eigentümliche Fauna, die von der der Nachbarschaft, die über 400 m tief ist und Schlamm Boden oder Sandboden hat, ganz verschieden ist. Serpuliden, zahlreiche Bryozoen, Brachiopoden und besonders Spongien, die in sehr großer Zahl von Exemplaren vorhanden sind, sind die Hauptvertreter der Fauna dieses Grats [s. Schepotieff (25), p. 1—2].

Zu den häufigsten Repräsentanten der mikroskopischen Fauna gehören zahlreiche freilebende Nematoden, *Chaetosoma*, *Tristicochaeta*, Echinoderiden und Desmoscoleciden. *Rhabdopleura* tritt hauptsächlich

an den tiefern Stellen des Grats, von 100 m ab aufwärts, besonders auf den toten Reteporen und Serpuliden (*Placostegus tridentatus*) auf. Einige Exemplare sind jedoch von mir auch in seichtem Wasser von ca. 20 oder sogar 5 m (!) Tiefe gedredgt worden, wo sie auf Steinen, toten Schalen von *Modiola* (Fig. 1, Taf. 25) oder *Mytilus edulis* kriechen.

4. Hardanger Fjord, Stordö-Insel, Lervik-Hafen. NORMAN, 1879 [s. RAY LANKESTER (11, 12)]; Tiefe von 150 Faden. Harter Steinboden (auf *Lophohelia prolifera*). RAY LANKESTER, 1884 (11, 12); Tiefe von 40 Faden. Harter Steinboden (auf *Lophohelia prolifera*, *Ascidia mentula*, Röhren von *Hamingia arctica*, toten Schalen von *Pecten*).

5. Norwegische nord-atlantische Expedition. Stat. 10. 1876. Lat. 61° 41' N. Long. 30° 19' E. Gr. Tiefe 402 m (zwischen Bergen und den Shetlands-Inseln). Nur ein Bruchstück. NORDGAARD (18).

6. Shetlands-Inseln. Unter Haaf auf Insel Unst. Tiefe von 93 Faden. Steinboden. NORMAN, 1868; erster Fundort von *Rhabdopleura* [ALLMAN (1, 4)].

7. MICHAEL SARS-Expedition. Stat. 64. Long. 61° 19' N. Lat. 5° 46' W. Gr. Juli 1902. Tiefe 290 m. Steinboden (mitgeteilt von NORDGAARD).

8. West-Grönland. „Valorous“-Expedition 1875. NB. p. 101 bei NORMAN (24).

9. Englische Küste s. JULLIEN et CALVET, 1903 (23).

10. Küste von Irland. Antrim Co. HYNDMAN [s. HINCKS (10), 1880; „deep water“].

11. Roscoff (Bretagne). Large de l'île de Batz. Harter Steinboden. Tiefe 100 m. JULLIEN, 1886 [s. JULLIEN (13)].

12. Biscaya-Bucht. „Caudan“-Expedition, 1896. a) Stat. 24. Long. 6° 58' O. Lat. 46° 40' N. b) Stat. 26. Long. 6° 30' O. Lat. 46° 46' N. Tiefe 400—500 m. Korallenboden (auf *Lophohelia prolifera*). KÖHLER (17) [s. auch CONTE et VANEY (19)].

13. Azoren-Inseln. Tiefe 318 m. Harter Steinboden. Pr. v. Monaco „Hirondelle“-Expedition (auf Schnecken und Bryozoen). JULLIEN, 1890 (13).

14. Tristan da Cunha-Inseln. Nightingale-Insel. „Challenger“-Expedition. Stat. 135. Long. 61° 15' S. Lat. 15° 10' E. 1873. Tiefe 100—150 Faden. Harter Steinboden („hard ground, shells and

gravel; coarse shelly bottom“). (Auf *Lophohelia prolifera*.) FOWLER (14, 15, 27).

15) Süd-Australien. Investigator Straits. Spencer Golf und Bachstairs Passage. Tiefe bis 50 Faden (auf Bryozoen). HARMER (26).

16) Bei Celebes. „Siboga“-Expedition. Stat. 204. Inseln Wokoni und Buton. Tiefe 75—94 m. HARMER (1905).

---

Die Tiefen für *Rhabdopleura* variieren im ganzen von 5—550 m<sup>1</sup>); besonders zahlreich ist sie in der Region von 100—300 m. Nach ihrer Lebensweise gehört sie zu den typischen Tiefseetieren des harten Steinbodens. An all ihren Fundorten kann man eine Tiefseefauna finden, die der erwähnten Fauna des Byfjords sehr ähnlich ist.

Die Lebenserscheinungen der Tiere ähneln im ganzen denen der Bryozoen. Die Tiere sitzen in ihren Wohnröhren so, daß sie längs der Längsachse derselben mittels des kontraktilen Stiels beweglich sind. Sie können sich zurückziehen bis zur proximalen Partie des Wohnrohrs oder sich in der Weise ausstrecken, daß ihr Lophophor und die obere Partie oder der ganze Kopfschild außerhalb des Wohnrohrs sich befinden (Fig. 2 u. 3, Taf. 25). Schon bei sehr schwacher Reizung kontrahieren sich die Tiere sehr schnell. Das Herausstrecken geht dagegen viel langsamer vor sich. Sie sind außerordentlich zart und sehr empfindlich, besonders für schnelle Temperaturveränderungen. Beim Dredgen sterben im ganzen mehr als  $\frac{4}{5}$  von allen gefundenen Kolonien stets schon auf der Meeresoberfläche. Die Mehrzahl der übrigen lebt kaum noch ein paar Stunden im Aquarium bei möglichst niedriger Temperatur (z. B. im Eisschrank) und in fließendem Wasser. Der Zersetzungsprozeß geht so schnell vor sich, daß abends in den Aquarien gestorbene Kolonien am nächsten Morgen entweder nur die Bruchstücke der Basalmembran von den Lophophorarmen erhalten oder sogar ganz leer sind.

---

1) HINCKS' Angabe, der ein der *Rhabdopleura* ähnliches Tier im Humber-Flusse bei Toronto im Jahre 1868 gefunden haben will (T. HINCKS, On a supposed Pterobranchiate Polyzoön from Canada, in: Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 5, 1880), scheint mir auf einem Irrtum zu beruhen. Die bei seiner Süßwasser-Rhabdopleura vorhandenen Statoblasten zeigen bestimmt, daß es eine gewöhnliche Phylactolaemen-Species ist.

## III. Arten.

Bis jetzt (Herbst 1906) haben ALLMAN (1, 3, 4) *Rhabdopleura normanii*, SARS (2, 5, 6) *Rhabdopleura mirabilis*, HINCKS (10) *Rhabdopleura compacta*, JULLIEN (13) *Rhabdopleura grimaldii* und JULLIEN u. CALVET (23) *Rhabdopleura manubialis* beschrieben. Die Unterschiede dieser Arten beziehen sich nur auf die äußere Form der Kolonien, die aber selbst bei einer Art eine außerordentliche Verschiedenheit haben. Die Kolonie besteht bekanntlich aus einem kriechenden Rohr und feinen von ihm regelmäßig abgehenden Seitenzweigen und Wohnröhren. Bei kleinen, zarten, kriechenden Kolonien nehmen die Röhren, in welchen die Einzeltiere wohnen, höchst verschiedene Form an, je nach der Form und Beschaffenheit der Unterlage, worauf die Kolonie kriecht. An glatten Unterlagen (wie z. B. auf den Schalen der Muscheln oder auf großen, flachen Steinen) haben die Kolonien meistens eine gerade gestreckte oder nach einer Richtung verlängerte Form; die freien Seitenzweige erheben sich von der kriechenden Partie senkrecht nach oben [wie es z. B. bei den von SARS (6) beschriebenen Kolonien der Fall ist]. Auf unregelmäßig gebogenen Unterlagen (Röhren von Serpuliden oder besonders solchen von Bryozoen) sind die Kolonien unregelmäßiger verzweigt; die Seitenzweige können sehr verschiedenen Verlauf haben; die freien Wohnröhren können auch eine kurze Strecke kriechen und sich erst später von der Unterlage erheben (Fig. 6, Taf. 25). Bei den meisten von mir untersuchten Kolonien treten beide Fälle der Abzweigung der freien Wohnröhren nach oben zusammen (Fig. 2 u. 4, Taf. 25). Die Regelmäßigkeit des Abgangs der Seitenzweige kann durch die Bildung von sterilen Knospen gestört werden; auch treten sehr oft noch andere Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Seitenzweige oder einzelner Röhren hervor. Die äußere Form der Kolonien kann daher bei *Rhabdopleura* keine Speciesmerkmale liefern. JULLIEN, CALVET und HINCKS hatten entweder nur eine einzige Kolonie oder eine sehr geringe Zahl solcher zur Verfügung, und diese Forscher hatten natürlich auch die äußere Kolonieform in Betracht gezogen (auch das Fehlen des schwarzen Stolos an einigen Stellen, der beim Präparieren abgerissen war!). Die Beschreibung JULLIEN's von seiner *Rhabdopleura grimaldii* unterscheidet sich gar nicht von denen von HINCKS oder SARS. Die

Identität von *Rhabdopleura mirabilis* Sars mit *Rhabdopleura normanii* ALLMAN hat schon RAY LANKESTER (12) nachgewiesen.<sup>1)</sup>

Viel wichtiger ist natürlich die allgemeine Körperform des Tiers selbst. Dieselbe wurde von ALLMAN (4), HINCKS (10), JULLIEN (13), JULLIEN u. CALVET (23) sehr unvollkommen untersucht und bei Beschreibung der Arten überhaupt recht wenig beachtet. Die andern Forscher sind aber vollkommen einig in ihren Beschreibungen des Tiers, mindestens in seinen Hauptzügen. Die Verschiedenheiten in der Gestaltung des Lophophors oder des Kopfschildes haben keine systematische Bedeutung, da in einer und derselben Kolonie zwei Tiere in den nebeneinander liegenden Wohnröhren ein verschiedenes Aussehen des Lophophors oder des Kopfschildes haben oder auf verschiedenen Stadien der Knospenentwicklung sein können. Sie können auch, wie Fig. 4. Taf. 25 zeigt, verschieden gestaltete Umrisse des Rumpfs zeigen. Die Zahl der Tentakel und der allgemeine Bau der Tiere bleiben überall dieselbe. Wir werden also der Wahrheit sehr nahe sein, wenn wir annehmen, daß in Wirklichkeit bis jetzt nur eine einzige Art der Gattung *Rhabdopleura* bekannt ist, nämlich *Rhabdopleura normanii* ALLMAN, 1868 (*mirabilis* Sars, 1873).

#### IV. Die allgemeine Körperform.

Das äußere Aussehen der *Rhabdopleura*-Kolonien ähnelt sehr dem mancher Hydroiden, von denen sie sich jedoch bei genauerer Betrachtung durch die feine „Ringelung“ der frei aufsteigenden Wohnröhren unterscheiden, und ferner durch die schwarze Farbe des Stolos (*fw* Fig. 2, Taf. 25; *Bd* Fig. 4. Taf. 25; *ss* Fig. 4. Taf. 25). Die Durchsichtigkeit der Röhren und die sehr geringe

---

1) RAY LANKESTER (12, p. 5) schreibt nach der Schilderung der von ihm gefundenen Kolonien, bei welchen die Wohnröhren eine kurze Strecke kriechen und erst später von der Unterlage abgehen: „The *Rhabdopleura mirabilis* of Sars does not quite agree with the above description, since the polypide tubes are for no part of their course recumbent, but spring directly from the axis at right angles to it. It is exceedingly probable, however, that this difference is one due to the nature of the surface upon which the *Rhabdopleura* is growing.“ Und noch weiter sagt er, daß „I do not think that Sars has given sufficient reason to lead to the conclusion that his *Rh. mirabilis* is anything more than a variety of *Rh. normanii*, determined by the character of its support.“

Breite des Stolos erschweren das Auffinden der kleinen Kolonien beträchtlich.

Die Dimensionen der gesamten Kolonien von *Rhabdopleura* sind ziemlich gering. Die Mehrzahl der von mir beobachteten Kolonien erreicht kaum eine Länge von 1—1½ cm und bedeckt selten einen größern Raum als 1 qcm (Fig. 11, Taf. 25). Doch in mäßigen Tiefen treten manchmal größere Kolonien auf (Fig. 1, Taf. 25), die bis 5 cm lang sind. Die größte von mir beobachtete Kolonie war 7½ cm lang und stammte auch aus seichtem Wasser (Tiefe von 17 bis 20 m).

Jede Kolonie von *Rhabdopleura* besteht aus folgenden Teilen:

1. aus einzelnen Tieren (*Th* Fig. 6, Taf. 25) oder Knospen in verschiedenen Stadien der Entwicklung, die miteinander durch

2. einen besondern Strang — den schwarzen Stolo (*ss* der Figuren) — in Verbindung stehen, der in die kriechende Wohnröhrenwand eingeschlossen ist;

3. aus den kriechenden, stark verzweigten Wohnröhren, in denen die einzelnen Tiere oder die Knospen sitzen und deren Räume miteinander nicht kommunizieren;

4. aus einer besondern Anfangsstelle der Kolonie (*Ast* Fig. 1 u. 2, Taf. 25), die aus besonders gebauten Wohnröhren und einer Anzahl von Stoloringen besteht; diese Anfangsstelle kann man der übrigen Kolonie gegenüberstellen.

Von all diesen Bestandteilen wird der Bau der Wohnröhren und des Stolos sowie der der besonders schwierig zu erhaltenden Anfangsstelle bei ihrer speziellen Betrachtung beschrieben werden.

Man kann Kolonien mit sterilen, mit männlichen oder mit weiblichen Individuen unterscheiden. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Kolonien beziehen sich nur auf die Form der Tiere (Fig. 3, 4 u. 5, Taf. 25; Fig. 10, Taf. 31). Die äußere Form und die Größe der Kolonie sowie die Größe und der Verlauf der einzelnen Wohnröhren kommen in dieser Beziehung gar nicht in Betracht.

Die äußere Form der Tiere ähnelt wegen des mächtig entwickelten Lophophors der der Lophopoden; die genauere Betrachtung zeigt aber bedeutende Unterschiede.

Am Körper von *Rhabdopleura* kann man folgende Abschnitte unterscheiden:

1. am Vorderende ein blattartiges, ventral gerichtetes Kopfschild (*Ks* Fig. 3, 4, 5, 8, 9, Taf. 25 etc.);

2. einen hinter ihm dorsal liegenden Lophophor (*L* Fig. 4, Taf. 25 etc.), der aus 2 langen Armen (*La* Fig. 3, Taf. 25) besteht und je 2 randständige Reihen feiner ventraler Tentakel (*T*) trägt;

3. eine sehr schmale vordere Partie des übrigen Körpers oder die Halsregion, aus deren dorsaler Wand der Lophophor entspringt (*r. Sl* Fig. 4, Taf. 25). Die beiden Lophophorarme lassen sich nach ihrer Vereinigung mit dem Körper noch etwas weiter auf der Körperoberfläche als 2 seitliche Wülste oder Seitenlippen (*Sl* Fig. 5, 8, 9, Taf. 25 etc.) verfolgen, die die Halsregion von hinten abgrenzen;

4. den eiförmigen, ovalen oder stark nach hinten verlängerten Rumpf (*Rf* Fig. 3, 4, 5, Taf. 25 etc.). Der Querschnitt des Rumpfs ist selten regelmäßig kreisförmig oder oval, sondern gewöhnlich etwas eckig (z. B. *Kt* Fig. 4, 5, Taf. 31);

5. den sehr stark dehnbaren kontraktilen Stiel des Tiers, der von der ventralen, hintern Partie der Rumpfwand median entspringt (*c. st* Fig. 3—6, Taf. 25 etc.) und an den kurze Seitenzweige des schwarzen Stolos (*szw* Fig. 4 u. 6, Taf. 25 etc.), nicht aber direkt an seinem Hauptstamm, angeheftet sind. Mittels dieses Stiels kann das Tier sich in der Wohnröhre in der Richtung von dessen Längsachse bewegen.

Die meisten von mir untersuchten Kolonien waren steril, aber auch in den Kolonien mit geschlechtlichen Tieren sind mehr als  $\frac{2}{3}$  aller Tiere steril. Die äußern Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Individuen bestehen nur in einem verschiedenen Umriss des Hinterendes des Rumpfs. Dieses ist bei männlichen Individuen mehr oder weniger stark nach hinten verlängert, je nach der Zeit der Reife und dem Bau des Hodensacks (Fig. 3, Taf. 25; Fig. 10 u. 11, Taf. 31); die weiblichen dagegen haben einen kurzen und abgerundeten Rumpf (Fig. 5, Taf. 25). Die Männchen sehen daher spindelförmig, die Weibchen eiförmig aus. Bei den sehr wenigen (im ganzen 3) Exemplaren von geschlechtsreifen Weibchen, die ich erhalten konnte, ist auch die vordere Partie des Rumpfs dorsal stark angeschwollen (*Ab* Fig. 5, Taf. 25). Die sterilen Tiere haben jedoch auch verschiedene Umrisse am Hinterende ihres Rumpfs, die ohne Regel in einer einzigen Kolonie nebeneinander vorkommen. Man kann alle Übergänge von sehr kurzen eiförmigen Individuen bis zu spindelförmigen finden, wie das Fig. 4, Taf. 25

zeigt, wo sich in zwei benachbarten Röhren ganz verschieden aussehende Tiere befinden. Wahrscheinlich sind die Kolonien von *Rhabdopleura* hermaphroditisch, mit zu verschiedener Zeit reifenden männlichen oder weiblichen Generationen.

Der Körper der lebenden Tiere ist ziemlich dunkelbraun und an verschiedensten Stellen mit schwarzen Pigmentflecken (*p* der Figuren) versehen, so daß die Tiere in den stets vollständig durchsichtigen Wohnröhren leicht als dunkle Gebilde erkennbar sind. In Alkohol verlieren die Tiere schnell ihre dunklere Farbe und werden bald hellbräunlich und mehr durchsichtig. Die Pigmentflecken dagegen bewahren auch nach sehr langem Aufenthalt in Alkohol noch ihre schwarze Farbe. An allen Exemplaren erkennt man durch die Körperwand stets den Oesophagus als einen stark pigmentierten Strang, der viel dunkler ist als der übrige Körper (*Oe* Fig. 4, 8, 9, Taf. 25).

Die Messungen an 12 einzelnen sterilen Tieren ergaben 40—55  $\mu$  Breite. Die länglichen männlichen Exemplare erreichen mehr als 350  $\mu$  Länge (ohne Lophophor und den kontraktilen Stiel), dagegen die kurzen, eiförmigen Weibchen nur 120—135  $\mu$ . Die Länge der meisten sterilen Tiere variiert von 250—300  $\mu$ .

Was die Lage der Tiere in der Wohnröhre angeht, so ist ihre Ventralfläche in zurückgezogenem Zustand immer gegen die freie oder obere Wand des kriechenden Wohnrohrs gewendet. Auch die Knospen zeigen, wenn man die Oberfläche der Wohnröhren ansieht, stets ihre Ventralfläche. Die ausgestreckten Individuen legen sich immer so, daß sich ihre Mundspalte in der Höhe des Rands der Wohnrohröffnung befindet (Fig. 3 u. 6, Taf. 25; Fig. 9, Taf. 28); die größte Partie oder auch das gesamte Kopfschild und die Lophophorarme liegen außerhalb der Wohnröhre. Die Lophophorarme biegen sich stets beiderseits nach hinten zurück (Fig. 3 u. 6, Taf. 25). Seltner tut dies auch das Kopfschild, so daß seine Fläche quer zur äußern Wohnröhrenöffnung liegt (*Ks* Fig. 9, Taf. 28). Der kontraktile Stiel sieht bei ausgestreckten Tieren wie eine ganz feine Schnur aus (*c. st* Fig. 3 u. 6, Taf. 25; Fig. 15, Taf. 32).

Auf der Oberfläche des Körpers finden sich bei geschlechtsreifen Tieren im ganzen 7 Öffnungen. Die paarigen Kopfschildporen (*Ksp* Fig. 16, Taf. 26) und die Halsregionporen (*Nphp* Fig. 3, 6, 7, Taf. 28), die dorsal oder seitlich liegen, sind nur auf Schnitten erkennbar. Die Mundöffnung ist ein Längsspalt (*Ms* Fig. 8 u. 9, Taf. 28), der ventral und etwas linksseitig in der Halsregion

liegt, so daß die hintere Hälfte des Kopfschildes ihn fast gänzlich überdeckt. Die Seitenlippen ziehen sich schief ventralwärts gegen den hintern Rand des Mundspalts herab und treten hinter dem Mund in Berührung, ohne jedoch miteinander zu einer Art Unterlippe zu verschmelzen (*r. Sl* u. *l. Sl* Fig. 8 u. 9, Taf. 28). Der After (*A* Fig. 3, Taf. 31) liegt dorsal in derselben Höhe oder manchmal noch höher als der Mundspalt auf einem besondern Vorsprung der dorsalen Wand des Rumpfs („Afterhügel“, *Ah* Fig. 4 u. 8, Taf. 25) und sieht wie ein kleiner Spalt aus. Der Genitalporus (*Gp* Fig. 13, Taf. 31) liegt, wie bei Männchen so auch bei Weibchen, wo er von mir nur einmal beobachtet worden ist, neben dem After auf dem Afterhügel.

Das Eigentümlichste im Körperbau der *Rhabdopleura* ist eine mehr oder weniger stark entwickelte Asymmetrie, die bei der Mehrzahl der Tiere auftritt. Sie äußert sich einerseits in der stärkern Entwicklung der linken Körperhälfte, andererseits in der Lage einiger Organe auf der linken Körperhälfte. Fast an allen Tieren ist die asymmetrische Entwicklung der beiden Seitenlippen vorhanden (*r. Sl* u. *l. Sl* in Fig. 8 u. 9, Taf. 27; Fig. 8, Taf. 28; Fig. 2, Taf. 29 etc.). Die rechte Seitenlippe ist stets größer und länger als die linke. Die Lage der Mundspalte ist daher nach links verschoben; selten liegt sie symmetrisch, aber auch dann ist die rechte Seitenlippe größer als die linke. Von der dorsalen Körperseite gesehen befindet sich der Afterhügel gewöhnlich etwas rechts (*Ah* Fig. 8 u. 10, Taf. 25), wie auch die Genitalorgane, wenn sie vorhanden sind. Die Entfernung des Afters von dem linken Mundrand ist aber manchmal viel kleiner als die vom rechten. Der Unterschied kann sehr bedeutend sein, wie dies Fig. 19, Taf. 26 zeigt, wo eine Punktlinie, die vom After bis zur Mundspalte gezogen wird, den Querschnitt des Körpers in 2 sehr ungleiche Hälften zerlegt. Sehr oft ist auch das Kopfschild asymmetrisch entwickelt, indem die rechte Hälfte kleiner ist als die manchmal ungemein stark verlängerte linke (*l. Ksr* Fig. 14 u. 15, Taf. 26). Die Asymmetrie, wenn sie vorhanden ist, scheint im ganzen doch nicht sehr konstant zu sein, man findet neben ganz symmetrischen Tieren (abgesehen von der Größe der Seitenlippen) manchmal sogar Individuen mit stärker entwickelter rechter Hälfte.

Die Körperwand von *Rhabdopleura* besteht aus einer Epithelschicht von sehr verschiedener Dicke. Am dünnsten sind die Körperwände am Rumpf (Fig. 3, Taf. 30), besonders an dessen dorsalem Teil, sowie an den seitlichen Partien der dorsalen Kopfschildwand

(*d. Ksw* Fig. 1, Taf. 27; Fig. 7, Taf. 28). Alle Zellen sind flach mit einschichtig angeordneten Kernen, zeigen oft deutlich ihre Grenzen und haben selten Vacuolen oder Zwischenräume (*Kw* Fig. 2 u. 5, Taf. 29; Fig. 5, Taf. 31). Die Seitenlippen, die Wände des kontraktile Stiels, des Lophophors, die Ränder des Kopfschilds bestehen aus einem dicken einschichtigen Epithel mit mehrschichtig angeordneten Kernen. Die Zellen lassen selten ihre Grenze erkennen, enthalten zahlreiche Vacuolen und sehen auf den Schnitten wie eine netzartige Protoplasmamasse mit unregelmäßig zerstreuten Kernen aus (wie z. B. *Kw* Fig. 10, Taf. 29 oder Fig. 10, Taf. 32). Eine dünne Cuticula ist oft gut zu erkennen, besonders an den dünnen Körperwandstellen (*Cut* Fig. 17, Taf. 26; Fig. 3, Taf. 30).

Die Oberfläche der dicken Stellen, wie z. B. der Seitenlippen oder der Kopfschildränder, ist oft schwach gerunzelt (z. B. *l. La* Fig. 8, Taf. 25), dagegen ist die dorsale Partie des Rumpfs oder Kopfschilds stets glatt.

Bewimperung tritt nur an wenigen Stellen der Oberfläche auf auf den Lophophorarmen und Tentakeln, auf den Seitenlippen, auf den Kopfschildrändern und besonders auf 2 tiefen Rinnen, die sich zwischen den Seitenlippen und den seitlichen Rändern des Kopfschilds erstrecken und in die Mundspalte übergehen (Kiemenrinnen; *Kr* der Figuren, z. B. Fig. 11, Taf. 30 etc.). An den übrigen Körperstellen aber fehlt die Bewimperung. Von innern Organen sind der gesamte Darmkanal und die Halsregionkanäle bewimpert.

Das Vorhandensein von Pigmentflecken in der Körperwand ist eine für *Rhabdopleura* sehr charakteristische Erscheinung. Man kann darunter schwarze und grünliche Pigmentflecken erkennen, von denen letztere ziemlich selten sind.

Die schwarzen Pigmentflecken (*p* der Figuren) sind besonders zahlreich am Lophophor (z. B. Fig. 3, 4, 5, Taf. 25; Fig. 9, Taf. 28), wo sie an den Spitzen der Tentakel am häufigsten sind, an den Rändern des Kopfschilds (z. B. Fig. 9, Taf. 28) sowie an den Seitenlippen (z. B. *Sl* Fig. 5 u. 8, Taf. 25). Viel spärlicher sind sie an der vordersten Partie des Rumpfs und des Stiels. Sie fehlen vollständig nur in der Mitte der ventralen Wand des Kopfschilds und in der hintern Partie des Rumpfs.

An den innern Organen sind sie nur in den Oesophaguswänden (*Oe* Fig. 8 u. 9, Taf. 25; Fig. 10, Taf. 31) und im Enddarm (Organe ectodermalen Ursprungs) vorhanden.

Die schwarzen Pigmentflecken bestehen aus einer Anzahl sehr

kleiner ( $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$   $\mu$  im Durchmesser) schwarzer Kügelchen (*a* Fig. 20, Taf. 33). Derartige Kügelchen treten miteinander in keinerlei Verbindung, sondern sind stets voneinander gesondert. Sie bilden sich in den Vacuolen der Epithelzellen, doch finden sich einige Kügelchen im Protoplasma selbst. Bei schwachen Vergrößerungen sehen sie wie ganz schwarze Pünktchen aus, bei sehr starken sind sie schwach durchsichtig. Nach Einwirkung von Eau de Javelle werden sie ganz durchsichtig, verlieren ihre schwarze Farbe (*b* Fig. 20, Taf. 33) und werden gelblich oder gelbbraunlich. Vollständige Entfärbung kann man jedoch nicht erreichen. In den Pigmentflecken kann man je nach ihrer Größe eine wechselnde Zahl (5 bis ca. 200) einzelner Kügelchen erkennen.

An der ventralen Wand des Kopfschildes kann man einen breiten, schwarzen Pigmentstreifen erkennen (*p. str* Fig. 5, 8 u. 9, Taf. 25; Fig. 1, Taf. 30; Fig. 7, Taf. 28), der aus schwarzen Körpern besteht, die viel größer sind als die Kügelchen der übrigen Pigmentflecken und wie abgeplattete Gebilde aussehen. In ihrer Farbe und den übrigen Eigenschaften ähneln sie jedoch vollständig den andern.

Alle schwarzen Pigmentkörner enthalten also zwei verschiedene Substanzen: eine schwarze oder graue, die nach Behandlung mit Eau de Javelle lösbar ist, und eine gelblich-braune, die durch Eau de Javelle nicht extrahierbar ist.

Die abgeplatteten Körner, die grünlich gefärbt sind, treten in viel geringerer Zahl auf als die schwarzen im Oesophagus oder in den Lophophorwänden (*p* Fig. 17, Taf. 26). Sie sind nur auf den Schnitten erkennbar. Sie liegen in Häufchen dicht nebeneinander und sind ungefähr doppelt so groß wie die des schwarzen Pigments. Ihre Farbe ist grünlich-braun gemischt; Eau de Javelle verfärbt sie hellgelblich. Sie sind dann vollständig denen des Pigmentstreifens nach Eau de Javelle ähnlich.

Die Sonderung des Körpers in Kopfschild, Lophophor, Halsregion, Rumpf und Stiel entspricht keinesfalls einer innern Segmentierung. Die Leibeshöhle (das Cölom) von *Rhabdopleura* ist durch 2 Quersepten in 3 Segmente geteilt (*Ksc*, *Hc*, *Rc* Fig. 18, Taf. 26). Das 1. Querseptum ( $q^1$  der Figuren<sup>1)</sup>) verläuft zwischen Kopfschild und Halsregion oberhalb der Mundspalte, das 2. ( $q^2$  Fig. 18, Taf. 26; Fig. 10, Taf. 27) hinter den Seitenlippen zwischen der

1)  $q^1$  Fig. 6 u. 18, Taf. 26; Fig. 2, 3, 11, Taf. 27; Fig. 7 u. 11, Taf. 28; Fig. 8, 9, 12, 13, Taf. 29; Fig. 1, 4, 5, 8, 11, Taf. 30.

Basis des Afterhügels, der dem hintern Segment angehört, und dem Mundspalt.

Wie aus den folgenden Untersuchungen hervorgeht, kann man die innere Anatomie in bezug auf diese 3 Segmente schematisch folgendermaßen darstellen.

1. Das 1. Segment oder das Kopfschild (*Ksc* Fig. 18, Taf. 26), dessen unpaares Cölom sich durch 2 dorsale Poren (Kopfschildporen) nach außen öffnet. Im Kopfschildcölom befindet sich noch die Herzblase.

2. Das 2. Segment oder die Halsregion (*Hc* Fig. 18, Taf. 26) hat ein paariges Cölom (Fig. 10, Taf. 28). Jede Cölohmälfte entsendet einen ventralen Fortsatz (eine Blindtasche) in die Seitenlippe ihrer Seite und einen dorsalen in den zugehörigen Lophophorarm. Das Cölom des Lophophorarms schickt ferner in jeden Tentakel eine besondere Blindtasche (Tentakelcölom). Das Halsregioncölom öffnet sich nach außen durch 2 seitliche oder dorsale Nephridien (Fig. 6, Taf. 28). In der dorsalen Wand der Halsregion liegt das Cerebralganglion. Ventralwärts befindet sich im 2. Segment die Mundspalte und die vordere Partie des Oesophagus (Mundhöhle) mit einem unpaarigen Fortsatz nach vorn, den sog. Notochorda.

3. Das 3. Segment oder der Rumpf (*Rc* Fig. 18, Taf. 26) hat ebenfalls ein paariges Cölom (*Rc* Fig. 9, Taf. 31). Es enthält fast den gesamten Darmkanal, der bei *Rhabdopleura* V-förmig gebogen ist, und entsendet ventralwärts den kontraktilen Stiel und dorsalwärts den Afterhügel. Sein Cölom, von dem in den Stiel eine Blindtasche ausgeht, kommuniziert mit der Außenwelt gar nicht. Die Genitalorgane befinden sich in der rechten Cölohmälfte.

## V. Das Kopfschild.

Das Kopfschild (*Ks* der Figuren<sup>1)</sup>) von *Rhabdopleura* sieht von der ventralen Seite des Körpers wie ein ovales oder polygonales Organ aus (Fig. 9, Taf. 25), das dorsoventral stark abgeplattet ist (Fig. 7, Taf. 28). Die dorsale Wand des Kopfschildes geht in seiner mittlern Region in die Rumpfwand über, wie ja das Kopfschild nur eine blattförmige Anschwellung des vordern Körperendes darstellt

1) *Ks* Fig. 3—5, 7—10, Taf. 25; Fig. 3—6, 12—19, Taf. 26; Fig. 1—8 u. 11, Taf. 27; Fig. 1—3, 5, 7, 9, Taf. 28; Fig. 2, 12 u. 14, Taf. 29; Fig. 1, 2, 6, 7, 19, 20, Taf. 30; Fig. 8, 10 u. 11, Taf. 31.

(*d. Ksw* u. *Kw* Fig. 7, Taf. 28). Seitlich und hinten ist das Kopfschild durch eine tiefe Einschnürung vom Rumpf gesondert.

Von der ventralen Fläche des Körpers kann man auf dem Kopfschild zwei Partien erkennen: eine vordere, größere (*Dp* Fig. 8 u. 9, Taf. 25; Fig. 7 u. 9, Taf. 28; Fig. 1, Taf. 30 etc.) oder das eigentliche Kopfschild und eine hintere — eine blattartige Fortsetzung über der Mundspalte (*h. P*). Die Grenze zwischen beiden ist durch einen stark entwickelten Pigmentstreifen bezeichnet (*p. str*), die quer durch das Kopfschild verläuft. Die mittlere Partie des Pigmentstreifens ist nach vorn halbkreisförmig schwach gebogen, die beiden Randpartien dagegen nach vorn schief aufgerichtet (*p. str* Fig. 9, Taf. 25; Fig. 10, Taf. 31). Dieser Pigmentstreif besteht aus einer Anzahl dicht nebeneinander liegender Pigmentflecken, deren Bau schon erwähnt worden ist und die sich durch die ganze Dicke der Kopfschildwand erstrecken (*p. str* Fig. 7, Taf. 28).

Die hintere Partie des Kopfschildes ist dünn (z. B. *Ks* Fig. 2, Taf. 29) und stumpf nach hinten abgegrenzt. Ihre beiden Wände, die ventrale und die dorsale, die über der Mundspalte liegt, sind ziemlich dick und bestehen aus Epithelzellen mit mehrschichtig angeordneten Kernen. Die ventrale ist etwas dicker (*Ks* Fig. 5—8, Taf. 27; *h. P* Fig. 7, Taf. 28; Fig. 1, Taf. 30). Die Grenzen der Zellen sind oft gut erkennbar.

In der vordern Partie des Kopfschildes oberhalb des Pigmentstreifens befindet sich in der ventralen Wand ein Aggregat großer, länglicher Drüsenzellen (Drüsenpartie. *Dp* der Figuren<sup>1)</sup>), die dicht nebeneinander liegen. Das ganze Aggregat sieht von der ventralen Körperseite kreisförmig aus (*Dp* Fig. 4 u. 9, Taf. 25; Fig. 10, Taf. 31) und ist sehr scharf von den übrigen Stellen der ventralen Wand des Kopfschildes abgegrenzt. Die Zellen sind stabförmig und sehr lang. Die Dicke der Kopfschildwand ist an dieser Stelle sehr groß, da die Länge der Drüsenzellen die Dicke der übrigen Stellen der ventralen Wand mehr als um das Dreifache übertrifft. Sie bilden eine ziemlich starke Verdickung der Wand nach innen, in das Kopfschildcölom einerseits und eine viel schwächere Verdickung nach außen andererseits (*Dp* Fig. 16 u. 17, Taf. 26; Fig. 7, Taf. 28). Die Zellen liegen so dicht nebeneinander, daß ihr Umriß im Querschnitt polygonal aussieht. Sie sind auf den Totalpräparaten

1) *Dp* Fig. 4, 8, 9, Taf. 25; Fig. 5, 6, 16, 17, Taf. 26; Fig. 1—4, 11, Taf. 27; Fig. 2, 7, 9, Taf. 28; Fig. 1, Taf. 30; Fig. 10, Taf. 31.

der Tiere wegen ihrer besondern Lichtbrechung auf den ungefärbten oder wegen ihrer sehr starken Färbbarkeit auf den gefärbten Exemplaren sehr leicht unterscheidbar.

Ihr Protoplasma ist grobkörnig und enthält keine Vacuolen oder innern Räume. Die großen blasenförmigen Kerne (*K* Fig. 16, Taf. 26; Fig. 12, Taf. 29) liegen entweder proximal oder ungefähr in der Mitte der Länge der Zellen. Die Zellen verlaufen gewöhnlich schwach nach hinten gebogen. Ihre proximalen Partien liegen gegen die Oberfläche nicht so dicht beieinander wie die distalen, so daß man zwischen den erstern zerstreute Epithelzellen erkennen kann (*Eps* Fig. 16, Taf. 26; Fig. 3, Taf. 27). Zwischen den proximalen Enden der Drüsenzellen und dem Peritonealepithel des Kopfschildcöloms ist manchmal ein schmaler Zwischenraum erkennbar, der auf den Schnitten schwach punktiert oder gestrichelt aussieht, ein subepithelialer Nervenplexus (*Nzp* Fig. 16, Taf. 26; Fig. 1 u. 18, Taf. 30).

Die übrigen Stellen der ventralen Kopfschildwand in der vordern Partie bestehen aus verzweigten Epithelzellen mit mehrschichtig angeordneten Kernen.

Auf den Querschnitten durch den Kopfschild kann man an der dorsalen Kopfschildwand von ihrer Spitze ab eine mediane äußere Verdickung erkennen, die proximalwärts immer bedeutender wird (*Vd* Fig. 3, 4, 5, 17, Taf. 26), während die beiden seitlich von der Verdickung liegenden Partien der Dorsalwand viel dünner aussehen (*d. Ksw* Fig. 4 u. 17, Taf. 26, Fig. 1, Taf. 27). Die Kerne der Epithelzellen in diesen seitlichen Partien sind stets einschichtig angeordnet.

Die beiden Kopfschildkanäle liegen beiderseits von der medianen Längsverdickung in der hintersten Partie des Schilds (*Ksk* Fig. 16 u. 17, Taf. 26; Fig. 7, Taf. 28).

Die Ränder des Kopfschilds sind schwach nach hinten gebogen (*Ksr* Fig. 5, 16, 17, Taf. 26; Fig. 2, 3 u. 4, Taf. 27) und etwas dicker als die benachbarten Stellen der Ventralwand.

Die mediane Längsverdickung ist nicht auf jedem Kopfschild erkennbar. In den asymmetrisch gebauten Kopfschilden ist die dorsale Wand so dünn, daß man gar keine Spur einer Verdickung erkennen kann (*d. Ksw* Fig. 12 u. 13, Taf. 26).

An den Kopfschildrändern treten sehr zahlreiche Pigmentflecken, besonders in ihrer vordern Spitze auf. An den übrigen Stellen dagegen fehlen sie gewöhnlich vollständig. Die Bewimperung ist am

stärksten entwickelt an den hintern Seiten der Ränder und teilweise an der Spitze des Kopfschildes.

Zwischen den Epithelzellen der Kopfschildränder treten noch besondere Drüsenzellen hervor, die mit denen der erwähnten Drüsenpartie nichts zu tun haben. Sie sehen wie mit stark färbbarem Inhalt gefüllte Vacuolen der Epithelzellen aus und haben gegen die benachbarten Epithelzellen keine scharfen Grenzen, so daß sie etwas den Pigmentflecken ähneln. Sie liegen gewöhnlich nur gegen die Oberfläche der Kopfschildwände. Gegen die innere Fläche sind ihre Grenzen nicht unterscheidbar von den übrigen Epithelzellen (*D* Fig. 3, Taf. 27, neben *Ksr* Fig. 17, Taf. 26).

Das Cölom des Kopfschildes (*Ksc* der Figuren) wird weiterhin bei Beschreibung der Leibeshöhle betrachtet werden.

## VI. Die Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle von *Rhabdopleura* ist ein typisches Cölom, das, wie erwähnt, durch 2 Quersepten ( $q^1$ ,  $q^2$  Fig. 18, Taf. 26) in 3 miteinander nicht kommunizierende Abteilungen zerlegt wird — in das Kopfschildcölom, das Halsregioncölom und das Rumpfcölom.

a) Das Cölom des Kopfschildes (*Ksc* der Figuren, z. B. Fig. 7, Taf. 28<sup>1)</sup>), das unpaarig ist, erfüllt nur das eigentliche Kopfschild und bildet keine besondern Fortsetzungen oder Blindtaschen. Es sieht wie ein schmaler Spaltraum zwischen den beiden Kopfschildwänden, der dorsalen und der ventralen, und dem 1. Querseptum des Körpers aus. Wie erwähnt, bildet die Drüsenpartie der Ventralwand eine innere Wölbung, die die größte Partie des Cölomraums ausfüllt.

Das Peritonealepithel des Kopfschildcöloms ist stark entwickelt; obwohl einige Zellen lange Fortsätze in seinen Raum schicken (*Pep* Fig. 2, Taf. 27; Fig. 8, Taf. 30), tritt selten Einwanderung derselben in den Cölomraum auf. Dieser ist größtenteils nur mit Muskelfibrillen durchsetzt, welche aus der hintern Partie des 1. Querseptums von den beiden Seiten der Notochorda fächerartig von hinten ventral durch den Cölomraum nach vorn dorsal verlaufen und sich an die innere Fläche der Ventralwand anheften (*Ks. M* Fig. 2, Taf. 27; Fig. 12, Taf. 29; Fig. 1, 2, 8, Taf. 30; Fig. 8, Taf. 31). Sie unter-

1) *Ksc* Fig. 3, 4, 6, 12—16, 18, Taf. 26; Fig. 1—6, Taf. 27; Fig. 7, Taf. 28; Fig. 8, 12, 13, Taf. 29; Fig. 1, 2, 4, 5, 8, 11, 14, 18, Taf. 30.

scheiden sich von den protoplasmatischen Fortsetzungen der Peritonealepithelzellen oft nur durch ihre starke Färbung mit Eosin. Über der Herzblase verwandeln sich die Peritonealepithelzellen in eine besondere Schicht von großen, spindelförmigen Zellen (*Szs* Fig. 4, Taf. 30; Fig. 8, 9, 12, Taf. 29), die weiterhin betrachtet werden sollen.

Im Cölo Raum sind keine freischwimmenden Elemente erkennbar.

b) Das Cölo m der Halsregion (Fig. 10, Taf. 28 und *Hc* der Figuren<sup>1)</sup>) ist paarig. Das 2. Querseptum ist in seiner mittlern und ventralen Partie vollständig durch den Oesophagus und den Mundraum verdrängt, dessen dorsale Wand in direkter Berührung mit der dorsalen Körperwand steht (*Mw* der Fig. 5—7, Taf. 27, auch bei *Fs* Fig. 5, Taf. 28 und *Mrmw* Fig. 2 u. 3, Taf. 28). Das 2. Querseptum ist daher nur beiderseits von den Oesophaguswänden zu erkennen und auch da nicht bei allen Tieren (*q*<sup>2</sup> Fig. 10, Taf. 27; Fig. 4, Taf. 28). Die starke Entwicklung des Mundraums kann es manchmal vollständig verdrängen.

Das Medianseptum des Halsregioncöloms (*Msp* der Figuren<sup>2)</sup>) heftet sich vorn an die dorsale Fläche der Notochorda und oberhalb ihrer Spitze direkt an das 1. Querseptum (*Msp* Fig. 7, Taf. 28), hinten an die dorsale Körperwand und an Oesophagus- und Mundraumwände. Auf den Schnitten ist sie als eine ziemlich dicke Linie leicht erkennbar und verläuft fast geradlinig; selten ist sie ganz schwach gerunzelt.

Das Halsregioncölo m bildet, wie erwähnt, Fortsätze in die Lophophorarme und in die Seitenlippen. Die erstern (*Lac* Fig. 10, Taf. 28) werden bei der Betrachtung des Lophophors behandelt werden. Die Fortsetzungen in die Seitenlippen (*Slc* Fig. 5—11, Taf. 27; Fig. 2, 3, 4, 7, 10, Taf. 28; Fig. 1—4, Taf. 29; Fig. 2 u. 3, Taf. 32; Fig. 10, Taf. 34) erscheinen als 2 Blindtaschen, die bis zu den beiden Hinterenden der Seitenlippen längs der Kiemenrinnen verlaufen. Die Kiemenrinnen, die längs der beiden Hälften der Halsregioncölome verlaufen, dringen ziemlich tief in das Cölo m ein, so daß die Umrisse jeder Cölo mhälfte, besonders aber ihre Fortsetzungen in die Seiten-

1) *Hc* Fig. 5, 6, 14, 15, 18, 19, Taf. 26; Fig. 2—4, Taf. 27; Fig. 1, 6, 11, Taf. 28; Fig. 3, 8—9, 12—14, Taf. 29; Fig. 1, 5—8, 11, 14, 15, 18, Taf. 30.

2) *Msp* Fig. 5, 6, 14, 15, Taf. 26; Fig. 2—4, Taf. 27; Fig. 7, 10 u. 11, Taf. 28; Fig. 8—9, 12—13, Taf. 29; Fig. 2, 4—5, 8, 11, 12, 14—17, Taf. 30.

lippen (*Slc* Fig. 5—8, Taf. 27) im Querschnitt wie Halbkreise aussehen, die die Kiemenrinnen von innen umfassen. Hinter dem Mundspalt erscheinen die beiden Fortsetzungen in die Seitenlippen nur als einfache rohrförmige Blindtaschen (*Slc* Fig. 1, Taf. 29), die bei der Berührungsstelle der beiden Seitenlippen endigen, ohne miteinander in Berührung zu kommen. Es bildet sich bei *Rhabdopleura* kein ventrales Mesenterium im Halsregioncöloim. Von der ventralen Körperfläche sieht das eigentliche Halsregioncöloim also hufeisenförmig aus.

Zwischen all den Partien des Halsregioncöloims kann man keine scharfe Grenze ziehen. Seine innere Fläche ist in der hintern Partie des Halsregioncöloims, beim Ausgang der Fortsetzungen in die Seitenlippen, sehr stark gefaltet (*r. Hc* Fig. 3, Taf. 27). An den übrigen Stellen ist die Faltung ziemlich schwach oder fehlt sogar vollständig. Da die beiden Seitenlippen stets asymmetrisch entwickelt und nicht gleich groß sind, sind auch die beiden Blindtaschen verschieden stark entwickelt: die rechte Blindtasche (*r. Slc* Fig. 9, Taf. 27) ist breiter und länger als die linke.

Das Peritonealepithel des Halsregioncöloims ist außerordentlich stark entwickelt. Ganz flaches, niedriges Peritonealepithel fehlt vollständig: alle Zellen schicken zahlreiche protoplasmatische Fortsätze ins Innere aus, wo stets noch eine Anzahl von verzweigten, stern- oder spindelförmigen Zellen frei im Cöloimraum liegt (s. Fig. 2 bis 10, Taf. 27; Fig. 2—3, Taf. 29; Fig. 11, Taf. 30 etc.). Diese sind in verschiedenen Tieren in verschiedener Zahl vorhanden, seltner vereinzelt, häufiger zu Haufen von verschiedener Größe vereinigt. Diese Verbindungen der Zellen miteinander bilden sich durch die Vereinigung der protoplasmatischen Fortsätze in ein ununterbrochenes Netzwerk. Man sieht an vielen Tieren sogar kein freies Cöloim in der Halsregion, abgesehen von dem des Lophophors, sondern nur eine Masse verzweigter Zellen. Manchmal liegen diese so dicht nebeneinander, daß zwischen ihnen auch deren Grenzen gut zu erkennen sind. Ein solcher Fall ist auf Fig. 11, Taf. 28 dargestellt, wo nur ein sehr kleiner, freier Hohlraum (*Hc*) übrig geblieben ist. Solche Bilder haben RAY LANKESTER zu der Vermutung geführt, daß im Körper von *Rhabdopleura* um die Mundöffnung und im Lophophor ein „skeletogenes“ oder knorpelähnliches Gewebe vorhanden ist. Dieses Gewebe bezeichnet er in folgender Weise (12. p. 11): „I was not able to detect any definite cell structure in the skeletal tissue, but it has a refringency indicating a certain density, and presents

small twisted filaments and particles within its substance at intervals. It resists the action of weak acids and alcalies."

Eine ähnliche „skeleton axis“ findet er in dem kontraktilem Stiel (!). In Wirklichkeit ist das nichts anderes als ein Aggregat von mehr oder weniger stark miteinander verflochtenen und frei gewordenen Peritonealepithelzellen, die SPENGLER (Monographie der Enteropneusten, p. 660) für *Balanoglossus* als „Lymphzellen“ bezeichnet.

Nach Einwirkung von Kalilauge oder bei Maceration durch Zerklopfung wird der ganze Körper von *Rhabdopleura* sehr schnell zerstört; etwas widerstandsfähiger bleibt nur die Basalmembran des Lophophors, der proximalen Partie des Stiels und der Notochorda (Fig. 9, Taf. 30). Von einem besondern Knorpelgewebe kann bei *Rhabdopleura* keine Rede sein. Die erwähnte Basalmembran ist auch teilweise in der vordern Partie des Halsregioncöloms zu erkennen, in der hintern und in den Seitenlippencölomen jedoch nicht. Abgesehen von diesen in den Cölomraum eingewanderten verzweigten Peritonealepithelzellen sind noch besondere frei schwimmende Körper darin vorhanden, aber in ziemlich geringer Zahl sind und nicht bei allen Tieren. Sie sehen wie kuglige, blasige Gebilde oder Platten von bräunlich matter Farbe aus, in deren Zentrum der sich stärker färbende Kern als dunkler Punkt zu sehen ist (Fig. 12, Taf. 28). Ähnliche Gebilde sind viel zahlreicher bei *Cephalodiscus* vorhanden. In den stark von frei gewordenen Zellen gefüllten Halsregioncölomen liegen diese Gebilde auch zwischen den protoplasmatischen Fortsätzen in den Zwischenräumen der Peritonealepithelzellen (fz Fig. 2, Taf. 29; Fig. 11, Taf. 30).

Die Muskelfibrillen verlaufen nur längs der innern Fläche des Cöloms in dessen Peritonealepithel. Bei einigen Tieren kann man eine breite Schicht von Muskelfibrillen in der vordern Partie des Cöloms unterhalb des Peritonealepithels erkennen (*Hr. M* Fig. 5 u. *Sl. M* Fig. 8, Taf. 27; Fig. 12, Taf. 29, Fig. 5 u. 8, Taf. 30).

c) Das Cölom des Rumpfs (Fig. 9, Taf. 31 und *Rc* der Figuren<sup>1)</sup>) ist ebenfalls paarig. Es ist fast vollständig durch den Darmkanal, bei geschlechtsreifen Tieren auch durch die Gonaden gefüllt, so daß es auf den Schnitten größtenteils nur wie eine An-

1) *Rc* Fig. 10, Taf. 27; Fig. 3, 4, 7, Taf. 28; Fig. 1—6 u. 14, Taf. 29; Fig. 4, 5, 7, 13, 15—18, Taf. 31; Fig. 2, 3, 9, 10, 13, Taf. 32.

zahl schmaler Räume zwischen den Darm- oder Gonadenpartien aussieht (z. B. *Re* Fig. 4 u. 5, Taf. 31). Nur in den Knospen, wo noch kein Darm entwickelt ist, bildet es einen breiten Raum, der durch das Medianseptum in zwei Hälften geteilt ist. Der Darmkanal liegt in dem Medianseptum so, daß es in ein dorsales (*d. Mes* Fig. 4, Taf. 28; Fig. 2—4, Taf. 29; Fig. 18, Taf. 31; Fig. 2, 3, Taf. 32) und ein ventrales Mesenterium zerfällt (*v. Mes* Fig. 9 u. 18, Taf. 31; Fig. 12, Taf. 32), von denen das letztere in die Fortsetzung des Rumpfcölooms in den kontraktile Stiel übergeht (*Ls* Fig. 5 u. 9, Taf. 31, Fig. 5, 6, 12, Taf. 32). Wegen der starken Entwicklung des Magens, der oft mit allen Körperwänden und mit Enddarm und Mitteldarm in Berührung steht (z. B. Fig. 4, Taf. 31), ist das dorsale Mesenterium nur zwischen der dorsalen Oesophaguswand und Enddarm oder Körperwand gut zu erkennen. Das ventrale Mesenterium ist auch oft nur in der Höhe der Ausgangsstelle des kontraktile Stiels erkennbar.

Im Gegensatz zum Kopfschild- und besonders zum Halsregioncöloom ist das Peritonealepithel des Rumpfcölooms sehr flach. Es liegt gewöhnlich als ein plattes und dünnes Netzwerk auf der innern Fläche der Rumpfwände (*Pep* Fig. 3, Taf. 30). Nur längs der ventralen Rumpfwand in der Höhe der Ausgangsstelle des kontraktile Stiels sind manchmal die in den Cöloomraum gerichteten Fortsätze der Peritonealepithelzellen vorhanden (*Pep* Fig. 9 u. 10, Taf. 32).

## VII. Der Lophophor.

Der Lophophor (*L* Fig. 4, 5, Taf. 25) besteht bei *Rhabdopleura* aus 2 ziemlich dicken Armen, die aus der dorsalen Wand der Halsregion hinter dem Kopfschild entspringen und je 2 Reihen ventraler Tentakel tragen. Seine Länge ist sehr verschieden; bei vielen Tieren erreicht er die Gesamtlänge des eigentlichen Tierkörpers von der vordern Spitze des Kopfschilds bis zum Hinterende des Rumpfs. Auf den Querschnitten liegen die Ausgangsstellen der Lophophorarme unmittelbar hinter dem 1. Querseptum des Körpers (*La* Fig. 7, Taf. 28; *r. Lac* Fig. 5, Taf. 26).

a) Der Bau der Lophophorarme (*La* der Figuren<sup>1)</sup>). Jeder Arm sieht wie ein abgerundetes und ziemlich gleich dickes

1) *La* Fig. 3, 8, 9, Taf. 25; Fig. 2—4, 7, 10—13, 16, Taf. 26; Fig. 1, Taf. 27; Fig. 7—9, Taf. 28; Fig. 1, Taf. 29; Fig. 1, 2, 19—20, Taf. 30; Fig. 8, Taf. 31.

Rohr aus, das nur gegen die Spitze hin etwas dünner wird. An den zurückgezogenen Tieren liegen sie dicht nebeneinander und so, daß ihre ventrale mit den Tentakeln versehene Fläche gegen die freie Wand des Wohnrohrs gerichtet ist (*L* Fig. 4, Taf. 25). In den ausgestreckten Tieren liegen die Arme frei außerhalb der Wohnröhre und biegen sich beiderseits halbkreisförmig nach hinten (*La* Fig. 3, Taf. 25). Die Arme haben im Querschnitt gewöhnlich einen ungefähr kreisförmigen oder nur schwach ventralwärts abgeplatteten Umriß. Viel seltner sind sie stark dorsoventral abgeplattet (*r. La* u. *l. La* Fig. 12, Taf. 26). Die in Fig. 11 u. 13, Taf. 26 dargestellten Querschnitte durch den Lophophor zeigen die anormalen Fälle der Lage der Arme in den Wohnrohrraum bei zurückgezogenen Tieren, wo sie etwas gedreht sind, so daß die Tentakel nicht ventralwärts, sondern seitlich (Fig. 13) oder sogar gegeneinander (Fig. 11) gerichtet sind.

Auf den Querschnitten durch die Lophophorarme kann man eine dorsale, abgerundete Wand (*d. Law* Fig. 3 u. 10, Taf. 26), die beiden seitlichen, oft ziemlich dünnen Wände (*r. Law* u. *l. Law*) und eine ventrale (*v. Law*) erkennen, aus deren beiden seitlichen Randpartien die Tentakel (*T*) entspringen. Sie ist median ziemlich angeschwollen, so daß man bei vielen Tieren eine Art ventraler Längsfalte zwischen den Tentakelreihen unterscheiden kann (*Lft*), die besonders in der distalen Partie der Arme entwickelt ist.

Die dorsale Lophophorarmwand läßt auf den Schnitten manchmal in der distalen Partie der Arme eine schwache innere mediane Längsverdickung erkennen (*Vd'* u. *Vd* Fig. 3, 4 u. 17, Taf. 26). Die innere Fläche der Armwände ist oft schwach gefaltet. Wenn dies der Fall ist, zeigt sich die Faltung am meisten in der proximalen Partie des Lophophors und gewöhnlich nur auf der dorsalen Lophophorarmwand. Ihre Dicke variiert zwischen 12 und 15  $\mu$ . Die dünnsten Seitenwände erreichen nur 6–8  $\mu$ , die Längsfalte der ventralen Wand dagegen hat oft mehr als 20  $\mu$  Dicke.

An der Oberfläche der Arme ist stets eine schwache Faltung oder Runzlung erkennbar (*l. La* Fig. 8, Taf. 25). Da man den Lophophor als hohle Ausstülpung der Halsregionwand betrachten kann, ähnelt der histologische Bau der Lophophorwände dem der Halsregion. Sie besteht aus dem Wimperepithel, dessen Kerne in der Ventralfalte und in der dorsalen Wand mehrschichtig, in den dünnern Seitenwänden oft einschichtig angeordnet sind. Die Grenzen zwischen den Epithelzellen sind nur an wenigen Stellen, besonders in den

Seitenwänden erkennbar. Im Epithel der Wände sind zahlreiche Vacuolen, Zwischenräume, Drüsenzellen, die denen der Kopfschildränder ähnlich sind, und Pigmentflecken vorhanden. Die Bewimperung ist am meisten an der ventralen Wand (und an den Tentakeln) entwickelt. Nervenstränge, die weiterhin genauer betrachtet werden sollen, verlaufen in den tiefern Schichten der Armwände. Die Basalmembran oder Stützsubstanz des Lophophors ist an Schnitten durch den Lophophor nur als feine Linie zwischen Peritonealepithel und äußerer Epithelschicht sichtbar. Sie färbt sich wenig und kann bei der Maceration der Tiere leicht isoliert werden. Die Stützsubstanz bildet in den Lophophorarmen ein dünnwandiges, geschlossenes Rohr mit einer entsprechenden Zahl von Blindtaschen in den Tentakeln. Sie stellt wahrscheinlich eine basale Ausscheidung der Peritonealepithelzellen der Lophophorarmcölome dar. An sich zersetzenden Exemplaren von *Rhabdopleura* kann sich die Basalmembran des Lophophors noch längere Zeit erhalten. In den Wohnröhren, wo sonst fast gar keine Reste der abgestorbenen Tiere mehr vorhanden sind, sind solche Bruchstücke der Basalmembran des Lophophors stets erhalten. Sie widerstehen der Maceration am längsten von allen Körperteilen (*Bm* Fig. 9, Taf. 30).

Zwischen den Peritonealepithelzellen der Lophophorarmcölome treten noch die Muskelfibrillen auf, die sich in einem Längsmuskelstrang (Lophophorarmmuskulatur) verbinden, der längs der dorsalen Armwand verläuft.

Das Peritonealepithel, das eine dünne Schicht bildet, ähnelt dem der Halsregion; es besteht aus verzweigten Zellen, die zahlreiche protoplasmatische Fortsätze in den Cölomraum entsenden. Diese sowie die in den Cölomraum gänzlich eingewanderten Zellen gehen gewöhnlich dorsoventral durch das Lophophorarmcölom senkrecht zu dessen beiden Wänden (*Pep* Fig. 3, 16, 17, Taf. 26).

b) Der Bau der Tentakel (*T* der Figuren<sup>1)</sup>). Die Tentakel, die hohle rohrförmige Blindtaschen der Lophophorarme darstellen, entspringen aus den beiden Seiten der ventralen Lophophorarmwand vollständig unabhängig voneinander. Obwohl sie mit ihren Ausgangsstellen dicht nebeneinander liegen, kann man stets einen schmalen Zwischenraum zwischen ihnen erkennen (*Zr* Fig. 7, Taf. 26; Fig. 7,

1) *T* Fig. 3, 8 u. 9, Taf. 25; Fig. 1—7, 10—13, 16 u. 17, Taf. 26; Fig. 1 u. 2, Taf. 27; Fig. 7, 8, 9, Taf. 28.

Taf. 28); es fehlt hier die Bildung einer besondern Verbindungs-  
membran, wie das z. B. bei *Cristatella* der Fall ist.

In jeder Reihe sind je nach der Länge des Lophophors ca. 15 bis ca. 25 Tentakel vorhanden. Ihre mittlere Zahl für ein Tier nähert sich dem Hundert. Die Länge der Tentakel ist ungleich. Die von der proximalen Partie der Lophophorarme entspringenden sind kürzer als die von der distalen ausgehenden, die manchmal doppelt so lang sind.

Jeder Tentakel stellt ein einseitig geschlossenes Rohr dar (*T* Fig. 7, 9 u. 10, Taf. 26), ist aber nicht immer kreisrund im Querschnitt, sondern oft polygonal. Der Durchmesser aller Tentakel ist in ihrer ganzen Länge derselbe.

Da die Tentakel einfache Ausstülpungen der Arme darstellen, ist ihr histologischer Bau mit dem der Arme identisch: im Querschnitt (Fig. 9, Taf. 26) kann man die äußere Epithelschicht (*Epx*), die Stützsubstanz (*Bm*), das Peritonealepithel (*Pep*) und das schmale Lumen des Tentakelcöloms (*Tc*) erkennen. Die Bewimperung ist auf den Tentakeln sehr stark entwickelt. Es fehlen nur die Nerven, die wahrscheinlich nur zu fein sind, um unterschieden werden zu können.

Sehr selten treten bei *Rhabdopleura* noch solche Tentakel auf, die nicht von der ventralen Lophophorarmwand, sondern direkt von den Seitenlippen, beiderseits von der Basis der Lophophorarme entspringen. Solche „Nebententakel“ (*T* Fig. 1 u. 2, Taf. 27), deren Bau mit dem des Lophophors identisch ist, stellen unabhängig von den Lophophorarmen gebildete dorsale Ausstülpungen der Halsregionwand dar.

### VIII. Der Darmkanal.

Der Darmkanal ist bei *Rhabdopleura* V-förmig gebogen und in seinem Verlauf dem der Bryozoen, der Sipunculiden oder der *Phoronis* ähnlich (Fig. 1 u. 2, Taf. 31). Er differenziert sich in Oesophagus (*Oe* der Figuren), Magen (*Mg*), Mitteldarm (*Md*) und Enddarm (*Ed*); dazu kommt noch die erwähnte Notochorda (*Nt*) und die Kiemenrinnen, die mit dem Oesophagus in Verbindung stehen. Der Verlauf des Darmkanals hängt von der allgemeinen Form des Rumpfs ab. Bei Weibchen und bei sterilen Exemplaren mit kurzem, eiförmigem Rumpf geht der Mitteldarm aus der ventralen Wand des hintern Magenendes sofort direkt nach vorn in die aufsteigende Partie der Darmschlinge (Fig. 1, Taf. 31). Bei den

Männchen, besonders aber bei solchen, die einen weiterhin beschriebenen doppelten Hodensack besitzen (Fig. 10 u. 11, Taf. 31), und bei den sterilen Tieren mit verlängertem, spindelförmigem Rumpf geht der Mitteldarm aus dem Magen zuerst längs der ventralen Rumpfwand weiter nach hinten bis zur hintersten Spitze des Rumpfs und biegt sich erst dann nach vorn, um sich längs der dorsalen Rumpfwand bis zum After als aufsteigende Partie der Darmschlinge aufzurichten (Fig. 2, Taf. 31). Man sieht keine besondere äußere Darmhülle, die Darmzellen stoßen nach außen unmittelbar an das Peritonealepithel der Cölome.

### 1. Die Kiemenrinnen.

Zwischen den Seitenlippen und den seitlichen Wänden des Kopfschilds erstreckt sich jederseits eine rinnenförmige Vertiefung, die in die Mundspalte übergeht. Ich bezeichne diese Rinnen als Kiemenrinnen. Nach vorn erstrecken sie sich bis zur Basis der Lophophorarme (*Kr* Fig. 8, Taf. 28, teilweise auch bei Fig. 8, Taf. 25). Da die Ränder des Kopfschilds in den zurückgezogenen Tieren den Seitenlippen dicht anliegen, kann man diese Rinnen unmittelbar nur an ausgestreckten Tieren beobachten, wo sie als seitliche Längsrinnen erscheinen, die den Verbindungsstiel des Kopfschilds mit dem übrigen Körper umzingeln (*Kr* Fig. 9, Taf. 28).

Auf den Querschnitten sehen die Rinnen wie tiefe Einstülpungen der Körperwand in das Halsregioncölom hinein aus, die sich sehr scharf von den benachbarten Stellen der Körperwand unterscheiden (*r. Kr* u. *l. Kr* Fig. 2—9, Taf. 27; Fig. 1—3, Taf. 28; auch teilweise Fig. 8, 12, Taf. 29; Fig. 5—7, 11, Taf. 30).

Ihre Tiefe ist nach hinten, vor dem Übergang in den Mundspalt, bedeutender als neben den Lophophorarmen. Doch kann man an vielen Stellen, neben sehr schmalen und tiefen Rinnen (*l. Kr* Fig. 2 bis 4, Taf. 27) auch breite und ziemlich offene Rinnen (*r. Kr*) erkennen, auf deren innerer Fläche noch sekundäre Längsfalten vorhanden sind.

Besonders tief und eng sehen auf den Querschnitten die Rinnen der sterilen Tiere aus, die auf Fig. 1—4, Taf. 28 wiedergegeben sind. Hier sind sie auch sehr ungleich entwickelt. Man kann eine breite und sehr tief in den Körper eindringende rechte Rinne (*r. Kr*) erkennen; die linke (*l. Kr*) dagegen ist sehr schmal und wenig entwickelt. Wegen der asymmetrischen Entwicklung der Seitenlippen

an allen Tieren überhaupt ist die rechte Rinne stets etwas stärker entwickelt als die linke.

Auf den Querschnitten durch das Tier sehen die Kiemenrinnen wie eine Schicht sehr hoher, zylindrischer Wimperepithelzellen aus, die senkrecht zur äußern Körperfläche verlaufen. In den genau quer getroffenen Schnitten sind die Zellkerne in einer Schicht angeordnet (*l. Kr* Fig. 2, 3, 6, 7, Taf. 27; Fig. 2 u. 3, Taf. 28). Das Protoplasma der Zellen ist schwach färbbar, feinkörnig und läßt selten die Vacuolen sich entwickeln. Die Grenzen zwischen den Zellen sind oft leicht zu erkennen. Die Wimpern, die sehr oft abgebrochen sind, sind sehr lang. Gegen die Ränder nehmen die Zellen beiderseits sehr rasch an Höhe ab, so daß die seitlichen Grenzen der Rinnen, besonders gegen die Seitenwände des Kopfschildes, ziemlich scharf sind (*l. Kr* u. *Ksr* Fig. 2 u. 3, Taf. 27). Die benachbarten Stellen der Körperwände unterscheiden sich sehr stark von den Kiemenrinnen auch durch die unregelmäßige mehrschichtige Anordnung der Kerne und das Vorhandensein zahlreicher Vacuolen.

Vor den Ausgangsstellen der Lophophorarme verlieren sich die Kiemenrinnen ohne scharfe Grenzen in der Körperwand. In der Höhe der vordern Partie des Mundspalts verlaufen sie dieser parallel (*r. Kr*, *l. Kr* u. *Ms* Fig. 7, Taf. 27; Fig. 2, Taf. 28), von der sie durch hohe Mundränder (*Mr*) getrennt sind. In der Höhe der mittlern Partie der Mundspalte gehen sie in die innere Fläche der dorsalen Oesophaguswand über (*r. Kr* u. *l. Kr* Fig. 8 u. 9, Taf. 27; Fig. 2—4, Taf. 28; Fig. 2, Taf. 29), wo sie bis zu dessen hinterster Partie als 2 parallele Rinnen verfolgt werden können (*Oer* Fig. 10, Taf. 27; Fig. 3—5, 7, Taf. 29). Jede Kiemenrinne besteht also aus einer vordern, äußern Partie oder der eigentlichen Kiemenrinne (*Kr* der Figg.) und aus einer hintern, innern oder Oesophagusrinne (*Oer* der Figg.).

An Fig. 5, Taf. 28 ist ein anormaler Fall des Übergangs nur einer linken Kiemenrinne in den Mundraum (*Mrm*) dargestellt; die rechte Kiemenrinne (*r. Kr*) ist durch die hintere Fortsetzung der Oberlippe (*Ol*) vollständig von derselben getrennt.

Die Kiemenrinnen stellen also die Verbindungsstellen zwischen der bewimperten Ventralwand der Lophophorarme und deren Tentakel und dem Mundspalt dar. Wie weiter erwähnt wird, läßt der Vergleich solcher offener Rinnen mit den Kiemenspalten von *Cephalodiscus* und mit dessen „Pleurochorden“ vermuten, daß Kiemenrinnen

die primitivste Form der echten Kiemenspalten bei höhern Tierformen darstellen.

## 2. Der Oesophagus und die Mundhöhle.

Die Mundspalte von *Rhabdopleura* liegt gewöhnlich, wie erwähnt, linksseitig (*Ms* Fig. 8—10, Taf. 28). Sie ist in den zurückgezogenen Individuen vollständig durch die hintere Kopfschildpartie bedeckt. Von der hintern Kopfschildwand ist ihre vorderste Partie durch eine schwache und schmale Verdickung der Körperwand, die sog. Oberlippe, getrennt (*Ol* Fig. 7 u. 9, Taf. 28; Fig. 4 u. 18, Taf. 30). Man kann an jeder Mundspalte eine schmale vordere und eine mehr erweiterte hintere Partie unterscheiden. Aussehen und Verlauf der Mundspalte ist bei verschiedenen Individuen verschieden. Bei den meisten sterilen Tieren und bei allen von mir beobachteten geschlechtsreifen sieht die vorderste Partie des Mundspalts nur wie eine ziemlich tiefe und schmale Längsrinne in der ventralen Halsregionwand aus, deren innere Wand der dorsalen Körperwand dicht anliegt. Eine Fortsetzung des innern Raums der vordern Partie der Mundspalte nach vorn in die Oberlippe bildet eine kurze vordere Blindtasche der Mundhöhle (*Bdt* Fig. 5 u. 6, Taf. 27; Fig. 7, Taf. 28; Fig. 4, Taf. 30).

Auf einer Serie von Querschnitten durch die Halsregion, die von vorn nach hinten gehen (Fig. 2—10, Taf. 27), sieht man also zuerst die Oberlippe, die sich als eine breite Zellenmasse quer durch die ganze Körperbreite bis zur dorsalen Körperwand erstreckt und die beiden Fortsetzungen des Halsregioncöloms in die Seitenlippen voneinander trennt (*Ol*, *r. Slc* u. *l. Slc* Fig. 5).

Auf Fig. 6 ist der nächste Schnitt dargestellt, wo die erwähnte vordere Blindtasche der Mundhöhle in der Oberlippe deutlich hervortritt (*Bdt*).

Der nächste Schnitt, der in Fig. 7 wiedergegeben ist, geht schon in der Höhe der vordersten Partie des Mundspalts (*Ms*), die durch die schmalen und hohen Mundränder (*r. Mr*, *l. Mr*) von den parallel damit verlaufenden Kiemenrinnen (*r. Kr* u. *l. Kr*) getrennt ist.

Weiter nach hinten erweitert sich die Mundspalte (Fig. 8); in deren Mittelpartie, nach dem Abschluß der erwähnten Mundränder, die weiterhin nur als schwach entwickelte Längsfalten der innern Fläche der Mundhöhle bei einigen Tieren erkennbar sind (*Mr*), gehen die Kiemenrinnen in die dorsale Wand der Mundhöhle über; die Mundränder sind dann durch Seitenlippen (*r. Sl* u. *l. Sl*) dargestellt.

Durch die Berührung der beiden Seitenlippen miteinander (Fig. 9, *r. Sl. l. Sl*) wird die in ihrer hintern Partie weite und kreisförmige Mundöffnung (*Ms*) abgeschlossen (s. auch Fig. 2 u. 3, Taf. 29).

Zwischen den beiden Mundrändern in der Höhe der hintersten Partie der Mundspalte ist bei den meisten Tieren eine besondere Längsfalte der dorsalen Mundraumwand, die sog. Epibranchialfalte, erkennbar (*Epf* Fig. 8, 9 u. 10, Taf. 27<sup>1</sup>). Diese ist sehr stark färbbar, besonders an ihrer Oberfläche, und kann auf mehreren Querschnitten sichtbar werden. Ihre Länge erreicht ca. 20  $\mu$ .

Auf Fig. 8, Taf. 27 deckt die stärker entwickelte rechte Seitenlippe (*r. Sl*) von der ventralen Körperseite die rechte Kiemenrinne (*r. Kr*) und die Epibranchialfalte (*Epf*). Auf Fig. 9 stehen die beiden Seitenlippen schon in Berührung miteinander, so daß die beiden Kiemenrinnen, die Epibranchialfalte und die hier erkennbaren Fortsetzungen der Mundränder, die längs der Epibranchialfalte verlaufen (*Mr*), sich auf der dorsalen Wand des sich bildenden Oesophagusrohrs befinden.

Von der Oberlippe bis zur hintern Partie der Epibranchialfalte berührt die dorsale Wand des Mundraums, die ziemlich dick ist, die dorsale Körperwand (*Mrw* Fig. 5—8, Taf. 27; Fig. 1—3, Taf. 28; Fig. 4, Taf. 30). Nur in der Höhe der Epibranchialfalte oder des hintern Abschlusses der Mundspalte treten auf den Querschnitten auch die vordersten Partien der Rumpfcölome hervor (*Rc* Fig. 10, Taf. 27; Fig. 3, Taf. 28; Fig. 10 u. 14, Taf. 29).

Die sterilen Tiere haben manchmal ein anderes Aussehen der Mundspalte, die nur eine schwache Absonderung in die beiden Partien — die vordere und die hintere — erkennen läßt. Solche Mundspalten werden durch den Mangel von Epibranchialfalten charakterisiert (Fig. 2—4, Taf. 28). Statt ihrer ist nur eine Depression der dorsalen Mundraumwand sichtbar (*Mrw*).

Histologisch bestehen Oberlippe, beide Mundränder, Epibranchialfalte etc. aus Epithelzellen, deren Kerne mehrschichtig angeordnet sind und deren Protoplasma oft schwach färbbar ist, abgesehen von der äußern Schicht der Epibranchialfalte. Es sind auch sehr zahlreiche Vacuolen, seltner Pigmentflecken im Epithel erkennbar.

Der Oesophagus (*Oe* Fig. 1 u. 2, Taf. 31 etc.<sup>2</sup>) stellt ein

1) s. auch *Epf* Fig. 7 u. 8, Taf. 28; Fig. 2 u. 3, Taf. 29; Fig. 4, Taf. 30.

2) *Oe* Fig. 4, 8, 9, Taf. 25; Fig. 10 u. 11, Taf. 27; Fig. 7 u. 9,

gerades oder schwach gebogenes Rohr dar, das schief von vorn, ventral nach hinten, dorsal zieht, stets näher der ventralen Körperwand als der dorsalen. Seine ventrale Wand kann nach hinten eine Strecke weit mit der ventralen Rumpfwand in direkter Berührung stehen.

Die Oberfläche des Oesophagus ist schwach gerunzelt und läßt nur wenige Falten erkennen. Seine innere Fläche dagegen ist sehr stark gefaltet und gerunzelt, so daß man eine Anzahl tiefer Einsenkungen, eine Art Blindtaschen, daran erkennen kann (17 Fig. 3—5, Taf. 29). Solche Vertiefungen verlaufen gewöhnlich schief, so daß sie auf den Schnitten durch den Oesophagus, wo nur ihre distalen Partien getroffen sind, wie besondere Räume innerhalb der Oesophaguswand aussehen (Bdt Fig. 2—4. Taf. 29).

Die Wände des Oesophagus sind ziemlich dick und bestehen aus hohen Epithelzellen, deren Kerne stets mehrschichtig angeordnet sind. Vacuolen oder Zwischenräume sind in den Oesophaguswänden selten vorhanden. Wenn sie da sind, treten sie, abgesehen von den Fortsetzungen der äußern Kiemenrinnen, nur gegen die Peripherie der Wände hin hervor. Pigmentflecken dagegen sind sehr zahlreich und sehen wie lange, quer zur Wandbreite verlaufende Streifen aus.

Zwischen allen Vertiefungen und Falten der innern Oesophagusfläche sind die Fortsetzungen der äußern Kiemenrinne sehr leicht unterscheidbar als 2 ziemlich tiefe Längsrinnen der dorsalen Oesophaguswand (innere Kiemenrinnen, *r. Oer* u. *l. Oer* Fig. 10, Taf. 27; Fig. 3—5 u. 7, Taf. 29). Diese bestehen im Gegensatz zu allen andern Falten des Oesophagus aus einer Schicht hoher, schmaler Wimperepithelzellen mit regelmäßig einschichtig angeordneten Kernen. Auch Vacuolen sind nicht selten in diesen Rinne, doch gehen sie gewöhnlich durch die ganze Dicke bis zur innern Fläche des Oesophagusraums (z. B. *l. Oer* Fig. 4, Taf. 29). Die starke Vacuolisierung dieser Längsrinnen allein im Oesophagus ähnelt dem Bau der 2 Längsrinnen des Oesophagus bei *Cephalodiscus*, die mit den Kiemenspalten in Verbindung stehen. Daß diese Rinne keine Analogie mit den Anlagen der *Chorda dorsalis* der Chordaten haben, wie MASTERMAN vermutete, habe ich schon in meinen vorläufigen Berichten mehrfach erwähnt [SHEPOTIEFF (25, 28)].

Die innern Kiemenrinnen verlaufen bis zur distalen Partie des

---

Taf. 28; Fig. 3—7, Taf. 29; Fig. 4 u. 18, Taf. 30; Fig. 1, 2, 8, 9, 10, Taf. 31; Fig. 2, 9 u. 10, Taf. 32.

Oesophagus, wo sie ihre regelmäßige Kernanordnung und Vacuolierung verlieren und denselben Bau bekommen wie die übrigen Rinnen der Oesophaguswände (*Oer* Fig. 5, Taf. 29).

Der Oesophagus ist distal durch eine tiefe Verengung von dem Magen getrennt, die schief von vorn dorsal nach hinten ventral verläuft; die Verbindung des Lumens des Oesophagus mit dem Magenumen vollzieht sich nicht durch die vorderste Spitze des Magens, sondern durch die ventrale Wand der vordern Magenhälfte.

### 3. Die Notochorda.

An der Verbindungsstelle des Medianseptums des Halsregioncöloms mit dem 1. Querseptum des Körpers verläuft längs dessen dorsaler Fläche von der Oberlippe nach vorn ein feiner Zellenstrang oder die Notochorda (*Nt* der Figuren<sup>1)</sup>), die zuerst von FOWLER (14, 15) entdeckt worden ist.

Auf den Querschnitten sieht ihre proximale Partie kreisförmig (*Nt* Fig. 11, Taf. 30), die distale mehr dreieckig aus (Fig. 14 u. 15, Taf. 30). Sie verläuft fast geradlinig nach vorn und nur bei einigen Exemplaren, wo das 1. Querseptum in der Mitte nach vorn angeschwollen ist, erscheint ihre Spitze nach hinten dorsalwärts gebogen. Obwohl die Vorderspitze der Notochorda manchmal sehr nahe an die dorsale Körperwand herantritt, ist eine direkte Berührung damit nie vorhanden. Ein Zwischenraum kann stets beobachtet werden (z. B. *q*<sup>1</sup> Fig. 4, Taf. 30).

Die meisten Tiere haben eine solide Notochorda (z. B. *Nt* Fig. 10 u. 11, Taf. 30); nur bei wenigen kann man auch einen Axialkanal in ihrer proximalen Partie erkennen (*Ax* Fig. 5, Taf. 30), der eine direkte Fortsetzung der Blindtasche des Mundraums in die Oberlippe nach vorn darstellt (*Ax* u. *Bdt* Fig. 4 u. 7, Taf. 30). Die vordere Partie war bei allen untersuchten Exemplaren stets solid und enthielt einen besondern, von FOWLER entdeckten Stützkörper („gelatinoid part of notochord“; *Sk* Fig. 3, Taf. 27; Fig. 4, 13—15, Taf. 30).

In der Notochorda ordnen sich die Zellen so an, daß auf dem Querschnitt gewöhnlich nur ein Kreis von nebeneinander liegenden Zellen zu sehen ist (*Nt* Fig. 4, Taf. 27; Fig. 5, 11 u. 12, Taf. 30).

1) *Nt* Fig. 6, 14 u. 15, Taf. 26; Fig. 3, 4, 11, Taf. 27; Fig. 7 u. 11, Taf. 28; Fig. 8, 9, 12, 13, Taf. 29; Fig. 1, 2, 4—6, 8, 10—15 u. 18, Taf. 30; Fig. 1, 2, 8, 9, Taf. 31.

Zwischen ihnen treten oft Vacuolen auf, so daß sich eine Art blasiger Struktur entwickelt (Fig. 12. Taf. 30). Die Zellen selbst sind etwa kuglig oder, wenn sie dicht zusammengedrängt sind, gegenseitig etwas abgeplattet. Ihre Grenzen treten gewöhnlich sehr scharf hervor (*Nt* Fig. 10 u. 11, Taf. 30). Die Vacuolisierung der Zellen geht in extremen Fällen bis zur Verdrängung des Protoplasmas auf einen äußerst feinen, nur in der Umgebung des wandständigen Kerns etwas stärkern Wandbelag. Auf den Schnitten durch die proximale Partie kann man seltner die Vacuolisierung erkennen; das Protoplasma der Zellen ist feinkörnig und schwach färbbar.

In der soliden Notochorda bilden die Zellen eine Schicht um ihre Längsachse. Die Kerne der Zellen sind einschichtig in einem Kreis auf den Querschnitten angeordnet; seltner ist ihre Lage unregelmäßiger.

Der Durchmesser der Notochorda übersteigt selten  $12\ \mu$  bei einer mittlern Länge von  $35\text{--}40\ \mu$ . Wegen so geringer Dimensionen kann man in nicht ganz gut erhaltenen Exemplaren den innern Bau der Notochorda schwer erkennen.

Bei einigen Tieren ist das Zentrum des Querschnitts durch die proximale Partie der Notochorda etwas stärker gefärbt als die Peripherie und weist schon auf die Anwesenheit des Axialkanals hin (*Nt* Fig. 8, Taf. 30).

Der Axialkanal selbst sieht auf den Querschnitten durch die hohle Notochorda wie ein scharf abgegrenzter Spaltraum aus, um den die Zellen als geschlossener Ring einschichtig herumliegen (*Ax* Fig. 5, Taf. 30). Gewöhnlich ist dann das Protoplasma der Zellen stärker färbbar als an den Stellen, wo dieser Kanal fehlt. Das Lumen des Kanals ist mit dunkler, färbbarer Masse gefüllt, die wahrscheinlich die Bruchstücke der Wimpern darstellt, da das ganze Lumen des Darmkanals, dessen vordere Blindtasche der Axialkanal der Notochorda darstellt, stark bewimpert ist. Der Kanal ist die direkte Fortsetzung der vordern Blindtasche der Mundhöhle in die Oberlippe weiter nach vorn und hört in der vordern Partie der Notochorda auf. Das distale Drittel der Gesamtlänge der Notochorda ist bei allen Tieren solid und enthält den erwähnten Stützkörper.

Der Stützkörper (*Sk* der Figuren<sup>1)</sup>) ist ein im Querschnitt

1) *Sk* Fig. 3 u. 11, Taf. 27; Fig. 7 u. 11, Taf. 28; Fig. 9, Taf. 29; Fig. 1, 2, 4, 13—15, Taf. 30.

ovales oder kreisförmiges Gebilde, das in der Längsrichtung etwas verlängert ist (Fig. 13, Taf. 30) und eine schmalere proximale Partie und eine erweiterte distale erkennen läßt. Die Länge des Körpers erreicht ca. 7  $\mu$ . Er färbt sich sehr stark (nur mit Boraxkarmin schwach), so daß er bei schwacher Vergrößerung wie ein dunkler Fleck innerhalb der Notochorda aussieht. Seine proximale Partie färbt sich, abgesehen von einer in der Mitte der basalen Hälfte befindlichen Stelle (*K* Fig. 13 u. 14, Taf. 30; auch Fig. 9, Taf. 29), schwächer als die distale, die ganz homogen aussieht. Den gesamten Stützkörper betrachte ich als Ausscheidungsprodukt einer einzigen Zelle, deren Kern noch in der proximalen Partie als stark gefärbter Punkt erscheint. Das ganze Gebilde ähnelt also nach seiner Entstehung einer Spongiennadel oder ähnlichen Gebilden. In ungefärbtem Zustand ist er ziemlich stark lichtbrechend. Dank dieser Eigenschaft kann man ihn an ganzen Tieren bei Totalansicht in deren Innern als ein kleines Kügelchen erkennen (*Sk* Fig. 8, Taf. 25).

Der ganze Körper liegt in der Spitze der Notochorda, ohne ihre Oberfläche zu berühren, von der er stets durch eine Schicht von Zellen getrennt ist. Diese Schicht ist gewöhnlich sehr stark vacuolisiert, so daß das Protoplasma der Zellen nur in Gestalt feiner Stränge vom Stützkörper zur Oberfläche der Notochorda verläuft (Fig. 14 u. 15, Taf. 30).

Die Notochorda ist auf den Schnitten sehr scharf von den übrigen Gebilden abgesondert. Sie ist mit einer feinen Membran umhüllt, die der Stützlamelle der Lophophorarme ähnlich ist (*Nth* Fig. 8, 10, 12, 14 u. 15, Taf. 30). Sie kann auch, wie diese, durch Maceration des Tiers isoliert werden (*Nth* Fig. 9, Taf. 30), sieht auf den Schnitten wie eine dünne schwarze Linie aus und stellt wahrscheinlich ein Ausscheidungsprodukt der Notochordazellen dar.

Eine bestimmte Grenze zwischen der Notochorda und der Oberlippe, aus der sie entspringt, fehlt vollständig (z. B. *Nt* u. *Mrio* Fig. 1, Taf. 28). Wie uns das Studium der Knospen zeigen wird, ist die Notochorda nichts anderes als die vordere Partie des endodermalen Urdarms der jungen Knospenstadien und entspricht dem Eicheldarm der Enteropneusten.

#### 4. Magen, Mitteldarm und Enddarm.

Der Magen ist bei *Rhabdopleura* das größte Organ und sieht wie ein weiter, ovaler Sack aus, der fast vollständig das Rumpf-

cöлом ausfüllt (*Mg* der Figuren<sup>1)</sup>). Bei vielen Tieren berührt sein Äquator fast alle Wände des Rumpfs (z. B. Fig. 4 u. 5, Taf. 31), so daß auf den Querschnitten das Rumpfcöлом manchmal kaum erkennbar ist oder nur als sehr feines Lumen zwischen den Enddarmrändern und der Magenwand erscheint.

Die Magenwand liegt dorsalwärts fast immer direkt an der ventralen Enddarmwand oder der Wand der aufsteigenden Partie des Mitteldarms. Diese ist darum fast immer stark dorsoventral abgeplattet.

Eine Partie des Magens ist nach vorn über die dorsale Wand der hintern Oesophagushälfte hinaus verlängert (*Mgw* Fig. 5, Taf. 29; *Mg* Fig. 6, Taf. 29). Wie erwähnt, tritt die Verbindung der beiden miteinander in der ventralen Wand der vordern Partie des Magens ein. Nach hinten geht der Magen allmählich in ein Zellenrohr, den Mitteldarm, über (*Md* Fig. 9, Taf. 32).

Die Wand des Magens (*Mgw* Fig. 4 u. 5, Taf. 31) besteht an allen Stellen aus einschichtigem Cylinderepithel, das aus Flimmerzellen aufgebaut ist. Die einzelnen Zellen sehen wie polygonale Säulen aus, die 3—10mal so lang sind wie breit und deren Gestalt durch das wechselnde Gefüge in der Verbindung mit den Nachbarzellen beeinflußt wird. Das Protoplasma der Zellen ist gleichmäßig gefärbt; es bildet gar keine Zwischenräume und Vacuolen und enthält große, blasenförmige, leicht erkennbare Kerne und sieht selbst feinkörnig aus. Die Wimpern sind im ganzen wenig gut erkennbar, in den Fällen jedoch, wo sie zu erkennen sind, ziemlich lang. Im Vergleich mit dem Oesophagus sind die Zellen des Magens sehr groß und breit und scharf voneinander zu unterscheiden. Nach innen ist gewöhnlich im Querschnitt das Lumen des Magens nicht gleich, doch ist die Innenfläche immerhin ziemlich regelmäßig, so daß die innere Faltung, wie dies bei dem Oesophagus der Fall ist, gewöhnlich fehlt. Nur in der vordern Partie des Magens entwickeln sich öfter als an den übrigen Stellen sehr ungleich hohe Magen­zellen, so daß eine innere Faltung eintritt (*Mg* Fig. 6, Taf. 29). In der Mitte des Magens bleibt immer ein breites Lumen erkennbar, wo oft noch die Reste von Nahrungskörpern (Schalen von Diatomeen, Radiolarienskelete, Bruchstücke von Chitinpanzern der Crustaceen-Larven) zu sehen sind.

1) *Mg* Fig. 9, Taf. 25; Fig. 6, Taf. 29; Fig. 1, 2, 4, 5 u. 9, 17 u. 18, Taf. 31; Fig. 9, 10, 12, 13, Taf. 32.

Der Mitteldarm (*Md* der Figuren <sup>1)</sup>) und der Enddarm (*Ed* <sup>1)</sup>) stellen ein schmales Zellenrohr mit engem Lumen dar, das, wo es nicht durch den Magen dorsoventral abgeplattet ist, im Querschnitt kreisförmig aussieht. Das ganze Rohr ist ca. halb so dick wie der Oesophagus. Sowohl seine äußere als auch innere Fläche ist fast überall glatt.

Der verschiedene Verlauf des Mitteldarms bei kurzen und bei länglichen Tieren (Fig. 1 u. 2, Taf. 31) hat keinen Einfluß auf deren inneren Bau. Der Mitteldarm besteht aus niedrigen, kubischen Wimperepithelzellen mit kugligen oder ovalen Kernen, die in der Regel einschichtig angeordnet sind. Sie sind jedoch kleiner als die der Magen­zellen. Die Bewimperung scheint gut entwickelt, und die Wimpern sehen wie äußerst feine Härchen aus, die oft abgebrochen und in der Mitte des Darmlumens miteinander zu einem Netzwerk verflochten sind. Die Höhe der Darmzellen erreicht ca. 12  $\mu$ .

Der Unterschied zwischen dem Enddarm und der hintern aufsteigenden Partie des Mitteldarms besteht darin, daß im Enddarm einerseits Pigmentflecken vorhanden sind, die im Magen und im Mitteldarm vollständig fehlen (*p* Fig. 4, 5, 13, Taf. 31), und andererseits auch, aber seltner Vacuolen und Zwischenräume.

Das Vorhandensein von Pigmentflecken charakterisiert überhaupt das Körper­epithel (Ectoderm) von *Rhabdopleura* und weist auf die ectodermale Entstehung des Enddarms hin. Sie treten ungefähr in den vordern zwei Dritteln der aufsteigenden Darmschlinge hervor; diese Partie stellt also den Enddarm dar.

Der erwähnte Afterhügel (Fig. 3 u. 13, Taf. 31 und *Ah* der Figuren <sup>2)</sup>) stellt einen kurzen Fortsatz der dorsalen Körperwand dar, der ungefähr in der Höhe des Mundspalts liegt und manchmal ca. 35—40  $\mu$  lang wird. Bei sterilen Tieren ist er schwach entwickelt und enthält nur die vorderste Partie des Enddarms, die dicht mit der Körperwand umhüllt ist (Fig. 9, Taf. 27). In geschlechtsreifen Tieren ist er, besonders bei Weibchen, sehr stark angeschwollen und enthält auch die Fortsätze des Rumpfcöloms (*Rc* Fig. 13, Taf. 31). Im Querschnitt ist sein Umriß kreisrund. Der After (*A* Fig. 3,

1) *Md* Fig. 1, 2, 7, 9, Taf. 31; Fig. 9 u. 10, Taf. 32. *Ed* Fig. 9 u. 10, Taf. 27; Fig. 3 u. 4, Taf. 28; Fig. 2—6, 11, Taf. 29; Fig. 1, 2, 4, 5, 9, 13, 17, 18, Taf. 31; Fig. 2, 12 u. 13, Taf. 32.

2) *Ah* Fig. 7, 8, 4, 5 u. 10, Taf. 25; Fig. 19, Taf. 26; Fig. 9 bis 11, Taf. 27; Fig. 2 u. 3, Taf. 28; Fig. 20, Taf. 30.

Taf. 31) ist eine sehr schmale Spalte, die bei Betrachtung von Totalpräparaten sehr selten zu erkennen ist.

### IX. Das Nervensystem.

Das Nervensystem von *Rhabdopleura* liegt im äußern Epithel des Körpers. Die sehr geringen Dimensionen der Tiere erschweren das Erkennen der einzelnen Nerven außerordentlich. Spuren einzelner isolierter Nervenfibrillen treten unregelmäßig im Epithel der Halsregion, der Seitenlippen und besonders der ventralen Wand des Kopfschildes (*Nzp* Fig. 18, Taf. 30) hervor, doch sind sie zu fein, um von den verzweigten Epithelzellen genauer unterschieden zu werden. Die Anwesenheit eines subepithelialen Nervenplexus bei *Rhabdopleura* kann man nur in der ventralen Wand des Kopfschildes konstatieren.

a) Das Cerebralganglion (Fig. 16, Taf. 30 und *Cyl* der Figuren<sup>1)</sup>) ist auch an den Totalpräparaten der Tiere leicht erkennbar, wo es wie eine linsenförmige, schräg gestreifte Masse aussieht (*Cyl* Fig. 7 u. 8, Taf. 25), die in der dorsalen Halsregionwand median hinter den Ausgangsstellen der Lophophorarme liegt. Dagegen kann der Verlauf der von ihm zu den verschiedenen Organen verlaufenden Nerven, so leicht diese an ihrem Ursprung zu erkennen sind, nur schwer mit Sicherheit verfolgt werden.

Das Ganglion selbst hat die Form einer Linse, deren beide Spitzen ohne sichtbare Grenzen sich zu kurzen Strängen verlängern. Er liegt tief in der Körperwand, dicht auf dem Peritonealepithel des Halsregioncöloms.

An den Tieren, deren dorsale Halsregionwand glatt ist, kann man eine Schicht besonderer länglicher fadenförmiger Zellen erkennen, die zwischen dem Cerebralganglion und der Körperoberfläche sowie beiderseits von ihm liegen (*Szs* Fig. 16—18, Taf. 30; Fig. 12, Taf. 29; Fig. 3, 4, 7, 8, Taf. 27). Wenn die Oberfläche der Halsregionwand stark gefaltet ist, verläuft das Ganglion oft bis zur Körperwandoberfläche durch dessen ganze Dicke vom Peritonealepithel des Halsregioncöloms bis zur Spitze der Falte (Fig. 17, Taf. 30). Diese Schicht geht an beiden Seiten des Cerebralganglions in das anliegende Epithel über und erscheint nur selten einigermaßen scharf gegen diese begrenzt. An den Tieren, bei denen die

1) *Cyl* Fig. 7 u. 8, Taf. 25; Fig. 14, Taf. 26; Fig. 4—8, Taf. 27; Fig. 7, Taf. 28; Fig. 12 u. 14, Taf. 29; Fig. 18—20, Taf. 30.

Zellgrenzen im Epithel un deutlich sind, unterscheiden sich die Zellen leicht durch ihre länglichen, senkrecht zur Körperoberfläche angeordneten Kerne (*K* Fig. 16, Taf. 30). Zwischen solchen sind auch die Zellen mit rundlichen Kernen zerstreut.

Alle Zellen dieser Schicht von Stützzellen gehen von der Medianlinie der Körperoberfläche nach beiden Seiten schräg von der Oberfläche zum Cerebralganglion ins Innere (\* der Fig. 16, Taf. 30). Das Studium der Knospenstadien läßt Spuren einer kleinen Vertiefung der Körperwandoberfläche erkennen, die wahrscheinlich mit der Bildung des Cerebralganglions in Verbindung steht und den schiefen Verlauf der fadenförmigen Zellen bewirkt.

In dem eigentlichen Cerebralganglion kann man 2 Abteilungen erkennen: eine Ganglienzellenschicht (*gls* Fig. 18, Taf. 30), die in der Mitte des ganzen Ganglions gegen die Oberfläche liegt, und eine Faserschicht (*Fs*), die gegen das Halsregioncölom liegt.

Die breiteste Stelle des Ganglions übersteigt ca. 20  $\mu$ .

Die Faserschicht (*Fs* Fig. 16, 17 u. 18, Taf. 30; Fig. 5, Taf. 28; Fig. 12, Taf. 29) bildet ein Netzwerk, worin gesonderte Faserzüge entweder gar nicht oder nur auf kurze Strecken erkennbar sind, abgesehen von solchen, die in die Bahn der Nerven übertraten und dann auf eine längere Strecke hin sichtbar sind. Im einzelnen habe ich keinerlei gesonderte commissurelle Faserzüge gesehen, doch tritt die faserige Struktur der ganzen Schicht sehr deutlich hervor. In dieser Fasermasse habe ich keinerlei zugehörige Kerne gesehen. Die ganze Masse ist sehr gut färbbar; sie ist wahrscheinlich der einzige Teil des Nervensystems, der auf den Totalansichten der Tiere erkennbar ist. An den Schnitten sieht diese Schicht oft wie ein dunkles Feld der Punktsubstanz aus, wo hier und da eine kurze Strichelung bemerkbar ist.

Die Ganglienzellenschicht (*gls* Fig. 5, Taf. 28; Fig. 12, Taf. 29; Fig. 16 u. 18, Taf. 30) besteht aus einer Anzahl großer Ganglienzellen, die bei einigen Tieren fast bis zur Oberfläche reichen. Die Größe der Ganglienzellen war nur gering, bis 2  $\mu$  im Durchmesser. Der Zelleib dieser bisweilen ausgezackten Zellen, der sehr schwach, fast gar nicht färbbar ist, war fast homogen und ohne körnige Einlagerungen; seine Peripherie, die sehr scharf abgegrenzt ist, schloß glatt gegen den umgebenden Raum ab (*gz* Fig. 16 u. 17, Taf. 30). An beiden Seiten des Cerebralganglions geht die Ganglienschicht in die Faserschicht über, an deren Rändern auch einzelne Ganglienzellen vorhanden sind (*gz*<sup>1</sup> Fig. 16, Taf. 30). Sehr selten

sieht man Ausläufer der Zelleiber in der Richtung der Faserrinde. Die Kerne, die in der Mitte der Ganglienzellen liegen, sind groß und leicht zu erkennen. Die Zellen liegen in der Längsrichtung des Ganglions, wie das schematisch auf Fig. 18, Taf. 30 dargestellt ist, und unabhängig voneinander; im Zentrum des Ganglions an dessen breiter Stelle ist eine besonders gut erkennbare Lücke zwischen den Ganglienzellen und der Faserschicht erkennbar (*R* Fig. 12, Taf. 29; Fig. 16, Taf. 30). Das Vorhandensein eines innern Raums ist jedoch nicht mit Sicherheit bewiesen.

b) Vom peripherischen Nervensystem habe ich folgende Nerven erkennen können:

1. Den hintern Dorsalnerv (*hdN* Fig. 9 u. 10, Taf. 27; Fig. 10, Taf. 29; Fig. 18 u. 20, Taf. 30) oder die mediane hintere Fortsetzung des Cerebralganglions, die sich rasch verdünnt und sich nur bis zum Afterhügel verfolgen läßt.

2. Den vordern Dorsalnerv (*vdN* Fig. 1—3, Taf. 27; Fig. 11, 18, 19 u. 20, Taf. 30) oder die mediane vordere Fortsetzung des Cerebralganglions, die in der medianen Verdickung der dorsalen Kopfschildwand bis zu deren Spitze verläuft.

3. Zwei mächtige Stränge, die vom Cerebralganglion in die Seitenlippen verlaufen, oder die Lateralnerven (*r. Ln* u. *l. Ln* Fig. 5, 6 u. 7, Taf. 27; Fig. 19 u. 20, Taf. 30 und *l. Ln* Fig. 18, Taf. 30). Man kann sie teilweise auch an Totalpräparaten erkennen (bei *Sl* Fig. 8, Taf. 25). Sie verlaufen in der äußern Wand der Seitenlippen und werden distalwärts immer feiner.

4. Hinter dem Mundspalt in der vordern Partie der ventralen Rumpfwand verbinden sie beide zu einem feinen medianen ventralen Rumpfnerven (*v. N* Fig. 19, Taf. 30; Fig. 4, Taf. 31), den man bis zum kontraktilem Stiel verfolgen kann.

5. Die 2 dorsalen Lophophorarmnerven (*d. Lan* Fig. 4, 10, 13, 16 u. 17, Taf. 26; Fig. 18 u. 20, Taf. 30) — einer in jedem Arm — verlaufen von dem vordern Dorsalnerven in der dorsalen Lophophorarmwand bis zu dessen Spitze. Sie sehen wie ein breites, dünnes Band von Nervenfasern aus, das dicht neben dem Peritonealepithel des Armcöloms verläuft.

6. Die 4 ventralen Lophophorarmnerven — 2 in jedem Arm — (*v. Lan* Fig. 18; *r. v. Lan* u. *l. v. Lan* Fig. 19, Taf. 30; *v. Lan*<sup>1</sup> u. *v. Lan*<sup>2</sup> Fig. 17, Taf. 26 *r. Lan* u. *l. Lan* Fig. 13, Taf. 26; *r. Lan* Fig. 4, 10 u. 17, Taf. 26) verlaufen neben den Tentakelreihen in der ventralen Lophophorarmwand, beiderseits von der medianen Längs-

verdickung, und innervieren die Tentakel. Sie sind sehr fein, rund im Querschnitt, liegen nicht so tief in der Armwand wie die dorsalen und verlieren sich an der Basis der Arme vollständig zwischen den Epithelzellen, so daß ihre Beziehungen zum Cerebralganglion und zu den übrigen Nerven nicht wahrnehmbar sind. Wahrscheinlich spalten sie sich auch vom vordern Dorsalnerven ab.

Die Nerven selbst bestehen fast durchweg aus Nervenfasern, die von den benachbarten verzweigten Epithelzellen nicht leicht zu unterscheiden sind. Nirgends kann man auf längere Strecken frei nebeneinander verlaufende Fasern sehen, nur ein Netzwerk von feinsten Fibrillen, worin allerdings auf den schiefen Schnitten eine deutliche Faserung zu bemerken ist. Im ganzen Verlauf der dickern Nerven (Lateralnerven, beide Dorsalnerven), kann man auch Ganglienzellen der kleinern Art finden (*g*z Fig. 10, Taf. 29). Diese fehlen jedoch in den Lophophorarmnerven und im ventralen Rumpfnerven.

In der dorsalen Rumpfwand sind keine Nerven-elemente vorhanden. In der ventralen Stielwand sind Spuren von Nervenfasern sehr selten erkennbar, und diese sind wahrscheinlich die direkte Fortsetzung des ventralen Rumpfnerven.

Von Sinnesorganen habe ich bei *Rhabdopleura* keine Spur gefunden. Die starke Pigmentansammlung an der Spitze des Kopfschildes (*p* Fig. 8 u. 9, Taf. 25), in der RAY LANKESTER einen „Augenfleck“ („probably a rudimentary eye“) vermutete, stellt bloß ein Aggregat gewöhnlicher Pigmentflecken dar.

## X. Das Gefäßsystem.

Von allen Organsystemen ist das Gefäßsystem bei *Rhabdopleura* am schwächsten entwickelt. Bei den meisten Tieren kann man nur wenige Spuren davon erkennen.

Mit Sicherheit kann man nur die Herzblase (den Pericardialsack), das Herz und ein dorsales Rumpfgefäß unterscheiden.

1. Die Herzblase oder das Pericardium (*Hbl* Fig. 7, Taf. 28; Fig. 8, 9, 12, 13, Taf. 29; Fig. 4 u. 8, Taf. 30). Im Cölon des Kopfschildes dicht am 1. Querseptum des Körpers gegenüber der distalen Partie oder der Spitze der Notochorda (Fig. 9, Taf. 29) ist bei schwachen Vergrößerungen ein besonderer Zellenkomplex zu erkennen, der von dem etwas veränderten Peritonealepithel des Cöloms umhüllt ist. Seine Lage ist stets median, gegenüber der auf der andern Seite des Querseptums liegenden Notochorda, doch nicht ständig in der Richtung der Längsachse des Körpers. Bei einigen Tieren liegt

er gerade gegenüber der Spitze der Notochorda, in sehr seltenen Fällen erstreckt er sich auch bis zur dorsalen Körperwand, bei andern aber liegt er viel tiefer, manchmal erst gegenüber dessen mittlerer Partie.

Sein Durchmesser beträgt in der Längsrichtung nicht mehr als 10—12  $\mu$ , in der Querrichtung 5—8  $\mu$ .

Bei genauerer Betrachtung sieht dieses Gebilde wie ein kleines geschlossenes Bläschen aus (Fig. 8, Taf. 29), dessen Wand sehr dünn ist. Wegen seiner geringen Dimensionen kann man keine besondern Zellgebilde im Innern des Hohlraums des Bläschens erkennen. Dagegen verwandelt sich das Peritonealepithel des Kopfschildes, das an der Herzblasenwand liegt, in eine besondere Schicht spindelförmiger Zellen, die sich sehr scharf vom Peritonealepithel der übrigen Cölompartien des Kopfschildes unterscheidet (*Ses* Fig. 8, 9 u. 12, Taf. 29; Fig. 4, Taf. 30). Selten sehen sie auf den Schnitten als eine solide Zellenmasse (*Sze* Fig. 8, Taf. 29). Gewöhnlich besteht sie aus großen länglichen Zellen, die alle senkrecht zur Herzblasenwand angeordnet sind und unabhängig voneinander verlaufen. Die frei im Kopfschildcölom liegenden Partien dieser Zellen sind stark angeschwollen und enthalten große blasige Kerne, die größer sind als die der übrigen Peritonealepithelzellen.

2. In der hintern Partie der Herzblase, zwischen dem Querseptum und ihrer innern Wand kann man noch einen schmalen Spaltraum entdecken, das Herz von *Rhabdopleura* (*H* Fig. 8 u. 13, Taf. 29; Fig. 4, Taf. 30). Es ist durch Invagination der am Querseptum anliegenden Wand der Herzblase gebildet, so daß der innere Raum der Herzblase im Querschnitt einen halbmondförmigen Umriß hat. In seiner vordern Partie oberhalb des Herzens hat die Herzblase einen kreisförmigen Umriß.

Das Herz ist nur an wenigen, gut erhaltenen und großen Exemplaren deutlich zu erkennen. Gegen die hinterste Partie der Herzblase wird es so schmal, daß man es nur sehr selten unterscheiden kann.

Bei den Knospen, besonders in den ersten Entwicklungsstadien, sind die Herzblase und das Herz, das wie eine tiefe, röhrenförmige Einstülpung der Herzblasenwand in den innern Raum aussieht, viel größer und viel leichter zu erkennen als bei den wohlentwickelten Tieren. Die innere Fläche der Herzblase ist bei Knospen mit flachem Peritonealepithel ausgekleidet.

3. Vom übrigen Gefäßsystem kann man deutlich nur ein einziges

dorsales Gefäß (*dG* Fig. 3, 10 u. 11, Taf. 29) im dorsalen Mesenterium des Rumpfcöloms und im Medianseptum des Halsregioncöloms von der vordern Spitze der Notochorda bis zum Hinterende des Magens erkennen. Dieses Gefäß sieht man am deutlichsten im Rumpfcölom, wo es längs der dorsalen Oesophaguswand und der Magenwand als ein schmaler Spaltraum des Mesenteriums verläuft. Seine Breite erreicht selten  $1\ \mu$ . Da, wo das dorsale Mesenterium wegen starker Entwicklung des Magens fehlt und dieser mit dem Enddarm in direkter Berührung steht, sieht man dieses Gefäß an der Berührungsstelle der Magenwand mit dem Enddarm auf der rechten Körperhälfte (Fig. 11, Taf. 30). Im Medianseptum des Halsregioncöloms ist es viel seltner erkennbar. In der vordern Partie des Cöloms habe ich seine Anwesenheit nur auf einzelnen Schnitten konstatieren können, so daß seine Beziehungen zum Herzen noch ganz unklar bleiben.

Bei sehr vielen Tieren, die auch gut erhalten aussehen, konnte ich keine andern Gefäße finden. Nur einige Schnitte zeigen manchmal die Existenz anderer Gefäße, deren Verlauf auf den Schnittserien zu verfolgen jedoch nicht möglich ist. Solche Spuren von Gefäßen habe ich in den Fortsetzungen des Halsregioncöloms in die Seitenlippen (*G* Fig. 14a u. b, Taf. 29), im Kopfschildcölom längs der Notochorda, im ventralen Rumpfmesenterium längs der ventralen Rumpfwand gefunden.

## XI. Das Excretionssystem.

Als Excretionssystem bezeichne ich die beiden Paare von Kanälen, die die Cölome des Kopfschilds und der Halsregion mit der Außenwelt in Verbindung setzen — die Halsregionkanäle und die Kopfschildkanäle, die als echte oder als modifizierte Nephridien bezeichnet werden können.

1. Die Halsregionkanäle (*Nphk* Fig. 6 u. 7, Taf. 28) bestehen aus äußern Öffnungen, den Halsregionporen, kurzen, röhrenförmigen Kanälen und innern Trichtern, haben also den typischen Bau eines Nephridiums.

Die Halsregionporen (*Nphp* Fig. 3, 6, 7, Taf. 28; Fig. 8, Taf. 27) liegen entweder dorsal, beiderseits von der hintern Partie des Cerebralganglions und höher als die Spitze des Afterhügels oder etwas seitlich und mehr nach hinten. Ihre Lage ist gar nicht ständig, an vielen Tieren liegen beide sogar nicht auf gleicher Höhe,

sondern ein Porus höher als der andere. Die Differenz in ihrer Höhe kann  $50 \mu$  erreichen. Die Öffnungen sind im Querschnitt kaum  $1 \mu$  breit; auf der Totalansicht des Tiers habe ich sie gar nicht erkennen können. Sars hat sie jedoch beobachtet und als „the ciliated tubercle at the base of the tentacular arms“ bezeichnet. Hier sollte [Sars (6)] sich auch „a little fascicle of unusually long cilia attached to a small tubercular prominence“ befinden.

Die Kanäle (*Nphk* Fig. 2 u. 6, Taf. 28; Fig. 7 u. 8, Taf. 27) sind feine, ca.  $15-20 \mu$  lange Röhren, die sehr scharf gegen die benachbarten Körperteile abgegrenzt sind. Im Querschnitt sehen ihre Wände wie ein geschlossener Kreis einer Schicht kubischer Epithelzellen aus. Die Bewimperung der Kanäle ist gewöhnlich schwer zu erkennen, doch an ihrer Anwesenheit konnte ich nicht zweifeln. Die Kerne der Kanalwandzellen sind auf den Schnitten durch den Kanal stets einschichtig zu einem Kreise oder einer Reihe angeordnet. Diese regelmäßige Lage der Kerne läßt die Kanäle auf den Schnitten leicht von den benachbarten Epithelzellen unterscheiden.

Die Trichter (*Tr* Fig. 6, Taf. 27; Fig. 1, 2, 6, 10, Taf. 28) bilden eine in der Längsachse des Körpers stark verlängerte Spalte. Auf den Serien von Querschnitten treten sie als Halbkreise von kubischen Wimperzellen hervor, die gegen die benachbarten Peritonealepithelzellen scharf abgegrenzt und durch die regelmäßige Anordnung ihrer Kerne und ihre schärfern Zellgrenzen leicht von ihnen zu unterscheiden sind (*Tr* Fig. 1, Taf. 28). Die Wimpern der Trichterzellen sind sehr lang, doch verlieren sie sich gewöhnlich in einer Fülle von protoplasmatischen Ästen der Peritonealepithelzellen der Cölome.

Wegen der verschiedenen Lage der äußern Halsregionporen ist auch die Lage der Trichter in den Cölomen verschieden. Gewöhnlich liegen ihre distalen Partien noch in der Höhe der hintern Partie des Medianseptums des Halsregioncöloms, die proximalen schon in den durch die dorsale Mundraumwand voneinander getrennten Partien des Cöloms, die sich in die Seitenlippen erstrecken. Wenn das 2. Querseptum des Körpers erkennbar ist, liegen oft die Trichter darauf (Fig. 6, Taf. 28).

2. Die Kopfschildkanäle (*Ksk* Fig. 16 u. 17, Taf. 26; Fig. 7, Taf. 28; Fig. 2, Taf. 30). Wie erwähnt, befinden sich beiderseits von der medianen Längsverdickung der dorsalen Kopfschildwand, unmittelbar vor der Ausgangsstelle der Lophophorarme, 2 sehr kleine

Poren (*Ksp* Fig. 16, Taf. 26), die äußern Öffnungen der beiden sehr kurzen und schmalen Kanäle, die das Cölom des Kopfschilds mit der Außenwelt in Verbindung setzen. Diese Kanäle verlaufen etwas schief zueinander; ihre innern Öffnungen liegen näher als die äußern Poren (*Tr* u. *Pep* Fig. 17, Taf. 26). Die innern Partien dieser Kanäle erweitern sich etwas (*Tr* Fig. 17, Taf. 26). Solche Erweiterungen kann man als eine Art Trichter bezeichnen. Die sehr dünne Schicht von Epithelzellen, die die Wände der Kanäle bildet und von den Wandzellen des Kopfschilds sehr scharf abgegrenzt ist, geht in das Peritonealepithel des Kopfschilds über.

Weil die Dorsalwände des Kopfschilds sehr oft außerordentlich dünn sind (z. B. *d. Ksw* Fig. 12, Taf. 26) und die Abplattung der ganzen medianen Längsverdickung bei vielen Tieren nicht selten ist, sind die Kopfschildkanäle nicht bei jedem Tier zu erkennen. Ungefähr eine Hälfte aller von mir untersuchten Exemplare ließ sie gar nicht wahrnehmen.

Wegen ihrer trichterähnlichen innern Erweiterungen betrachte ich die Kopfschildkanäle als modifizierte Nephridien.

## XII. Die Muskulatur.

Die Muskulatur besteht bei *Rhabdopleura* aus einer Anzahl miteinander verbundener Längsmuskelstränge, die am stärksten im kontraktile Stiel entwickelt ist. An allen übrigen Stellen sind sie schwer vom Peritonealepithel der Cölome, wo sie verlaufen, zu unterscheiden. Bei sehr vielen Tieren wurden sie nur nach längerer Färbung mit Eosin erkennbar. Alle Stränge bestehen aus feinen glatten Längsmuskelfibrillen. Ringmuskelfibrillen sind bei *Rhabdopleura* gar nicht nachgewiesen worden.

Die Muskulatur des kontraktile Stiels besteht aus 2 Strängen von Längsmuskelzellen, die längs der ventralen Stielwand verlaufen (*r. StM* oder *l. StM* Fig. 5, 6, 9, 10, 12, 13 u. 16, Taf. 32; *StM* Fig. 8, Taf. 31) und direkt in das Rumpfcölom übergehen, wo sie viel schwächer werden und sich als 2 beiderseits von der Medianlinie nebeneinander liegende ventrale Rumpfstämme längs der Rumpfwand bis zur Höhe des Oesophagus erstrecken (*v. M* Fig. 8, Taf. 31; Fig. 9 u. 12, Taf. 32). Die Muskulatur des Stiels wird weiterhin genauer betrachtet werden.

Längs der beiden Wände des Oesophagus verlaufen die Rumpfstämme als 2 schwach entwickelte Oesophagusstränge (*OeM*

Fig. 8, Taf. 31), die über das 2. Querseptum in die dorsale Körperpartie übergehen (*OeM* Fig. 10, Taf. 27; Fig. 1 u. 2, Taf. 28) und sich weiterhin in 3 Richtungen zerstreuen.

Eine Partie der Oesophaguskeln setzt sich direkt längs der dorsalen Körperwand durch das 2. Querseptum nach vorn in die beiden Lophophorarme fort, wo sie als Lophophorarmuskeln (*LaM* Fig. 8, Taf. 31; Fig. 7, 10, 16, 17, Taf. 26) bis zu deren Spitze auf der dorsalen Lophophorwand verlaufen und in die Tentakel schwach entwickelte Fibrillen aussenden (*M* Fig. 7, Taf. 26).

Die andere Partie der Oesophaguskeln setzt sich längs der seitlichen Halsregionwände in die Seitenlippen fort, wo sie als Schlundmuskulatur die vorderste Partie des Oesophagus umgeben und das Öffnen und Schließen der Mundspalte bewirken (*SLM* Fig. 8 u. 9, Taf. 27; Fig. 1, 2, 3, 5, Taf. 28; Fig. 3, Taf. 29; Fig. 8, Taf. 31). Sie verlaufen im Peritonealepithel der Fortsetzungen der Halsregion in die beiden Seitenlippen.

Der größte Teil der Oesophaguskeln setzt sich direkt längs der dorsalen Wand des Oesophagus durch das Halsregioncölon in 2 Strängen fort. Diese verlaufen beiderseits von der proximalen Partie der Notochorda (*OeM* Fig. 8, Taf. 29; *HrM* Fig. 5 u. 8, Taf. 30) durch das 1. Querseptum des Körpers in das Kopfschildcölon, durch das sie fächerartig bis zur ventralen Kopfschildwand nach vorn ventralwärts verlaufen (Kopfschildmuskulatur; *KsM* Fig. 8 u. 12, Taf. 29; Fig. 1, 2 u. 8, Taf. 30).

Alle diese Systeme von Muskelfibrillen sind voneinander nicht zu trennen.

In der hintern Partie des Rumpfs fehlen die Muskelemente vollständig. Eine Art von „Hautmuskelschlauch“ kann man nur an beiden Seiten der Halsregion erkennen, wo die Oesophaguskelfibrillen auf der innern Fläche der Halsregionwände eine ununterbrochene Schicht stark gerunzelter Muskelfibrillen unterhalb des Peritonealepithels bilden (*M* Fig. 3 u. *HrM* Fig. 5, Taf. 27).

### XIII. Die Genitalorgane.

Die Mehrzahl der von mir untersuchten Kolonien von *Rhabdopleura* war, wie erwähnt, steril; nur eine sehr geringere Zahl — ca. 25 von 300 — Kolonien enthielt neben den sterilen Individuen auch Exemplare mit männlichen, eine noch kleinere Zahl — 3 — solche mit weiblichen Geschlechtsorganen.

1. Die männlichen Geschlechtsorgane (*Hd* Fig. 8, Taf. 25; Fig. 11 u. 12, Taf. 31) sind zuerst von RAY LANKESTER und später noch von CONTE u. VANEY (20) beobachtet worden. SARS (6) hat einen besondern „cellular body between the end of the intestine and the oesophagus“ beobachtet, der meiner Ansicht nach ein Rudiment des Hodensacks darstellt.

In einer Kolonie sind gewöhnlich mehr als  $\frac{2}{3}$  steriler und nur  $\frac{1}{3}$  männlicher Individuen vorhanden, die unregelmäßig zwischen den sterilen verstreut sind. Die männlichen Geschlechtsorgane stellen einen unpaarigen, länglichen Sack dar, eine innere Verdickung der Rumpfwand, die mit dem Peritonealepithel des Rumpfcöloms ausgekleidet ist. Ihr innerer Raum steht in keinerlei Verbindung mit dem Rumpfcölom (*Hd* Fig. 18, Taf. 26).

Der Sack selbst sieht bei unreifen Exemplaren wie ein längliches oder ovales Gebilde aus, das ungefähr in der Höhe des Magens in der rechten Rumpfwand liegt. Mit der Reife wächst er in beiden Richtungen: nach hinten bis zur hintern Spitze des Rumpfs und nach vorn bis zum After. Der Genitalporus bildet sich sehr spät. Selbst wenn in der proximalen Partie die Spermatogenese stattfindet und die distale schon mit reifen Spermatozoiden stark gefüllt ist, fehlt bei vielen Exemplaren noch der Genitalporus.

Unter der geringen Zahl von Individuen mit reifen Hodensäcken habe ich jedoch zweierlei Formen von Hodensäcken erkennen können. Bei einigen war ein einfacher Hodensack (*Hd* Fig. 12, Taf. 31) vorhanden, der ein längliches Rohr darstellt, das in seiner hintern Partie stark angeschwollen war und sich etwas gegen die vordere verengte. Die Breite der hintern Partie (*Hd* Fig. 18, Taf. 31) ist mehr als  $35 \mu$ , dagegen die des vordern (*Hd* Fig. 17) nur ca.  $5 \mu$ . In diesen Säcken vollzieht sich die Spermatogenese im hintersten Drittel ihrer Gesamtlänge. Der übrige Raum des Sacks ist vollständig mit reifen Spermatozoen gefüllt, so daß nirgends ein freies Lumen erkennbar ist (*Hd* Fig. 2, 3, 4, 5, Taf. 29). Solche einfache Hodensäcke haben auch RAY LANKESTER und CONTE u. VANEY beobachtet.

Der andere Fall ist das Vorhandensein eines doppelten Hodensacks (Fig. 11, Taf. 31), der schon früher [SCHEPOTIEFF (28)] von mir oberflächlich beschrieben worden ist. Er besteht aus einem vordern schmalen Rohr, einer Art von Vas deferens (*Vdf*), das längs der vordern Partie des Rumpfs verläuft und vollständig mit reifen Spermatozoen gefüllt ist, aus einem sehr kurzen und

schmalen Verbindungskanal (*Kl*) und aus einer hintern Partie oder dem eigentlichen Hodensack (*Hd*), wo die Spermatogenese erfolgt. Dies ist ein länglicher Sack, ungefähr von derselben Breite wie das Vas deferens. Er füllt nicht nur die hinterste Partie des Rumpfs aus, sondern setzt sich oft noch sehr weit nach hinten fort, so daß er in der Totalansicht des Tiers als ein wurmförmiger Schwanzanhang des eigentlichen Rumpfs erscheint (*Hd* Fig. 10, Taf. 31).

Histologisch bestehen die einfachen Hodensäcke aus einer äußern Hodenhülle, einer innern Zellschicht oder Hodenwand und dem innern Raum des Hodens.

Die Hodenhülle (*Hdh* Fig. 15 u. 19, Taf. 31) ist sehr scharf gegen das Peritonealepithel des Rumpfs, in der Rumpfwand dagegen etwas undeutlich zu erkennen. Die innere Zellschicht (*Kms* Fig. 6 u. 18, Taf. 31) ist in der hintern Partie des einfachen und in den eigentlichen Hoden des doppelten Sacks erkennbar. Auf Fig. 19, Taf. 31 ist ein Schnitt durch die hintere Partie eines reifen einfachen Hodensacks dargestellt, wo die Spermatogenese stattfindet. Die Mitte nimmt ein Haufen dicht gedrängter reifer Spermatozoen und deren letztern Bildungsstadien ein (*Sp*, auch Fig. 18, Taf. 31). Eine breite Randzone wird von einer ungeheuren Masse rundlicher Kerne gebildet, welche in eine Menge Gruppen abgeteilt erscheint. Diese Keimschicht (*Kms*) besteht aus einem in dichte, hohe und gewundene Falten gelegten Epithel (innere Zellschicht), das äußerlich durch die Hodenhülle vom Peritonealepithel und den Körperwandzellen getrennt ist. Die Keimschicht ist besonders breit an der freien, gegen das Rumpfcöloam angeordneten Wand (*Kms* Fig. 18, Taf. 31), wo an ihren innern Falten die Bildung der Spermatozoen in Gruppen vor sich geht. Hier kann man in den äußern Schichten der Keimzellen die Spermatogonien oder Ursamenzellen (*Sp<sub>g</sub>*) von den innern Spermatozyten oder Samenmutterzellen (*scf*) unterscheiden. Die sich bildenden Spermatozoen sind in Gruppen zu Büscheln verbunden, deren Nähr- oder Fußzellen (*Fzl*) nur schlecht erkennbar sind. Die sich bildenden Spermatozoen (*Sp<sup>1</sup>*) in Verbindung mit Nährzellen unterscheiden sich durch stärkere Färbbarkeit ihrer verlängerten Kernteile.

Die reifen Spermatozoen (*Sp*), welche nach vorn in die vordere Hodensackpartie durch den Verbindungskanal oder durch den axialen innern Raum des Hodensacks vordringen, erreichen eine Länge bis 5  $\mu$ . Im Hodensack sind sie stets längs seiner Achse an-

geordnet. Sie haben ein erweitertes, stark färbbares Vorderende und einen sehr feinen langen Schwanzanhang (Fig. 14, Taf. 31).

Der Verbindungskanal zwischen den beiden Partien des doppelten Hodensacks hat im Querschnitt ziemlich breite Wände und ein sehr schmales Lumen (*Kl* Fig. 5, Taf. 31). Das Vas deferens läßt, abgesehen von der innern Masse der Spermatozoen (*Hd* Fig. 4, Taf. 31), nur eine ziemlich dicke Hodenhülle unterscheiden.

Der Genitalporus (*Gp* Fig. 13, Taf. 31, auch Fig. 11 u. 12) liegt etwas rechts und hinter dem After; er stellt eine sehr kleine, kaum  $\frac{1}{2} \mu$  weite kreisförmige Öffnung dar und bildet sich, wie erwähnt, erst nach der Reifung des Hodensacks.

An einigen sterilen Tieren sieht man im Vorderende zwischen der hintern Enddarmpartie und dem Magen ein besonderes Gebilde, das auf Fig. 16, Taf. 31, *Zgb* dargestellt ist. Es sieht wie ein kleines Bläschen zwischen dem Peritonealepithel des Rumpfcöloms und der Körperwand aus. Wahrscheinlich ist darin ein Rudiment des Hodensacks zu erkennen.

Seine Beschreibung des Hodensacks von *Rhabdopleura* schließt RAY LANKESTER (12, p. 12—13) mit folgenden Worten: „The sack is possibly to be regarded as a hernia-like protrusion of the body wall. The position of the orifice corresponds with that of the genital duct of *Phoronis*, but these are modified nephridia. On the contrary, there is no suggestion of a nephridium about the testicular sac of *Rhabdopleura*. It belongs to that class of gonads (ovaries and testes) which I have elsewhere distinguished as idiodynamic (contrasted with the nephrodynamic). The Mollusca are in this case, whereas the Polyzoa generally, the Brachiopoda and the Sipunculoids are nephrodynamic.“

Ich glaube auch, daß nach ihrer Nomenklatur die Hodensäcke von *Rhabdopleura* als „idiodynamic“ bezeichnet werden können, da der sich sehr spät entwickelnde Genitalporus nichts mit den Nephridien zu tun hat.

2) Die weiblichen Genitalorgane. Ich habe im ganzen nur 2 Kolonien von *Rhabdopleura* gefunden, bei denen unter sterilen — eiförmigen und spindelförmigen — Individuen auch weibliche (Fig. 5, Taf. 25) vorhanden waren, jedoch in sehr geringer Zahl von Exemplaren. Den Bau der weiblichen Genitalorgane habe ich darum auch nur in seinen Hauptzügen beobachten können. Sie sehen bei äußerer Betrachtung denen der männlichen ähnlich, als ein unpaarer, eiförmiger Sack, der in der vordern Partie des rechten

Rumpfcölooms liegt und mit der rechten Körperwand in Berührung steht (*Ov* Fig. 1, Taf. 32). Sein ganzes Aussehen ähnelt einem von den beiden Ovarien von *Cephalodiscus*. Er füllt das ganze rechte Rumpfcöloom zwischen Enddarm und Oesophagus vollständig aus.

Das Ovarium ist ein sehr stark angeschwollener Sack, in dessen hinterer Partie sich die Eier entwickeln. Auf den Schnitten durch das Ovarium kann man sehr gut eine äußere Hülle (*Ovh* Fig. 2 u. 4, Taf. 32) erkennen, die einen innern Raum vom Rumpfcöloom abschließt, der fast vollständig mit den in verschiedenen Reifungsperioden stehenden Eiern (*E* Fig. 4, Taf. 32) angefüllt ist. In der vordern Partie des Ovariums befinden sich kleinere Eier, während die hintere nur mit einem einzigen, sehr großen reifen, mit Dotter sehr stark gefüllten Ei besetzt ist (*Ov* Fig. 2, Taf. 32).

Ein sehr kurzer Oviduct (*Ovd* Fig. 1 u. 3, Taf. 32), in dessen Wänden Pigmentflecken (*p*) vorhanden sind, stellt ein hohles, im Querschnitt kreisförmiges Zellenrohr dar, das vom vordern Ende des reifen Eies bis zum Genitalporus (*Gp* Fig. 1, Taf. 32) geht, dessen Lage vollständig dem des männlichen Genitalporus entspricht. Die Breite des weiblichen Porus ist nur etwas größer als die des männlichen.

Da die Tiere sehr schnell absterben, konnte ich den Entwicklungsgang der Eier leider nicht verfolgen. In einem Fall wurden die auf die Spitze des Lophophors des Weibchens angehefteten Eier gefunden, wie das bei *Cephalodiscus* hervortritt. Jedes Ei war mit einer dünnen durchsichtigen Hülle bedeckt, die sich proximalwärts in einen stielähnlichen Anhang verlängerte, mit dessen Hilfe sie sich anheftet. Besondere ovale Zellenplatten (Planulae?), die schon RAY LANKESTER beobachtet hat, auf deren Oberfläche Spuren von Bewimperung erkennbar sind, treten in den Wohnröhren der weiblichen, selten auch in denen der sterilen Kolonien auf.

#### XIV. Der kontraktile Stiel.

Der kontraktile Stiel (*Gymnocaulus* RAY LANKESTER, „contractile cord“ ALLMAN) ist eine ventrale, median ausgehende Verlängerung des Tierkörpers (*est* Fig. 9, Taf. 31 etc.<sup>1)</sup>). Er verbindet sich fest mit einem Seitenzweig des schwarzen Stolos und

1) *est* Fig. 3—6, Taf. 25; Fig. 18, Taf. 26; Fig. 19, Taf. 30; Fig. 5—12, Taf. 31; Fig. 1, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 15 u. 16, Taf. 32; Fig. 7 u. 11, Taf. 33.

ist ein Bewegungsorgan der Tiere. Je nach dem Kontraktionszustand des Stiels können die Tiere alle Lagen im Wohnrohr einnehmen, von dessen Öffnung bis zur kriechenden Partie. Wenn die Tiere an der Öffnung der Wohnröhren liegen, ist der Stiel ausgedehnt und erscheint als ein sehr feines Band (*est* Fig. 15, Taf. 32). Wenn sich die Tiere dagegen in die kriechende Partie des Wohnrohrs zurückgezogen haben, ist der Stiel dick und unregelmäßig gekrümmt (*est* Fig. 4, Taf. 25). Seine proximale oder basale Partie neben deren Anheftungsstelle am Stolozweig ist dann stärker angeschwollen als die distale beim Übergang in die Körperwand. Manchmal ist die Oberfläche der Stiele unregelmäßig gewurzelt; solche lokale Anschwellungen sind von RAY LANKESTER (12) irrtümlich als Knospenanlagen bezeichnet worden.

Der Stiel besteht aus einer oberflächlichen Zellschicht (*a. Zs* Fig. 5, 9, 10, Taf. 32; Fig. 11, Taf. 33), die die direkte Fortsetzung der Körperwand darstellt, und einem innern Raum der Fortsetzung des Rumpfcöloms in den Stiel oder dem Stielcölom (*stc* Fig. 18, Taf. 26; Fig. 9, Taf. 31 etc.). Das ventrale Mesenterium des Rumpfcöloms setzt sich in das Stielcölom fort (*Ls* Fig. 5, 7, 9, Taf. 31; Fig. 5, 6, 9, 10, 12, 13, 16, Taf. 32) und teilt es in 2 Partien (*v. stc* u. *l. stc* Fig. 5, 6, 9, 10, 12, 16, Taf. 32; Fig. 7, Taf. 31; Fig. 11, Taf. 33). Die Ausgangsstelle des Stiels aus dem Rumpf liegt in der hintern Partie des Rumpfs, ungefähr  $\frac{1}{3}$  seiner Länge vor dessen Hinterende (wie bei kurzen, so auch bei länglichen Individuen) und stets median. Man kann jedoch zweierlei Ausgangsstellen der Stiele unterscheiden. An Tieren mit kurzem Rumpf gehen die Stiele direkt als zylindrischer Faden aus der ventralen Wand des Körpers hervor (*est* Fig. 10a, Taf. 32; auch in Fig. 3, 4, 5, Taf. 25; Fig. 18, Taf. 26; Fig. 9 u. 10, Taf. 32; Fig. 8, Taf. 31). Fig. 12, Taf. 32 zeigt den Ursprung eines solchen Stiels (*est*) im Querschnitt, auf dem man bemerkt, daß sich das ventrale Mesenterium (*v. Mes*) des Rumpfcöloms direkt ins Stielcölom (*Ls*) fortsetzt.

Bei Tieren mit langem Rumpf bleibt der Stiel nach seinem Hervortreten mit der Ventralfläche des Körpers noch auf eine gewisse Strecke in Verbindung (*est* Fig. 10b, Taf. 32), so daß er auf einem Querschnitt durch diese Region als ein halbkreisförmiger Vorsprung der Ventralwand erscheint (*est* Fig. 6 u. 13, Taf. 32; Fig. 5 u. 6, Taf. 31).

Die Organisation der Anheftungsstelle der proximalen Partie des Stiels an den Seitenzweig des schwarzen Stolos (Fig. 16, Taf. 32;

Fig. 11, Taf. 33) wird weiterhin bei der Beschreibung des Stolos besprochen werden. Das Stielepithel (*a. Zs* Fig. 5, Taf. 32 etc.) enthält überall sehr zahlreiche intracelluläre Vacuolen, so daß es in Flächenansicht wie ein Netzwerk aussieht. Obwohl Zellengrenzen nicht oder nur selten zu erkennen sind, treten zahlreiche Stellen auf, die keine vacuolären Zwischenräume enthalten und daher wie eine protoplasmatische Masse mit zahlreichen, mehrschichtig an dickern oder einschichtig an dünnern Stellen angeordneten Kernen aussehen. Die Kerne (*K*) sind groß und leicht erkennbar. In der proximalen Stielregion ist die Dicke des Epithels immer viel bedeutender als in der distalen (natürlich am kontrahierten Stiel). Da das Stielcölom gewöhnlich der Ventralfläche des Stiels näher liegt, so ist das Epithel der ventralen Stielwand dünner als das der dorsalen.

Eine Cuticula fehlt auf der Oberfläche der proximalen Partie des Stiels; seine äußern Konturen sind oft undeutlich. Im Epithel des Stiels liegen Pigmentflecken (*p* Fig. 5, 9, Taf. 32), die besonders in dessen proximaler Partie zahlreicher sind als in der distalen.

An stark ausgedehnten Stielen erscheint das Epithel nur als eine sehr dünne Schicht. In den ausgedehnten Stielen sind die beiden Partien des Stielcöloms sehr schmal, besonders in der distalen Partie (*cs* Fig. 7, Taf. 32), in kontrahierten Stielen oft sehr breit, besonders vor der Anheftungsstelle, wo sie im Querschnitt oval oder kreisrund aussehen.

Das Peritonealepithel des Stielcöloms bildet zahlreiche Fortsätze im Hohlraum seiner distalen Partie; in der proximalen dringen zahlreiche Peritonealepithelzellen in den Cölomraum ganz hinein und füllen ihn, wie das auch im Halsregioncölom der Fall ist, mehr oder weniger vollständig an. Diese Zellen bilden eine Art Bindegewebe, das aus stark verzweigten, sternförmigen oder verlängerten Zellen mit kleinen Kernen besteht (*Bg* Fig. 5 u. 6, Taf. 32). In diesem Gewebe tritt eine Menge dotterartiger Körner auf (*Dt* Fig. 5 u. 14a—e, Taf. 32; auch *c. st*<sup>1</sup> Fig. 4, Taf. 25), die die proximale Region der Säcke und des gesamten Stiels stark erweitern. Nur in den Stielen der jungen Tiere fehlen diese Dotterkörner, die einen Durchmesser von ca. 2—3  $\mu$  bis 10—12  $\mu$  erreichen. Ihre Form ist sehr mannigfaltig. Die meisten sind ovale oder kreisrunde Plättchen (Fig. 14 *c, e*, Taf. 32), einige aber sehen sehr eigentümlich aus. Letztere sind entweder in der Mitte durchbohrt (*a*), so daß

sie eine Art Ring darstellen, oder sie haben beiderseits in der Mitte eine Vertiefung (*Vf*, Fig. 14b u. d). Die kleinsten sind einfache Kügelchen. Die Substanz der Körner ist homogen, schwach lichtbrechend. Sie färben sich ziemlich stark, besonders mit Eosin. In der distalen Partie des Stiels sind die Körner nicht vorhanden.

Die Muskelfasern des Stiels (*StM* Fig. 8, Taf. 31; Fig. 5, Taf. 32) finden sich nur längs seiner ventralen Wand und sehen im Querschnitt in jeder Stielcölomhälfte wie eine halbkreisförmige Schicht aus, die längs des Peritonealepithels des Stielcöloms verläuft. Die Muskelfasern erscheinen im Querschnitt wie eine Anzahl (15—20) plattenförmiger Gebilde. In der Flächenansicht des Stiels erscheinen die Muskelstränge als ein Aggregat stark verlängerter Fasern. Durch Maceration des Stiels kann man einzelne Fasern leicht isolieren (Fig. 8, Taf. 32). Jede Muskelzelle zeigt eine mittlere Verdickung, in der manchmal ein Kern sichtbar ist (*K*). Distalwärts im Stiel werden die Längsfasern sowie der ganze Muskelstrang schmaler und die Umrisse der einzelnen Fasern immer undeutlicher. An den Stielen von Knospen, deren Muskulatur schon entwickelt ist, sitzen die Muskelfasern der Wand den Knospentielen direkt auf. Der Querschnitt der Muskelfasern ist in den Knospentielen auch etwas anders geformt als in entwickelten Stielen (*StM* Fig. 17, Taf. 32). Er erscheint immer oval, senkrecht zur Knospentielwand verlängert und verbindet sich durch diese Verlängerungen (*Vb*) mit der Knospentielwand (*Knw*). Voneinander sind die jungen Fasern stets durch weite Zwischenräume getrennt. An den Muskelfasern der entwickelten Stiele läßt sich, wie gesagt, keine direkte Verbindung mit der Stielwand erkennen.

## XV. Der schwarze Stolo.

Wie bekannt, stehen alle Individuen der Kolonie von *Rhabdopleura* in einer direkten Verbindung miteinander durch einen Strang — den schwarzen Stolo (*s. s* Fig. 4 u. 2, Taf. 25 etc.<sup>1</sup>). Er verläuft in der kriechenden Wand der Hauptröhre und ist von deren Substanz vollständig umhüllt. Sein Hauptstamm tritt nicht in direkte Berührung mit den Lumina der Wohnröhren oder mit den basalen Enden der kontraktile Stiele. Nur seine kurzen Seiten-

1) *s. s* Fig. 2, 4, 6, Taf. 25; Fig. 18, Taf. 26; Fig. 9, Taf. 31 Fig. 1—5, 7—11, 13, 16, Taf. 33.

zweige (*szw*) verbinden sich mit den letztern. Der Stolo selbst erscheint bei schwacher Vergrößerung dunkel schwarz. Bei stärkern Vergrößerungen sieht man sofort, daß er ein zartes Rohr darstellt, dessen Oberfläche dunkelbraun bis dunkelgrün ist (Fig. 4, Taf. 25; Fig. 1, Taf. 33 etc.). Seine basale Fläche erscheint mehr oder weniger eben (*u. sH* Fig. 5 u. 9, Taf. 33), die dorsale, welche gegen das Lumen der Hauptachse gerichtet ist, halbkreisförmig oder konvex (*o. sH*). Ein vollständig kreisrunder oder ovaler Umriß des Stoloquerschnitts wurde sehr selten beobachtet, normalerweise findet sich ein solcher nur in den Seitenzweigen. Seine dorsale Oberfläche ist jedoch immer etwas durchsichtig, besonders bei der Betrachtung der Kolonie in Nelkenöl. Die im Innern liegenden Pigmentflecken sind bei solcher Behandlung bei genügenden Vergrößerungen oft zu erkennen (Fig. 1, Taf. 33, auch *s. s* Fig. 4, Taf. 25). Die dunkle Farbe des Stolos ist nicht in seinem ganzen Verlauf dieselbe; sie ist an einigen Stellen schwächer, an andern intensiver. Doch ist dieser Unterschied nur bei genauester Untersuchung wahrzunehmen, während der Stolo auf den ersten Blick gleichmäßig dunkel erscheint.

Die einfachste Methode, den Stolo durchsichtiger zu machen, war die Behandlung mit Eau de Javelle. Schon eine schwache Lösung macht den Stolo nach einigen Minuten so durchsichtig, daß sein Inneres sehr leicht zu untersuchen ist.

Die Oberfläche des Stolos ist selten vollständig glatt, sonst immer schwach, aber deutlich gerunzelt.

Die Dimensionen des Stolos sind gering. In der Breite, die in allen Kolonien und an allen Stellen fast dieselbe ist, erreicht er ca. 25  $\mu$ .

Die im Vorwachsen befindlichen jungen Partien der Stolos haben keine schwarze Hülle und liegen frei im Wohnrohrraum auf der Basalwand der Kolonie (*fs* Fig. 17, Taf. 33 etc.).

Anomalien im Verlauf des Stolos sind äußerst selten. Sie bestehen aus der Bildung besonderer Ringe, die entweder seitlich oder um den Hauptstamm des Stolos gehen. Sie sind im Gegensatz zu normalen Stolistämmen nicht glatt oder nur oberflächlich gerunzelt, sondern sie bestehen größtenteils aus einer Anzahl alternierender Verdickungen und Verengungen, von denen die letztern gewöhnlich durchsichtig sind. Der innere Bau ist dem der normalen ähnlich. Solche Ringe gleichen im ganzen den Embryonahringen der Anfangsstelle der Kolonie (*s. weiter unten im nächstfolgenden zweiten Abschnitt über Knospungsprozeß und Gehäuse von Rhabdopleura*).

Am schwarzen Stolo kann man folgende Bestandteile unterscheiden:

a) Die schwarze Hülle (die *Caulotheca* RAY LANKESTER's) (*sH* Fig. 4, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 14 u. 15, Taf. 33). Sie ist eine ununterbrochene oberflächliche Hülle und bedingt die dunkle Farbe des Stolos. Was über Form und Verlauf des Stolos gesagt war, bezieht sich auf Form und Verlauf der schwarzen Hülle. Die Übergangsstellen zwischen der obern (*o. sH* Fig. 5 u. 9, Taf. 33) und der basalen (*u. sH*) Wand sind verdickt (*Vd*). Ein Unterschied in der Dicke der obern und der basalen Wand ist oft bemerkbar. Wenn er vorhanden ist, ist die basale Wand dünner als die obere.

Nach Einwirkung von Eau de Javelle wird die schwarze Hülle ganz durchsichtig, doch nicht farblos, sondern immer, auch nach sehr langer Wirkung, hellgelb. Die Hülle enthält also wahrscheinlich 2 Farbstoffe, einen hell gelblichen, der von Eau de Javelle nicht zerstört wird, und einen grauen oder schwarzen, der Eau de Javelle nicht widersteht. Dieselben Erscheinungen zeigen auch die Pigmentkörnchen in den Epithelzellen des Stolos und des Tierkörpers, so daß sie wahrscheinlich aus denselben Farbstoffen bestehen.

Die Substanz der Stolahülle ist vollständig homogen und zerfällt nach starkem Pressen oder Zerklopfen in unregelmäßige Fragmente. Sie schneidet sich so gut wie die durchsichtige Substanz der Wohnröhren. Irgend eine innere Struktur war nie zu sehen. Da aber die Hülle gewöhnlich  $1-1\frac{1}{2} \mu$  dick ist und nur an seitlichen Verdickungen etwas mehr — bis  $2 \mu$  —, so ist der Nachweis einer feineren Struktur fast unmöglich. Die oberflächliche Runzelung ist auch an der innern Fläche der Hülle vorhanden, d. h. sie geht durch die ganze Dicke der Hülle. Im ganzen Verlauf des Stolos findet sich keine Spur von besondern innern oder äußern Verdickungen der Hülle.

b) Das innere Lumen des Stolos (*i. R* Fig. 4, 5, 8, 9, Taf. 33) wird fast gänzlich von den innern Zellgebilden ausgefüllt, so daß diese oft direkt die schwarze Hülle berühren. Wie aus der Betrachtung des Stolowachstums hervorgeht (*s. unten*), ist die Bildung dieses Lumens sekundärer Natur. Die schwarze Hülle ist eine Modifikation des Ausscheidungsprodukts der oberflächlichen Schicht und als veränderte durchsichtige Substanz der Wohnrohrwand aufzufassen. Bei stärkerer Entwicklung der Hülle und parallel gehender

Zusammenziehung des innern Zellenstrangs tritt die Bildung eines Zwischenraums zwischen Hülle und Stolo auf.

c) Die äußere Zellschicht (*a. Zs* Fig. 3, 4, 5, 8, 9 u. 11, Taf. 33). Der innere Strang des Stolos besteht aus 2 Zellschichten, dem innern Zellenstrang und der oberflächlichen Zellschicht. Sie ist dick, hat die Form eines vacuolisierten Gewebes und besteht aus fadenförmigen Zellen, die ohne erkennbare Grenzen miteinander zu einer Art Netzwerk verbunden sind, ähnelt also dem Stielepithel und dem Körperwandepithel vollständig. Die Kerne der Zellen (*K*) sind in mehreren Schichten angeordnet, ziemlich groß und leicht erkennbar. In den zahlreichen Vacuolen liegen Haufen von Pigmentflecken (*p*), die sehr zahlreich in dem Stolo vorkommen und gewöhnlich regelmäßig zu 2 seitlichen Längsreihen angeordnet sind (Fig. 1 u. 11. Taf. 33; s. s Fig. 4, Taf. 25). An den übrigen Stellen der äußern Zellschicht sind sie spärlicher. Die oberflächliche protoplasmatische Schicht, die die Vacuolen von dem Raum unter der Hülle abgrenzt, ist sehr dünn (bei *a. Zs* in Fig. 4, Taf. 33). Die Dicke der äußern Zellschicht ist an verschiedenen Stellen des Stolos besonders in alten Kolonien verschieden, so daß der Raum zwischen der schwarzen Hülle und ihr verschieden stark entwickelt ist.

d) Der innere Zellenstrang (*I. Zs* Fig. 3, 4, 5, 9, 10, 11, Taf. 33). In der Achse der äußern Zellschicht liegt ein Strang von miteinander verschmolzenen Zellen. Dieser Strang ist sehr scharf von der äußern Zellschicht abgegrenzt, und seine Oberfläche ist glatt. Im Strang fehlen Zellgrenzen vollständig, ebenso jegliche Spur von Vacuolen: er erscheint vollständig solid. Das Protoplasma des Strangs färbt sich sehr stark und gleichmäßig und ist feinkörnig. Schon an ungefärbten Präparaten kann man diesen Strang erkennen, an gefärbten erscheint er aber schon bei schwacher Vergrößerung sehr deutlich. Pigmentflecken fehlen ihm vollständig. Die Kerne (*K*<sup>1</sup> Fig. 4, 5, 10, Taf. 33) liegen im Strang unregelmäßig, aber auf den Schnitten durch den Stolo stets einschichtig.

Im Querschnitt hat der innere Zellenstrang einen runden, ovalen oder polygonalen Umriß.

e) Der innere Stab (*I. st* Fig. 4, 5, 6, 9, 10, 11 u. 13, Taf. 33). Dieser innere Stab oder die Stoloachse ist ein solider Faden, der im ganzen Verlauf des Stolos vorhanden ist und eine Art Stützorgan des Stolos bildet. Er erscheint auf Totalpräparaten als eine feine Linie, kann auch wegen seiner starken Lichtbrechung in ungefärbten Präparaten sichtbar sein und sieht dann wie ein helles inneres Band

aus. Er ist wahrscheinlich ein Ausscheidungsprodukt des innern Zellenstrangs und färbt sich sehr stark mit allen angewandten Farbstoffen. Sein Verlauf fällt selten streng mit der Längsachse des innern Zellenstrangs zusammen: gewöhnlich verläuft er etwas wellig und nähert sich unregelmäßig bald dem einen, bald dem andern Rand des innern Zellenstrangs. Bei stärksten Vergrößerungen sehen seine Ränder nicht geradlinig aus, sondern sie zeigen unregelmäßige Vorsprünge oder Verdickungen, die in das Protoplasma des innern Zellenstrangs eindringen (*Vd* Fig. 6 u. 10, Taf. 33). Die Dicke des Stabs beträgt  $1\frac{1}{2}$ — $2\ \mu$ . Trotz solch geringer Dimensionen kann man bei stärksten Vergrößerungen in der stark lichtbrechenden Substanz des Stabs eine feine Punktierung und Strichelung erkennen. Im Querschnitt ist er nicht rund, sondern oval oder etwas abgeplattet.

Durch starkes Zerklopfen oder Zerreißen des Stolos kann man leicht freie Bruchstücke des Stabs erhalten. Auf Fig. 6, Taf. 33 ist ein solches Fragment mit noch angehefteten Resten des innern Zellenstrangs (*I. Zs*) abgebildet. Solche Bilder bestätigen, daß es sich hier um einen soliden Stab, nicht um ein feinstes Rohr oder Lumen handelt.

Alle geschilderten Bestandteile sind an jeder beliebigen Stelle des Stolos des Hauptrohrs vorhanden. Nur in alten Kolonien, bei denen die Mehrzahl der Tiere degeneriert ist, findet man auch am Stolo Spuren von Degeneration.

Zu den Anomalien im Bau des Stolos gehört das Vorhandensein von Dotterkörnern im innern Zellenstrang. Dieser Fall, der sehr selten ist, ist in Fig. 9, Taf. 33 dargestellt. Die Dotterkörner (*Dt*), die mit denen des Stiels identisch sind, finden sich in solchen Stellen des Stolos, wo dieser neben den sterilen Knospen liegt; vielleicht liegt hier ein Anfang der Bildung solcher Knospen vor. Es ist bemerkenswert, daß diese Dotterkörner nur in den innern, nicht aber in der äußern Zellenschicht hervortreten.

Die Seitenzweige des Stolos (*szw* Fig. 4, Taf. 25; Fig. 11, Taf. 33 etc.<sup>1)</sup>) zeigen im ganzen denselben Bau wie der Hauptstamm, sind nur durch besondere Septen (*qss* Fig. 11, Taf. 33) der schwarzen Hülle in eine Anzahl von Kammern (*Km*) geteilt.

Äußerlich sehen die Seitenzweige entweder wie kurze Stränge

---

1) *szw* Fig. 4 u. 6, Taf. 25; Fig. 18, Taf. 26; Fig. 9, Taf. 31 Fig. 13 u. 16, Taf. 33.

oder wie einfache Verdickungen des Stolos aus. Sie liegen entweder in der Breite der Quersepten der Haupttröhren (Fig. 13, Taf. 33) oder nahe bei diesen in den proximalen Partien der entsprechenden Wohnröhren (*szw*<sup>2</sup> Fig. 4, Taf. 25). Je nach ihrer Länge kann die Zahl der Kammern verschieden sein. Die längsten Zweige, die bis 50  $\mu$  lang sind, bestehen aus ca. 10 Kammern. An solchen kann man schon an der Oberfläche eine Anzahl sehr schwacher, ringförmiger Verengungen erkennen (bei *qss* Fig. 11, Taf. 33), welche die Grenzen der Kammern (*Km*) darstellen.

Die Seitenzweige sind im Querschnitt im Gegensatz zum Hauptstamm des Stolos vollständig kreisrund und unterscheiden sich durch ihre vollständige Undurchsichtigkeit von diesem. In Nelkenöl sind viele Stellen des Stolos selbst hell und durchsichtig, die Seitenzweige erscheinen aber nie durchsichtig. Auch nach der Einwirkung von Eau de Javelle behalten sie ihre dunkle Farbe auch dann noch bei, wenn der ganze übrige Stolo vollständig durchsichtig ist.

Die Seitenzweige gehen seitlich oft fast senkrecht vom Hauptstamm des Stolos aus. An diesen Ausgangsstellen der Seitenzweige findet sich gewöhnlich eine schwache Erweiterung des Stolostamms. Auf Fig. 11, Taf. 33 ist ein ganzer Seitenzweig im Längsschnitt dargestellt. Der innere Stab (*Ist*) mit dem innern Zellenstrang (*IZs*) geht auch senkrecht von dem des Stolos in den Seitenzweig ab. Alle Quersepten der letztern stellen Fortsetzungen der schwarzen Hülle gegen die Längsachse des Zweigs vor (*qss*). Sie sind uhrglasförmig, in der Richtung der Zweigspitze gebogen. Jedes Querseptum hat in seinem Zentrum eine Öffnung (*Oef* Fig. 11, 12 u. 14, Taf. 33), deren Ränder gegen die Spitze des Zweigs schwach gekrümmt sind. Die Dicke der Quersepten ist der der Hülle gleich. Manchmal bilden sich noch in den Verengungen der Oberfläche, die die Grenzen der Kammern bezeichnen, besondere Schichten dunklerer Substanz (*Vbs* Fig. 15a u. b, Taf. 33), so daß die Oberfläche des Seitenzweigs vollständig glatt wird. Selten tritt auch eine Verdopplung der Septen auf. Bei der folgenden Kammer kann sich deren oberflächliche Hülle auf die Fläche des vorhergehenden Septums fortsetzen, so daß diese aus 2 Schichten besteht (*qss*<sup>1</sup> u. *qss*<sup>2</sup> Fig. 15b, Taf. 33). Die Kammern (*Km*<sup>1</sup>...*Km*<sup>6</sup> Fig. 11, Taf. 33) scheinen also nichts anderes zu sein als periodische Anwachsstufen der Seitenzweige, und jedes Querseptum ist früher einige Zeit die Spitze des Zweigs gewesen.

Der innere Zellenstrang mit seinem Stab geht ohne irgend welche Veränderungen durch alle Kammern und Öffnungen des Zweigs

hindurch in die Basis des kontraktiven Stiels über. Der übrige Raum der Zweige ist vollständig durch die äußere Zellschicht ausgefüllt, in der eine Menge von oft großen Pigmentflecken unregelmäßig zerstreut ist.

Die Verzweigungen des Hauptstamms des Stolos (*Vz* Fig. 4, Taf. 25; Fig. 1, Taf. 33) sind eine der Bildung der Seitenzweige ähnliche Erscheinung. An solchen Stellen sieht man manchmal eine oberflächliche Verengung der Stolobreite und auf den Schnitten die Reste der ursprünglichen Quersepta.

Die Verzweigungen des Stolos beginnen in gewissen Fällen viel früher als die Verzweigung der Hauptröhre. In diesem Fall findet man in der Hauptröhre stellenweise 2, eine Strecke parallel laufende Stolostämme.

Die Anheftungsstelle des kontraktiven Stiels an die Spitze der Seitenzweige des schwarzen Stolos ist in medianem Längsschnitt auf Fig. 11, Taf. 33 dargestellt und im Querschnitt schematisch in Fig. 16, Taf. 32. Die beiden Hälften des Stielcöloms (*r. ste* u. *l. ste*) treten dicht an die Öffnung der schwarzen Hülle des entsprechenden Seitenzweigs des Stolos heran, ohne jedoch die schwarze Hülle direkt zu berühren. Der innere Zellenstrang des Stolos tritt durch die Öffnung der letzten Kammer der schwarzen Hülle hindurch (*Oef*<sup>7</sup> Fig. 11, Taf. 33) und bildet außerhalb dieser eine kuglige, knopfartige Anschwellung (*Zgb* der Figuren), an die sich die Basalmembranen der beiden Hälften des Stielcöloms direkt ansetzen. Das Epithel des Stiels steht mit der äußeren Zellschicht der letzten Kammer des Stolozweigs nicht in Verbindung; in ihrer ganzen Dicke verbindet sie sich nur mit der erwähnten Anschwellung des innern Stolostrangs. Von den übrigen Stoloteilen ist das Stiel-epithel durch die schwarze Stolahülle getrennt. Diese Erscheinung ließ sich nur an stark kontrahierten Stielen beobachten und auch da nur unter Schwierigkeiten, weil es selten gelingt, ganz mediane Schnitte durch die Anheftungsstelle zu erhalten.

An Totalpräparaten kann man die erwähnte terminale Anschwellung des innern Stolostrangs nicht immer von den benachbarten Partien des Stielepithels unterscheiden. Der innere Stolostab ließ sich bis zur Endöffnung der Seitenzweige verfolgen; es ist jedoch möglich, daß er sich noch etwas weiter fortsetzt. Im Septum, das die beiden Stielcölomhälften voneinander trennt (*Ls*), fehlt er aber vollständig. Den von FOWLER (27) beschriebenen besondern Zellenstrang im Septum, der die direkte Fortsetzung des innern

Strangs des Stolos darstellt und von ihm als *end?* bezeichnet wird [s. FOWLER (27), fig. 2, 3, 14, tab. 3], habe ich nirgends finden können. Das Ende des Stabs hat sich mit voller Sicherheit nicht feststellen lassen. Auf den Querschnitten durch den Stiel kann man manchmal schwache Verdickungen des Stielepithels im Innern finden, die in das Längsseptum des Stielcöloms eindringen (*Vd* Fig. 5, Taf. 32), doch kann man stets den direkten Zusammenhang dieser Verdickungen mit dem Stielepithel erkennen. Einen besondern Zellenstrang, der den endodermalen Urdarmanlagen der jungen Knospentadien ähnlich ist, habe ich in keinem Stiel finden können.

(Fortsetzung folgt.)

---

### Literaturverzeichnis.

---

#### I. *Rhabdopleura*.

1. ALLMAN, G., Report on Shetland Dredgings, in: Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. for 1868, publ. 1869.
2. SARS, M., Fortsatte Bemærkninger over det dyriske Livs Udbredning i Havets Dybder, in: Forh. Vidensk. Selsk. Christiania, 1868, publ. 1869.
3. ALLMAN, G., On *Rhabdopleura*, a new genus of Polyzoa, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 6, 1869.
4. —, On *Rhabdopleura*, a new form of Polyzoa from Deep Sea Dredgings in Shetland, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 9, 1869.
5. SARS, G., On some remarkable forms of animal life from the great deeps off the Norwegian Coast, Christiania (University Progr. for the 1st half year 1869), 1872.
6. —, On *Rhabdopleura mirabilis*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 14, 1874.
7. LANKESTER, E. RAY, Remarks on the affinities of *Rhabdopleura*, *ibid.* (N. S.), Vol. 14, 1874.
8. ALLMAN, G., On the relations of *Rhabdopleura*, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 14, 1879.
9. STORM, V., Bidrag til kundskab on Thronhjemsfjordens Fauna, in: Norske Vid. Selsk. Skr. 1879.
10. HINCKS, T., A history of the British marine Polyzoa, London, 2 Vols., 1880.
11. LANKESTER, E. RAY, Dredging in the Norwegian Fjords, in: Nature, Vol. 26, 1882.
12. —, A contribution to the knowledge of *Rhabdopleura*, in: Quart. Journ. microscop. Sc. (N. S.), Vol. 24, 1884. Wiederh. auch: Contribution to the knowledge of *Rhabdopleura* and *Amphioxus*, in: Spolia Maris, Plymouth Biol. Lob., London 1889.

13. JULLIEN, J., Description d'un Bryozoaire nouveau du genre Rhabdopleura, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 15, 1890.
  14. FOWLER, G., Note on the structure of Rhabdopleura, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 52, 1893.
  15. —, The morphology of Rhabdopleura normanii ALLM., in: Festschr. 70. Geburtst. LEUCKART's, 1893.
  16. NORMAN, J., A month on the Throndhjem Fjord, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 13, 1894.
  17. KOEHLER, R., Resultats scientifiques de la campagne du „Caudan“, in: Ann. Univ. Lyon, Paris 1896.
  18. NORDGAARD, O., Polyzoa, XXVII p. of „The Norwegian North-Atlantic Expedition“, Zoology, Vol. 7, Christiania 1900.
  19. CONTE, A. et C. VANEY, Recherches sur le bourgeonnement de Rhabdopleura normanii ALLM., in: CR. Acad. Sc. (Paris), Vol. 135, 1900.
  20. —, Contribution a l'étude anatomique de Rhabdopleura normanii ALLM., ibid., Vol. 135, 1900.
  21. STORM, V., Oversigt over Throndhjemsfjordens Fauna, in: Arbeidskomit. f. Throndhjem biol. Stat., 1900.
  22. NORDGAARD, O., Die Bryozoen des westlichen Norwegens, Bergen, in: Bergens Mus. Aarbog, 1902.
  23. JULLIEN, J. et L. CALVET, Bryozoaires provenant des Compagnes de l'Hirondelle, in: Rés. Camp. sc. Pr. Monaco, Fasc. 23, Bryozoaires, 1903.
  24. NORMAN, A., Notes on the natural history of East Finmark, in: Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 12, 1903, NB. p. 101.
  25. SCHEPOTIEFF, A., Zur Organisation von Rhabdopleura, in: Bergens Mus. Aarbog, 1904.
  26. HARMER, S., Hemichordata, in: Cambridge Natural History, Vol. 7, 1904.
  27. FOWLER, G., Notes on Rhabdopleura normanii ALLM., in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 48, 1904.
  28. SCHEPOTIEFF, A., Ueber Organisation und Knospung von Rhabdopleura, in: Zool. Anz., Vol. 28, 1905.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen.

- d* dorsal  
*v* ventral  
*r* rechte  
*l* linke Wand, Partie etc.  
 z. B.: *d. W* dorsale Wand  
*l. Nph* linkes Nephridium  
*r. He* rechtes Halsregioncölom usw.

<p><i>A</i> After  <i>Ah</i> Afterhügel  <i>Ast</i> Anfangsstelle der Kolonie  <i>a. Zs</i> äußere Zellenschicht  <i>Ax</i> Axialkanal  <i>Bd</i> Band  <i>Bdt</i> Blindtasche  <i>Bg</i> Bindegewebe  <i>Bm</i> Basalmembran  <i>Br</i> Berippung  <i>Cgl</i> Cerebralganglion  <i>est</i> kontraktiler Stiel  <i>Cut</i> Cuticula  <i>D</i> Drüsen  <i>Dp</i> Drüserpartie des Kopfschildes  <i>dss</i> durchsichtige Substanz  <i>dt. P</i> distale Partie  <i>Dt</i> Dotter  <i>E</i> Ei  <i>Ed</i> Enddarm</p>	<p><i>Enr</i> Endrohr  <i>Epf</i> Epibranchialfalte  <i>Epx</i> Epithelzellen  <i>Ers</i> Ergänzungsschicht  <i>Fs</i> Faserschicht  <i>fs</i> freier Stolo  <i>Ft</i> Falte  <i>fw</i> frei sich erhebendes Wohnrohr  <i>fz</i> frei ins Halsregioncölom schimmernde Zellen  <i>Fzl</i> Fußzellen  <i>G</i> Gefäß  <i>gls</i> Ganglienschicht  <i>Gp</i> Genitalporus  <i>gz</i> Ganglienzelle  <i>H</i> Herz  <i>Hbl</i> Herzblase  <i>He</i> Halsregioncölom  <i>Hd</i> Hoden</p>
---	--

<i>Hdh</i> Hodenhülle	<i>Nph</i> Nephridium
<i>hdN</i> hinterer Dorsalnerv	<i>Nphk</i> Nephridialkanal
<i>h. P</i> hintere Partie des Kopfschildes	<i>Nphp</i> Nephridialporus
<i>HR</i> Haupttröhre der Kolonie	<i>Nt</i> Notochorda
<i>HrM</i> Muskulatur der Halsregion	<i>Nth</i> Notochordahülle
<i>Ifl</i> innere Fläche	<i>Nzp</i> Nervenzellenplexus
<i>Inv</i> Invagination	<i>Oe</i> Oesophagus
<i>iR</i> innerer Raum	<i>Oef</i> Öffnung
<i>jst</i> innerer Stab	<i>OeM</i> Oesophaguskulatur
<i>IZs</i> innere Zellschicht	<i>Oer</i> Oesophagusrinne
<i>K</i> Kern	<i>Oew</i> Oesophaguswand
<i>Kl</i> Kanal	<i>Ol</i> Oberlippe
<i>Km</i> Kammer	<i>o. Rw</i> obere Rohrwand
<i>Kms</i> Keimschicht	<i>Or</i> Ovarium
<i>Kn</i> Knospe	<i>Ord</i> Oviduct
<i>Knw</i> Knospenwand	<i>Orh</i> Ovarialhülle
<i>k. P</i> kriechende Partie	<i>oSH</i> obere Partie der schwarzen Stolohüllen
<i>Kr</i> Kiemenrinne	<i>o. Zs</i> oberflächliche Zellschicht
<i>k. Rw</i> kriechende Rohrwand	<i>P</i> Partie
<i>Ks</i> Kopfschild	<i>p</i> Pigmentfleck
<i>Ksc</i> Kopfschildcöлом	<i>Pep</i> Peritonealepithel
<i>Ksk</i> Kopfschildkanal	<i>pr. P</i> proximale Partie
<i>KsM</i> Muskulatur des Kopfschildes	<i>p. str</i> Pigmentstreif
<i>Ksp</i> Kopfschildporus	<i>Q</i> Querseptum des Wohnrohrs
<i>Ksr</i> Kopfschildrand	<i>q<sup>1</sup>, q<sup>2</sup></i> Querseptum des Körpers
<i>Ksw</i> Kopfschildwand	<i>Ql</i> Querlinie
<i>Kt</i> Kante	<i>Qss</i> Septenschichten
<i>Kw</i> Körperwand	<i>qss</i> Querseptum der Seitenzweige des schwarzen Stolos
<i>L</i> Lophophor	<i>R</i> Raum
<i>La</i> Lophophorarman	<i>Re</i> Rumpfcöлом
<i>Lae</i> Lophophorarmancöлом	<i>Rf</i> Rumpf
<i>LaM</i> Muskulatur des Lophophorarmanes	<i>Rg</i> Ringelung
<i>Lan</i> Lophophorarmnerv	<i>S</i> Segment
<i>Law</i> Lophophorarmwand	<i>sc</i> Cöлом des freien Stolos
<i>Lfl</i> Längsfalte	<i>set</i> Spermatoocyten
<i>Ln</i> Lateralnerv	<i>Sg</i> Seitengefäß
<i>Ls</i> Längsseptum	<i>sH</i> schwarze Hülle
<i>M</i> Muskelfibrillen	<i>Sk</i> Stützkörper
<i>Md</i> Mitteldarm	<i>Sl</i> Seitenlippe
<i>Mes</i> Mesenterium	<i>Slc</i> Seitenlippencöлом
<i>Mg</i> Magen	<i>SLM</i> Muskulatur der Seitenlippen
<i>Mgw</i> Magenwand	<i>Sp</i> Spermatozoen
<i>Mr</i> Mundrand	<i>SpG</i> Spermatozoogonien
<i>Mrm</i> Mundraum	<i>ss</i> schwarze Stolo
<i>Mrw</i> Mundraunwand	<i>St</i> Stiel
<i>Ms</i> Mundspalte	<i>ste</i> Stielecöлом
<i>Msp</i> Medianseptum	
<i>N</i> Nerv	

<i>stM</i> Stielmuskulatur	<i>Vbs</i> Verbindungsschicht
<i>Str</i> Seitenröhre	<i>Vd</i> Verdickung
<i>szw</i> Seitenzweig des schwarzen Stolos	<i>Vdf</i> Vas deferens
<i>Sxs</i> Schicht spindelförmiger Zellen	<i>vdN</i> vorderer Dorsalnerv
<i>T</i> Tentakel	<i>Vg</i> Verengung
<i>Te</i> Tentakelcölo	<i>Vt</i> Vertiefung
<i>Th</i> Tier	<i>Vz</i> Verzweigung
<i>Tr</i> Trichter	<i>Wr</i> Wohnrohr
<i>u. SH</i> untere Partie der schwarzen Stolahüllen	<i>W</i> Wand
<i>Vb</i> Verbindung	<i>Zgb</i> Zellgebilde
	<i>Zr</i> Zwischenraum

## Tafel 25.

Fig. 1. Eine Schale von *Modiola* mit einer Kolonie von *Rhabdopleura normanii* ALLM. in natürlicher Größe.

Fig. 2. Umriß einer jungen Kolonie von *Rhabdopleura*. 10 : 1.

Fig. 3. Seitenansicht des Tiers in ausgestrecktem Zustand. 50 : 1.

Fig. 4. Zwei Wohnröhren mit den zurückgezogenen sterilen Tieren. 43 : 1.

Fig. 5. Seitenansicht des Weibchens von *Rhabdopleura*. 50 : 1.

Fig. 6. Ein ganzes Wohnrohr der Kolonie mit dem Tier in ausgestrecktem Zustand. Halbschematisch. Die oberflächliche Berippung des Wohnrohrs ist nicht angegeben. 26 : 1.

Fig. 7. Halbschematisierte Dorsalanansicht des mittlern Teils des zurückgezogenen männlichen Tiers. 55 : 1.

Fig. 8. Seitenansicht des mittlern Teils des zurückgezogenen männlichen Tiers von dessen linker Seite. 150 : 1.

Fig. 9. Ventralansicht des mittlern Teils des zurückgezogenen männlichen Tiers. Das Wohnrohr ist nicht angegeben. 107 : 1.

Fig. 10. Umriß der mittlern Partie des zurückgezogenen männlichen Tiers von dessen rechter Seite. 45 : 1.

Fig. 11. Ein Rohr von *Placostegus tridentatus* FABR. mit einer Kolonie von *Rhabdopleura*. 1 : 1.

Fig. 12. Die oberflächliche Berippung des kriechenden Wohnrohrs, *a* in der Hauptröhre, *b* u. *c* beim Übergang in das sich frei erhebende Rohr. 107 : 1.

## Tafel 26.

Fig. 1—16. Schematisierte Serie von Querschnitten durch den Lophophor des zurückgezogenen Tiers von seiner Spitze bis zum Anfang der Kiemenrinnen. 150 : 1.

Fig. 1. Querschnitt durch die Spitze des Lophophors oberhalb der Armspitzen.

Fig. 2. Schnitt durch die Mittelpartie des Lophophors oberhalb der Spitze des Kopfschild.

Fig. 3. Schnitt durch den Lophophor in der Höhe der distalen Partie des Kopfschild.

Fig. 4. Schnitt durch den Lophophor oberhalb der Kopfschildporen.

Fig. 5. Schnitt durch die vordere Partie des Körpers oberhalb der Spitze der Notochorda.

Fig. 6. Querschnitt durch die vordere Partie des Körpers in der Höhe der Spitze der Notochorda.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen Tentakel. Der Lophophorarm ist nur schief getroffen. 365 : 1.

Fig. 8. Die durch Maceration des Lophophors isolierte Basalmembran der Tentakel. 500 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Tentakel. 1090 : 1.

Fig. 10. Schema des Querschnitts durch einen Lophophorarm. Die Tentakel sind in ihrer ganzen Länge gezeichnet. ca. 100 : 1.

Fig. 11. Schema des Querschnittes durch den Lophophor, wo die Arme ihre Ventralflächen einander zukehren. 200 : 1.

Fig. 12. Schema des Querschnitts durch den Lophophor, dessen Arme dorsoventral abgeplattet sind. 150 : 1.

Fig. 13. Schema des Querschnitts durch den Lophophor, dessen Arme seitlich gebogen sind. 100 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch das Tier mit dem stark asymmetrischen Kopfschild in der Höhe der Notochorda. Schema. 200 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch das Tier mit dem sehr stark asymmetrischen, blattartigen Kopfschild in der Höhe der Notochorda. Schema. 150 : 1.

Fig. 16 u. 17. Zwei Querschnitte durch das Tier in der Höhe der dorsalen Kopfschildporen. 365 : 1.

Fig. 18. Schema der Dreisegmentierung des Tiers in ausgestrecktem Zustand. Ansicht von der linken Körperseite.

Fig. 19. Schematisierter Umriss eines Querschnitts durch ein stark asymmetrisches Tier in der Höhe der Mundspalte.

## Tafel 27.

Alle Figuren stellen eine Serie von Querschnitten durch die Halsregion eines noch nicht ganz reifen männlichen Tiers dar, das nur eine Anlage des Hodensacks besitzt. Alle Figuren, abgesehen von Fig. 1, 300 : 1.

Fig. 1. Querschnitt durch das Tier in der Höhe der Basis des Lophophors, hinter den Kopfschildporen. 20. Schnitt von der Spitze des Kopfschildes. Schema. 200 : 1.

Fig. 2. 26. Schnitt; oberhalb der Spitze der Notochorda.

Fig. 3. 29. Schnitt; in der Höhe der Stützkörper der Notochorda.

Fig. 4. 33. Schnitt; in der Höhe der Mittelpartie der Notochorda.

Fig. 5. 35. Schnitt; in der Höhe der Oberlippe.

Fig. 6. 36. Schnitt; oberhalb der Mundspalte.

Fig. 7. 37. Schnitt; in der Höhe der vordersten Partie des Mundspalts.

Fig. 8. 39. Schnitt; in der Höhe der vordern Partie der Epibranchialfalte.

Fig. 9. 41. Schnitt; in der Höhe der hintersten Partie des Mundspalts und der Spitze des Afterhügels.

Fig. 10. 45. Schnitt; in der Höhe der vordern Partie des Oesophagus.

Fig. 11. Schema der vordern Partie des Körpers in medianem Längsschnitt für die Orientierung der Querschnitte. Die Richtung jedes Schnitts ist angegeben.

## Tafel 28.

Fig. 1—4 stellen eine Serie von Querschnitten durch ein steriles Tier in der Höhe des Übergangs der Kiemenrinnen in die Mundhöhle dar.

Fig. 1. Querschnitt in der Höhe der Oberlippe. 545 : 1.

Fig. 2. Nächster Schnitt in der Höhe der vordern Partie der Mundspalte. 545 : 1.

Fig. 3. Nächster Schnitt in der Höhe der Mittelpartie der Mundspalte. Beide Kiemenrinnen sind innerhalb des Mundraums zu sehen. 545 : 1.

Fig. 4. Schema des Querschnitts in der Höhe der hintersten Partie der Mundspalte. 8. Schnitt nach dem in Fig. 3 dargestellten. 365 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Tier in der Höhe der vordern Partie der Mundspalte, Verbindung der Mundspalte (*Ms*) nur mit der linken Kiemenrinne (*l. Kr*). 305 : 1.

Fig. 6. Schema des Halsregionkanals (Nephridiums) im Längsschnitt.

Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch die vordere Partie des Körpers von *Rhabdopleura*. Schema der Cölome.

Fig. 8. Die ventrale Körperoberfläche der Halsregion eines sterilen zurückgezogenen Tieres nach Entfernung des Kopfschildes.

Fig. 9. Vorderpartie eines stark ausgestreckten Tieres mit dem nach hinten gebogenen Kopfschild. Ansicht von vorn. 171 : 1.

Fig. 10. Schema des gesamten Halsregioncöloms in Ventralansicht.

Fig. 11. Eine Partie des Querschnitts durch das Tier in der Höhe der Notochordaspitze. Sehr starke Erfüllung des Halsregioncöloms durch Peritonealepithel. Die übrigen Körperteile sind nur schematisch gezeichnet. 500 : 1.

Fig. 12. Eine frei im Halsregioncölom schwimmende Zelle. 1160 : 1.

## Tafel 29.

Fig. 1. Halbschematisierter Umriß eines Flächenschnitts durch die vordere Partie des Körpers, der nahe der ventralen Körperwand längs des Oesophagus verläuft.

Figg. 2—5 stellen eine Serie von Querschnitten durch die hintere Partie der Halsregion eines reifen männlichen Tieres dar (s. Fig. 8 u. 9, Taf. 25).

Fig. 2. Querschnitt in der Höhe der hintern Partie der Mundspalte vor deren Schluß. 365 : 1.

Fig. 3. Querschnitt in der Höhe der distalen Partie des Oesophagus unmittelbar nach dem Schluß der Mundspalte. 365 : 1.

Fig. 4. Halbschematisierter Querschnitt in der Höhe der Mitte des Oesophagus. 300 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch das Tier in der Höhe der distalen Partie des Oesophagus. 200 : 1.

Fig. 6. Schema eines Querschnitts durch das Tier in der Höhe der proximalen Partie des Magens vor dessen Verbindung mit dem Oesophagus. 100 : 1.

Fig. 7. Halbschematisierte Partie eines schrägen Querschnitts durch die hinterste Partie des Oesophagus vor dessen Verbindung mit dem Magen, wo beide Fortsetzungen der vacuolisierten Längsrinnen erkennbar sind.

Fig. 8. Halbschematisierte Partie des Querschnitts durch das Tier in der Höhe der proximalen Partie der Herzblase.

Fig. 9. Eine Partie eines Querschnitts durch das Tier in der Höhe der Notochordaspitze. Es ist die vorderste Partie der Herzblase getroffen. Halbschematisiert.

Fig. 10. Eine Partie des Querschnitts durch ein Tier in der Höhe der Epibranchialfalte, wo das Dorsalgefäß erkennbar ist. 750 : 1.

Fig. 11. Eine Partie des Querschnitts durch den Rumpf mit dem Dorsalgefäß. Halbschematisiert. 750 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch das Tier in der Höhe der Herzblase. 365 : 1.

Fig. 13. Schema der Herzblase und des Herzens im Querschnitt.

Fig. 14a. Schematisierter Umriß eines Querschnitts durch das Tier in der Höhe der Oberlippe, wo beide Lateralgefäße erkennbar sind. 200 : 1.

Fig. 14b. Eine Stelle desselben Schnitts, wo das Lateralgefäß liegt. 610 : 1.

### Tafel 30.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Kopfschild. Halbschematisch. Schnitt ist etwas schräg getroffen. 300 : 1.

Fig. 2. Schema der Organisation des Kopfschildes von der ventralen Körperseite.

Fig. 3. Querschnitt durch die Körperwand der hintern Rumpfpattie. 1500 : 1.

Fig. 4. Schema eines Längsschnitts durch die gesamte Notochorda, um deren Beziehungen zur Herzblase und zur Mundhöhle zu zeigen. ca. 545 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Mittelpartie der hohlen Notochorda. 610 : 1.

Fig. 6 u. 7. Schematisierte Umriss der Schnitte durch das Tier in der Höhe der Ausgangsstelle der hohlen Notochorda. 100 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Notochorda mit dem Rudiment eines Axialkanals in der Höhe der Herzblase, deren vordere Wand schief getroffen ist. 750 : 1.

Fig. 9. Die durch Maceration des ganzen Körpers isolierte Basalmembran des Lophophors und der Halsregion. 560 : 1.

Fig. 10. Eine Partie des Längsschnitts durch eine solide Notochorda. 610 : 1.

Fig. 11. Eine Partie des Querschnitts durch das Tier in der Höhe der Mittelpartie der Notochorda. 545 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch die Mittelpartie einer stark vacuolisierten Notochorda. 610 : 1.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Stützkörper der Notochordaspitze. Schematisch. 915 : 1.

Fig. 14 u. 15. Zwei Querschnitte durch die Spitze der Notochorda. 1830 : 1.

Fig. 14. Schnitt durch die proximale Partie des Stützkörpers.

Fig. 15. Schnitt durch die distale Partie des Stützkörpers.

Fig. 16. Querschnitt durch die Mitte des Cerebralganglions. 1830:1.

Fig. 17. Querschnitt durch das Cerebralganglion eines sterilen Tiers, das in einer Körperfalte liegt. 750:1.

Fig. 18. Schema des Nervensystems in der Halsregion von *Rhabdopleura*. Seitenansicht der Halsregion in medianem Längsschnitt.

Fig. 19. Schema des Nervensystems von *Rhabdopleura*. Ventralansicht.

Fig. 20. Schema des Nervensystems von *Rhabdopleura*. Dorsalansicht.

### Tafel 31.

Fig. 1. Schematisierter Umriß des gesamten Darmkanals eines sterilen Tiers. 305:1.

Fig. 2. Schematisierter Umriß des gesamten Darmkanals eines männlichen Tiers. ca. 200:1.

Fig. 3. Ansicht der Spitze des Afterhügels eines noch unreifen männlichen Tiers. Der Genitalporus ist noch nicht entwickelt. 305:1.

Fig. 4. Querschnitt in der Höhe der mittlern Partie des Rumpfs, wo der Magen am breitesten ist. 214:1.

Fig. 5. Querschnitt in der Höhe des Verbindungskanals zwischen den beiden Hodenabschnitten. 171:1.

Fig. 6. Querschnitt durch die hinterste Partie des Rumpfs, ungefähr in der Mitte des hintern Hodenabschnitts. 214:1.

Fig. 7. Querschnitt durch die hinterste Partie des Rumpfs eines Tiers, bei dem die Darmschlinge sehr stark nach hinten gestreckt ist (*Th* Fig. 4, Taf. 25). 171:1.

Fig. 8. Schema der Muskulatur von *Rhabdopleura*. Ansicht von der linken Körperseite.

Fig. 9. Schema des Rumpfcöloms. Ventralansicht.

Fig. 10. Eine Partie des reifen männlichen Tiers mit stark verlängerter hinterer Partie des Rumpfs. 60:1.

Fig. 11. Schema des Hodensacks. Fall des doppelten Hodensacks. 90:1.

Fig. 12. Schema des Hodensacks. Fall des einfachen Hodensacks. 107:1.

Fig. 13. Querschnitt durch die Spitze des Afterhügels in der Höhe des Genitalporus. 776:1.

Fig. 14. Die durch Maceration des Hodensacks isolierten Spermatozoiden. 2340:1.

Fig. 15. Querschnitt durch die Mittelpartie des Vas deferens. 305 : 1.

Fig. 16. Eine Partie des Querschnitts durch das Tier in der Höhe des Rudiments eines Hodensacks. Halbschematisch. 776 : 1.

Fig. 17. Schema eines Querschnitts durch die vordere Partie eines reifen männlichen Tiers. Fall des einfachen Sacks. 150 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch die hinterste Partie desselben (Fig. 17) Hodensacks. 150 : 1.

Fig. 19. Querschnitt durch die hintere Partie des einfachen Hodensacks, wo die Spermatogenese gut erkennbar ist. 1830 : 1.

### Tafel 32.

Fig. 1. Schema des Ovariums. ca. 100 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch ein weibliches Tier in der Höhe der hintern Partie des Ovariums. 543 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch ein weibliches Tier in der Höhe des Oviducts. Halbschematisiert. 543 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch die vordere Partie des Ovariums mit den reifen Eiern. 610 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte des kontraktiven Stiels eines zurückgezogenen Tiers. 1090 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die proximalste Partie des kontraktiven Stiels eines ausgestreckten männlichen Tiers (s. *e. st* Fig. 6, Taf. 31). 350 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch das Wohnrohr und durch den kontraktiven Stiel eines ausgestreckten Tiers. 305 : 1.

Fig. 8. Die durch Maceration des Stiels isolierten Muskelzellen. 171 : 1.

Fig. 9 u. 10. Zwei Längsschnitte durch die Ausgangsstelle des kontraktiven Stiels aus dem Rumpf eines sterilen Tiers. 365 : 1.

Fig. 11. Zwei Schemata der verschiedenen Fälle der Ausgangsstelle des kontraktiven Stiels aus dem Rumpf. *a* der verbreiterte Fall bei sterilen Tieren. *b* der verbreiterte Fall bei männlichen Individuen.

Fig. 12. Querschnitt durch das sterile Tier in der Höhe der Ausgangsstelle des kontraktiven Stiels. Schema. ca. 100 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch die hintere Partie eines sterilen Tiers mit einem länglichen Rumpfe unterhalb des Stielausgangs. Schema. ca. 100 : 1.

Fig. 14a—e. Umrisse verschiedener Formen der Dotterkörner des Stiels von der Seite oder im Querschnitt (*a*, *b*). 1830 : 1.

Fig. 15. Eine Partie des kontraktiven Stiels des stark ausgestreuten Tiers. 70 : 1.

Fig. 16. Schema eines Querschnitts durch die Anheftungsstelle des kontraktile Stiels oberhalb der Spitze des Seitenzweigs des schwarzen Stolos. ca. 300 : 1.

Fig. 17. Eine Partie des Querschnitts durch den Muskelsack einer Knospe (Stadium H). Verbindung der Muskelzellen (*stM*) mit der Stielwand (*Kmw*). 1160 : 1.

## Tafel 33.

Fig. 1. Eine Partie des kriechenden Wohnrohrs, worin eine Verzweigung des schwarzen Stolos hervortritt. 342 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch das kriechende Wohnrohr bald nach der Verzweigungsstelle des schwarzen Stolos. 107 : 1.

Fig. 3. Eine Partie des Querschnitts durch das kriechende Wohnrohr bald nach der Verzweigungsstelle des schwarzen Stolos. Der neue Stolozweig liegt auf dem ältern. 342 : 1.

Fig. 4. Flächenschnitt durch den schwarzen Stolo. 1830 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den schwarzen Stolo. 2340 : 1.

Fig. 6. Der durch Maceration des Stolos isolierte innere Stab. 2340 : 1.

Fig. 7. Das Ende des Stolos im letzten Querseptum gegen das Endrohr der Kolonie. 70 : 1.

Fig. 8. Ein Flächenschnitt durch den schwarzen Stolo, der nur oberflächlich durch die äußere Zellenschicht getroffen ist. 610 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch den schwarzen Stolo, in dessen innerm Zellenstrang sich die Dotterkörner befinden. 1560 : 1.

Fig. 10. Flächenschnitt durch den schwarzen Stolo. 2340 : 1. Nur die innere Zellenschicht mit dem Stab ist gezeichnet.

Fig. 11. Gesamtansicht eines Seitenzweigs des Stolos im Flächenschnitt, kombiniert nach mehreren Schnitten. 610 : 1.

Fig. 12. Eine Öffnung des innern Querseptums des Seitenzweigs des Stolos in medianem Längsschnitt. 2340 : 1.

Fig. 13. Schema des Seitenzweigs des schwarzen Stolos in medianem Längsschnitt.

Fig. 14. Umriß eines innern Querseptums des Seitenzweigs des schwarzen Stolos. Ansicht von vorn. 543 : 1.

Fig. 15a—b. Mediane Längsschnitte durch die Ränder der Seitenzweige des schwarzen Stolos in der Höhe der innern Quersepten. Schematisiert.

Fig. 16. Schema der Bildung eines neuen Stolozweigs aus dem Seitenzweig des ältern Stolos. ca. 100 : 1.

Fig. 17—19. Serie von Querschnitten durch die weiter wachsende Partie des Stolos.

Fig. 17. Querschnitt durch den frei im innern Wohnraum liegenden Stolo. 545 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch den hohlen eingeschlossenen Stolo, um den sich die schwarze Hülle noch nicht entwickelt hat. 545 : 1.

Fig. 19. Querschnitt durch den hohlen eingeschlossenen Stolo, um dessen obere Fläche sich die schwarze Hülle entwickelt. 545 : 1.

Fig. 20. Verschiedene Formen der Pigmentkörner bei *Rhabdopleura*. 2340 : 1. *a* gewöhnlichste Form des schwarzen Pigments (*p* der Figuren). *b* dieselben Pigmentkörner nach Einwirkung von Eau de Javelle. *c* die grünlichen, beiderseits abgeplatteten Körner von der Seite und von vorn (*d*).

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Spermatogenese von *Dytiscus*.

Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduction.

Von

**Friedrich Schäfer.**

(Aus dem Zool. Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 34 und 7 Abbildungen im Text.

---

Während die Spermatozoen der Coleopteren im allgemeinen in ihrer äußern Gestalt und ihrem histologischen Bau mit denjenigen der andern Insectenklassen übereinstimmen, zeigen die Samenelemente einiger Käfer ein durchaus abweichendes Verhalten. Dies sind die durch die Arbeiten von BALLOWITZ (1890, 1895) und AUERBACH (1893) bekannt gewordenen sogenannten „Doppelspermatozoen“ der Dytisciden. Bei der Wanderung der Spermatozoen durch das Vas deferens findet im Nebenhoden, wie AUERBACH für *Dytiscus marginalis* und BALLOWITZ eingehender für verschiedene, unter sich morphologisch differente Spermatozoenformen der Schwimmkäfer nachwies, für *Hydaticus*, *Graphoderes*, *Acilius*, *Dytiscus*, *Colymbetes*, eine Vereinigung je zweier Samenfäden statt, so daß in einem bestimmten Abschnitt des Samenschlauchs nur „Doppelelemente“, je zwei langgeschwänzte, mit den Köpfen fest verlötete Individuen gefunden werden.

Diese merkwürdige Verkoppelung je zweier Spermatozoen steht im Zusammenhang mit der ganz eigenartigen und charakteristischen Gestaltung des Kopfs, der somit in auffallendem Gegensatz zu der typischen „Nadelform“ desselben steht, wie sie sonst allgemein nicht nur für die Spermatozoen der Coleopteren, sondern der Insecten überhaupt die Regel ist.

Es schien daher von besonderm Interesse, diese aberrant gebauten Formen eingehend zu untersuchen und festzustellen, inwiefern sie sich auf die normalen Samenelemente der andern Coleopteren zurückführen lassen. Auf Grund der Entwicklung — denn zum Verständnis des Baues der fertigen Spermatozoen mußte ich natürlicherweise auf frühere Stadien zurückgehen — würde sich dann ein Rückschluß auch auf die Beurteilung des Wesens jener merkwürdigen „Doppelspermien“-Bildung ziehen lassen, in deren Deutung die Ansichten von BALLOWITZ und AUERBACH vollständig auseinandergehen. Und hier, bei der Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien der Samenzellen, stieß ich bei *Dytiscus*, was die Frage der Chromatinreduction im besondern anbetraf, auf recht auffallende und nach dem gewöhnlichen Modus nicht zu deutende Verhältnisse. Es lag daher in der Natur der Sache, daß ich diesem Punkt, der zurzeit mit im Vordergrund der Forschung auf zoologischem wie botanischem Gebiet steht, als einem Faktor, mit dem, wie aus den Arbeiten BOVERI'S und WEISMANN'S hervorgeht, die Vererbungstheorien fast ausschließlich zu rechnen haben, meine besondere Aufmerksamkeit widmete, zumal da eingehende Arbeiten über das Verhalten des Chromatins in der Spermatogenese der Coleopteren bis jetzt nicht vorliegen. Meine Untersuchungen stehen zum Teil in Parallele zu der ausführlichen Abhandlung VOINOV'S (1903) über die „Spermatogénèse d'été“ bei *Cybister roesclii*, einem nahen Verwandten von *Dytiscus*. Aber gerade in den wesentlichsten Punkten, in der Auffassung der Chromatinreduction, die VOINOV allerdings sehr im Vorübergehen behandelt, in dem Verhalten des akzessorischen Chromosoms und der Genese des „Spitzenstücks“ ergaben meine Untersuchungen ein abweichendes Resultat.

### Material und Methode.

Zur Untersuchung verwandte ich insbesondere *Dytiscus marginalis* und *D. circumcinctus*, außerdem, um auch andere fernstehende Formen zum Vergleich heranzuziehen, *Geotrupes stercorarius* und *Carabus*

*granulatus*, alles Käfer, die relativ große Keimdrüsen besitzen und ein leicht in hinreichender Menge beschaffbares Material bilden. *Geotrupes* und noch mehr *Carabus* boten jedoch, was die chromatischen Elemente anbelangt, weniger günstige Verhältnisse, so daß ich sie hier nur anhangs- und vergleichsweise behandeln werde.

Von den angewandten Konservierungsmethoden der in toto herauspräparierten Hoden erwies sich, neben HERMANN'Scher Lösung, als am besten Konservierung nach ZENKER und Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN; als Doppelfärbung hierzu eignete sich vorzüglich Eosin in 90% Alkohol. Sehr vorteilhaft erwies sich ferner, insbesondere für die Histogenese der Spermatiden, sowohl in Fixierung der Gewebe wie Färbung, das Verfahren nach BENDA (in: *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.*, MERKEL-BONNET, 1903, Vol. 12, p. 752); für die Struktur des Hodens noch APATHY'S Methode (in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 21, Anat., p. 255, 1905).

Ganz ausgezeichnet nach ZENKER konserviertes Material stellte mir ferner Herr Dr. TÖNNIGES bei Beginn meiner Arbeit in lebenswürdigster Weise zur Verfügung, und auch an dieser Stelle möchte ich für dessen freundliche Überlassung ihm meinen Dank aussprechen.

Bevor ich mit der Schilderung der Spermatogenese beginne, will ich noch kurz eine Beschreibung des männlichen Genitalapparats vorausschicken.

### Der Genitalapparat.

Die männlichen Geschlechtsorgane von *Dytiscus* sind im allgemeinen von AUERBACH in seiner Arbeit über „Merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis*“ zutreffend geschildert worden. Im großen und ganzen stimmt *Dytiscus* im Bau des Genitalapparats mit *Cybister roeselii* (VOINOV, 1903) überein, der sich jedoch durch besondere Größenverhältnisse auszeichnet — die Gesamtlänge des Samenschlauchs beträgt fast das Doppelte im Vergleich zu *Dytiscus*. Ich habe daher die ausführliche und genaue Darstellung VOINOV'S meiner Schilderung zu Grunde gelegt und die schon von AUERBACH gebrauchten Bezeichnungen adoptiert.

Der eigentliche Genitalapparat, wie ihn uns Textfig. A in toto vor Augen führt (ventral gesehen), ist paarig und gliedert sich in einen linken und einen rechten Hoden (*t*) und in je einen weiter distalwärts nach hinten im Abdomen gelagerten Nebenhoden (*ep*), der durch ein kaum 4 mm langes, frei verlaufendes Stück des Samenschlauchs, durch das Vas efferens, mit dem Hoden verbunden ist

und mit einem dem Vas efferens entsprechenden, ebenso kurzen Abschnitt des Samenschlauchs, dem Vas deferens, ausmündet. Und zwar

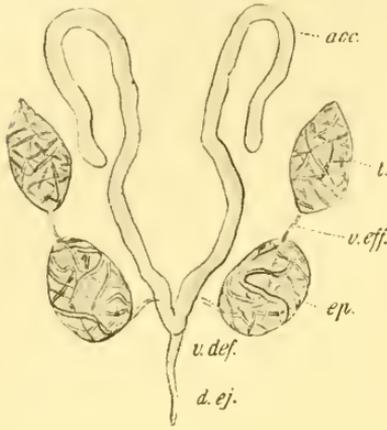


Fig. A.

Genitalapparat. Ventralansicht.

t Hoden. v. eff. Vas efferens. ep Nebenhoden. v. def. Vas deferens. d. ej. Ductus ejaculatorius. acc. akzessorischer Drüsenschlauch.

mündet dieses ventral in den zugehörigen basalen Teil des ebenfalls paarigen, 3 cm langen akzessorischen Drüsenschlauchs ein, kaum 1 mm vor der Vereinigungsstelle beider Schläuche. Dieser große „Kittdrüsenschlauch“, wie ihn AUERBACH nennt, ist etwa S-förmig gewunden, indem er mit seinem obern Drittel in einem ziemlich scharfen Bogen sich umwendet, so daß dieser etwa 1 cm lange Abschnitt dem mittlern Drittel annähernd parallel läuft. Mit Nährsubstanz, wohl hauptsächlich Eiweißstoffen, vollgepfropft, erscheint er glänzend weiß, im obern Drittel durchsichtig, während wir im untern Abschnitt einen allmählichen Übergang

in einen schwach orangefarbenen bis gelben Ton wahrnehmen. Den Endabschnitt des Genitalapparats bildet der etwa 6 mm lange Ductus ejaculatorius.

Der Hoden stellt ein ellipsoidisches bis spindelförmiges Organ dar, von etwa 12 mm Länge, das ebenso wie der Nebenhoden von einer zarten peritonealen Hülle umgeben ist, die von einem Netz von Tracheen durchzogen wird. Der Genitalschlauch, den man durch die Umhüllung hindurchschimmern sieht, ist ein einziger, stets einheitlich bleibender Strang und bildet, vielfach gewunden, ein dichtes Knäuel, so daß er sich schwer in seiner totalen Länge herauspräparieren läßt. Er mißt etwa 8—10 cm, und in ihm nimmt jede der typischen Phasen in der Entwicklung der Samenzellen eine relativ beträchtliche Region ein: auf die Keimzone der Spermato gonien folgt die der Wachstumsperiode der jungen Spermato cyten, dann die Zone der Reifungsteilungen und schließlich die der Umwandlung der Spermato den in die fertigen Samenelemente. Durch diese 4 aufeinander folgende Stadien in der Entwicklungsreihe ist eine Disposition unseres Themas ohne weiteres gegeben.

Der Prozeß der Spermato denumbildung ist jedoch im Hoden selbst noch nicht zu Ende, sondern die weitere und endgültige

Differenzierung in der Ausbildung des Spermatozoons, und zwar, wie wir sehen werden, in engster Beziehung zu der „Verkoppelung“ je zweier Samenelemente, geht erst im Nebenhoden vor sich.

Dieser ist im Vergleich zum Hoden, wenn er sich im Zustand voller Funktion befindet — ein Faktor, der ganz wesentlich von der Pflege der Tiere im Aquarium abhängig ist und nur zum geringern Teil von der Jahreszeit — größer und kompakter und stellt ein mehr sackartiges Organ dar. Der Genitalschlauch selbst zieht sich, wie im Hoden, in zahlreichen regellosen Windungen hindurch — „eine Art Gliederung des Nebenhodens in drei Lappen, einen lateralen, einen mittleren und einen medialen oder inneren“, wie AUERBACH (p. 186) angibt, „Abschnitte, die sich durch die Form ihrer Windungen und auch nach dem Durchmesser der zugehörigen Schlauchstrecke unterscheiden lassen“. vermochte ich nicht festzustellen. Äußerlich sind die beiden Nebenhoden bei *Dytiscus marginalis* durch peritoneale Umhüllung scheinbar zu einem unpaaren Organ vereinigt, worauf AUERBACH (p. 202) besondern Wert legen zu müssen glaubt, indem er hier eine versteckte Kommunikation vermutet, zum Zweck einer „Vermischung des Spermas aus dem rechten und dem linken Hoden“ und der „Konjugation je eines linksseitig und eines rechtsseitig entstandenen Spermiums“. Obwohl er selbst irgend eine Anastomose zwischen den beiden Nebenhodenschläuchen nicht gefunden hat, so glaubt er doch „dieses negative Resultat wegen der technischen Schwierigkeit der Präparation und gewisser dabei hinderlicher Übelstände noch nicht für ganz gesichert“ halten zu dürfen. Tatsächlich existiert jedoch irgend eine Kommunikation nicht, wie ich als völlig sicher feststellen konnte, und jener scheinbaren, rein äußern Vereinigung der beiden Nebenhoden zu einem unpaaren Körper bei *Dytiscus marginalis* ist, was die Frage der Bildung der „Doppelspermien“ angeht, überhaupt keine Bedeutung beizumessen. Denn bei den andern Dytisciden, so bei *Dytiscus circumcinctus*, auf den sich die angegebenen Größenverhältnisse beziehen, sind die beiden Nebenhoden auch äußerlich vollkommen voneinander getrennt.

### Die Spermatogonien.

Die Zone der Spermatogonien nimmt im Hoden von dessen blinden Ende an eine beträchtliche Strecke des Samenschlauchs ein, dessen anfangs geringer Durchmesser kontinuierlich zunimmt. In ihr lassen sich 2 Regionen unterscheiden, die an ihrer Berührungs-

stelle jedoch nicht scharf voneinander abgegrenzt sind, sondern, da sie ja genetisch zusammenhängen, allmählich ineinander übergehen.

Am blinden Ende des Hodens liegen in der relativ kurzen 1. Region der Keimzone die Spermatogonienkerne regellos, je nach dem Stadium mehr oder weniger zahlreich nebeneinander, ohne daß ihr Plasma durch eine Zellmembran abgegrenzt erscheint, wie aus Textfig. B hervorgeht. Dieses Keimlager ist, wie BOVERI (1891) in seiner

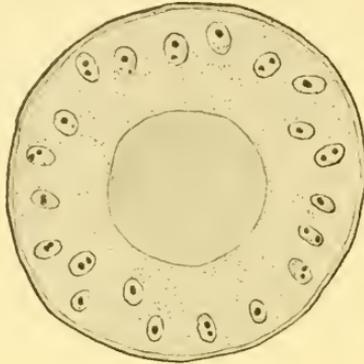


Fig. B.

Querschnitt durch den Genitalschlauch am Anfang der Keimzone.  
Zellgrenzen noch nicht differenziert.

Abhandlung über „Befruchtung“ ausführt, „durch successive Teilung des Kernes der Urgeschlechtszelle ohne entsprechende Teilung des Protoplasma entstanden. Erst weiter unten grenzt sich um die einzelnen Kerne ein Protoplasmahof ab, sodaß wir jetzt von Zellen sprechen können.“ Wenigstens läßt die Konservierung sie erst dann erkennen, während dies in den jüngern Partien auch bei Anwendung verschiedenartiger speziell hierauf gerichteter Methoden niemals der Fall ist, so daß gewiß auf ein derartiges Verhalten geschlossen werden darf.

Die Kerne der Spermatogonien sind rund bis oval gestaltet, während das Chromatin im Ruhestadium in kleinen Körnchen oder in größern unregelmäßigen Brocken, die dem achromatischen Gerüstwerk des Kerns eingelagert sind, verteilt ist. In dem klaren Kernsaft heben sich die Nucleolen — meist sind 2 oder 3 vorhanden — durch ihre intensive Färbung scharf ab. Das Protoplasma erscheint fast homogen, läßt jedoch schon den Anfang einer sehr zarten Granulierung erkennen, die nach HENKING (1891) „als Ausdruck einer äusserst feinwabigen Struktur im Sinne BÜTSCHLI'S zu deuten

ist“. Im Zentrum des Samenschlauchs zeigt sich, im vordern Abschnitt dieser 1. Region der Keimzone, ein leerer, zur Peripherie fast konzentrischer Raum, in dem sich zuweilen, wenn der Hoden im Frühjahr erst wieder in erneute intensive Funktion tritt, degenerierende ältere Samenelemente vorfinden. Später verschwindet er völlig, indem er von den sich rasch vermehrenden Samenzellen immer mehr ausgefüllt wird.

Allmählich beginnen sich — vgl. Textfig. C — die Zellgrenzen aus der einheitlichen Plasmamasse herauszudifferenzieren, indem an-

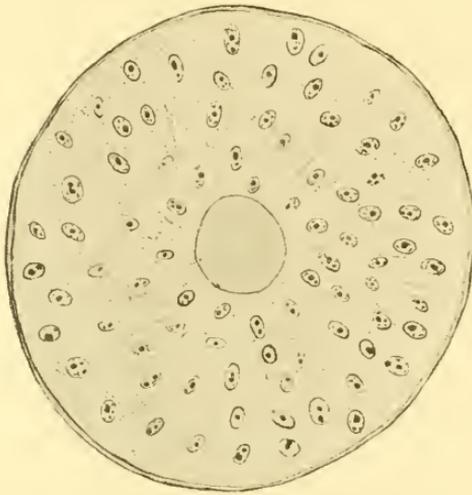


Fig. C.

Querschnitt durch den Genitalschlauch am Anfang der Keimzone.  
Zellgrenzen in Differenzierung begriffen.

nähernd radial verlaufende feine Streifen auftreten, die sich miteinander in Berührung setzen, so daß schließlich die Zelle als solche abgegrenzt erscheint, ein Prozeß, der, wie erwähnt, vor allem bei Nematoden ausführlich beschrieben ist. Anfangs noch in die Länge gestreckt, erfahren die Zellen bald durch den gegenseitigen Druck der Samenelemente eine mehr oder weniger regelmäßige Abrundung.

In der 2. Zone der Spermatogonien sind mithin die einzelnen Zellen scharf voneinander unterschieden. Charakteristisch für diese Zone, die im Verhältnis zur 1. eine sehr bedeutende Strecke des Genitalschlauchs einnimmt, ist jene typisch rosettenförmige Anordnung der Spermatogonien innerhalb der Cysten, wie sie aus der Spermatogenese anderer Insecten, bei den Hemipteren (*Pyrrho-*

*coris apterus*, *Syromastes marginatus*), Lepidopteren (*Phalera bucephala*). Coleopteren (*Cybister roeselii*, *Oryctes nasicornis*, *Hydrophilus piceus*) u. a. bekannt geworden ist und für die Coleopteren wie für die Insecten überhaupt die Regel zu sein scheint. Für *Carabus* und *Geotrupes* konnte ich dasselbe Verhalten feststellen.

Birnförmig oder bauchig flaschenförmig gestaltet, wie uns Textfig. D vor Augen führt, liegen die Samenbildungszellen dieser Region

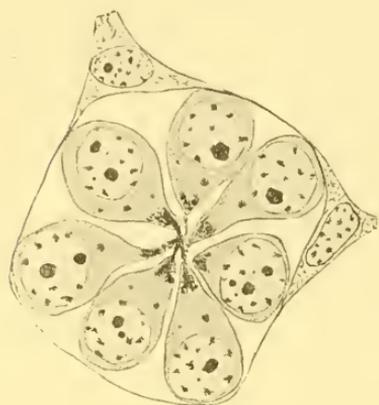


Fig. D.

Spermatocyste. Rosettenförmige Anordnung der Samenzellen.

zu mehreren zusammen — auf einem  $5\ \mu$  dicken Schnitt sind meist 7 Zellen einer Rosette getroffen — derart, daß sie mit dem schlanken verjüngten Pole nach dem gemeinsamen Zentrum der Spermatocyste hin konvergieren. Diese ist von einem meist 2 Kerne enthaltenden Follikelgewebe umgeben, auf dessen hier besonders augenfällige, spezifisch trophische Funktion ich nachher noch kurz zu sprechen kommen werde.

Die Spermatogonienkerne, die an der breitem Basis der Zelle, an der Peripherie der Cyste gelegen sind, zeigen ebenso wie die der 1. Keimregion runde bis ovale Gestalt und zeichnen sich ihnen gegenüber durch bedeutende Größenzunahme aus (Fig. 1). Das Plasma tingiert sich leicht mit Eosin und erscheint mehr oder weniger fein granuliert. In ihm befindet sich nahe am Kern oft ein durch Eisenhämatoxylin dunkel gefärbter Körper von unregelmäßiger Kontur (Fig. 1, Textfig. D), der sich häufig aus mehreren Einzel-Mitosomen zusammensetzt und von einem hellen Hof umgeben ist. Ihn als ein Idiozom (Sphäre, Centrotheca) anzusprechen, dürfte jedoch ausgeschlossen sein; einmal aus dem Grunde, weil sich in ihm kein Centrosoma nachweisen läßt; sodann finden sich nicht selten mehrere solcher Gebilde, die an Größe übrigens differieren, im Plasma zerstreut. Daher ist ihnen wohl keine besondere Bedeutung beizumessen, und ich möchte sie als bloße Stoffwechselprodukte des Plasmas ansehen und sie mit jenen sogenannten „chromatoiden Nebenkörpern“ identifizieren, wie sie überall in den Zellen (Fig. 27), gleichsam als extranucleare Nucleolen, besonders

in den Spermatiden (Fig. 45—47), infolge der hier aufs höchste gesteigerten Stoffumsetzung in Erscheinung treten, um schließlich zu zerfallen und aus dem Zellkörper ausgestoßen zu werden.

Die Existenz der Centrosomen und der Sphäre, die, wie ich annehmen möchte, nahe am verjüngten Pole der Zelle liegen, wird leider verdeckt durch die stärkern Granulationen, die hier eine dichte Anhäufung im Plasma ausmachen. Sie färben sich intensiver mit Eisenhämatoxylin und erscheinen durch Eosin in einem lebhaft rosa Ton. Es sind die Mitochondrien (BENDA, MEVES), die sich infolge ihres charakteristischen Farbverhaltens durch sämtliche Zellgenerationen hindurch in allen Stadien der Spermatocytenentwicklung genau verfolgen lassen. Diese Mitochondrienkörnchen werden, indem sie sich zu granulierten Fäden aneinanderreihen, die allmählich vacuolisieren und in der jungen Spermatide schließlich durch Verschmelzen und Ineinanderüberfließen der einzelnen Bläschen eine einzige große Vacuole bilden, so dem „Nebenkern“ der Spermatide seine Entstehung geben (Fig. 42, 43).

Die Mitochondrien werden bei der Teilung der Zelle auf beide Tochterzellen anscheinend gleichmäßig verteilt und bilden oft, nachdem die Trennung und Konstitution der Kerne längst vollzogen ist, noch einen Verbindungsstrang, der meist eine faserige Differenzierung aufweist, was, wie auch PAULMIER für *Anasa tristis* angibt, auf Überbleibsel der Spindelfasern zurückzuführen ist (cf. Textfig. D). Diese Mitochondrienstränge zeichnen sich durch intensive Färbung aus. Sie sind mitsamt dem Spindelfaserrest, dem sie äußerst innig anliegen und den sie so meist völlig verdecken, zweifellos als identisch aufzufassen mit den sogenannten „Zellkoppeln“ der Autoren, wie ich sie ebenfalls bezeichnen möchte, einem Namen, unter dem allerdings oft ganz verschiedene Gebilde zusammengefaßt worden sind, meist der Spindelrestkörper allein. Da die „Zellkoppeln“ lange bestehen bleiben, so sind nicht selten sämtliche Zellen einer noch jungen Spermatocyste, da die Teilungen rasch aufeinander folgen, auf diese Art miteinander verbunden.

Die Teilungsebene liegt tangential zur Peripherie der Cyste. Die ersten Anzeichen zur Mitose werden leicht im Verhalten des Kerns sichtbar. Wie aus Fig. 2 u. 3 hervorgeht, treten die einzelnen Chromatinkörnchen, im Vergleich zu denen die großen, zuweilen unregelmäßig polygonalen Nucleolen stark hervortreten, zu größern Partikeln zusammen. Die achromatische Substanz des Kerns trat in den Präparaten, nach denen die Zeichnungen fixiert wurden,

wenig oder gar nicht hervor, was für die Klarheit der chromatischen Elemente allerdings nur von Vorteil war. Indem jene größeren Chromatinpartikel Fortsätze aussenden und sich gleichzeitig so in die Länge ziehen, treten sie miteinander in Verbindung, wobei sie sich zuweilen auch an den Nucleolus anheften und ihm so ein zackiges Aussehen verleihen (Fig. 4). Nach und nach wird alles Chromatin in die Fäden übergeführt.

Während so die Chromatinfäden überall den Kernraum durchziehen und infolge der vielfachen Anastomosen ein scheinbar einheitliches Netzwerk bilden, geht die Färbbarkeit der Substanz bei der äußerst feinen Verteilung des Chromatins stark zurück. Nur an den Knotenpunkten des Maschenwerks, an den Kreuzungspunkten der zarten Fäden (vgl. Fig. 5), treten intensiver gefärbte Stellen hervor. Schließlich differenzieren sich die einzelnen Chromatinfäden aus dem chromatischen Gerüstwerk des Kerns immer deutlicher heraus, indem sie durch Einziehen der Anastomosen und gleichzeitige Kondensation ihrer Substanz sich jetzt erst als Einzelelemente darbieten (Fig. 6). Eine Längsspaltung tritt nur wenig hervor. Die Bildung eines ursprünglich einheitlichen Kernfadens, der in die Segmente (Chromosomen) zerfällt, ein Punkt, der auf Grund des Präparats oft kaum eindeutig zu bestimmen ist, erscheint auch aus rein theoretischen Gründen nicht annehmbar, worauf ich bei den Spermatocyten genauer eingehen werde. Es entstehen 36 Chromosomen, die von verschiedener Größe, anfangs schleifenförmig gewunden (Fig. 7), sich allmählich zu geraden Stäbchen verkürzen, die zuweilen etwas gebogen sind und an den Enden ein wenig verdickt erscheinen (Fig. 8).

Außer diesen 36 stäbchenförmigen Chromosomen existieren noch 2 Chromosome, die sich durch ihre runde Form, ihre stärkere Färbbarkeit und ihr selbständigeres Verhalten bei der Mitose, indem sie hier immer etwas „nachhinken“, auszeichnen. Durch ihr auch sonst noch vor allen andern abweichendes Verhalten charakterisieren sie sich als die sogenannten akzessorischen Chromosome (Fig. 8, 10), die eben deshalb seit HENKING ein besonderes Interesse der Forscher auf sich gezogen haben und die, da sie sich wegen ihrer typischen Merkmale leicht in den folgenden Generationen wiedererkennen und verfolgen lassen, ein ausgezeichnetes Kriterium für das individuelle Verhalten, für die qualitative Ungleichwertigkeit der einzelnen Chromatinelemente bieten. Von Interesse ist es ferner, daß diese beiden vollkommen homolog sind und gleichen Größentypus aufweisen. Leider sind die Größenunterschiede bei den andern Chromosomen

nicht so stark hervortretend, daß sich, zumal bei ihrer relativ großen Zahl, ebenfalls das paarweise Auftreten von je 2 Elementen gleicher Größe feststellen ließe. Den Beweis für die Tatsache, daß jedes Chromosom von bestimmter Größe paarweise in den Spermatogonien vorkommt, daß somit jedem väterlichen Chromosom ein morphologisch gleiches, ihm völlig homologes mütterliches Chromosom entspricht, erbrachten vor allem MONTGOMERY (1901) und SUTTON (1900, 1902) für Acridier, wo die Verhältnisse äußerst günstige sind.

Es sind also bei *Dytiscus circumcinctus* im ganzen 38 Chromosome vorhanden, eine Zahl, die ich nur aus der letzten Prophase — während der Metaphase liegen die Chromatinelemente zu dicht beieinander — und auch hier nur mit annähernd absoluter Genauigkeit ermitteln konnte. Ganz zweifellos ließ sich ihre Anzahl erst in den Spermatocyten 1. Ordnung und ebenso in denen 2. Ordnung feststellen, wo die Bedingungen besonders günstig sind: die Zellen sind verhältnismäßig sehr groß, und die Chromosome liegen bei mittlerer Größe in der Äquatorialplatte völlig voneinander isoliert. Sodann sind es ja hier, indem sich je 2 homologe Chromosome im Synapsisstadium zu einem Doppelement vereinigen und so die Normalzahl auf die Hälfte reduzieren, nur 19 (18+1ac) Chromosome, die, wie gesagt, dann doppelwertige (bivalente) Elemente darstellen.

Bei der Teilung der Spermatogonie stellen sich die Chromosome mit ihrer Längsachse parallel zur Spindelachse, wie Fig. 9 zeigt. Indem sich an jedes Chromosom eine Spindelfaser anheftet, die ihrerseits aus mehreren feinen Faserfibrillen zusammengesetzt ist und somit genauer als Faserbündel zu bezeichnen wäre, findet durch deren Kontraktion die Trennung der Tochterchromosome statt, wobei diese etwas in die Länge gezogen werden und ein chromatischer Verbindungsfaden noch in der späten Anaphase die Zusammengehörigkeit zweier Schwester-elemente erkennen läßt (auffallend lange erhält sich dieser zuweilen bei der 2. Reifungsteilung). Die beiden akzessorischen Chromosomen sind vermöge ihrer charakteristischen Eigenschaften auch in der Metaphase deutlich zu erkennen; sie liegen etwas abseits von der Spindel (Fig. 10) und werden etwas später als die andern Chromatinelemente geteilt.

Durch die fortgesetzten Teilungen werden die Spermatogonien stark verkleinert und fast auf die Hälfte ihrer Größe zurückgeführt. Die Fig. 9 u. 10 stellen Mitosen dar, zwischen denen, wie die auffallende Größendifferenz erkennen läßt, mehrere Zellgenerationen dazwischen liegen. Zugleich geht die rosettenförmige Anordnung

der Spermatogonien innerhalb der Cysten, die für den Anfang der 2. Region der Keimzone so typisch war, und im Zusammenhang damit die birnförmige Gestalt der Zelle, gegen Ende der Vermehrungsperiode mehr und mehr verloren. Die Produkte der letzten Spermatogoniengeneration, die „Samengroßmutterzellen“ HERTWIG'S, zeichnen sich bei der Kleinheit der Zelle durch die Armut an protoplasmatischer Substanz aus, die nur als schmaler Saum den Kern umgibt, indem das Plasma infolge der rasch aufeinander folgenden Mitosen keine Zeit gehabt hat, sich zu rekonstituieren (Fig. 11). Die Mitochondrien bilden, auch nachdem die Trennung zweier Schwesterzellen längst vollzogen ist, eine Anhäufung an dem einen Pol, nicht selten in Form eines Anhangs, wie Fig. 11 zeigt. Durch die charakteristischen Umwandlungsprozesse, die die chromatische Substanz in den „Samengroßmutterzellen“ durchmacht, formulieren sich diese als Spermatocyten 1. Ordnung.

Doch bevor ich auf die Verhältnisse der Spermatocyten eingehe, möchte ich zunächst noch kurz die Degenerationserscheinungen von Samenzellen, die bei *Dytiscus* zum Teil ganz besonders augenfällig sind, besprechen.

#### Degeneration von Samenzellen.

Der Beginn der Degeneration, deren einzelne Phasen sich gut verfolgen lassen, tritt im Verhalten des Chromatins in Erscheinung. Wie Fig. 12 zeigt, findet eine Verringerung des Kernvolums der Spermatogonie statt, eine Kondensierung des Chromatins, das sich peripher in intensiv gefärbten Körnchen dicht anlagert. Der ganze Kern einer solchen Zelle erscheint viel dunkler und hebt sich gegen das hellere hyaline Plasma klar ab. Solche degenerierende Samenzellen sind daher sofort unter den normalen Spermatogonien herauszuerkennen. Allmählich treten im Kern (Fig. 12—14) durch Aneinanderballen der Körnchen immer größer werdende dunkle Partien hervor, die sich nach und nach zu schwarzen Kugeln abrunden und denselben Anblick wie Dotterkügelchen oder Fetttropfen oder überhaupt wie die Umsetzungsprodukte secernierender Zellen gewähren (Fig. 14, 15). Mit Eisenhämatoxylin gefärbt erscheinen sie intensiv schwarz, mit Pikroindigokarmin als glänzend gelbe, stark lichtbrechende Kugeln. Zuweilen finden sich darunter einzelne stärker lichtbrechende, krystallähnliche Gebilde, die vielleicht mit jenen in pflanzlichen (normalen) Zellen nicht selten, wohl aus Protein-substanz bestehenden „Krystalloiden“, die als Reservestoffe verwendet

werden, identisch sind. Ihre physiologische Bedeutung ist die: indem sie schließlich völlig zerfallen und eine chemische Umsetzung in ihrer Konstitution erfahren, dienen sie zugleich mit dem Plasma der Zelle, das schon vorher eine allmähliche Auflösung erleidet, indem sie wieder resorbiert werden, wahrscheinlich zur Ernährung der heranwachsenden normalen Samenelemente.

Weit auffallender und augenfälliger als dieser Zerfall einzelner Zellen ist die Erscheinung, daß ganze Zellenkomplexe, ganze Cysten einem weitgehenden Degenerationsprozeß anheimfallen, ohne Unterschied der Entwicklungsstufe, in der sie sich befinden. Während degenerierende Spermatogonienzysten relativ selten sind, finden sich ganz konstanterweise degenerierte Cystenzellen, die in der Entwicklung schon weit vorgeschritten sind, Spermatocyten, die eben die Synapsis durchmachen wie solche der Prophase, wie Spermatiden; kurz alle Stadien mit Ausnahme der Mitosen selbst. In Zellen, die unmittelbar in der Phase der Teilung begriffen waren, fand sich (wie natürlich) nie ein Anzeichen der Degeneration.

Im allgemeinen ist der Verlauf derselbe, wie oben geschildert. Die chromatische Substanz des Kerns bildet unregelmäßige dunkle Klumpen oder „Schollen“, die alle Stadien einer vollkommenen Caryolyse aufweisen. Das Plasma selbst zieht sich von der Wandung zurück, während es ebenfalls dunkler und fast ohne jede Differenzierung erscheint; die Mitochondrien sind kaum noch zu erkennen.

Charakteristisch ist die Tatsache, daß bei *Dytiscus* fast ausschließlich solche Cysten degenerieren, die in der Mitte des Genitalschlauchs gelegen sind. Bei *Cybister roeselii* erfahren nach VOJNOV (1903) besonders peripher gelegene Cysten einen Zerfall, wobei auch das Follikel- und Hodengewebe selbst in Mitleidenschaft gezogen wird; ich konnte letzteres nie konstatieren. Fast auf jedem Schnitt fallen diese, sich von ihrer Umgebung scharf abhebenden Zellenkomplexe auf, die alle Anzeichen, wie oben beschrieben, eines mehr oder weniger fortgeschrittenen Zerfalls aufweisen. Erwähnen möchte ich noch, daß sie morphologisch wie in tinktorieller Hinsicht ganz an jene „Dotterschollen“ erinnern, die ZARNICK (1905) bei *Amphioxus* als Secretionsprodukte auffassen zu müssen glaubt.

Die Ursache eines solchen weitgehenden Degenerationsprozesses dürfte wohl zweifellos, wie einige Autoren auch annehmen, in ungünstigen Ernährungsverhältnissen zu suchen sein. Darauf deutet auch eben die Tatsache hin, daß es bei *Dytiscus* in der Regel die in der Mitte des Hodenschlauchs gelegenen Cysten sind, die von

der Degeneration betroffen werden, indem sie für die Nahrungszufuhr offenbar am ungünstigsten gelegen sind, wobei auch der Druck der umgebenden Zellelemente auf die in ihrer Entwicklung gehemmten Samenzellen eine Rolle spielen wird (WASSILIEFF, 1903). Bei der enormen Samenproduktion kommt das Zugrundegehen dieser relativ geringen Zahl (abortiver) Keimzellen überhaupt nicht in Frage, zumal da sie allem Anschein nach zur bessern Ernährung der sich normal weiter entwickelnden Geschlechtsprodukte geopfert werden.

Auf diese wichtige physiologische Bedeutung hatte ich schon oben hingewiesen. Die Produkte der Degeneration werden durch das Follikelgewebe weitergeführt, das in seiner Gesamtheit ein weitmaschiges Netz miteinander kommunizierender Kanäle und Leitungsbahnen für die Nährstoffe bildet. Und noch lange sieht man die Zerfallsprodukte als glänzende Kugeln, bis sie schließlich völlig resorbiert werden, dem Follikelgewebe eingelagert — ein Beweis für dessen hauptsächlich trophische Funktion. Wie dies in der Oogenese vor allem hervortritt, nimmt das Follikelepithel offenbar Stoffe aus dem Blut auf, verarbeitet sie in sich und gibt sie als Nährmaterial an das Ei ab (KORSCHOLT-HEIDER, p. 361).

Degeneration und Zerfall von Keimzellen ist eine in der Spermatogenese wie in der Oogenese nicht unbekannt und überhaupt wohl nicht ungewöhnliche Erscheinung. Ich erinnere an die Untersuchungen von TÖNNIGES (1901) an Myriopoden, von O. HERTWIG (1890) an Nematoden, von WILCOX (1895) an Insecten (vgl. auch KORSCHOLT-HEIDER, 1902, Allg. T., p. 488 ff.).

Für *Carabus* und *Geotrupes* fand ich im allgemeinen ganz analoge Verhältnisse hinsichtlich jener Degenerationserscheinungen.

Erwähnen möchte ich noch, daß die normalen Spermatogonien bei *Geotrupes* oft tiefe Einkerbungen der Kerne zeigten, was den Anschein einer amitotischen Kernteilung erwecken könnte, eine Täuschung, die durch das nicht seltne Vorkommen kleiner Spermatogonienkerne in unmittelbarer Nachbarschaft von solchen etwa doppelter Größe leicht vorgespiegelt werden könnte. Ob diese Erscheinung, wie MEVES (1897) für *Salamandra maculosa* annimmt, wo nicht nur „ge-lappte Kerne“, sondern selbst solche von „Maulbeerform“ vorkommen, ausschließlich durch die Funktionsintensität des Hodens bedingt ist — er fand sie bei im Frühjahr präparierten Tieren — muß ich für mein Objekt wenigstens dahingestellt lassen, insofern als die betreffenden Präparate von im Juli konserviertem Material stammten.

## Die Spermatocyten 1. Ordnung.

Die jungen Spermatocyten sind bei Beginn ihrer Entwicklung den Spermatogonien im Rubestadium des Kerns durchaus ähnlich. Das Chromatin ist in Form feiner Fäden unter Bildung eines zarten Netzwerks im ganzen Kernraum verteilt. Es finden sich also etwa dieselben Bilder, wie sie Fig. 1 u. 5 von Spermatogonien wiedergeben.

Ein sicheres Kriterium für die Spermatocyten liefert erst das Verhalten des Chromatins, wenn die Zelle im Begriff steht, in das Synapsisstadium einzutreten. Wie Fig. 16 zeigt, ist jetzt alles Chromatin in einem dichten Knäuel an dem einen Pol der Zelle angehäuft, so daß, da die chromatische Substanz sich bereits stärker tingiert, bei der äußerst dichten Anlagerung der Chromatinfäden keine Einzelelemente zu erkennen sind. Man könnte vielleicht meinen, daß diese einseitige Lagerung des Chromatins in der Kernvacuole, wie sie sich in Fig. 16—20 zu erkennen gibt, eine Folge der bei der Konservierung wirkenden Reagentien sein könne; doch ist dies schon aus dem Grund völlig ausgeschlossen, weil die andern Stadien derselben Präparate und vor allem die Mitosen, die sich auf demselben Schnitt finden, einen Beweis für die Naturschärfe und getreue Wiedergabe durch die Fixierung liefern, wie es auch MARÉCHAL (1904, 1905) für sein Objekt ausdrücklich bemerkt.

Nur einzelne wenige Fäden durchziehen den freien Kernraum (Fig. 16), der vollkommen farblos, sich klar abhebt und die Fäden trotz ihrer Zartheit scharf hervortreten läßt. Die feinen Chromatinfäden lassen mehr oder weniger deutlich eine „Anordnung zu Paaren“ erkennen. Sie laufen zu je zweien einander annähernd parallel oder divergieren auch ein kurzes Stück, um sich dann wiederum einander zu nähern, sich zu überkreuzen und zu umwinden. Aus Fig. 17, die einen zu der in der vorhergehenden Figur dargestellten Zelle senkrechten Schnitt wiedergibt, und zwar ein etwas vorgerückteres Stadium, tritt es noch deutlicher hervor: je 2 Chromatinfäden legen sich längs aneinander und verschmelzen zu einem einzigen Faden. Es findet eine „Conjugation je zweier homologer Chromosomen“ statt.

Es existiert bei *Dytiscus* also ein ganz analoger Prozeß, wie er durch die Untersuchungen der letzten Jahre, für Vertebraten durch die fundamentalen Arbeiten von v. WINIWARTER (1901), durch A. u. K. E. SCHREINER (1904) und MARÉCHAL (1904, 1905), kürzlich

für einen parasitären Gastropoden durch KR. BONNEVIE (1905) und von MARKUS (1905) für einen Nematoden festgestellt worden ist. Hierher gehören auch die interessanten, ganz ähnlichen Beobachtungen von ALLEN (1904) und JULES BERGHS (1905) an pflanzlichen Objekten, an *Drosera rotundifolia*, Liliaceen u. a., in der Microsporogenese.

Bei *Myxine glutinosa* tritt nach SCHREINER (1904) (in der zusammenfassenden Arbeit über „die Reifungsteilungen bei Wirbeltieren“), in den jungen Spermatocyten „eine eigentümliche korbähnliche Anordnung der Fäden auf, durch welche die erste Phase des lange dauernden und für die ganze Entwicklung der Geschlechtszellen so fundamentalen Synapsisstadiums gekennzeichnet wird“ (man vergleiche die Figuren p. 563). Im weitem Verlauf der Synapsis legen sich bei *Myxine* ebenfalls je 2 von den feinen Fädenschlingen einander parallel, „um nach und nach mit einander zu verschmelzen“. Wir finden also bei so fernstehenden Formen prinzipiell durchaus dasselbe Verhalten!

Während sich in Fig. 17 sowohl schon dickere Chromatinfäden durch Conjugation je zweier Einzelelemente unter gleichzeitiger Kontraktion ihrer Substanz gebildet haben, als auch noch paarweise angeordnete Fäden, „Doppelfäden“ vorhanden sind, zeigt Fig. 18 und weiter noch Fig. 19 ein bereits vorgeschrittenes Stadium. Hier ist die Verschmelzung vollendet, die beiden Conjugationskomponenten sind nicht mehr zu erkennen. Es existiert ein dichtes Spirem aus vielfach gewundenen Chromatinfäden, was eine Erkennung der einzelnen Elemente, die also, da durch Conjugation je zweier entstanden, doppelwertig (bivalent) sind, noch unmöglich macht. In Fig. 19, die im Gegensatz zu Fig. 17 u. 18 einen Longitudinalschnitt zeigt, tritt die polare Anordnung des Chromatins, die auch in den nächstfolgenden Phasen noch bestehen bleibt, stark hervor. Es existiert offenbar eine Anziehungskraft, die, auf die Chromatinfäden gerichtet, von den beiden Centrosomen ausgeht, die an diesem Pol der Zelle nahe am Kern sichtbar werden.

Bald sieht man jedoch, während sich gleichzeitig das dichte Spirem lockert, wie in den chromatischen Fädenschlingen, die sich infolge fortschreitender Verkürzung und Kondensation durch relative Dicke und intensive Färbbarkeit auszeichnen, wobei außerdem das Wachstum der Zelle in Betracht zu ziehen ist, die conjugierten Chromosomen sich wieder trennen, wie aus Fig. 20 u. 21 hervorgeht. Anfangs wird nur an einzelnen Stellen ein feiner Spalt, eine

helle Mittellinie sichtbar; doch bald ist die Trennung in die beiden Komponenten, die zunächst demgemäß nur die halbe Dicke zeigen, immer deutlicher wahrzunehmen.

Der ganze Prozeß, der oben zur Conjugation der Chromosome führte, in der Synapsis, wird rückläufig, bis zu einem gewissen Grade. Die conjugierten Chromosomen trennen sich zwar, aber ohne ihre Zusammengehörigkeit völlig aufzugeben. So erscheinen sie in Form von Doppelementen, die, in ihrer Zahl eben entsprechend ihrer Doppelwertigkeit auf die Hälfte reduziert, in der Folge klarer hervortreten.

In Fig. 20 haben sie sich aus dem Knäuel schon zum Teil gelöst und füllen den freien Kernraum allmählich aus, während sie sich an der Peripherie des den Centrosomen gegenüberliegenden Pols anheften. Aus Fig. 21 und 22 ersehen wir den endgültigen Übergang in das Strepsinema. Dieses Stadium entspricht den „noyaux diplotènes“, wie sie v. WINIWARTER (1901) bei Säugtieren und auch MARÉCHAL (1904, 1905) im Selachier- und Teleosteer-Ei beschreibt. Die Annahme, daß die chromatischen Elemente durch transversale Segmentierung eines einheitlichen Chromatinfadens entstanden seien, dürfte auf Grund der neuern Untersuchungen wohl keine große Wahrscheinlichkeit haben. In diesem Sinn spricht sich auch BERGHS (1905) für Phanerogamen aus: „Nous ne pensons pas toutefois que le spirème soit continu à aucun moment, et qu'à cet instant il viendrait de se segmenter transversalement. Nous croyons, en effet, que dans les cellules microsporocytaires, comme dans les somatiques il n'existe pas de peloton continu; seulement ce n'est qu'au stade strepsinema qu'il est pour la première fois possible de distinguer nettement tous les chromosomes“ (p. 144). Auf eine ausführlichere Erörterung dieses wichtigen Punkts werde ich noch im „allgemeinen Teil“ einzugehen haben.

Die Zahlenreduction der Chromosome hat, wie schon oben erwähnt, im Synapsisstadium stattgefunden. Durch Conjugation je zweier homologen Elemente wurde eine Reduction auf die Hälfte des normalen Bestands erreicht. Zwar läßt sich im Strepsinema die Anzahl der doppelwertigen Chromatinelemente infolge ihrer relativ großen Länge noch nicht mit absoluter Genauigkeit bestimmen, da manche Chromatinschleifen mehrfach getroffen sein können, während andere vielleicht überhaupt nicht in die Schnittebene gefallen sind, doch glaubte ich zuweilen schon auf diesem Stadium 18 bivalente

Chromosome zählen zu können. Hierzu kommt noch 1 akzessorisches Chromosom, dessen Verhalten ich jetzt kurz nachholen will.

Während sich in den Spermatogonien bei *Dytiscus* außer den 36 stäbchen- oder hantelförmigen Chromosomen 2 chromatische Elemente finden, die sich durch ihre abweichend runde Gestalt, ihre geringere Größe und intensivere Färbbarkeit auszeichnen (Fig. 8 u. 10), existiert hier in den Spermatocyten ein solches Element, welches mit denselben abweichenden Charakteren im Vergleich zu den normalen in ihrer Zahl ebenfalls auf die Hälfte reduzierten Chromosomen auftritt. Es liegt im Synapsisstadium meist etwas abseits vom Chromatinknäuel; einzelne Chromatinfäden heften sich an ihm an, so daß es etwas in die Länge gezogen erscheint. Es ist zweifellos homolog mit jenen beiden akzessorischen Chromosomen, die getrennt in den Spermatogonien vorhanden waren. Während aber die andern Chromosomen sich nach erfolgter Conjugation, wenn auch unvollständig, wieder trennen, tritt dieses akzessorische Chromosom in der Regel als einheitlich bleibendes Gebilde in Erscheinung, seine Zusammensetzung aus 2 Komponenten kommt nur zuweilen durch eine kleine Einkerbung in der Mitte unvollkommen zum Ausdruck.

Während der ganzen Wachstums- und Ruheperiode der Spermatocyten behält es, wie aus der Reihe der Figg. 16—30 hervorgeht, seine typische Form und intensive Färbbarkeit bei, so daß es eine genaue Verfolgung ermöglicht. Bei weitgehender Differenzierung, wo es ebenfalls den Farbstoff länger zurückbehält, zeigt es wie die normalen Chromosomen eine Konstitution aus mehreren runden Chromatinkörnchen, den „Chromiolen“ vergleichbar. Wegen seines nucleolusähnlichen Aussehens könnte man es als „nucleoläres Chromosom“ oder, allerdings mit einer Variation des Hauptbegriffs, als „Chromatinnucleolus“ bezeichnen, wie es HENKING (1891), der es bei *Pyrrhocoris apterus* zuerst auffand, genannt hat. Weiterhin ist es von MONTGOMERY (1901) und PAULMIER (1899) bei *Anasa tristis* nachgewiesen worden, wo es in den Spermatogonien ebenfalls wie bei *Dytiscus* in Form zweier Elemente vertreten ist. Überhaupt scheint die Existenz eines solchen sich so ganz besonders abweichend und charakteristisch verhaltenden Chromatinelements, wenn es auch auffallenderweise bis jetzt nur aus der Spermatogenese bekannt geworden ist, fast für alle Insecten typisch zu sein, wie außerdem die eingehenden Untersuchungen vor allem von SUTTON (1900, 1902) bei *Brachystola magna*, von WILCOX (1896), DE SINÉTY (1902),

McCLUNG (1899, 1900, 1902) u. A. gezeigt haben. Auf die Befunde von MOORE u. ROBINSON (1905) in der Spermatogenese von *Periplaneta americana*, wo anscheinend eine Identifikation des akzessorischen Chromosoms mit dem Nucleolus angenommen wird, werde ich später noch einzugehen haben.

Um sein späteres Schicksal bei *Dytiscus* gleich hier in großen Zügen zu skizzieren, so erfährt es bei den Reifungsteilungen, in gleicher Weise wie die andern Chromosomen, hinter denen es jedoch bei der Mitose immer etwas zurückbleibt, eine Halbierung seiner Substanz. Jede Spermatide erhält also ein akzessorisches Chromosom, während nach den Beobachtungen der meisten Autoren bei andern Insecten es nur bei einer der Reifungsteilungen halbiert wird und somit nur der einen Hälfte der Spermatiden zukommt, worauf jene Hypothese McCLUNG's (1902) von der Bestimmung des männlichen Geschlechts durch das akzessorische Chromosom, für die bis jetzt jedoch kein experimenteller Beweis erbracht ist, basiert. Noch relativ lange ist es (Fig. 41—45) in der sich differenzierenden Spermatide als „Chromatinnucleolus“ deutlich zu erkennen.

Für die normalen Chromosome, mit deren Schilderung ich auf der Phase des Strepsinemas in Fig. 22 stehen geblieben war, bereitet dieses Stadium einen allmählichen Übergang aus der Periode des Wachstums in die der Ruhe vor.

Wie Fig. 23 u. 24 zeigen, weichen die Komponenten der bivalenten Chromatinelemente, die in der Synapsis miteinander in Conjugation getreten waren, wieder auseinander, ohne sich jedoch völlig wieder zu isolieren. Eine vollständige Trennung findet überhaupt nicht mehr statt. Auch durch die beiden Reifungsteilungen werden die conjugierten Chromosome, wie wir sehen werden, nicht voneinander geschieden. Sie umwinden und kreuzen sich häufig, so daß nicht selten Ring- und Achterfiguren entstehen. Zugleich treten benachbarte Fäden nicht selten miteinander in Berührung, ohne daß damit natürlich ein Aufgeben ihrer Individualität verbunden wäre. So erhalten wir unmerklich das Bild der Fig. 25, wo das Chromatin in unregelmäßig gestalteten größern Partikeln fast netzförmig im Kern verteilt ist. Nur das akzessorische Chromosom (der „Chromatinnucleolus“) verhält sich isoliert. Es liegt meist direkt der Kernwandung an; zuweilen scheinen sich einzelne Chromatinfäden an seiner Oberfläche anzuheften.

Diese fast netzförmige Struktur ist charakteristisch für das „Ruhestadium“ der Spermatocyten, wie man es bezeichnen kann.

Denn das rasche Wachstum der Zelle hat aufgehört, wenn auch die endgültige Größe der Spermatocten, die übrigens bei den einzelnen Zellen differiert, auch auf diesem Stadium noch nicht völlig erreicht ist. Fassen wir die Hauptcharaktere der Ruheperiode der Spermatocten, wie sie 1. durch das Verhalten des Kerns, 2. durch das der Mitochondrien und des Plasmas, 3. der Centrosomen bedingt sind, kurz zusammen.

### Die Ruheperiode der Spermatocten.

1. Der Kern, der vorher, in der Wachstumsperiode, eine exzentrische Lage inne hatte, ist in die Mitte der Zelle gerückt. Das netzförmige Aussehen des Chromatins bleibt längere Zeit bestehen.

2. Die Mitochondrien haben, wie aus den Figg. 11 und 16—27 hervorgeht, in gleicher Weise an dem Größenwachstum der Zelle teilgenommen. Aus kleinen intensiv gefärbten Körnchen bestehend, die zuweilen zu granulierten Fäden (Chondromiten) aneinander gereiht erschienen, lagen sie in der Wachstumsperiode einseitig am basalen Pol der Zelle und bedingten hier durch ihre Anhäufung mit die exzentrische Lage des Kerns. Allmählich breiteten sie sich in Form einer sichelartigen Umhüllung um den Kern weiter aus, den sie gleichsam wie eine Kapuze immer mehr umkleiden (Fig. 27). So erscheinen sie in der Ruheperiode als ein breiter, meist vollständig geschlossener Ring oder Mantel, direkt um den Kern. Mit Eosin färben sie sich, wie oben erwähnt, lebhaft rot und sehen dann wie lauter kleine Bläschen aus, entsprechend den „Dotterkügelchen“ HENKING'S (1891), mit denen sie zweifellos identisch sind. Sie sind von besonderer Wichtigkeit, da sie wohl als ein konstantes Zellorgan aufzufassen sind und später in der Spermatoide in die Bildung des „Nebenkerns“ eingehen. In Analogie hierzu stehen die bekannten Beobachtungen von MEVES (1897) an *Paludina* und *Phalera bucephala*.

Das Plasma ist klarer und hyaliner geworden. Es ist scheinbar in 2 Zonen differenziert, insofern als der innern Partie rings um den Kern die Mitochondrienkörnchen dicht eingelagert sind. Bei *Cybister* nimmt VOINOV (1903) tatsächlich 2 unter sich vollkommen verschiedene Plasma-Arten an, er unterscheidet ein äußeres und ein inneres Plasma und faßt dieses letzte als eine von dem ersten verschiedene höherwertige Substanz als „cytoplasme supérieur“ auf (p. 198). Wie Fig. 25 zeigt, sendet das Plasma nicht selten amöboide pseudopodienartige Fortsätze aus, durch die die Zellen miteinander in Verbindung treten. Zuweilen ist das Plasma zweier benachbarter

Zellen vollkommen miteinander verschmolzen (Fig. 27). Jene „hyalinen Verlängerungen“, wie sie PLATNER (1886) und MEVES (1897) in der Spermatogenese von Schmetterlingen, ferner VOINOV (1903) bei *Cybister* beobachtet haben, treten bei BENDA'scher Konservierung besonders scharf hervor; quer durchschnitten stellen sie sich als mehr oder weniger isolierte vacuolenförmige Gebilde dar (Fig. 25). Bei den Reifungsteilungen krönen sie die Pole der Spindel (Fig. 33, 38).

3. Die Centrosomen endlich — und dieses Moment ist von besonderem Interesse — erscheinen jetzt in der Gestalt einer römischen Fünf, eines lateinischen V.

Diese Vförmigen oder hakenförmigen Centralkörper, wie sie auch genannt worden sind, genießen im Tierreich eine weitere Verbreitung, als man bisher annahm. Sie treten anscheinend nur bei der Entwicklung der Geschlechtszellen in den Spermatoocyten und Oocyten auf. Durch die Untersuchungen der letzten Jahre sind sie bei ganz fernstehenden Formen, bei Vertebraten, Würmern und Insecten nachgewiesen worden.

Zuerst beschrieben wurden sie von MEVES (1897) bei verschiedenen Lepidopteren. In den Spermatoocyten von *Phalera bucephala* sind sie nach MEVES durch den Besitz zweier feiner Fäden ausgezeichnet, die von den Enden der winklig geknickten Stäbchen ausgehen und wohl die frühzeitig entwickelten Achsenfäden der künftigen Spermatozoen darstellen. Ferner wurden sie bei Orthopteren beschrieben, von SEWERTSZOFF (1897, 1898) und WASSILIEFF (1904) ausführlicher in den Spermatoocyten von *Blatta germanica*. Was ihr Vorkommen bei Coleopteren betrifft, so beobachtete sie v. KORFF (1901) in den Spermatoocyten von *Hydrophilus*, *Feronea* und *Harpalus*, VOINOV (1903) bei *Cybister*, wo er ihnen in der Spermatogenese eine besondere Aufmerksamkeit zuteil werden läßt. Aber auch bei einigen Vertebraten kommen Vförmige Centrosomen vor; v. KORFF (1901) fand sie gleichfalls bei Ente und Huhn. 2 Fälle sind noch zu verzeichnen, wo sie in den weiblichen Geschlechtszellen auftreten, und zwar bei Würmern. Bei *Polystomum integerrimum*, wo sie sich jedoch etwas abweichend verhalten, sind sie durch HALKIN (1901) und neuerdings von R. GOLDSCHMIDT (1905) ebenfalls in den Oocyten eines Trematoden, in der Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus*, nachgewiesen worden. Von Interesse ist auch ihre Existenz in pflanzlichen Zellen; MOTTIER beschrieb sie (1898) in den Mutterzellen der Tetrasporen bei *Dictyota dichotoma*.

Bei *Dytiscus* zeigen die Vförmigen Centrosomen ein Verhalten,

welches mit den bisher bei Insecten bekannten Daten im allgemeinen übereinstimmt. Im Ruhestadium der Spermatocyten liegen sie im Plasma meist nahe am Kern, aber auch mitunter direkt an der Peripherie der Zelle, wie aus Fig. 24—29 hervorgeht. Auch ihre gegenseitige Entfernung wechselt. Ziemlich konstant ist die Spitze des V nach dem Kern hingerichtet. Die beiden Flügel bilden meist einen Winkel von etwa  $90^\circ$ . Zuweilen aber sind sie weit ausgestreckt und stellen einen geraden Stab dar, der in der Mitte oft noch einen leichten Knick erkennen läßt (Fig. 26). Eine Sphäre (Idiozom, Centrotheca) ist nicht vorhanden oder läßt sich wenigstens bei den angewandten Methoden nicht nachweisen. Bei der 1. Reifungsteilung wandern sie an die Pole der Spindel — eine Strahlung ist kaum zu erkennen —, während der Scheitel des Winkels nach der Äquatorialplatte hinsieht und die Spindelfasern auf beide Schenkel des V hingerichtet sind (Fig. 33). Beim Auseinanderweichen der Tochterplatten teilen sie sich ebenfalls, indem sie an der Knickungsstelle des V durchbrechen. Die Spermatocyten 2. Ordnung erhalten somit je 2 einfache Stäbchen, die sich an den Polen in die Achse der sofort gebildeten 2. Reifungsspindel einstellen (Fig. 38). Bei der Teilung erhält jede Spermatide ein stäbchenförmiges Centrosom, das direkt dem Achsenfaden des sich allmählich differenzierenden Spermatozoons seine Entstehung gibt.

Wie sind nun die Vförmigen Centalkörper entstanden? Ihr erstes Auftreten fällt in die Stadien des Übergangs des Spermatocyten in die Ruheperiode. In den Spermatogonien (Fig. 9, 10) hatten die beiden Centrosomen die typische runde Gestalt. Und auch in der Wachstumsperiode treten sie in den jüngern Spermatocyten zunächst in dieser Form auf. Die Umformung in die hakenförmig gestalteten Centrosomen verläuft nun in der Weise, daß sich die kugligen Centrosomen in die Länge strecken, zunächst kurze einfache Stäbchen darstellen, die dann in der Mitte eine Knickung erfahren. Dieser Umwandlungsprozeß, so schematisch einfach er auch an sich ist, läßt sich bei der Kleinheit der Elemente jedoch nur schwierig beobachten. Anfangs sind die winklig geknickten Stäbchen von außerordentlich geringer Größe (Fig. 23), wachsen dann aber rasch heran, indem sie sich weiter in die Länge ziehen. Sie tingieren sich stark mit Chromatinfarbstoffen. Mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt erscheinen sie intensiv schwarz, nehmen zuweilen aber den Farbstoff nur schwierig an, mit Gentianaviolett nach BENDA in einem intensiv blauen Ton.

Jene Transformation der Centrankörper schildert VOIXOV (1903) für *Cybister* in prinzipiell ähnlicher Weise. Jedes der beiden Centrosomenkörnchen — im Synapsisstadium existiert nach seiner Angabe nur ein einziges kugliges Centrosom — teilt sich in 2, die durch eine Centrodese verbunden bleiben, worauf dann eine winklige Biegung des Verbindungsfadens erfolgt und die Körnchen durch Streckung ganz in die Stäbchen übergehen. Von besonderem Interesse sind ferner die neuern Beobachtungen von GOLDSCHMIDT (1905) bei *Zoogonus*. Hier findet umgekehrt, bei der Bildung der 2. Richtungs- spindel, eine Umwandlung der stäbchenförmigen Centrosomen in kuglige von gewöhnlichem Aussehen statt (p. 619 ff.). Für die Auffassung des Centrosomenbegriffs, so wie ihn BOVERI definiert hat und wie er vor allem von BRAUER (1893) vertreten worden ist, im Gegensatz zu VAN BENEDEN'S Anschauung, ist, wie GOLDSCHMIDT weiter ausführt, „dieses Auftreten verschieden geformter Centrosome und ihre Umwandlung in einander“ von besonderer Wichtigkeit.

So charakteristisch auch die Existenz der V-förmigen Centrosomen, die Differenzierung des Plasmas und der Mitochondrien und schließlich das Verhalten des Kerns für die Spermatocyten in dieser Entwicklungsphase ist, so ist doch bei *Dytiscus* die Formulierung einer Ruheperiode, die durch die eben genannten Faktoren ausgezeichnet ist, nur insofern berechtigt, als das rasche Wachstum der Zelle aufgehört hat und hierin also ein Ruhepunkt eingetreten ist. Denn alle jene Charaktere bilden sich naturgemäß erst ganz allmählich aus, und auch die endgültige Größe der Zelle ist, wie schon erwähnt, noch nicht ganz erreicht.

Das Chromatin ist in unregelmäßigen Massen, die vielfach zackige Ausläufer aussenden, im ganzen Kernraum verteilt (Fig. 25—27). Bei weitgehender Differenzierung erkennt man noch einzelne Chromatinfäden, die, miteinander verschlungen, häufig Ring- und Achterfiguren bilden, die Vorstadien der Prophase.

### Die Prophase der Spermatocyten 1. Ordnung.

Bald treten die sich bildenden Chromatinelemente immer klarer hervor (Fig. 27, 28). Die beiden Komponenten eines jeden (bivalenten) Doppelchromosoms, die in der Synapsis zum Zweck der Conjugation zusammengeführt wurden, differenzieren sich wieder deutlich heraus. Sie bilden jene charakteristischen Chromatinfiguren, wie sie in verschiedenen Modifikationen vor allem aus der Spermatogenese der Insecten, Turbellarien u. a. bekannt sind und die bei

*Dytiscus* in allen möglichen Variationen in ganz ausgezeichneter Weise zutage treten (Fig. 29, 30). Die „zackigen Fortsätze“ und die achromatische Substanz waren bei Anwendung der BENDA'schen Methode ziemlich scharf ausgeprägt, bei den HEIDENHAIN'schen Präparaten jedoch zum Teil überhaupt nicht zu erkennen.

Durch Unwinden und Überkreuzen der conjugierten Chromosome, durch „Verkleben“ an den Enden und Auseinanderweichen in der Mitte oder sonst an irgend einer andern Stelle entstehen so die verschiedensten Figuren, wie Bügel, Ringe und durch eine geringe Differenzierung daraus Polygone, ferner X- und 8-Figuren und andere (Textfig. E), fast so, wie man sie sich selbst durch Kombination zweier den conjugierten Chromosomen entsprechenden Elemente künstlich konstruieren kann. Auch völlig geschlossene Doppelringe zeigen sich nicht selten; sie entstehen, indem die beiden Chromosomenkomponenten während ihres ganzen Verlaufs parallel aneinandergelagert bleiben und dann mit den gemeinsamen Enden verkleben.



Fig. E.

Chromatinfiguren aus der Prophase der 1. Reifungsteilung.

In dieser Bildung jener „Chromatinfiguren“, die in ihrer Erscheinungsform in demselben Kern oft völlig differieren, prägt sich offenbar eine gewisse Individualität der Chromosome aus. Besonders deutlich tritt dieser „morphologische Ausdruck“ der inneren „physiologischen Verschiedenheit“, wie BOVERI es bezeichnet, in dem individuellen Charakter des akzessorischen Chromosoms zutage, das seine ihm innewohnende Eigentümlichkeit auch in der äußern Form, in seiner runden, zuweilen etwas länglichen Gestalt auch auf diesem Stadium bewahrt. Bei den andern Chromosomen zeigt sich ferner ihre Individualität untereinander auch darin, daß sie bei Beginn der Prophase sich fast nie im gleichen Entwicklungsstadium befinden. Denn eine gewisse „Entwicklungsreihe“, wie STRUCKMANN (1906) in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über die „Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von *Strongylus filaria*“, einem parasitären Nematoden ausführt und illustriert (vgl. seine Textfig. H), wird doch wohl von den Chromosomen „bis zur Ausführung der Teilung durchlaufen, die bei dem einen Objekt stärker, bei dem andern weniger stark ausgeprägte Phasen aufweist“. Diesen Unterschied

in der äußern Form der chromatischen Elemente als einen Beweis ihrer individuellen Charaktere hat in gleicher Weise BAUMGARTNER (1904) betont: er vermochte diese „difference in form, a characteristic shape assumed by the chromosomes“ auch noch in der Metaphase der 1. Spermatocytenteilung in dem Auftreten von „Ringchromosomen“ usw. zu konstatieren.

Bei *Dytiscus* entstehen schließlich durch Kondensation und Verkürzung der Chromosome Elemente, die man als typische „Tetraden“ bezeichnen kann, 18 an der Zahl, außer dem akzessorischen Chromosom, die, wie gesagt, sich auf differente Weise, was die Form und die Zeit betrifft, entwickelt haben. Wie aus einem Vergleich der Fig. 31 mit Fig. 11 ohne weiteres hervorgeht, sind die Chromatinelemente der Spermatocyten auf diesem Stadium direkt mit denjenigen der Prophase der Spermatogonien vergleichbar, mit dem einen durchgreifenden Unterschied, daß wir in den Spermatocyten die halbe Zahl von Chromosomen in Form von „Doppelementen“, dort in den Spermatogonien die ganze normale Zahl von Chromosomen in Form einfacher Elemente haben. Und schon dieser Vergleich — ein Gedanke, der unter Berücksichtigung der Zahlenreduction der naheliegendste ist — macht es plausibel: der „Längsspalt“ ist der Ausdruck der „Doppelnatur“ der Chromatinelemente der Spermatocyten, auf Grund der Conjugation je zweier homologen Chromosome, welche in den somatischen Zellen und auch in den Spermatogonien voneinander getrennt sind und die, wie wir gesehen, sich in der Synapsis vereinigt haben. Auf diese Weise wird am einfachsten und zugleich unter Wahrung der Individualität der Chromosome die Normalzahl auf die Hälfte reduziert. Die eigentliche quantitative Reduktion und unter gewissen Bedingungen gleichzeitig auch die qualitative wird dann durch die rasch aufeinander folgenden Reifungsteilungen erzielt, indem infolge des Fehlens des Ruhestadiums zwischen beiden Mitosen eine Vierteilung der chromatischen Substanz, und somit im Vergleich zu dem Resultat einer jeden gewöhnlichen Mitose in somatischen Zellen eine Reduktion auf die Hälfte der Chromatinmasse erzielt wird.

Der Teilungsplan wird bezeichnet durch die quere Einschnürung der Chromosome in der Mitte, wodurch bei ihrer durch den Längsspalt angedeuteten Doppelwertigkeit (Bivalenz) jene „Tetradenform“ erreicht wird.

Auf Grund der abweichenden Größe der Chromosome unter sich, wie sie auch von andern Autoren konstatiert worden ist und die

gleichfalls ein ausgezeichnetes Kriterium für die Individualitätstheorie bildet, ließe sich eine Einteilung in verschiedene Gruppen durchführen. Während jedoch bei andern Formen, vor allem bei Orthopteren, wie durch die Untersuchungen SUTTON's (1900, 1902) an *Brachystola magna*, von MONTGOMERY (1901, 1905) und McCLUNG (1905) eindeutig festgestellt worden ist, die Chromatinelemente in ihrer Größe, wie ich selbst zu sehen Gelegenheit hatte, ganz bedeutend differieren, dürfte bei *Dytiscus* eine Gruppierung keinen absoluten Wert beanspruchen, da zwischen den Endgliedern der einzelnen Gruppen keine scharfe Grenze in der Größe besteht.

### 1. Reifungsteilung.

Die Chromatinelemente werden, wie oben angedeutet, so in die Äquatorialplatte eingestellt, daß ihre Längsachse der Hauptachse der Spindel entspricht, wie Fig. 32 zeigt. Auf Frontalansichten (Fig. 34) sind die Chromosome leicht zu zählen, da sie, relativ groß, weit auseinanderliegen. Sie erscheinen im Querschnitt etwas unregelmäßig gestaltet und stehen durch schwarz tingierte feine Fäden in Verbindung (vgl. Gross 1904). Etwas abseits von den 18 normalen Chromosomen und häufig nicht in derselben Ebene liegt das akzessorische Chromosom (Fig. 33, 34), leicht hierdurch wie durch seine Form und etwas intensivere Färbung, die bei den Spermatocyten 2. Ordnung allerdings augenfälliger hervortritt, zu erkennen. Es erscheint im Querschnitt in der Metaphase fast größer als die andern Chromosome, da es seine Kugelform anfangs noch beibehält und sich erst später als die normalen Chromatinelemente teilt.

Die Mitose, deren Plan, wie gesagt, durch die quere Einschnürung der chromatischen Doppelelemente angedeutet war, trennt somit auf dem Wege der Querteilung jede „Tetrade“ in 2 „Dyaden“. Sie trennt nicht die conjugierten Chromosomenkomponenten voneinander; eine jede Dyade ist folglich in analoger Weise wie die Mutterchromosome als doppelwertig (bivalent) aufzufassen. Schematisch läßt sich der Prozeß, wie in nebenstehender Abbildung (Textfig. F) skizziert, darstellen.

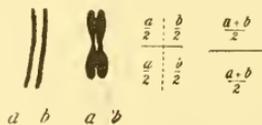


Fig. F.

Wenn a und b je 2 in der Synapsis conjugierte Chromosome darstellen, also die Längskomponenten einer gleichzeitig durch Quereinschnürung gebildeten Tetrade, so kommt durch die Teilung auf jede Tochterzelle  $\frac{a+b}{2}$ . Da somit keine ganzen Chromosome, a und b, voneinander getrennt werden, findet keine Reduction im Sinn WEISMANN'S statt.

Einen klaren Beweis hierfür liefert das weitere Verhalten der Chromosome. Auf dem Stadium der Anaphase und Telophase treten die Komponenten (a, b) eines jeden bivalenten Chromosoms wieder deutlich hervor. Sie bilden, vermöge ihrer Individualität, dieselben charakteristischen Chromatinfiguren wie in der Prophase der 1. so jetzt in den Vorstadien der 2. Reifungsteilung.

## 2. Reifungsteilung.

Ein eigentliches Ruhestadium zwischen beiden Reifungsteilungen existiert nicht. Zwar scheinen die Chromosome, wie BONNEVIE (1905) bei *Enteroxenos* beschreibt, durch „Faltung und Streckung“ miteinander in Berührung zu treten. Aber jedenfalls ist dies nur vorübergehend und, da es bei *Dytiscus* hauptsächlich in Cysten zur Beobachtung kommt, die, wie das Aussehen der Chromatinelemente und das Verhalten des Plasmas beweist, einem Degenerationsprozeß anheimfallen, vielleicht gar nicht normal. Die Prophase der 2. Reifungsteilung bietet sonst — ein scharfer Unterschied zwischen dieser Prophase und jener eben genannten Telophase besteht natürlich nicht — durchaus dieselben Bilder wie die Prophase der 1. Vor allem „Vierergruppen“, durch frühzeitige Querteilung der Doppelemente entstanden, ferner Ringe, Polygonbildungen, Bügel usw. treten in derselben typischen Weise auf (Fig. 35, 36). Nur zeigen sie sich natürlicherweise, da ja eine Verminderung der chromatischen Substanz auf die Hälfte ihrer Maße eingetreten ist und ein Ruhestadium zwischen beiden Teilungen fehlt, in einem auf die Hälfte reduzierten Maßstabe, wie aus einem Vergleich der betreffenden Figuren hervorgeht. Sodann sind statt der V-förmigen Centriolen (Fig. 29—33), wie oben erwähnt, in den Spermatocyten 2. Ordnung einfache Centrosomenstäbchen vorhanden (Fig. 35—38), was eine Diagnose zwischen beiden Reifungsteilungen auch so ohne weiteres sicher stellt.

Die Metaphase und Anaphase der 2. Spermatocytenteilung unterscheidet sich in nichts von den gleichen Stadien der 1. Zu-

weilen scheint es jedoch, als ob einzelne Ringe — der ganze Prozeß spielt sich ja während der Bildung der Äquatorialplatte ab — noch in die Spindel eingestellt werden und sich erst unmittelbar bei Beginn der Metaphase in „Tetraden“ umbilden (Fig. 38). Es entstehen also wieder „Tetraden“ oder „Doppeldyaden“ (MARCUS, 1905): der „Längsspalt“, ich wiederhole es, ist als ein Ausdruck der „Doppelnatur“ der Chromosome, ihrer unveränderten „Bivalenz“ aufzufassen; er zeigt die Conjugationsebene, die quere Einschnürung in der Mitte, infolge deren die Doppелеlemente wieder in Form von „Tetraden“ in Erscheinung treten, zeigt den Teilungsplan an.

Die 2. Reifungsteilung erfolgt somit ebenfalls durch quere Halbierung der bivalenten Chromatinelemente. Die conjugierten Chromosomenkomponenten werden nicht voneinander getrennt. Da also keine Scheidung ganzer Chromosome stattfindet, können wir sie nicht als Reduction im Sinne WEISMANN's bezeichnen. Mit schematischer Klarheit geht der ganze Teilungsmodus aus Textfig. G

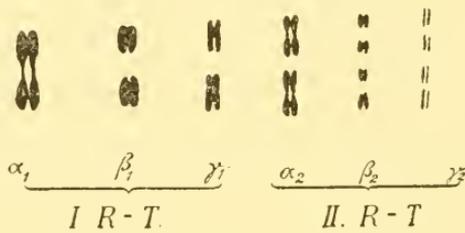


Fig. G.

Teilungsmodus der 1. und 2. Reifungsteilung in den analogen Phasen.

hervor, der die völlige Analogie der einzelnen Phasen der 1. Reifungsteilung ( $\alpha_1, \beta_1, \gamma_1$ ) mit denen der 2. Reifungsteilung ( $\alpha_2, \beta_2, \gamma_2$ ) vor Augen führt. Es findet also keineswegs eine „Aufteilung“ der Tetraden in ihre 4 Konstituenten statt, so daß bei der 1. Teilung jede Tetrade in 2 „Dyaden“ zerlegt würde und dann bei der 2. Teilung jede Dyade in 2 „Monaden“.

Die Zahl der Chromatinelemente läßt sich, wie Fig. 37 zeigt, auch hier ohne Schwierigkeit genau feststellen. Es sind 18 normale Chromosome außer dem scharf hervortretenden akzessorischen Chromosom vorhanden, die gleichfalls Größendifferenzen erkennen lassen.

Die Anaphase der 2. Reifungsteilung erscheint wieder als Rekapitulation der Prophase, wie bei der 1. In der Telophase treten —

allerdings nur für kurze Zeit und als Übergangsstadien intermediärer Natur zur endgültigen Kernbildung der Spermatide — durch Auseinanderweichen der conjugierten Chromosomenkomponenten, Umwinden usw. wiederum jene charakteristischen Chromatinfiguren auf (Fig. 39), die jetzt, da die Chromatinmasse auf  $\frac{1}{4}$  reduziert ist, nur ein Miniaturbild darstellen. Um den Größenunterschied unmittelbar zur Anschauung zu bringen, ist derselbe Größenmaßstab beibehalten worden: ein Vergleich der Figg. 39 und 35 der entsprechenden Phasen der 1. und 2. Reifungsteilung, ist besonders instruktiv.

Die kleinen Chromatinelemente, die nur bei weitgehender Differenzierung zu erkennen sind, bilden bald einen intensiv gefärbten Chromatinballen (Fig. 40). Anfangs rund, zeigt er zuweilen nach dem Spindelfaserkonus hin eine kleine konkave Einbuchtung. Er grenzt sich mit einem hellen Hof gegen das umgebende Plasma ab (Fig. 40, 41), umgibt sich mit einer Membran und wird so zum Kern der jungen Spermatide.

### Allgemeiner Teil.

Auf Grund der gegebenen Tatsachen sind für die Deutung des Reifungsprozesses bei *Dytiscus* folgende Momente maßgebend.

1. Die Zahlenreduction der Chromosome vollzieht sich in der Synapsis und zwar durch parallele Aneinanderlagerung und Conjugation je zweier homologer Chromatinelemente.

2. Die conjugierten Chromosome, wie sie in der Synapsis zusammengeführt wurden, werden durch die Reifungsteilungen nicht voneinander getrennt.

3. Beide Reifungsteilungen verlaufen in prinzipiell gleicher Weise, durch Querteilung. Sämtliche Phasen, wie es sich vor allem in der Metaphase in der Tetradenform der Chromatinelemente ausprägt, sind einander analog (Textfig. G).

Da die beiden letzten Punkte in ihrer Folgerichtigkeit notwendig auf dem ersten basieren, eben auf der Conjugation je zweier homologer Chromosome in der Synapsis, so bedarf dieser erste Punkt vornehmlich einer genauen Erörterung. Die Schwierigkeit in der Deutung der Synapsis liegt darin, daß das Objekt in der Regel die einzelnen Chromatinfäden nicht als solche erkennen läßt und daß somit für die Behauptung des Zusammenlegens und Verschmelzens je zweier homologer Chromosome die Tatsachen vielleicht zunächst nicht be-

weisend genug erscheinen könnten. Und so läßt sich denn auch die entgegengesetzte Annahme einmal eines einheitlichen Chromatinfadens und andererseits dessen Längsspaltung in Verbindung mit dem spätern Zerfall in Segmente (Chromosomen) erklären. Diese letzte Annahme ist nun zweifellos mit der Individualität der Chromosome, wie sie durch BOVERI, WEISMANN, MONTGOMERY und SUTTON als feststehend begründet worden ist, nicht gut vereinbar.

Selbst im ruhenden Kern der jungen Spermatocyte müssen wir die chromatischen Elemente als selbständige Gebilde vorhanden annehmen, wenn wir auch infolge ihrer rein morphologisch veränderten Erscheinungsform, bedingt durch ihre pseudopodienartige, gegenseitig anastomosierende Verästelung „in dem dadurch entstandenen Kernreticulum die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinanderhalten können (BOVERI, 1887, 1904). Beweisend hierfür und von besonderer Wichtigkeit ist, daß BOVERI (1888, 1904) bei *Ascaris* auch im Ruhestadium des Kerns in den Blastomeren die Lage der einzelnen Chromosomen, die in dem chromatischen Gerüstwerk nicht mehr zu erkennen war, durch Aussackungen der Kernvacuole nachzuweisen vermochte, die in ihrer Zahl genau der Anzahl der Enden der Chromosomenschleifen entsprachen. „Hier ist es also völlig sicher, daß die Chromosomenenden nicht beliebige Unterbrechungsstellen eines vorher einheitlichen Fadens sein können.“ So entspricht es also durchaus der Theorie der Individualität der Chromosome, daß alle somatischen Chromatinelemente, wie sie in der Spermato-genie vorhanden waren und in die Bildung des Ruhekerns der jungen Spermatocyte eingingen, sich in derselben Anzahl nach Ablauf des Ruhestadiums aus dem Kerngerüst herausdifferenzieren. Sie sind aber auch hier, im Synapsisstadium, noch nicht als gesonderte Einzel-elemente zu erkennen, da sie ja zunächst in Form feiner, lang ausgezogener und vielfach miteinander verschlungener Chromatinfäden in Erscheinung treten.

Und das Wesen und die Bedeutung der Synapsis liegt, wie gesagt, in der Conjugation je zweier homologer Chromosome, in der Verschmelzung der bisher getrennt gebliebenen väterlichen und mütterlichen Chromatinelemente, zum Zwecke des gegenseitigen Austausches gewisser individueller Anlagen (cf. DE VRIES, 1903, BOVERI, 1904).

Auch auf botanischer Seite, wo die durch STRASBURGER formulierte doppelte Längsspaltung als herrschend angesehen wurde, ist, wie oben erwähnt, neuerdings eine Conjugation je zweier Chromatin-

fäden nachgewiesen worden (ALLEN, 1904, BERGHS, 1905). Und auch für den typischsten Fall des „eumitotischen Reifetypus“, für *Ascaris megalcephala*, pflichtet BOVERI (1904) in der entscheidenden Frage, „ob Zusammenlegen zweier Fäden oder Spaltung eines Fadens“ der ersten Ansicht bei (TRETJAKOFF, 1904). Nach BOVERI handelt es sich in der Synapsis, „bei dieser merkwürdigen Zusammendrängung um das gegenseitige Aufsuchen der homologen Chromosome, die vorher wohl oft weit auseinanderliegen und sich nun finden sollen (cf. HEIDER, 1905). Es muß zu dieser Zeit eine Anziehung derselben aufeinander vorhanden sein und also in denjenigen Fällen, wo vorher die väterlichen Chromosome untereinander und die mütterlichen ihrerseits untereinander eine größere Affinität zeigen, eine völlige Umstimmung in diesen gegenseitigen Reizverhältnissen eintreten“ (p. 74). Hierher gehören die schon oben erwähnten, eingehenden Untersuchungen von A. u. K. E. SCHREINER (1904), v. WINIWARTER (1901) und MARÉCHAL (1904, 1905) an Wirbeltieren, ferner die von BONNEVIE (1905) an Gastropoden und MARCUS (1905) an Nematoden.

Durch die Conjugation je zweier Chromosome in der Synapsis ist eo ipso die Zahlenreduction bedingt. Die Chromosome erscheinen jetzt in der halben Normalzahl und zwar als doppelwertige (bivalente) Chromosome in Form von Doppelementen, indem die homologen Chromosome sich nach erfolgter Conjugation nur unvollkommen trennen. Entsprechend ihrer Individualität bilden die Komponenten, wie wir gesehen haben, jene charakteristischen Chromatinfikturen, durch Umwinden usw., die sich so unter der Voraussetzung, daß wir es nicht mit den Längshälften eines einzigen Chromosoms, sondern mit 2 individuellen homologen Chromosomen zu tun haben, am einfachsten erklären.

Eine völlige Scheidung der conjugierten Chromosome findet durch die Reifungsteilungen nicht statt. Wie der „Längsspalt“, der die Conjugationsebene anzeigt und der dauernd, auch nach Ablauf der Teilungen, erhalten bleibt, eindeutig beweist, erfolgt somit keine Trennung ganzer Chromosome (vgl. Textfig. G). Zu demselben Resultat kam BONNEVIE (1905) für *Enterexenos östergreni*; und in gleicher Weise wären hierher zu rechnen die Befunde von MARCUS (1905) an *Ascaris mystax* und von DOWNING (1905) bei *Hydra*.

Beide Reifungsteilungen vollziehen sich in gleicher Weise — und das ist der charakteristische Unterschied zu den eben genannten Autoren — durch Querteilung der bivalenten Chromatinelemente,

wie aus dem beigefügten Schema (Fig. G) klar hervorgeht. Da jedoch, wie gesagt, keine Scheidung ganzer Chromosome vor sich geht, findet keine „Reduction“ im Sinne WEISMANN's statt. Infolge der Querteilung ist indessen eine gewisse qualitative Verschiedenheit der Teilungsprodukte, welche zwar morphologisch vollkommen gleich erscheinen, anzunehmen. Denn die elementarsten Einheiten ein und desselben Chromosoms, die „Chromiolen“, aus denen sich die Chromosomen zusammensetzen (EISEN, 1899, 1900; DOWNING, 1905), könnten sehr wohl nicht unter sich völlig homologe und gleichwertige Gebilde darstellen (BOVERI, 1904), sondern individuell und qualitativ verschieden sein. Und dementsprechend würden dann auch die aus jeder der beiden Reifungsteilungen resultierenden Teilungsprodukte der Chromosomen, da sie sich aus unter sich ungleichwertigen Einheiten zusammensetzen, qualitativ verschieden sein. Wir werden daher den Reifungsprozeß bei *Dytiscus* in jedem Fall als „differentielle“ Äquations- teilung zu bezeichnen haben.<sup>1)</sup>

Indem bei *Dytiscus* die Conjugationskomponenten der Chromosome im Laufe des Reifungsprozesses nicht voneinander geschieden werden, so bleiben die Chromatinelemente, die in die Bildung des Kerns der Spermatide und somit in den Spermakern übergehen, nach wie vor bivalent. Die Normalzahl ist, entsprechend ihrer Doppelwertigkeit, in ihnen „latent“ enthalten, und nur infolge der quantitativen Reduktion der Chromatinmasse, bedingt durch das Fehlen des Ruhestadiums zwischen beiden Reifungsteilungen tritt sie äußerlich nicht in Erscheinung. Unter Umständen sehen wir jedoch — und hierin erblicke ich einen klaren Beweis für unsere Auffassung —, wie die Normalzahl auch äußerlich wieder aus der reduzierten Zahl entsteht. Es sind jene bekannten Fälle von Parthenogenese und Merogonie. Bei monosperm befruchteten ursprünglich kernlosen Bruchstücken von Echinideneiern, die sich ganz normalerweise weiter entwickelten, stellte sich nach den eingehenden Untersuchungen von DELAGE (1899, 1901) die auffallende Tatsache heraus, daß in den Kernen nicht die reduzierte Chromosomenzahl (9), wie sie der Spermakern enthielt, vorhanden war, sondern wieder die

1) Es mag erwähnt werden, daß diese „Querteilung“ eines jeden Chromosoms oder „direkte“ Teilung, wie wir auch sagen können, erinnert an die direkte Kernteilung, wie wir sie beim Macronucleus vor uns haben; und nach BOVERI (1904) erscheint auch diese „(scheinbar rohe) direkte Kernteilung viel geeigneter zu qualitativ ungleicher Teilung als die indirekte“.

Normalzahl (18), die in der Regel nur durch die Vereinigung mit den Chromosomen des andern Vorkerns erreicht wird. Ganz dasselbe stellte PETRUNKEWITSCH (1901) bei unbefruchteten Bieneneiern fest, die in gleicher Weise die Reifungsprozesse durchmachten, 2 Polocyten abschnürten und somit die reduzierte Zahl (8) von Chromosomen erhielten. Bei der ganz normalen, parthenogenetischen Entwicklung stellte sich auch in diesem Fall eine Rekonstitution der reduzierten Zahl (8) auf die Normalzahl (16) heraus.

Nun ist nach dem „Grundgesetz der Zahlenkonstanz“, wie es von BOVERI formuliert wurde, „die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat“. Es schien somit jener Fall in Widerspruch zu der Individualitätstheorie der Chromosome zu stehen, wie er auch dem tatsächlich in diesem Sinne geltend gemacht wurde. Auf Grund des oben Gesagten, nach dem die Normalzahl, wenn auch latent in der reduzierten Zahl enthalten ist, und unter Umständen, wie gerade hier bei Entwicklung von Geschlechtszellen mit reduzierter Chromosomenzahl, die conjugierten Chromosomen völlig getrennt als Einzellelemente wieder in Erscheinung treten können, löst sich jener scheinbare Widerspruch leicht.

In betreff der weitem fundamentalen Fragen, die sich auf Grund der Individualität der Chromosome und der Differenzierung ihrer Qualität durch die Reifungsprozesse für die Vererbungstheorie ergeben, die jetzt an der Hand der MENDEL'schen Gesetze die theoretischen Postulate experimentell zu erproben versucht, möchte ich auf die Arbeiten von BOVERI (1904), FARMER u. MOORE (1905), HEIDER (1906) verweisen. — Gegenüber dem von KORSCHOLT-HEIDER (1902) formulierten „eumitotischen“ und „pseudomitotischen“ Reifungstypus möchte ich noch erwähnen die neuerdings von GOLDSCHMIDT (1905) versuchte Einteilung in einen „Conjugationstypus“, „Primärtypus“ (*Zoogonus*) und „Tetradentypus“ (*Ophryotrocha*). Eine Form des „Conjugationstypus“, nach dem die „Pseudoreduction tatsächlich in Form der Chromosomenconjugation vor sich geht“, würden also außer den höheren Pflanzen die Reifungsteilungen bei Wirbeltieren (Säugetieren, Teleostern, Selachiern), Mollusken (*Enteroxenos*) und Insecten (*Dytiscus*) darstellen.<sup>1)</sup>

1) Bemerken muß ich noch, daß jener eigentümliche Diminutionsvorgang, wie er in der Oogenese von *Dytiscus* bei der Differenzierung

Nachholen möchte ich hier noch — und dieses Moment ist von besonderem Interesse — jene wechselseitige Beziehung, jene Korrelation, die sich, in rein quantitativer Hinsicht, im Verhalten der Größe der Centrosomen zu der Größe der Chromosomen, d. i. zu der Größe des Zellkerns ausspricht. Wenn wir auch nach unsern heutigen Anschauungen von einer „Reduction“ dieser Elemente nicht mehr reden können (BRAUER, 1893), so ist es doch bemerkenswert, wie durch die beiden Reifungsteilungen insgesamt eine Vierteilung der Centrosomensubstanz, wie sie bei *Dytiscus* infolge der abweichenden Form der Centrankörper besonders augenfällig wird, erreicht wird, genau so wie bei den Chromosomen. Von den beiden Doppelstäbchen der Spermatocyten 1. Ordnung erhalten die Spermatocyten 2. Ordnung je 2 einfache Centrosomenstäbchen und bei der letzten Reifungsteilung die Spermatiden je ein einziges stabförmiges Centrosom.

Wie die „Größe der Centrosomen der Größe der bei der Teilung entstehenden Zellen proportional“ ist, was bei der äqualen und inäqualen Zellteilung eine Rolle spielt (BOVERI, 1904, GOLDSCHMIDT, 1905, SCHUBMANN, 1905), entsprechend ferner der „Kernplasma-relation“, dem gesetzmäßigen Größenverhältnis des Kerns zum Plasma (R. HERTWIG, 1903), besteht auch eine Korrelation, wie wir gesehen haben, des Kerns zu den andern Zellorganen, deren wichtigstes das Centrosom ist.

### Umbildung der Spermatiden.

Bevor ich mit der Schilderung der Histogenese der Spermatiden beginne, muß ich voraufschicken, daß ich ihre Entwicklung nicht bis zur endgültigen Differenzierung des fertigen Spermatozoons, die erst im Nebenhoden ihren Abschluß findet, verfolgt habe, sondern nur bis zu einem besonders charakteristischen Stadium, auf welchem die „Hauptorgane“, Kopf und Spitzenstück, Mittelstück und Schwanz der Spermatozoen bereits in typischer Weise hervortreten. Über die Bildung des „Ankerhakens“ und der „Ankerkugel“, die bei der „Verkoppelung“ je zweier Samenfäden, bei der Entstehung der „Doppelspermien“, von Bedeutung sind, sind meine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen. Denn für eine sichere Beurteilung dieser

---

einer Oogonie in Ei- und Nährzellen von GIARDINA (1901) beschrieben worden ist, in der Spermatogenese desselben Objekts, wie aus unserer Darstellung hervorging, keine Analogie aufzuweisen hat und somit, wie die Diminution überhaupt, auf die weiblichen Geschlechtszellen beschränkt zu sein scheint.

Entwicklungsphasen sind unbedingt jene Zwischenstadien nötig, die erst im Nebenhoden durchlaufen werden, da hier, wie erwähnt, zum Zweck der Copulation der Spermien noch tiefeingreifende histologische Differenzierungen vor sich gehen, welche Möglichkeit ich bei der Konservierung des Materials nicht genügend berücksichtigt hatte.

### Der Kern.

In den Telophasen der Spermatiden hatten wir in Fig. 40 und 41 gesehen, wie das Chromatin, in dessen intensiv gefärbten, zusammengeballten Klumpen die Einzelelemente nicht mehr zu erkennen sind, sich mit einem hellen Hof umgibt und sich mit einer Membran gegen das Plasma abgrenzt.

Kaum hat sich so der Kern der jungen Spermatide gebildet, so sieht man, wie die chromatische Substanz, die vorher eine völlig strukturlose Masse bildete, sich fast spontan in der eben entstandenen Kernvacuole in feinen Fäden nach allen Seiten ausbreitet und so zugleich eine auffallende Volumvergrößerung des Kerns bewirkt (Fig. 42 u. 43). Eine typisch netzförmige Anordnung tritt auf diesem Stadium deutlich hervor. Auch hier lassen sich wieder Ringbildungen, 8-Figuren usw. nachweisen, die jedoch, da diese „Ruheperiode“ der Spermatide relativ rasch vorübergeht, nur transitorischer Natur sind. Aufmerksam machen muß ich hier auf die Analogie in der äußern Erscheinungsform mit dem Ruhestadium der Spermatocyten 1. Ordnung, wie sich aus einem Vergleich mit Fig. 25 ergibt. Diese Ringbildungen, die jetzt nur ein Miniaturbild darstellen, sind zweifellos in derselben Weise zu deuten; sie gewährleisten, wie oben ausgeführt, die unverändert gebliebene Doppelwertigkeit der Chromosome.

Das akzessorische Chromosom erscheint hier im Spermatidenkern ebenfalls fast ganz isoliert und hebt sich aus dem zarten Chromatinnetzwerk durch seine intensive Färbung klar ab (Fig. 42, 43).

Infolge der weitgehenden „Auflockerung“ der chromatischen Substanz tingiert sich der Kern auf diesem „Ruhestadium“ der Spermatide ganz auffallend schwach, bei etwas weitgehender Differenzierung erscheint er auf HEIDENHAIN-Präparaten, oft kaum erkennbar, als eine helle, fast farblose Vacuole, so daß man auf den ersten Blick den hier intensiv gefärbten „Nebenkern“ der Spermatide (Fig. 43) für den Kern halten könnte. Doch bald tritt, während gleichzeitig die Wanderung der Samenzellen an die Peripherie der

Cyste beginnt, eine Verringerung des Kernvolums und damit zugleich eine Verdichtung des Chromatins ein. In einzelnen, mehr oder weniger großen Partikeln lagert es sich an der Peripherie des Kerns, oft sichelförmig, an (Fig. 44—46). Das akzessorische Chromosom ist anfangs noch zu erkennen, wird aber bald, ohne daß irgendwie eine Fragmentierung zur Erscheinung käme (MOORE u. ROBINSON, 1905), infolge fortschreitender Kondensation des Kerns von dem sich infolgedessen immer dunkler tingierenden Chromatin ganz verdeckt (Fig. 47, 48). In Fig. 49 erscheint der Kern als eine scheinbar völlig homogene Kugel, in der sich zunächst keine Differenzierung mehr nachweisen läßt. Er streckt sich allmählich etwas in die Länge (Fig. 50, 51) und zeigt sich bald in einer etwas unregelmäßig keilförmigen Gestalt (Fig. 52). Zugleich sieht man hier eine gewisse „Bilateralität“ auffällig hervortreten. Auf Grund dieser „bilateralen Form“ des Kopfs unterschied AUERBACH (1893) am ausgebildeten Spermatozoon von *Dytiscus* eine „dorsale“ und eine „ventrale“ Seite, indem die keilförmige Gestalt durch weitere Längsstreckung die „Form einer spitzen Messerklinge angenommen hat“, wie er sagt, „deren lange Ränder größtenteils einander parallel, in beiderseits konvexem Bogen der Spitze zustreben“ (p. 187).<sup>1)</sup>

Das Stadium der Fig. 52 bezeichnet insofern einen gewissen Abschluß in der Entwicklung der Spermatide, als hier die Umformung der einzelnen „Zellorgane“ scharf hervortritt. Der Kern hat sich zum Kopf differenziert, das Centrosoma bildet den Achsenfaden des Mittelstücks, auf Kosten des Plasmas hat sich, zum Teil wenigstens, die „Geißel“ gebildet. Die Sphäre krönt als „Spitzenknopf“ (Acrosoma) das ganze Gebilde.

Auf die Herausbildung und Differenzierung dieser Teile will ich im Folgenden, soweit ich Positives darüber ermitteln konnte, kurz eingehen.

---

1) Diese bilaterale Form ist bedingt, sie steht in Korrelation zu der „Doppelspermien“-Bildung, zu der Zusammenjochung von bloß 2 Individuen, in der wir mit BALLOWITZ (1895) den ersten Anfang jener „Spermatozeugmen“, wie sie ferner noch durch v. SIEBOLD (1845) und GILSON (1884) vor allem beobachtet worden sind und wie sie in den mannigfachsten Formen bei Insecten vorkommen, hier in ihrer primitivsten Form zu erblicken haben, und welche ihrerseits die den Dytisciden eignen abweichenden Charaktere bedingt.

## Centrosoma und Achsenfaden.

Das Centrosoma erschien bei der letzten Spermatocytenteilung als einfaches Stäbchen. Anfangs wie bei der Mitose am Pol der Spermatide gelegen (Fig. 38, 39), wandert das Stäbchen um einen Winkel von  $90^\circ$ . Eine Drehung der Spermatide um  $180^\circ$ , eine vollständige „Umkehrung des vorderen und des hinteren Poles“, wie VOINOV für *Cybister* angibt, konnte ich nicht konstatieren. Mit dem einen Ende die Peripherie der Zelle berührend, entsendet das Centrosom einen feinen Faden (Fig. 42), der mit dem „extracellulären Achsenfaden“ der Autoren identisch ist. Dieser kommt also, während bei *Phalera* nach MEVES (1897) die Vförmigen Centrankörper schon sehr früh durch dessen Besitz ausgezeichnet sind, bei *Dytiscus* erst jetzt zur Ausbildung. Er stellt sich in beiden Fällen wohl zweifellos als durch cytoplasmatische Differenzierung entstanden dar. Die Herausbildung der feinern Struktur der Geißel, insbesondere jener fibrillären Differenzierung, wie sie bei Maceration in physiologischer Kochsalzlösung deutlich hervortritt (BALLOWITZ), vermochte ich trotz sorgfältigster Behandlung des Objekts auf diesem Stadium nicht festzustellen. Indem sich das Centrosoma an den Kern anlegt, bewirkt es an seiner Fixierungsstelle, wie oft auffällig hervortritt, eine „polare Anhäufung des Chromatins“, in Form einer Art „Endplatte“ (Fig. 44, 45).

Eine Umformung des stäbchenförmigen Centrosoms in 2 Centralkörner ist von WASSILIEFF (1904) bei *Blatta germanica* beschrieben worden, indem es „mit dem Hervorwachsen des Axenfadens seine Stäbchenform verliert und in der Form zweier dicht aneinanderliegender Punkte, die von der Zelloberfläche sich gegen den Kern hin bewegen, erscheint“. Bei *Dytiscus* vermochte ich nie mit zweifelloser Sicherheit ein analoges Verhalten zu konstatieren.

Auf jenem eben beschriebenen Stadium beginnen die Spermatiden zu wandern (Fig. 44). Die Richtung wird durch die jetzt festgelegte Fixierung des Centrosomas mit dem Achsenfaden bedingt. Nach und nach drängen sich so die Spermatiden immer mehr an der Peripherie der Cyste zusammen, während sie sich gleichzeitig durch den gegenseitigen Druck mehr in die Länge strecken (Fig. 44—46) und so unmerklich eine Umgestaltung ihrer typischen Zellnatur vor sich geht. In der Mitte der Cyste, die zum Teil mit abgeworfenen Plasmaresten, die allmählich degenerieren und später wieder resorbiert werden (cf. weiter unten), hat sich infolgedessen

ein Hohlraum gebildet, in den die langen Schwänze der sich immer mehr herausdifferenzierenden Samenelemente radienartig hineinragen. Auf diese Weise resultiert eine fächerförmige Anordnung, die oft in ausgezeichneter Weise, infolge der verschiedenen Farbintensität der einzelnen Teile, „plastisch“ zur Geltung kommt. — In Fig. 48—50 tritt schon eine allmähliche Verdickung der obern Partie des Achsenfadens deutlich hervor. Und schließlich spaltet sich sein basaler Teil, der den Achsenfaden des Mittelstücks repräsentierte, in zwei longitudinale Teile, wie Fig. 51 u. 52 zeigt.

Das Schicksal der äußern Partie, die sich mehr und mehr abgliedert, ist bei *Cybister*, wo ein völlig analoger Vorgang stattfindet — man vergleiche Fig. 49—52 mit VOINOV (1903) fig. 58—61 — die Umbildung zum „Ankerhaken“ des Spermatozoons, wie ich hier nur erwähnen kann. Dieser „Kopfanhang“ (appendice céphalique) erscheint nach VOINOV in seiner weitem Differenzierung „in Form einer Lamelle, die mit dem einen Ende am Kopf fixiert, während sie ihre intensive Färbung verliert, sich zu einem schmalen zahnartigen Vorsprung verlängert“. Dieser ist homolog mit dem „Widerhaken“ von *Dytiscus* (AUERBACH, 1893, BALLOWITZ, 1895), der bei der „Verkoppelung“ zweier Spermatozoen später eine feste „mechanische Verankerung“ bedingt.

### Sphäre und Spitzenstück (Acrosoma).

In den jungen Spermatischen tritt die Sphäre (Idiozom, Centrotheca), wie Fig. 45 u. 46 zeigen, zuerst in Form eines kleinen, stark lichtbrechenden Bläschens in Erscheinung, an dessen peripherem Rand einzelne etwas stärker tingierte mitosomatische Körnchen lagern. Über die unmittelbare Genese der Sphäre — anscheinend ist sie rein cytoplasmatischen Ursprungs — kann ich auf Grund positiver Tatsachen weiter nichts angeben, obwohl ich sagen darf, daß ich die größte Sorgfalt und Mühe gerade auf die Untersuchung und wenn möglich Klarstellung dieses Punktes verwendete. Um so klarer ist jedoch das weitere Verhalten der Sphäre. — Anfangs im Plasma, meist direkt am Kern gelegen, wandert sie zunächst an den „hintern Pol“ der Spermatische und lagert sich hier am basalen Ursprung des Achsenfadens an, gleichsam als wenn eine Attraktionskraft zwischen ihr und dem hier befindlichen Centrosoma bestünde (Fig. 47). Im Schnitt erscheint sie, da sie jetzt dem Kern direkt anliegt, oft in einer halbmond-

förmigen Gestalt. Dann wandert sie (Fig. 48—50) schließlich an den vordern Pol und bildet das Spitzenstück (Acrosoma) (Fig. 51, 52).

Im allgemeinen gleicht somit die „Sphäre“ in ihrem weiteren Verhalten dem, was von HENKING (1891) bei *Pyrrhocoris* und in ähnlicher Weise von BLACKMANN (1905) an *Scolopendra*, TÖNNIGES (1902) an *Lithobius* u. a. beobachtet worden ist. Aus der reichen Literatur, die man u. a. bei BÖSENBERG (1905) zitiert findet, möchte ich nur die Ansicht VOINOV's (1903) bei *Cybister* wegen ihrer durchaus verschiedenen Auffassung erörtern. VOINOV leitet die Sphäre bei *Cybister* als „durch Umbildung aus dem akzessorischen Chromosom entstanden“ ab, einen Vorgang, den er durch genaue Beschreibung verständlich zu machen sucht. Da *Dytiscus*, als eine nahe verwandte Form, mit *Cybister* anscheinend völlig homologe Entwicklungsstadien aufweist, so kann ich der Auffassung VOINOV's keineswegs beipflichten.

Wie aus den Präparaten deutlich hervorgeht, bleibt das akzessorische Chromosom im Kern der Spermatide und tritt als „Chromatin-nucleolus“ noch lange klar hervor, während die Sphäre bereits im Plasma existiert (Fig. 44—46). Es scheint mir hier fast eine Verwechslung mit dem sogenannten „chromatoiden Körper“ vorzuliegen. Dieser „chromatoide Körper“ tritt in der Spermatide (Fig. 43—48) scharf hervor, intensiv gefärbt, meist völlig rund und außerdem mit einem hellen Hof umgeben, zuweilen genau so, wie VOINOV die „Sphäre“ auf einer Phase ihrer „Umwandlung aus dem akzessorischen Chromosom“ in seiner fig. 52, tab. 6 abbildet. Die helle „Außenzone“ soll sich nach seiner Darstellung, während der innere stark tingierte Teil auswandert und als „Restkörper“ degeneriert, isolieren, sich zur „Sphäre“ umwandeln und so schließlich das „Spitzenstück (bouton terminal)“ bilden. — Diese Degeneration und Fragmentation der einen Partie entspricht aber ebenfalls durchaus dem Verhalten des „chromatoiden Körpers“.

Wie die übereinstimmenden Untersuchungen der Autoren gezeigt haben, sind diese „chromatoiden Körper“ für den „Gang der Genese“ von keiner Bedeutung; sie beteiligen sich offenbar nicht am Aufbau der „Organe“ des Spermatozoons (BÖSENBERG, 1905). Man hat sie als Reste des Nucleolus aufgefaßt, und dafür spricht auch ihr sonstiges Verhalten. Sie kommen überall im Plasma vor, so in den Spermatocyten (Fig. 27 usw.) (vgl. v. WINIWARTER, 1902). Im Laufe der Umbildung der Spermatide fragmentieren sie sich völlig und werden aus dem Zellkörper ausgestoßen. An irgend einer Stelle

des Achsenfadens sieht man sie dann, wie sich auch bei lebenden Objekten gut verfolgen läßt, im Hohlraum der Cyste liegen (Fig. 49, 50).

### Verwendung des Plasmas.

In dem kurzen Ruhestadium der Spermatide ist der Kern von einer relativ großen Plasmamenge umgeben (Fig. 42, 43). Auf Kosten eines geringen Teils des Plasmas entwickelt sich, wie wir gesehen haben, unter der unmittelbar genetisch aktiven Einwirkung des Centrosomas die Geißel des Spermatozoons. Aber eine immerhin noch große Plasmamasse ist vorhanden, unverbraucht.

Dieser überschüssige Protoplasmarest wird von der sich immer mehr differenzierenden Spermatide einfach abgeworfen. Wie man am lebenden Objekt in ausgezeichneter Weise beobachten kann, gelingt es dem Kopf „durch eigentümlich zuckende Bewegungen“ „relativ leicht, sich von der Cytoplasmakugel zu befreien“ (BÖSENBERG, 1905). Man sieht förmlich, wie er sich dem überflüssig gewordenen Plasmarest „herausarbeitet“ (BONNEVIE, 1904, STRUCKMANN, 1905, MEVES, FIELD, 1895).

Die weitere Verwendung des ausgestoßenen Protoplasmas, welches ja das fertige Spermatozoon zu seiner Ausbildung nicht mehr nötig hat, ist offenbar diese: es tritt eine Degeneration und chemische Umsetzung seiner Bestandteile ein, und es wird dann, zum Zweck der Ernährung der heranwachsenden Samenelemente, auf indirektem Wege wieder resorbiert.

### Der Nebenkern und seine Bedeutung.

Die Entstehung des Nebenkerns aus den Mitochondrien habe ich schon mehrfach berührt (BENDA, 1898, 1903, MEVES, 1897, 1900, 1902), und ich kann mich daher hier kurz fassen. Wie aus der Reihe der Abbildungen hervorgeht, läßt sich die Differenzierung und Umformung der Mitochondrien klar verfolgen. Schon in den Spermatogonien in Form stärker tingierbarer Granulationen vorhanden (Fig. 1, 11), erfahren sie in den Spermatocyten eine bedeutende Entwicklung, legen sich anfangs kapuzenartig, dann ringförmig um den Kern herum (Fig. 16—31). Bei den Spermatocytenteilungen, wo sie in der Metaphase die Spindel wie ein Mantel umhüllen, werden sie gleichmäßig auf beide Tochterzellen verteilt (Fig. 32—39). Die Körnchen verschmelzen zum Teil, während sie sich intensiver färben, vacuolisieren und bilden schließlich durch Aneinanderlegen

der kleinen Bläschen in Form einer Rosette und Verschmelzen eine große Kugel (Fig. 39—43). Diese färbt sich wie das Chromatin intensiv und hat wegen ihres kernähnlichen Aussehens auf diesem Stadium den Namen „Nebenkern“ erhalten (v. LA VALETTE ST. GEORGE, 1867, BÜTSCHLI, 1871). Als völlig homolog mit diesem Neben kern der Samenzellen würde, wie aus der ganzen Art des Verhaltens und der Bildungsweise hervorgeht, der „Dotterkern“ der Eizellen anzusprechen sein (KORSCHOLT-HEIDER, 1902, GOLDSCHMIDT, 1905). Aufmerksam machen muß ich auf die merkwürdige Ähnlichkeit des Neben kerns auf diesem Stadium mit dem Nucleolus im reifenden Echinodermenei, wie ihn GUENTHER (1903) beschreibt. Wenn man die betreffenden Figuren, wie sie u. A. vor allem MEVES gibt, mit GUENTHER'S fig. 8—15 vergleicht, so findet man tatsächlich dieselbe äußere Erscheinungsform, dieselbe eigentümliche Vacuolierung usw. Um diese auffallende Analogie im äußern Verhalten zu erklären, dürfte man vielleicht dem Gedanken Ausdruck geben: dasselbe, was der Nucleolus nach der HÄCKER'Schen Kernsecrettheorie für den Kern bedeutet, nämlich ein Produkt des Stoffwechsels, das bedeutet der Neben kern (Mitochondrienkörper) für das Plasma: er steht auch mit dem Stoffwechsel in Beziehung. Doch auf seine Bedeutung werde ich später noch zu sprechen kommen.

Während ich somit für *Dytiscus* zu der gleichen Auffassung seiner Bildungsweise wie MEVES für *Phalera* und *Paludina* komme, ist seine Entstehung vielfach einer andern Deutung unterzogen worden. Tatsächlich kann leicht eine Genese des Neben kerns, wenn man die frühern Stadien nicht genügend berücksichtigt, aus dem Spindelfaserbündel, wie sie von einigen Autoren beschrieben worden ist, vorgetäuscht werden. Denn die Mitochondrien liegen in den Telophasen der Spermatiden den Spindelfasern äußerst innig an (Fig. 40), so daß dem Mitochondrienkörper, zumal bei Eosinfärbung, wo er kompakter und hier fast spindelförmig erscheint, eine gewisse Streifung imprägniert wird, wie PAULMIER (1899) für *Anasa tristis* beschreibt. Erst bei geeigneter Differenzierung und auf Grund verschiedener Färbungsmethoden läßt sich die völlige Unabhängigkeit des Neben kerns von den Spindelfasern nachweisen. Erwähnen möchte ich noch, daß ich bei Anwendung von BENDA'S Mitochondrienfärbung keine Tinktion derselben mit Gentianaviolett, wie sie speziell für Wirbeltiere charakteristisch erscheint (BENDA, 1902), bei *Dytiscus* erzielte.

Später nimmt jene intensive Färbung des Neben kerns wieder

ab: anfangs große, dann kleinere Vacuolen treten in ihm wieder hervor (Fig. 44), der innerste Teil hält den Farbstoff infolge größerer Dichte am längsten zurück. Der Mitochondrienkörper nimmt allmählich spindelförmige Gestalt an und lagert sich dem Centrosoma dicht an (Fig. 45, 46). Während er sich immer mehr zu Körnchen differenziert, umhüllt er schließlich allseitig den Achsenfaden und beteiligt sich somit am Aufbau des Mittelstücks. Die Mitochondrien sind nach BENDA für die motorische Funktion des Spermatozoons von Bedeutung (BENDA, 1902, GOLDSCHMIDT, 1905).

Neuerdings hat GOLDSCHMIDT in seiner gedankenreichen Arbeit über den „Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen“ auch den Nebenkern in den Rahmen seiner Betrachtungen gezogen, und ich möchte diesen Punkt, bei der prinzipiellen Wichtigkeit der Sache, nicht unerwähnt lassen. GOLDSCHMIDT erblickt die Bedeutung des Nebenkerns darin, daß dieser dem Stoffwechsel, d. h. den rein trophischen und motorischen Funktionen der Zelle, vorsteht. Und zwar kommt seiner Ansicht nach auf diesem Stadium der Spermatide dem Nebenkern ausschließlich diese Bedeutung zu, indem in dem „echten Kern“ jetzt allein die propagatorische Kernsubstanz enthalten sei. Für gewöhnlich — mit SCHAUDINN schreibt er der tierischen Zelle eine primäre Doppelkernigkeit zu — sind beide Kernsubstanzen im normalen Zellkern, dem „Amphinucleus“, vereinigt, und eine völlige Trennung des somatischen und propagatorischen Kernanteils, wie sie z. B. bei den Flagellatinfusorien in der Form des Macro- und Micronucleus dauernd erreicht ist, tritt bei den Metazoen nur in ihrer typisch einzelligen Natur, d. i. auf dem Spermatidenstadium der Samenzellen, in Erscheinung.

Und ganz zweifellos scheint es, daß die Mitochondrien, aus denen sich der Nebenkern aufbaut und die GOLDSCHMIDT mit den Chromidien (R. HERTWIG) identifiziert, mit den somatischen Funktionen der Zelle, insbesondere mit dem Stoffwechsel des Protoplasmas in Beziehung stehen. Dies vermochte GOLDSCHMIDT direkt durch den „experimentellen Nachweis“ festzustellen. Bei gesteigerter Funktion der Zelle, die er methodisch und willkürlich variierte, tritt auch eine gesteigerte Entwicklung der Mitochondrien in Erscheinung. Und eben auf dem Spermatidenstadium, da wo die weitgehendsten somatischen Prozesse vor sich gehen, wo die Umgestaltung des Spermatozoons aus der typischen Zellennatur der Spermatide begründet wird, erscheint der Mitochondrienkörper auf dem Höhepunkt seiner Ausbildung. in der Gestalt eines „Kerns“, in der Form des

„Nebenkerns“. Den Ausführungen GOLDSCHMIDT's muß man, wenn sie auch zum Teil noch problematischer Natur sind und in manchen Punkten entschieden zu weit gehen, im Prinzip eine mir völlig annehmbare Berechtigung zweifellos zuerkennen.

Fassen wir die Hauptresultate unserer Untersuchungen noch einmal übersichtlich znsammen, so ergeben sich, nach den Stadien der Entwicklungsreihe geordnet, folgende wichtige Punkte.

### Übersicht.

1. In den Spermatogonien von *Dytiscus* finden sich 36 normale und 2 akzessorische Chromosome.
2. Die Zahlenreduction der Chromosome vollzieht sich in dem Synapsisstadium der Spermatocyten durch Aneinanderlegen und Conjugation je zweier homologen Chromatinelemente.
3. In der Wachstumsperiode und auch späterhin kommt die so in der Synapsis begründete Doppelnatur (Bivalenz) der Chromosome durch unvollkommene Trennung der conjugierten Chromosomenkomponenten wieder deutlich zum Ausdruck.
4. In der Prophase treten die verschiedensten „Chromatinfiguren“ auf, wie z. B. Ringbildungen durch Verkleben der Komponenten eines bivalenten Chromosoms und Auseinanderweichen in der Mitte.
5. In den Vorstadien zur Metaphase erfolgt durch Verkürzung und Kondensation der longitudinal aneinandergelagerten conjugierten Chromosomenkomponenten und gleichzeitige quere Einschnürung in der Mitte, die den Teilungsplan andeutet, eine Art „Tetradenbildung“.
6. In der Metaphase existieren 18 normale bivalente Chromosome und 1 akzessorisches Chromosom. Die Centrosomen sind Vförmig.
7. Die erste Reifungsteilung vollzieht sich durch quere Halbierung der Chromatinelemente, der in gleicher Weise das akzessorische Chromosom unterworfen ist. Die conjugierten Chromosomenkomponenten werden nicht voneinander getrennt. Sie ist als differentielle „Äquationsteilung“ aufzufassen (cf. Textfig. G).
8. In der Prophase der ohne ein eigentliches Ruhestadium rasch folgenden 2. Spermatocytenteilung treten dieselben charakteristischen Chromatinfiguren auf wie in der Prophase der 1. Reifungsteilung.
9. Als Vorbereitung für die Metaphase findet durch Kontraktion der Chromosomenkomponenten wiederum eine Art Tetradenbildung statt.

10. In der Metaphase der 2. Reifungsteilung treten ebenfalls 18 normale bivalente Chromosome und 1 akzessorisches Chromosom auf. Die Centrosomen sind einfach stäbchenförmig.

11. Die Teilung verläuft in ganz analoger Weise wie die 1. Spermatocytenteilung und ist ebenso als differentielle Äquationsteilung zu deuten (cf. Textfig. G).

12. Jede Spermatide erhält somit 18 bivalente, jetzt aber auch quantitativ reduzierte Chromosome und ein akzessorisches Chromosom.

13. In der Telophase und im ruhenden Kern der Spermatide treten wieder Ringbildungen usw. auf.

14. Beide Reifungsteilungen verlaufen somit in prinzipiell gleicher Weise durch Querteilung, ohne daß jedoch die conjugierten Chromosome voneinander getrennt werden (Textfig. G). Eine eigentliche Reductionsteilung im Sinne WEISMANN'S findet somit nicht statt. Beide Reifungsteilungen sind daher als „differentielle Äquationsteilungen“ aufzufassen (cf. p. 28, 32).

15. Der Kern der Spermatide kondensiert sich in seiner weiteren Entwicklung und nimmt eine annähernd keilförmige Gestalt an.

16. Das Centrosoma behält seine Stäbchenform bei und wandelt sich schließlich in den Achsenfaden des Mittelstücks um.

17. Die Mitochondrien, die in ihrer Bedeutung für die somatischen Funktionen der Zelle ihre höchste Ausbildung in der Form des Nebenkerns erfahren, beteiligen sich am Aufbau des Mittelstücks.

18. Das Spitzenstück wird von der Sphäre gebildet, die in der Gestalt eines kleinen stark lichtbrechenden Bläschens zuerst in der Spermatide nach der Telophase in Erscheinung tritt und höchst wahrscheinlich rein cytoplasmatischen Ursprungs ist.

19. Das nicht zur Verwendung kommende überschüssige Plasma wird einfach ausgeschieden, erleidet weitgehende Degenerations- und chemische Umsetzungsprozesse und wird später jedenfalls wieder resorbiert.

---

Zum Schluß möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. KORSCHULT, auch an dieser Stelle meinen tiefempfundenen Dank auszusprechen für die freundliche Überlassung des Themas und für das gütige Entgegenkommen, mit dem er mir stets gern ratend die Arbeit begleitete. In gleicher Weise fühle ich mich Herrn Dr. MEISENHEIMER und Herrn Dr. TÖNNIGES zu besonderem Dank verpflichtet.

---

## Literaturverzeichnis.

- ALLEN (1904), Chromosome reduction in *Lilium canadense*, in: *Bot. Gaz.*, No. 37.
- AUERBACH, L. (1893), Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis*, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*, Vol. 16.
- BALLOWITZ, E. (1890), Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen: I. Coleopteren, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 50.
- (1895), Die Doppelspermatozoen der Dytisciden, *ibid.*, Vol. 60.
- BALLOWITZ, K. (1894), Zur Kenntnis der Samenkörper der Arthropoden, in: *Intern. Monatsschr. Anat. Physiol.*, Vol. 11.
- BAUMGARTNER, W. J. (1904), Some new evidences for the individuality of the chromosomes, in: *Biol. Bull.*, Vol. 8.
- BENDA, C. (1898), Über die Spermatogenese der Vertebraten und höhern Evertebraten, in: *Verh. physiol. Ges. Berlin*.
- (1903), Die Mitochondria, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 12.
- BERGHS, J. (1904), La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale, in: *La Cellule*, Vol. 21.
- (1905), *ibid.*, Vol. 22.
- BLACKMAN, W. (1905), The spermatogenesis of *Scolopendra heros*, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, Vol. 48.
- BÖSENBERG (1905), Die Spermatogenese bei den Arachnoideen, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 21, *Anat.*
- BONNEVIE, KR. (1905), Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 26.
- BOVERI, TH. (1888), Zellenstudien, in: *Jena. Z. Naturw.*
- (1891), Befruchtung, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 1.
- (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, *Jena*.

- BRAUER, A. (1893), Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 42.
- BÜTSCHLI, O. (1871), Nähere Mitteilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 21.
- MCCLUNG (1905), The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes, in: Biol. Bull., Vol. 9.
- CONKLIN, E. G. (1901), The individuality of the germ-nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*, in: Biol. Bull., Vol. 2.
- DELAGE, Y. (1899), Etudes sur la mérogonie, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 7.
- (1901), Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse artificielle etc., *ibid.* (3), Vol. 9.
- DOWNING, E. R. (1905), The spermatogenesis of *Hydra*, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
- EISEN, G. (1899), The chromoplasts and the chromioles, in: Biol. Ctrbl., Vol. 19.
- (1900), The spermatogenesis of *Batrachoseps*, in: Journ. Morphol., Vol. 17.
- FARMER, BR. and MOORE (1905), On the meiotic phase (reduction divisions) in animals and plants, in: The Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 48.
- FIELD, G. W. (1895), On the morphology of the Echinoderm spermatozoon, in: J. Morphol., Vol. 11.
- GIARDINA, A. (1901), Origine dell' oocite e delle cellule nutritive nel *Dytiscus*, in: Intern. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 18.
- GILSON, G. (1884), Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes, in: La Cellule, Vol. 1.
- GOLDSCHMIDT, R. (1905), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
- (1905), Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus*, *ibid.*, Vol. 21, Anat.
- GROSS, J. (1904), Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.
- GUENTHER, K. (1903), Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, *ibid.*, Vol. 19, Anat.
- HALKIN, H. (1901), Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*, in: Arch. Biol., Vol. 18.
- HEIDER, K. (1906), Vererbung und Chromosomen, Jena.
- HENKING, H. (1891), Über Spermatogenese bei *Pyrrhocoris apterus*, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 51.
- HENNEGUY, L. F. (1896), Leçons sur la Cellule, Paris.
- HERTWIG, R. (1903), Über Korrelation von Kern- und Zellgröße etc., in: Biol. Ctrbl., Vol. 23.
- (1903), Über das Wechselverhältnis von Kern und Plasma, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München.
- (1902), Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenk., Vol. 1.

- V. KORFF, K. (1901), Weitere Beobachtungen über das Vorkommen Vörmiger Centralkörper, in: *Anat. Anz.*, Vol. 19.
- KORSCHULT, E. (1895), Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 60.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER (1902), *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere*, 1. Aufl., Allg. Teil.
- MARCUS, H. (1905), Über Samen- und Eibildung bei *Ascaris mystax*, in: *SB. Ges. Morph. Physiol. München*.
- MARÉCHAL, J. (1904), Über die morphologische Entwicklung des Chromosomens im Keimbläschen des Selachiereies, in: *Anat. Anz.*, Vol. 25.
- (1905), Über die morphologische Entwicklung des Chromosomen im Teleostierei, *ibid.*, Vol. 26.
- MEVES, F. (1900), Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 56.
- (1902), Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*, *ibid.*, Vol. 61.
- (1897), Über Centralkörper in den männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen, in: *Anat. Anz.*, Vol. 14.
- MOORE, J. E. S., and L. E. ROBINSON (1905), On the behaviour of the nucleolus in the spermatogenesis of *Periplaneta americana*, in: *Quart. J. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 48.
- MONTGOMERY, TH. H. (1901), Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera, in: *Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*.
- (1901), A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa, in: *Transact. Amer. philos. Soc.*, Vol. 20.
- (1903), The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: *Biol. Bull.*, Vol. 4.
- (1904), Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells, *ibid.*, Vol. 6.
- (1905), The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes, in: *Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*.
- PAULMIER, F. C. (1899), The spermatogenesis of *Anasa tristis*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 15.
- PETRUNKEWITSCH, A. (1901), Die Richtungkörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 14, *Anat.*
- (1902), Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 21.
- PLATNER, G. (1886), Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 26.

- V. PROWAZEK, S. (1901), Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese, in: Zool. Anz., Vol. 25.
- (1902), Spermatogenese des Nashornkäfers, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 13.
- (1904), Die Entwicklung von Herpetomonas, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, Vol. 20.
- ROHDE, E. (1904), Untersuchungen über den Bau der Zelle, in: Z. wiss. Zool., Vol. 75—76.
- SCHREINER, A. und K. E. (1904), Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: Anat. Anz., Vol. 24.
- SINÉTY, R. (1902), Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, in: La Cellule, Vol. 19.
- STEVENS, N. M. (1903), On the ovogenesis and spermatogenesis of *Sagitta bipunctata*, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat.
- STRASBURGER, E. (1904), Über Reduktionsteilung, in: SB. Akad. Wiss. Berlin.
- STRUCKMANN, CHR. (1906), Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von *Strongylus filaria*, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat.
- SUTTON, W. S. (1902), On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*, in: Biol. Bull., Vol. 4.
- TÖNNIGES, C. (1902), Zur Spermatogenese von *Lithobius forficatus*, in: KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrb. vergl. Entw.-Gesch., Allg. Teil.
- TRETJAKOFF, D. (1904), Die Spermatogenese bei *Ascaris megaloccephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65.
- VOINOV, D. N. (1903), La spermatogénèse d'été chez le *Cybister roeselii*, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 1.
- DE VRIES, H. (1889), Intracelluläre Pangenese, Jena.
- (1903), Befruchtung und Bastardierung, Leipzig.
- WASSILIEFF, A. (1904), Zur Spermatogenese von *Blatta germanica*, in: Anat. Anz., Vol. 25.
- WEISMANN, A. (1887), Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena.
- (1892), Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, Jena.
- (1902), Vorträge über Descendenztheorie, Jena.
- WILCOX, E. V. (1896), Further studies on the spermatogenesis of *Caloptenus femurrubrum*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 29.
- V. WINIWARTER, H. (1901), Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères, in: Arch. Biol., Vol. 17.
- (1902), Nachtrag zu meiner Arbeit über Oogenese der Säugetiere, in: Anat. Anz., Vol. 21.
- ZARNICK (1905), Über die Geschlechtsorgane bei *Amphioxus lanceolatus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
-

## Erklärung der Abbildungen.

---

Sämtliche Figuren wurden auf den Tisch projiziert, in gleicher Höhe mit dem Fuß des Mikroskops, und zwar Fig. 1—44 mit Zeichenokular 4, Fig. 45—51 mit Zeichenprisma und Comp. Ok. 12, stets unter Benutzung von LEITZ' Ölimmersion  $\frac{1}{12}$ .

### Erklärung der Abkürzungen.

*ac* akzessorisches Chromosomen, *ax* Axenfäden. *chr* chromatoider Körper. *S* Sphäre.

### Tafel 34.

#### Fig. 1—11 (15). Keimzone.

Fig. 1. Ruhende Samenzelle einer Spermatocyste. An dem spitzen Pole bilden in dem äußerst fein granulierten Plasma die Mitochondrien eine sich stärker tingierende Anhäufung kleiner Körnchen.

Fig. 2. Erste Phase einer bevorstehenden Teilung der Spermatogonie. Anlagerung der kleinen Chromatinkörnchen zu größeren Partikeln. Die großen Nucleolen treten stark hervor.

Fig. 3. Die größeren Chromatinbrocken treten durch Fortsätze miteinander in Verbindung.

Fig. 4. Das Chromatin beginnt sich zu feinen Fäden auszuziehen.

Fig. 5 u. 6. Die Chromatinfäden stehen noch durch Anastomosen miteinander in Beziehung.

Fig. 7. Die Chromatinelemente, schleifenförmig gewunden, erscheinen völlig isoliert. Die Kernmembran hat sich aufgelöst.

Fig. 8. Prophase. Es finden sich 36 stäbchen- bis bisquitförmige Chromosome und 2 kleinere runde akzessorische Chromosome (*ac*).

Fig. 9. Metaphase einer, entsprechend der Größe der Zelle, frühen Generation der Spermatogonien. Centrosomen punktförmig.

Fig. 10. Ein gleiches Stadium der letzten Spermatogonienmitose. Die 2 akzessorischen Chromosome treten deutlich hervor.

Fig. 11. Spermatogonie der letzten Generation, charakterisiert durch die geringe Größe der Zelle und ihre Plasmaarmut. An dem einen Pol bilden die Mitochondrien eine Art Anhang.

Fig. 12—15. Aufeinanderfolgende Phasen eines Degenerationsprozesses von Samenzellen.

Fig. 16—31. Spermatocyten bis zur 1. Reifungsteilung.

Fig. 16. (Präsynapsis.) Die freien Chromatinfäden des Knäuels lassen eine paarige Anordnung erkennen. Mitochondrien an dem einen Pol angelagert.

Fig. 17. Vertikaler Transversalschnitt zum vorigen. Je 2 Chromatinfäden haben sich nahe aneinandergelegt, um miteinander zu verschmelzen.

Fig. 18. Die Verschmelzung (Conjugation) je zweier homologer Chromatinfäden ist nahezu vollendet.

Fig. 19. Synapsis. Die einheitlichen dicken Chromatinfäden bilden ein dichtes Knäuel (Spirem). Das akzessorische Chromosom liegt etwas abseits davon. Die polare Anordnung des Chromatins tritt auf diesem „Longitudinalschnitt“ (cf. Fig. 16) augenfällig hervor. Die Spermatocyte hat ein starkes Größenwachstum erfahren.

Fig. 20. (Postsynapsis.) Die Lockerung des Chromatinknäuels beginnt. Gleichzeitig treten die beiden conjugierten Komponenten der Chromatinfäden durch unvollkommene Trennung wieder hervor.

Fig. 21. Etwas späteres Stadium. Die Doppelfäden durchziehen allmählich den ganzen Kernraum. Die polare Anordnung des Chromatins ist noch zu erkennen. Am basalen Pole der Zelle bilden die Mitochondrien eine kapuzenartige Umhüllung des Kerns, der seine exzentrische Lage noch beibehalten hat.

Fig. 22. (Strepsinema.) Infolge freierer Isolierung treten die einzelnen Chromatindoppelfäden und ebenso das akzessorische Chromosomen schärfer hervor.

Fig. 23. Die Komponenten der bilateralen Doppelfäden weichen zum Teil wieder weiter auseinander und treten scheinbar miteinander in Berührung.

Fig. 24. Das Chromatin zeigt so allmählich eine netzförmige Anordnung. Das Wachstum der Spermatocyte ist fast vollendet. Die Mitochondrien bilden einen vollkommenen Mantel um den Kern. Die Centrosomen sind V-förmig.

Fig. 25. Ähnliches Stadium aus der „Ruheperiode“ des Spermatocyten. Das Plasma sendet pseudopodienartige (teils durchschnitene) Fortsätze aus.

Fig. 26. Ähnliches Stadium, wie in der vorigen Figur. Ringbildungen und sonst frühzeitig auftretende Chromatinfiguren werden bereits sichtbar. Anastomosen noch vorhanden.

Fig. 27. Chromatinelemente fast völlig isoliert. Das Plasma der beiden Zellen ist völlig verschmolzen.

Fig. 28—30. Prophase der 1. Spermatocytenteilung. Charakteristische Chromatinfiguren, wie Ringe, Bügel, Kreuze usw.

Fig. 31. Späte Prophase. Bildung von „Tetraden“.

#### Fig. 32—36. 1. Reifungsteilung.

Fig. 32. Metaphase der 1. Reifungsteilung. Der Längsspalt der „Tetraden“, oder genauer, der Spalt zwischen den beiden conjugierten Komponenten der bivalenten Chromosome ist nur noch schwach zu erkennen. Die Teilungsebene ist durch die quere Einschnürung in der Mitte angedeutet.

Fig. 33. Metaphase. Akzessorisches Chromosom sichtbar. Die Mitochondrien bilden einen Mantel rings um die Spindel. Centrosomen V-förmig.

Fig. 34. Metaphase. Polansicht. 18 Chromosome und 1 akzessorisches Chromosom.

Fig. 35. Anaphase. Charakteristische Chromosomenform. Das akzessorische Chromosom hat sich geteilt.

Fig. 36. Telophase. Chromatinfiguren erscheinen wieder.

#### Fig. 37—41. 2. Reifungsteilung.

Fig. 37. Prophase der 2. Reifungsteilung. Bildung von „Tetraden“, ähnliches Stadium wie in der vorigen Figur.

Fig. 38. Metaphase. Ein analoges Stadium wie in der Metaphase der 1. Spermatocytenteilung, cf. Fig. 32. Centrosomen einfach stäbchenförmig.

Fig. 39. Anaphase. Charakteristische Chromosomenform, indem die beiden Komponenten der kleinen, jetzt auch quantitativ reduzierten Chromosome „aufsplintern“ und wieder jene „Chromatinfiguren“ bilden. Das akzessorische Chromosom hat sich ebenfalls geteilt.

Fig. 40. Telophase. Die Elemente der Tochterplatten sind kaum noch zu erkennen. Die Mitochondrien haben sich zu granulierten Fäden gereiht.

Fig. 41. Späte Telophase. Kernvacuole gebildet. Die vacuolisierten Mitochondrienstränge, die den Spindelfasern dicht auflagern, verbinden noch die Tochterzellen.

#### Fig. 42—52. Umbildung der Spermatischen.

Fig. 42. Spermatische. Chromatin netzförmig im Kern verteilt. Akzessorisches Chromosom im Kern erkennbar. Ringbildungen treten wieder hervor. Mitochondrienbläschen dicht aneinandergelagert. Extracellulärer Achsenfaden (*ar*) vom Centrosomenstäbchen aus gebildet.

Fig. 43. Mitochondrienbläschen verschmolzen zum Nebenkern.

Fig. 44. Nebenkern vacuolisiert wieder. Achsenfaden innerhalb der längsgestreckten Spermatide.

Fig. 45. Chromatin an der Peripherie des Kerns angelagert. Akzessorisches Chromosom noch deutlich sichtbar. Nebenkern spindelförmig. Erstes Auftreten der Sphäre (s).

Fig. 46. Die Mitochondrien, wieder in Form von Körnchen, umgeben den Achsenfaden.

Fig. 47. Kern der Spermatide noch mehr kondensiert. Sphäre an die Basis des Achsenfadens gewandert.

Fig. 48. Kern kaum noch differenziert. Sphäre beginnt nach dem obern Pol zu wandern.

Fig. 49. Kern fast homogen schwarz tingiert, hat sich völlig abgerundet.

Fig. 50. Der Kern (Kopf) der Spermatide beginnt sich in die Länge zu strecken. Der Achsenfadens zeigt in seiner obern Partie (dem Mittelstück) eine gleichmäßige Verdickung.

Fig. 51. Kopf keilförmig. In der verdickten Partie des Achsenfadens ein feiner Spalt sichtbar.

Fig. 52. Die Spaltung des obern Stücks des Achsenfadens ist fortgeschritten; doch hat sich der äußere Teil noch nicht abgegliedert. Die Sphäre bildet das Spitzenstück (Acrosoma) der Spermatide.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säugetiere.

Von

**L. Ribbing.**

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität Stockholm.)

Mit Tafel 35—36.

Ich habe diese Arbeit im Zootomischen Institut in Stockholm unter der Leitung des Herrn Professor LECHE ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem geehrten Lehrer meinen aufrichtigsten Dank abzustatten für alle guten Ratschläge, die er mir während der Ausarbeitung gegeben hat, und für das reiche Material aus den hiesigen Sammlungen, das er mir bereitwilligst zur Verfügung gestellt hat.

Ich danke auch den Herren Professoren BERGENDAL und FÜRST in Lund sowie dem Herrn Konservator ROTH, die mir einige Untersuchungsobjekte zur Verfügung gestellt haben.

Ich habe diese Untersuchung gemacht, um eine Auffassung von der phylogenetischen Entwicklung der Muskulatur des Unterarms und der Hand in der Tetrapodenreihe zu gewinnen. Ich bin also von den Urodelen ausgegangen und habe sie je mit den Anura, Chelonia, Sauria, Crocrodilia und Mammalia verglichen. In nächster Zeit werde ich eine Untersuchung der distalen Muskulatur der hintern Extremität folgen lassen, wo ich auch auf die Homodynamien der distalen Extremitätenmuskulatur eingehen werde.

Ich habe immer auch die Innervation berücksichtigt. Doch haben mich meine Untersuchungen zu der Auffassung geführt, daß man bei der Vergleichung der Muskeln nicht die Innervation für unbedingt bestimmend halten darf. Ich schließe mich in dieser Beziehung der Auffassung an, die CUNNINGHAM (1882 und 1891) ausgesprochen hat.

Es ist ziemlich leicht, die Homologa der distalen Armmuskeln der Urodelen bei den Anuren zu finden. Obgleich diese Muskulatur des Frosches bei einer genauen Beschreibung sehr kompliziert erscheint, wird das Ganze bei einer Vergleichung leicht verständlich und übersichtlich, besonders wenn man *Discoglossus* zur Vergleichung heranzieht. Dieser ist nämlich in vielen Beziehungen altertümlicher als *Rana* und nähert sich den Urodelen.

Die Vergleichung dieser Muskeln bei den Urodelen und Cheloniern macht auch keine bedeutenden Schwierigkeiten. Diese Muskulatur der Chelonier bieten in vielen Beziehungen ganz primitive Verhältnisse dar.

Schwieriger ist es schon, die Saurier und Crocodilier mit den Urodelen zu vergleichen. Doch scheint es mir nicht unmöglich, über die phylogenetische Entwicklung der Muskulatur dieser Gruppen ins Reine zu kommen.

Die größten Schwierigkeiten bietet die Vergleichung zwischen den Muskeln der Säugetiere und Urodelen. Doch scheint es mir auch hier möglich, zu einer bestimmten Auffassung zu gelangen.

Was das Verhältnis zwischen den Säugetieren und Sauriern betrifft, so bin ich zu der Auffassung gekommen, daß, von einem urodelenähnlichen Stadium ausgehend, in Beziehung auf die von mir behandelten Verhältnisse, die erste Entwicklung der Saurier und Säugetiere eine gemeinsame war; gewisse Verhältnisse der Säugetiere werden nämlich nur durch Vergleichung mit den Sauriern verständlich. Doch sind diese beiden Gruppen, was die distale Armmuskulatur betrifft, im ganzen so verschieden, daß wir annehmen müssen, daß ihre Entwicklung ziemlich früh auseinander gegangen sein dürfte. Darum scheint es mir nicht rätlich, die Säugetiere direkt mit den Sauriern zu vergleichen. Schon *Hatteria* scheint mir nach der Beschreibung OSAWA'S (1898), was die distale Armmuskulatur betrifft, den Sauriern ganz ähnlich zu sein.

Die Monotremen zeigen in den meisten Beziehungen sehr primitive Verhältnisse der Armmuskulatur und stehen vermittelnd zwischen

den übrigen Säugetieren und den Urodelen. Einige Beuteltiere zeigen auch, was die langen Flexoren betrifft, sehr primitive Verhältnisse.

Die Untersuchungen älterer Verfasser über die Muskulatur der Amphibien und alles, was über dieses Thema vor 1873 erschienen ist, hat HOFFMANN in seinen „Amphibia“ (in: BRONN, Kl. Ordn. Thierreich) zusammengefaßt. Eine sehr gute ältere Arbeit, die schon HOFFMANN berücksichtigt hat, ist HUMPHRY'S Abhandlung über *Cryptobranchus* (1872), eine Form, die ich selber nicht zergliedert habe. Kürzlich hat auch OSAWA (1902) den *Cryptobranchus* behandelt. In letzter Zeit ist eine sehr gewissenhafte Arbeit von PERRIN<sup>1)</sup> (1899) erschienen, die die Armmuskulatur der Urodelen behandelt; leider hat sich jedoch dieser Verfasser nicht mit den Nerven beschäftigt. Die nach meiner Ansicht beste Beschreibung der Armmuskulatur der Urodelen hat EISLER (1895a) in seiner großen Arbeit gegeben. EISLER'S klare Einteilung dieser Muskeln bietet eine gute Grundlage für die Vergleichung dieser Muskulatur mit derjenigen höherer Tiere. SIEGLBAUER (1904) hat kürzlich eine Beschreibung der Muskeln und Nerven der Extensorseite des Unterarms gegeben.

GAUPP (1896) hat in sehr genauer und zuverlässiger Weise in seiner Arbeit die Muskulatur von *Rana* beschrieben, ECKER'S (1864) Beschreibung der Arm- und Handmuskeln ist dagegen weniger vollständig.

Alle ältere Literatur über die Reptilien hat auch HOFFMANN (in: BRONN) zusammengefaßt. Später hat OSAWA (1898) seine Beschreibung von *Hatteria* veröffentlicht.

Was die Säugetiere betrifft, so liegt es natürlich nicht in dem Rahmen dieser Arbeit, eine umfassende Beschreibung von deren Muskulatur zu geben. Ich habe darum nicht so viele Species zergliedert, sondern bin hauptsächlich der Darstellung LECHÉ'S (in: BRONN, Kl. Ordn. Thierreich) gefolgt.

EISLER (1895a und b) gibt eine Vergleichung zwischen den Armmuskeln der Urodelen und Säugetieren. Ich bin jedoch in vielen Fällen, besonders was die langen Beuger betrifft, zu andern Resultaten gekommen.

Während der Ausarbeitung dieser Abhandlung, die durch ver-

---

1) PERRIN hat auch in einer andern Arbeit (1894) sowie in einer vorläufigen Mitteilung (1893) die Urodelenmuskulatur behandelt; leider war mir nur die erste zugänglich.

schiedene Umstände leider sehr in die Länge gezogen wurde, sind zwei interessante und gewissenhafte Arbeiten von McMURRICH (1903a und b) erschienen, die teilweise denselben Zweck haben wie diese Abhandlung. Zu meiner Freude kann ich sagen, daß ich in der Mehrzahl der Fälle zu derselben Auffassung gelangt bin wie dieser Verfasser.

Es würde sehr glücklich sein, könnte man sich über gemeinsame Namen der homologen Muskeln der verschiedenen Wirbeltiergruppen einigen. Jetzt tragen bei den verschiedenen Autoren nicht nur dieselben Muskeln verschiedene Namen, sondern auch zuweilen verschiedene Muskeln denselben Namen. Die ganze Muskellehre leidet auch darunter, daß man im allgemeinen die Muskelnamen der Säugetiere auch für die niedern Tiere braucht. Das beste wäre ja, Namen zu erfinden, die man für die ganze Tetrapodenreihe gebrauchen könnte. Ich glaube dagegen nicht, daß es glücklich sein würde, die Muskeln nach ihren Ursprungs- und Insertionspunkten zu benennen. Da diese vielfach wechseln, wird durch diese Benennungsweise nur gar zu leicht Verwirrung hervorgerufen.

Die Namen, die ich gebrauche, habe ich nur unter dem Gesichtspunkte erwählt, daß sie meine Auffassung von der Abstammung der Muskeln klarstellen sollen. Ich habe also für die Muskeln der Urodelen teilweise neue Namen erfunden und teilweise die EISLERschen Namen gebraucht. Unter den Namen der Urodelenmuskulatur habe ich später die Muskeln beschrieben, die sich nach meiner Auffassung aus den betreffenden Muskeln der Urodelen entwickelt haben. Dies ist zwar von keiner praktischen Bedeutung für die Benennung der Muskeln der höhern Tetrapoden; aber ich glaube dadurch meine Abhandlung klarer und verständlicher gemacht zu haben.

Was das Skelet des Arms und der Hand betrifft, so findet man es bei HOFFMANN und GIEBEL (in: BRONN) beschrieben.

Mit HOFFMANN bezeichne ich die 4 Finger der Urodelen mit den Ziffern II, III, IV, V.

Für die Finger brauche ich immer römische Ziffern, für die Phalangen eines Fingers dagegen arabische.

GEGENBAUR beschreibt bei *Menobranchus* 4 distale Carpalia. Ich habe mit RABL (1901) nur 3 gefunden. Dieser hält die 2 ulnaren Stücke für verschmolzen.

Mein Material bestand aus folgenden Tieren:

#### Urodela

- Siredon pisciformis*. Mehrere Exemplare.  
*Amblystoma tigrinum*.<sup>1)</sup> Mehrere Expl.  
*Menopoma alleghaniense*. 1 Expl.  
*Menobranclus maculatus*. 2 Expl.  
*Salamandra maculosa*. Mehrere Expl.  
*Triton cristatus*. Mehrere Expl.

#### Anura

- Rana esculenta*. Mehrere Expl.  
*Bufo marinus*. 1 Expl.  
*Bufo bufo*. Mehrere Expl.  
*Cystignathus ocellatus*. 1 Expl.  
*Polypedates erythronus*. 1 Expl.  
*Discoglossus pictus*. Mehrere Expl.

#### Chelonia

- Emys luteola*. Mehrere Expl.  
*Sternothaerus?* 1 Expl.

#### Sauria

- Varanus niloticus*. Mehrere Expl.  
*Promastix hardwickii*. 1 Expl.  
*Zonurus giganteus*. 1 Expl.  
*Ameiva surinamensis*. Mehrere Expl.  
*Tejus teju*. 1 Expl.  
*Tupinambis teguixin*. Mehrere Expl.  
*Iguana tuberculata*. Mehrere Expl.  
*Lacerta ocellata*. Mehrere Expl.

#### Crocodylia

- Crocodylus americanus*. 1 Expl.  
*Caiman sclerops*. 1 Expl.  
*Alligator mississippiensis*. Mehrere kleine Expl.

#### Mammalia

- Ornithorhynchus paradoxus*. 1 Expl.  
*Echidna hystrix*. 1 Expl.  
*Myrmecobius fasciatus*. 1 Expl.  
*Didelphys marsupialis*. 1 Expl.  
*Sarcophilus ursinus*. 1 Expl.

1) Da *Amblystoma* und *Siredon* einander im höchsten Grade ähnlich sind, werde ich nur diesen beschreiben.

- Phascogaleus cinereus.* 1 Expl.  
*Trichosurus vulpecula.* 1 Expl.  
*Petaurus sciurus.* 1 Expl.  
*Macropus sp.* 1 Expl.  
*Aepyprymnus rufescens.* 1 Expl.  
*Centetes caudatus.* 1 Expl.  
*Erinaceus europaeus.* Mehrere Expl.  
*Herpestes pulverulentus.* 1 Expl.  
*Paradoxurus hermaphroditicus.* 1 Expl.  
*Felis domestica.* 1 Expl.  
*Felis lynx.* 1 Expl.  
*Procyon sp.* 1 Expl.  
*Cynomys ludovicianus.* 1 Expl.  
*Mus decumanus.* 1 Expl.  
*Hystrix cristata.* 1 Expl.  
*Lepus euiculus.* 1 Expl.  
*Sciurus vulgaris.* 1 Expl.  
*Tarsius spectrum.* 1 Expl.  
*Lemur mongoz.* 1 Expl.

Ich habe auch einen *Tolypeutes*, einen *Dasyurus* sowie eine *Tatusia peba* zergliedert. Aber die Verhältnisse der Armmuskeln dieser Formen schienen mir etwas zu kompliziert, um sie ohne Vergleichung mit andern Edentaten hier zu beschreiben.

### Muskeln.

#### Beugeseite.

- Flexor primordialis communis  
 Flexores breves superficiales  
 Flexor accessorius lateralis  
 Flexor accessorius medialis.

### Urodela.

#### Flexor primordialis communis.

(Fig. 1.)

Entspricht mit den Flexores breves superficiales und den Flexores accessorii lateralis und medialis zusammen HOFFMANN's Humero-phalangei volares II—V.

Entspricht mit den Flexores breves superficiales und dem Flexor accessorius lateralis zusammen HUMPHRY's Flexor digitorum sublimis.

Entspricht mit den Flexores breves superficiales und den Flexores accessorii lateralis und medialis zusammen FERRIN's Fléchisseur commun des doigts.

Entspricht EISLER's *Palmaris superficialis*.

Entspricht mit den *Flexores accessorii lateralis* und *medialis* zusammen OSAWA's *Flexor digitorum longus sublimis*.

Dieser Muskel nimmt die Mitte der oberflächlichen Lage der Bogen- und Streckseite ein. Er ist ein breiter, kräftiger Muskel, der zwischen 2 andern, schwächeren Muskeln liegt, die zu derselben Lage gehören.

Vom *Epicondylus medialis humeri* entspringend geht er in der Gegend des *Carpus* in eine breite Sehne über, die den Handteller deckt. Diese Sehne teilt sich in 4 Sehnenbänder, die an den Basen der Endphalangen inserieren. Die Sehne wird durch kräftiges, von den *Carpalia* kommendes Bindegewebe an dem *Carpus* fixiert.

Von der Dorsalseite des Sehnenbandes für den Finger IV geht eine Sehne — bei *Menopoma* ein kleiner Muskel — zu der 2. Phalanx des Fingers IV.

### *Flexores breves superficiales.*

(Fig. 1.)

Entsprechen mit dem *Flexor primordialis communis* und den *Flexores accessorii lateralis* und *medialis* zusammen HOFFMANN's *Humero-phalangei volares II—V*.

Entsprechen mit dem *Flexor primordialis communis* und dem *Flexor accessorius lateralis* zusammen HUMPHRY's *Flexor digitorum sublimis*.

Entsprechen mit dem *Flexor primordialis communis* und den *Flexores accessorii medialis et lateralis* zusammen PERRIN's *Fléchisseur commun des doigts*.

Entsprechen EISLER's *Flexores breves superficiales*.

Entsprechen OSAWA's *Flexores digitorum sublimes breves*.

Diese kurzen und schwachen Muskeln entspringen von der Dorsalseite der Sehne des vorigen Muskels (*Flexor primordialis communis*) sowie von den Dorsalseiten der Sehnenbänder desselben Muskels, die zu den Endphalangen ziehen.

Sie inserieren a) an beiden Seiten der *Metacarpalia*, b) an den Basen der ersten Phalangen. c) mittels einer Sehne an der Basis der 2. Phalanx des Fingers IV.

### *Flexor accessorius lateralis.*

(Fig. 2.)

Ist mit dem *Flexor primordialis communis*, den *Flexores breves superficiales* und dem *Flexor accessorius medialis* zusammen HOFFMANN's *Humero-phalangei volares II—V*.

Ist mit dem Flexor primordialis communis und den Flexores breves superficiales zusammen HUMPHRY's Flexor digitorum sublimis.

Ist mit dem Flexor primordialis communis, den Flexores breves superficiales und dem Flexor accessorius lateralis zusammen PERRIN's Fléchisseur commun des doigts.

EISLER's Palmaris profundus III.

Ist mit dem Flexor primordialis communis und dem Flexor accessorius medialis zusammen OSAWA's Flexor digitorum longus sublimis.

Wenn man den Flexor primordialis communis in der Nähe des Condylus durchschneidet und ihn aufhebt, erblickt man diesen Muskel sowie den folgenden. Er entspringt von dem distalen Ende der Ulna und vom Ulnare (Ulnare-Intermedium). Er zieht in schräger Richtung und inseriert in der Gegend des Carpus quer über der ulnaren Hälfte der Dorsalseite von der Handsehne des Flexor primordialis communis.

#### Flexor accessorius medialis.

(Fig. 2.)

Ist mit dem Flexor primordialis communis, den Flexores breves superficiales und dem Flexor accessorius lateralis zusammen HOFFMANN's Humero-phalangei volares II—V.

Ist mit dem Pronator profundus zusammen HUMPHRY's Pronator manus.<sup>1)</sup>

Ist mit dem Flexor primordialis communis, den Flexores breves superficiales und dem Flexor accessorius lateralis zusammen PERRIN's Fléchisseur commun des doigts.

EISLER's Palmaris profundus II.

Ist mit dem Flexor primordialis communis und dem Flexor accessorius lateralis zusammen OSAWA's Flexor digitorum longus sublimis.

Wenn man den Flexor primordialis communis — wie bei dem vorigen Muskel beschrieben wurde — in der Nähe des Condylus durchschneidet und ihn aufhebt, erblickt man diesen Muskel, etwas von dem vorigen bedeckt.

1) HOFFMANN läßt seine Ulnari-metacarpi volares II, III dem Pronator manus HUMPHRY's homolog sein. Dies ist nicht ganz richtig. HUMPHRY's Pronator manus entspricht dem Flexor accessorius medialis sowie dem (weiter unten beschriebenen) Pronator profundus. Also sind HOFFMANN's Ulnari-metacarpi volares II, III nur der untern Hälfte von HUMPHRY's Pronator manus homolog. Die obere Hälfte des Pronator manus, die unserem Flexor entspricht, hat HOFFMANN mit unserm Flexor accessorius lateralis zusammen als von der Ulna kommende den Humero-phalangei volares II—V verstärkende Bündel beschrieben.

Er entspringt bei *Menobanchus*, *Salamandra* und *Triton* vom distalen Ende der Ulna, vom Ulnare-Intermedium und von den Carpalia IV und V (Carpale IV—V).

Bei *Siredon* entspringt er vom distalen Ende der Ulna, vom Ulnare, Centrale und den Carpalia IV und V.

Bei *Menopoma* ist er in 2 Teile geteilt. a entspringt vom Ende der Ulna, vom Ulnare, Centrale und Carpale IV, b entspringt vom Centrale und den Carpalia III und IV.

Der Muskel zieht in schräger Richtung, dem vorigen Muskel parallel. Er inseriert als eine geradlinige Fortsetzung desselben Muskels — des Flexor accessorius lateralis — quer über der radialen Hälfte der Dorsalseite der Sehne des Flexor primordialis communis.

### Anura.

Die genaue Beschreibung der Muskulatur des Frosches in dem bekannten Buch GAUPP's erlaubt es mir, mich hier kurz zu fassen. Ich kann nur seine Befunde bestätigen. Nur an einer einzigen Stelle (Extensores digitorum breves profundi) habe ich ein anderes Verhalten als das von GAUPP beschriebene zu sehen geglaubt. Ich habe einige Anuren zergliedert, aber nur *Discoglossus* in dem Grad von *Rana* abweichend gefunden, daß es sich lohnt, ihn hier zu behandeln. Diese Abweichungen aber sind von großer Bedeutung, denn sie zeigen, daß *Discoglossus* in diesen Beziehungen primitiver und mehr urodelenähnlich ist als *Rana*. Dies ist um so interessanter, als *Discoglossus* auch in andern Beziehungen, wie z. B. was das Skelet betrifft, primitiver ist. Da GAUPP's Abbildungen sehr gut sind, verzichte ich hier im allgemeinen auf Abbildungen der Anuren und verweise auf die Arbeit GAUPP's.

### Flexor primordialis communis.

HOFFMANN's Humero-Aponeurosis palmaris + die Fingersehnen aus den Carpo-metacarpi-phalangei.

GAUPP's Palmaris longus + Aponeurosis palmaris + der sehnige Teil des Flexor indicis superficialis proprius + Tendo superficialis digiti III + Tendo superficialis Aponeurosis palmaris pro dig. IV. Tendo superficialis Aponeurosis palmaris pro dig. V.

Bei *Discoglossus* finden wir einen großen oberflächlichen Beugemuskel, der sich vollständig wie der Flexor primordialis communis der Urodelen verhält. Er entspringt vom Epicondylus medialis

humeri, geht am Carpus in eine Sehne über, die den Handteller deckt und die sich in 4 Sehnenbänder teilt, die an den Endphalangen der Finger inserieren. Die Handsehne wird durch kräftiges Bindegewebe am Carpus fixiert. Der Muskelbauch zeigt eine Neigung zur Zweiteilung.

Das Verhalten dieses Muskels bei *Rana* ist von dem jetzt beschriebenen ziemlich verschieden. Die Handsehne liegt hier dem Carpus fest angeschlossen (wir sahen ja schon bei den Urodelen, wie sie durch Bindegewebe am Carpus fixiert war). Der lange Muskelbauch erscheint aber hier fast wie ein selbständiger Muskel. Er ist hier vollständig zweigeteilt.

Die Sehne für den Finger II ist, wo sie von der Handsehne entspringt, sehr dünn; da sich ihr hier ein Muskel anschließt, erscheint sie mehr als die Endsehne dieses Muskels (dieser Muskel ist einer der Flexores breves superficiales). So hat sie auch GAUPP beschrieben. Aber wenn man diesen kleinen Muskel entfernt, sieht man, daß über ihm eine dünne Sehne liegt, die sich in seine scheinbare Endsehne fortsetzt; diese Sehne entspringt von der gemeinsamen Handsehne. Für die andern Finger sind die Sehnen deutlich. Doch sind die Verhältnisse für den Finger III denen des Fingers II etwas ähnlich.

### Flexores breves superficiales.

HOFFMANN: Die muskulösen Teile der Carpo-metacarpi-phalangei + Ulnari-phalanx I dig. V + (Carpometacarpum I).

GAUPP: Der muskulöse Teil des Flexor indicis superficialis proprius + Lumbricalis brevis indicis + Caput profundum T. s. dig. III + Lumbricalis brevis dig. III + Lumbricalis longus dig. IV + Lumbricales breves dig. IV + Lumbricalis longus dig. V + Lumbricales breves dig. V + Abductor primus dig. V + (Adductor pollicis).

Die Flexores breves superficiales der Urodelen sind hier etwas proximalwärts gewandert. Bei *Discoglossus* entspringen sie fast nur von der Dorsalseite der Handsehne. Doch ist es ganz sicher, daß sie den Flexores breves superficiales der Urodelen entsprechen, weil Ursprung und Insertion sich nicht wesentlich verändert haben.

Für die Finger II und III finden wir je 2 solche Muskeln, die an der Basis der 1. Phalanx inserieren. Für die Finger IV und V finden wir je 3 solche Muskeln, 1 distalen, der an der Basis der 2. Phalanx inseriert, und 2 proximale, die an der Basis

der 1. Phalanx inserieren. Der eine dieser Muskeln für den Finger V inseriert auch an Metacarpale V.

Bei *Rana* haben sich die Verhältnisse dieser Muskeln verändert, indem die Handsehne fester an dem Carpus fixiert worden ist. Die Flexores breves superficiales haben teilweise ihren Ursprung auf den Carpus verlegt. 2 Teile haben sich abgelöst (der muskulöse Teil des Flexor indicis superficialis proprius und Caput profundum T. s. dig. III) und entspringen vom Carpus; sie vereinigen sich distalwärts mit den Fingersehnen für die Finger II und III. Also haben sie hier auch ihre ursprüngliche Insertionsweise (an der 1. Phalanx) aufgegeben. Für den Finger II sowie für den Finger III existiert noch ein Muskel, der vom Carpus und von der Handsehne entspringt, um an der Basis der 1. Phalanx zu inserieren. Für den Finger IV existieren 3 Muskeln, 1, der an der Basis der 2. Phalanx inseriert, und 2, die an der Basis der 1. Phalanx inserieren; sie entspringen alle von der Handsehne, der radiale der letztern auch vom Carpus. Für den Finger V existieren 4 Muskeln, 3 entspringen von der Handsehne; 1 von diesen inseriert an der Basis der 2. Phalange, 2 an der Basis der 1. Phalanx. Der Muskelteil, der bei *Discoglossus* an Metacarpale V inserierte, ist hier ein selbständiger Muskel geworden, der von der Handsehne sowie vom Carpus entspringt, um an Metacarpale V zu inserieren.

Der von der Handsehne zu dem sogenannten Fingerrudiment ziehende kleine Muskel (GAUPP'S Adductor pollicis, HOFFMANN'S Carpo-metacarpum I) ist wohl ein abgelöster Teil eines Flexor brevis superficialis für den Finger II, weil das sogenannte Fingerrudiment wahrscheinlich eine Neubildung ist.

### Flexor accessorius.

HOFFMANN'S Antibrachio-aponeurotico-palmaris.

GAUPP'S Palmaris profundus.

Anstatt der beiden Flexores accessorii der Urodelen existiert hier nur einer: Flexor accessorius. Ursprung, Lage und Insertion zeigen deutlich, daß er einem dieser Muskeln homolog ist, wahrscheinlich dem Flexor accessorius lateralis.

Bei *Discoglossus* ist er größer, bei *Rana* von geringerer Bedeutung.

Bei *Discoglossus* entspringt er vom distalen Ende des Vorderarms, vom Ulnare und den Carpalia III und IV—V.

Bei *Rana* entspringt er nur vom distalen Ende des Vorderarms. Der Muskel inseriert an der Dorsalseite der Sehne des Flexor primordialis communis.

### Chelonia.

#### Flexor primordialis communis.

(Fig. 3.)

HOFFMANN'S M. humero-digiti I—V volaris (Flexor digitorum communis).

Breiter, kräftiger Muskel, der dieselbe Lage, dieselben Ursprungs- und Insertionspunkte wie der Flexor primordialis communis der Urodelen hat und ihm deshalb unzweifelhaft homolog ist. Er ist jedoch hier relativ noch kräftiger. Man kann den muskulösen Teil in 2 (*Emys*) oder mehrere Bäuche teilen.

Der Muskel entspringt vom distalen Teil des Humerus und vom Epicondylus medialis humeri. Am Carpus geht er, wie bei den Urodelen, in eine breite Sehne über, die den Handteller deckt. Die Sehne teilt sich in 5 Sehnenbänder, die an den Basen der Endphalangen inserieren.

Wie bei den Urodelen wird die Sehne durch kräftiges Bindegewebe am Carpus fixiert.

#### Flexores breves superficiales.

(Fig. 3.)

HOFFMANN'S M. lumbricales.

Diese Muskeln der Schildkröten sind, weil sie von der Sehne des Flexor primordialis communis zu den Fingern ziehen, deutlich den Flexores breves superficiales der Urodelen homolog. Doch haben sie hier an Bedeutung gewonnen, sind größer geworden und teilweise proximalwärts auf die Ventralseite der Beugesehne gewandert. Sie haben sich dann in 2 Lagen gesondert und zeigen ein Zwischenstadium zwischen den Verhältnissen der Urodelen und der Saurier, wo eine Lage noch höher hinauf gewandert ist (siehe weiter unten).

Die eine Lage entspringt also von der Ventralseite, die andere von der Dorsalseite der Sehne des Flexor primordialis communis. Sie inserieren an den Phalangen mit Ausnahme der Endphalangen.

Ich lasse eine genauere Beschreibung dieser Muskeln bei *Emys* folgen. Zuerst haben wir hier noch eine 3. Lage, die auch von den Flexores breves superficialis der Urodelen stammen muß. Kleine Muskeln entspringen von der Innenseite der Haut des Handtellers und inserieren an beiden Seiten der ersten Phalangen der Finger. Die 2. Lage entspringt, wie oben beschrieben, von der Ventralseite der Beugesehne. Diese kleinen Muskeln umfassen die Fingersehnen des Flexor primordialis communis und inserieren an beiden Seiten der ersten Phalangen der Finger.

Die tiefe Lage — die Lumbricales — entspringt von der Dorsalseite der Beugesehne. Sie besteht aus 7 kleinen Muskeln, die zwischen den Fingern liegen, je 2 in den Spatia interdigitalia zwischen den 4 ersten Fingern und einer zwischen den Fingern IV und V. Sie inserieren an den vorletzten Phalangen der Finger: 1. an Finger I, 2. an Finger II, 3. an Finger II, 4. an Finger III, 5. an Finger III, 6. an Finger IV, 7. an Finger V.

Bei *Sternotherus* finden wir mit Ausnahme der Lumbricales nur eine Lage von Flexores breves superficiales, die von der Ventralseite der Sehnen des Flexor primordialis communis entspringen, um an beiden Seiten der 1. Phalanx der Finger zu inserieren (am Finger V jedoch nur an der ulnaren Seite).

### Flexor accessorius communis.

(Fig. 3.)

HOFFMANN's M. ulna-digiti I—V (Flexor digitorum profundus).

Dieser Muskel entspringt vom größten Teil der Ulna und Ulnare. Er inseriert an der Dorsalseite der Sehne des Flexor primordialis communis.

Ursprung. Lage und Insertion zeigen deutlich, daß er einem der Flexores accessorii der Urodelen oder beiden homolog ist. Im letzten Fall müßten diese beiden Muskeln zu einem einzigen Muskel verschmolzen sein, was ja nicht unmöglich wäre, weil der lange Muskel, der bei den Urodelen die beiden Flexores accessorii scheidet (Caput longum musculorum contrahentium), hier verschwunden ist. Die Innervation kann uns hier keine Auskunft geben, weil die beiden Flexores accessorii in derselben Weise innerviert werden.

## Sauria.

## Flexor primordialis communis.

(Fig. 4, 5, 6.)

Entspricht dem von Epicondylus medialis kommenden Teil von HOFFMANN's M. humero-ulno-digitalis sowie einem Teile seines M. humero-ulno-carpalis.

Entspringt vom Epicondylus medialis. A. Ein Teil dieses Muskels hat sich mit der oberflächlichen Lage der Flexores breves superficiales zusammen vom Hauptteil abgelöst und eine Insertion am Accessorium gewonnen. Wir müssen annehmen, daß der Prozeß sich in der Weise vollzogen habe, daß ein Teil der Flexores breves superficiales etwas höher proximalwärts als bei den Cheloniern gewandert ist und sich dann mit einem Teil des Flexor primordialis zusammen zu einem Flexor digitorum sublimis entwickelt hat, ganz wie wir später einen ähnlichen Prozeß bei den Säugetieren annehmen müssen. Dieser Flexor sublimis aber hat wahrscheinlich sehr früh eine Änderung erlitten, indem er einen Befestigungspunkt an dem sich einschiebenden Accessorium gewonnen und sich so in einen langen und etliche kurze Muskeln geteilt hat. Der lange Muskel, der am Accessorium inseriert, verwächst mit dem Flexor carpi ulnaris. Die kurzen Muskeln, die zuletzt von einem zwischen Accessorium und Radiale ausgespanntem Band entspringen und die normale Insertion der Flexores breves superficiales (an den Phalangen) haben, werden also zu einem Flexor brevis perforatus digitorum. Wir haben hier einen Prozeß wie am Fuß, wo die Ferse einen ähnlichen Flexor brevis hervorgerufen hat.

Das Zwischenstadium, das uns erlaubt, eine solche Entwicklung anzunehmen, finden wir bei *Varanus*, *Tupinambis*, *Ameiva* und *Teius*. Hier steht noch der lange Teil mit den kurzen Muskeln in kräftiger Verbindung; diese entspringen nur ein wenig vom Accessorium, hauptsächlich aber von diesem langen Muskel. (Bei *Varanus* entspringen jedoch die Flexores breves superficiales für den 1. Finger von dem zwischen Accessorium und Radiale ausgespannten Sehnenband.) Der lange Muskel ist noch teilweise mit dem Teil  $\beta$  (siehe unten) des Flexor primordialis verwachsen.

Bei den übrigen Formen ist der lange abgespaltete Teil inniger mit dem Flexor carpi ulnaris verwachsen. Doch kann man noch deutlich sehen, daß der gemeinsame Muskel nicht einfach ist, sondern

aus 2 verwachsenen Teilen besteht. In der Literatur scheint er jedoch im allgemeinen als einfacher Muskel behandelt worden zu sein. So beschreibt ihn HOFFMANN als *M. humero-ulno-carpalis*. Doch hat PERRIN (1897) das ursprüngliche Verhalten bei *Varanus* beschrieben. McMURRICH (1903a) hat nachgewiesen, daß der *Flexor carpi ulnaris* der Reptilien aus 2 Teilen besteht, wovon der eine aus dem *Flexor primordialis communis* stammt.

Bei den von mir untersuchten Formen — mit Ausnahme von *Varanus*, *Tupinambis*, *Ameiva* und *Tejus* — entspringen die kurzen Muskeln von dem erwähnten, zwischen Accessorium und Radiale ausgespannten Sehnenband. Doch scheint überall noch eine Verbindung zwischen den kurzen Muskeln und dem langen mit dem *Flexor carpi ulnaris* verwachsenen Muskelteil zu bestehen.

B. Der hauptsächliche und als gemeinsamer Flexor fungierende Teil des *Flexor primordialis communis* besteht aus 2 (bei *Tupinambis* 3) Teilen, die vom *Epicondylus medialis* entspringen.

$\alpha$  entspringt als ein ziemlich schmaler Muskel neben dem *Flexor carpi radialis* (bei *Tupinambis* ist er zweigeteilt); distalwärts wird er breiter und bildet einen bedeutenden Teil der breiten, die Hand deckenden Beugesehne. Diese Sehne wird von den mit dem *Flexor accessorius* verschmolzenen Teilen  $\alpha$  und  $\beta$  des *Flexor primordialis communis* gebildet; der *Flexor accessorius communis* ist nämlich hier ein kräftiger Muskel, der einen bedeutenden Teil nimmt an der Bildung der gemeinsamen Beugesehne. Schon bei den Cheloniern war er bedeutend und größer als die *Flexores accessorii* der Urodelen, die relativ klein sind.

$\beta$  ist etwas schwächer als der Teil  $\alpha$ . Entspringt neben dem mit dem *Flexor carpi ulnaris* verwachsenen Muskelteil A vom *Epicondylus medialis* und ist mit diesem Muskelteil in seinem proximalen Teil verwachsen. Am Ursprung ist er ein ziemlich kräftiger Muskel; distalwärts wird er schmaler und tritt als ein ziemlich unbedeutender Teil von der ulnaren Seite in die gemeinsame Beugesehne ein. Bei *Zonurus* und *Ameiva* ist der Teil B des *Flexor primordialis communis* nicht gespalten.

Die gemeinsame Beugesehne teilt sich in 5 kräftige Sehnenbänder, die an den Basen der Endphalangen inserieren.

Von der Dorsalseite dieser Fingersehnen gehen elastische Bänder zu den distalen Enden aller Phalangen mit Ausnahme der Endphalangen. Bei *Ameiva* konnte ich nur für die vorletzten Phalangen

solche Bänder mit Sicherheit konstatieren. Da ich einige von den andern Bändern auch sah, glaube ich, daß sie hier für dieselben Phalangen wie bei den andern existieren; nur sind sie so schwach, daß sie meistens bei der Zergliederung zerreißen. Bei *Uromastix* existieren sie allerdings nur für die vorletzten Phalangen.

### Flexores breves superficiales.

(Fig. 4, 5.)

HOFFMANN's M. carpo-digitalis ventralis brevis + Mm. lumbricales.

In einer seiner Abhandlungen zieht McMURRICH einen Vergleich zwischen den palmaren Muskeln der Urodelen und Saurier. Soweit es mir möglich ist, werde ich angeben, welche von meinen Lagen dieser Muskulatur denen von McMURRICH entsprechen. Doch kann ich dies nicht immer mit bestimmter Sicherheit tun, weil unsere Vergleichen hier ziemlich verschieden ausgefallen sind. Besonders die Flexores breves superficiales der Saurier zeigen verwickelte Verhältnisse, und man muß, um diese überblicken zu können, nicht nur verschiedene Gattungen untersuchen, sondern auch von jeder untersuchten Species viele und gut konservierte Exemplare. Glücklicherweise stand mir ein ganz gutes Material zur Verfügung; besonders waren mir viele Exemplare von den meisten untersuchten Species zugänglich. Außer den in der Einleitung erwähnten habe ich für einzelne Muskelgruppen auch *Eumeces algeriensis*, *Mabuia multifasciata*, *Chalcides ocellatus*, *Zonosaurus madagascariensis* und *Gecko verticillatus* untersucht.

Wir finden hier die beiden Lagen der Chelonier, die ventrale und die dorsale, wieder. Doch hat sich hier immer die ventrale und oft auch die dorsale in 2 Lagen gesondert. Ich werde diese Lagen mit Ia und b bezw. IIa und b bezeichnen.

Die ventrale Lage hat sich bedeutend vergrößert und ist proximalwärts höher hinaufgestiegen. Der hauptsächlichste und oberflächliche Teil (Ia) dieser Lage entspringt nicht mehr von der Beugesehne. Daß diese Lage jedoch einmal in einer ähnlichen Weise wie bei den Chelonieren von dieser Sehne entsprang, zeigt das Verhalten der Lage Ib. Diese Lage entspringt nämlich von der Beugesehne, um sich später mit den Muskeln der oberflächlichsten Lage zu vereinigen. Wie die Lage Ia sich von der Beugesehne emanzipiert haben dürfte, wurde schon bei dem vorigen Muskel beschrieben.

Die Muskeln der Lage IIa entspringen von dem distalen Teil der Ventralseite der Beugesehne und gehen zu den Phalangen einiger Finger. Ich habe diese Lage nicht bei allen von mir untersuchten Formen gefunden. Die Lage IIb entspringt von der Dorsalseite der Beugesehne und zieht zu den ersten Phalangen einiger Finger. Daß diese beiden Lagen sich aus einer einfachen Lage herausdifferenziert haben, zeigen die Verhältnisse bei *Emys*, wo die tiefe Lage (Lumbricales) wie eine Kombination dieser beiden Lagen aussieht.

Ich gehe jetzt zu einer detaillierten Beschreibung der Flexores breves superficiales über.

Ia. Die oberflächlichste Lage liegt also ventral von der großen Beugesehne, d. i. deckt sie. Die Muskeln dieser Lage sind in ihren proximalen Teilen mehr oder weniger zusammenhängend und bilden einen Flexor brevis manus.

Bei *Varanus* entspringt diese Lage hauptsächlich von dem aus dem Flexor primordialis communis abgespalteten und mit dem Flexor carpi ulnaris verwachsenen Teil sowie etwas vom Accessorium; die 2 Muskeln der Lage, die zu dem Daumen ziehen, entspringen hauptsächlich von einem zwischen Accessorium und Radiale ausgespannten Sehnenband. Der radiale von diesen beiden Muskeln wird von einem kleinen Sehnenband an der radialen Seite des Carpus festgehalten. Diese unbedeutenden Verhältnisse sind von einer gewissen Wichtigkeit, weil wir durch sie sehen, wie diese Lage der Flexores breves superficiales, die zuerst nur von der ulnaren Seite der Hand entspringt, allmählich ihren Ursprung auf dem zwischen Accessorium und Radiale liegenden Sehnenband in einer Linie quer über den Carpus ausbreitet. Bei *Varanus* sehen wir schon die schwachen Anfänge dieses Prozesses. Der radiale der beiden Daumenmuskeln inseriert an der radialen Seite der 1. Phalanx des Daumens. Der andere Muskel des Daumens sowie die Muskeln dieser Lage für die Finger II, III und IV umgreifen die Fingersehnen des Flexor primordialis communis. Sie inserieren:

1. am Finger I an der Basis der Phalanx 1;
2. am Finger II an der Basis der Phalanx 2;
3. am Finger III an der Basis der Phalanx 3;
4. am Finger IV an der Basis der Phalanx 4.

Der Muskel für den Finger V inseriert nur an der radialen Seite der Basis der Phalanx des Fingers V.

Von der Dorsalseite der Endsehne des Muskels dieser Lage, der

zu dem Finger III geht, entspringt ein kleines Sehnenband, das sich an der Basis der Phalanx 2 dieses Fingers ansetzt. Von der Dorsalseite der Endsehne des Muskels, der zu dem Finger IV geht, entspringen 2 solche Bänder; das distale inseriert an der Basis der Phalanx 3, das proximale an der Basis der Phalanx 2 dieses Fingers. Wir werden weiter unten sehen, welche Bedeutung diese Sehnenbänder bei andern Sauriern gewonnen haben.

Bei *Ameiva* und *Teius* (Fig. 5) ist das Verhalten der oberflächlichsten Lage der Flexores breves superficiales etwas ursprünglicher als bei *Varanus*, indem sie nur von dem abgespalteten Teil des Flexor primordialis communis sowie vom Accessorium entspringt. Bei *Tupinambis* entspringt der Muskel für den Daumen auch etwas von dem zwischen Accessorium und Radiale ausgespannten Sehnenband. Sie umgreifen hier alle Sehnenbänder des Flexor primordialis communis.

Bei *Tupinambis* inserieren sie:

1. an dem Finger I an der Basis der Phalanx 1;
2. an dem Finger II an der Basis der Phalanx 2;
3. an dem Finger III an der Basis der Phalangen 2 und 3;
4. an dem Finger IV an der Basis der Phalangen 2, 3 und 4;
5. an dem Finger V an der Basis der Phalanx 1.

Der Muskel für den Finger III, der bei *Varanus* einfach war, hat sich hier in 2 Teile gespalten; der Muskel für den Finger IV hat sich in 3 Teile gespalten. Diese Teile haben sich wahrscheinlich in der Weise aus den einfachen Muskeln des *Varanus* entwickelt, daß die kleinen Sehnenbänder, die von der Dorsalseite der Endsehnen dieser Muskeln zu den Phalangen gingen, die Spaltung der Muskeln herbeigeführt haben und zu selbständigen Endsehnen geworden sind. Der Muskel für den Finger III, der nur ein solches Sehnenband besaß, hat sich also in 2 Teile gespalten, der Muskel für den Finger IV, der 2 solche Sehnenbänder besaß, in 3. Die Muskeln inserieren in derselben Weise wie die Endsehnen und Sehnenbänder bei *Varanus*.

Es scheint, als ob von der Dorsalseite dieser Endsehnen auch noch kleine sehr schwache Sehnenbänder zu den proximal von ihren Ansatzpunkten liegenden Phalangen mit Ausnahme der Grundphalangen gehen. Ich habe diese Bänder oft gesehen. Aber da sie äußerst schwach sind, habe ich sie nicht überall finden können.

Bei *Ameiva* und *Teius* inserieren diese Muskeln wie bei *Tupinambis*, nur daß für den Finger IV nur 2 Muskeln existieren, einer,

der an der Phalanx 4, und einer, der an den Phalangen 2 und 3 inseriert. Bei *Teius*, von dem ich leider nur 1 Exemplar zergliedert habe, waren an der rechten Hand 2 Muskeln für den Finger IV, die sich wie bei *Ameiva* verhielten; an der linken Hand war nur 1 Muskel, der sich an den Phalangen 2, 3 und 4 befestigte.

Bei den übrigen von mir untersuchten Formen entspringt die oberflächlichste Lage der Flexores breves superficiales vom Accessorium und dem zwischen Accessorium und Radiale ausgespannten Sehnenband. Bei *Uromastix* entspringen die Muskeln für die Finger II—V gemeinsam. Der Muskel für den ersten Finger besteht aus 2 Teilen, die bald verschmelzen; der eine entspringt vom Accessorium, der andere vom Sehnenband.

Bei *Lacerta*, *Zonurus*, *Zonosaurus* und *Mabuia* umgreifen sie alle Fingersehnen des Flexor primord. communis, bei *Uromastix* und *Iguana* die Sehnen für die Finger I—IV.

Bei *Uromastix* inserieren sie wie bei *Tupinambis*, nur daß für den Finger IV nur 2 Muskeln existieren, die an den Phalangen 3 und 4 inserieren und daß der Muskel für den Finger V an der Phalanx 2 inseriert.

Bei den übrigen Formen inserieren sie wie bei *Tupinambis*, nur daß der Muskel für den Finger V an den Phalangen 1 und 2 inseriert (bei *Iguana* nur an der Phalanx 2).

Ib. Diese Lage besteht im allgemeinen aus 3 Muskeln, von denen der radiale oft sehr klein ist. Sie entspringen von der Ventralseite der Sehne des Flexor primordialis communis sowie von der Kante dieser Sehne, wo sie sich zu den Fingersehnen teilt. Im allgemeinen entspringen die Muskeln radial von der Sehne des Fingers, zu dem sie gehen. Die Muskeln vereinigen sich je mit den Muskeln der oberflächlichsten Lage für die Finger II—IV. Bei *Varanus* und *Tupinambis* habe ich diese Muskeln nur für die Finger II und III gefunden, bei *Varanus* auch einen Muskel, der ganz wie diese Muskeln entspringt und an der Phalanx 2 des Fingers V inseriert. Bei *Teius* und *Ameiva* verhalten sich die beiden Muskeln für die Finger II und III wie gewöhnlich, aber der Muskel für den Finger IV kommt von der ulnaren (nicht von der radialen) Seite der Fingersehne. Bei *Iguana* und *Mabuia* konnte ich diese Muskeln nur für die Finger III und IV finden.

Die Lage IIa habe ich bei *Varanus*, *Iguana*, *Tupinambis*, *Ameiva* und *Teius* gefunden. Sie entspringen von der Dorsalseite der Sehne

des Flexor primordialis communis. Zuweilen schließt sie sich eng an die Lage IIb.

Bei *Varanus* besteht die Lage aus 3 Muskeln. Sie inserieren:

1. an der Radialseite der Phalangen des Fingers III;
2. an der Radialseite der Phalangen des Fingers IV;
3. an der Ulnarseite der Phalangen des Fingers IV.

Bei *Tupinambis* findet man nur einen Muskel dieser Lage, der an der Radialseite der Phalangen des Fingers IV inseriert und fast mehr als eine Fortsetzung des Muskels der folgenden Lage für diesen Finger erscheint.

Bei *Ameiva* haben wir 2 solche Muskeln. Sie inserieren:

1. an der Ulnarseite der Phalangen des Fingers III;
2. an der Radialseite der Phalangen des Fingers IV.

Bei *Teius* haben wir 3 solche Muskeln. Sie inserieren:

1. an der Ulnarseite der Phalangen des Fingers II;
2. an der Ulnarseite der Phalangen des Fingers III;
3. an der Radialseite der Phalangen des Fingers IV.

Bei *Iguana* finden wir 4 solche Muskeln. Sie inserieren:

1. an der Radialseite der Phalangen des Fingers II;
2. an der Radialseite der Phalangen des Fingers III;
3. an der Ulnarseite der Phalangen des Fingers IV;
4. an der Radialseite der Phalangen des Fingers IV.

Bei *Varanus* und *Tupinambis* scheint es, als ob der Muskel, der an der Radialseite des Fingers IV inseriert, den fehlenden Muskel der Lage Ib für diesen Finger vertrete. Der Muskel der oberflächlichsten Lage für den Finger IV der sonst mit einem Muskel der Lage Ib verschmelzt, hängt hier mittels einer kleinen Sehne mit dem Muskel aus der Lage IIa zusammen.

IIb. Diese Lage besteht aus 3 Muskeln, die von der Dorsal-  
seite der Sehne des Flexor primordialis communis entspringen. Sie inserieren an den Basen der ersten Phalangen der 3 mittlern Finger.

Bei *Varanus* liegt ein kleiner Muskel zwischen der Lage Ia der Flexores breves superficiales und der Sehne des Flexor primordialis communis. Er entspringt von einem in der Gegend des Carpus liegenden, die Sehne dieses Muskels umgebenden Sehnenband; er inseriert an der 1. und 2. Phalanx des Fingers V. Bei *Tupinambis*, *Ameiva* und *Teius* finden wir diesen Muskel wieder. Er entspringt

von dem zwischen Accessorium und Radiale ausgespannten Sehnenband, um an der Phalanx 1 des Fingers V zu inserieren. Bei *Tupinambis* umgreift er bei seiner Insertion die Sehne des Flexor primordialis communis für den Finger V.

Dieser Muskel hat sich wahrscheinlich aus den Flexores breves superficiales herausdifferenziert, vermutlich aus der oberflächlichsten Lage. Bei den andern Formen habe ich diesen Muskel nicht gefunden.

Von McMURRICH'S Lagen scheint mir sein „Flexor brevis superficialis stratum superficiale“ meiner Lage Ia zu entsprechen. Sein „Flexor brevis superficialis stratum profundum“ entspricht wohl meiner Lage IIa. Seine „Flexor brevis medii stratum superficiale“ entsprechen wahrscheinlich meiner Lage IIb + dem Contrahens digitorum. Daß McMURRICH hier den Contrahens mit einer Lage der Flexores breves superficiales vereinigt, werde ich bei der Beschreibung der Contrahentes zeigen.

McMURRICH ist auch der Ansicht, daß die Beugesehne des Flexor primordialis communis der Saurier nicht der ganzen Sehne desselben Muskels bei den Urodelen entspreche, sondern nur deren dorsaler Hälfte. Er scheint mir zu glauben, daß bei den Sauriern ein Teil der Flexores breves superficiales darum ventral von der Beugesehne liege, weil ein oberflächlicher Teil dieser Sehne hier verschwunden wäre und so gewissermaßen die Flexores breves superficiales enthüllt hätten. Ich kann dieser Auffassung nicht beistimmen. Sahen wir doch schon bei den Cheloniern, wie eine Lage der Flexores breves superficiales angefangen hatte, auf die ventrale Seite der Beugesehne überzutreten. Das Verhalten bei den Sauriern bezeichnet nur einen weitem Schritt dieses Prozesses. Er ist ja auch ganz natürlich, daß diese Muskeln, wenn die Finger an Bedeutung gewinnen, sich vergrößern und größeren Platz für ihren Ursprung brauchen.

Meine Lagen IIa und b entsprechen zusammen wahrscheinlich den Lumbricales der übrigen Gruppen, mit Ausnahme der Urodelen, wo keine selbständigen Lumbricales herausdifferenziert sind.

### Flexor accessorius communis.

Entspricht den beiden von der Ulna und von den Carpusknochen entspringenden Köpfen von HOFFMANN's M. humero-ulno-digitalis ventralis.

Dieser Muskel ist hier groß und kräftig. Er besteht aus 3 Teilen:

a) der weitaus größte Teil entspringt vom größten Teil der Ulna;

b) dünner Teil, der von der Mitte der Ulna entspringt;

c) schwacher Teil, der von Ulnare und Carpale V entspringt.

Die Teile a und b vereinigen sich mit den Teilen  $\alpha$  und  $\beta$  des Flexor primordialis communis zur gemeinsamen, großen Beugesehne der Hand. Der Teil c inseriert in der Längsrichtung an der Dorsal-seite dieser Sehne.

Ob die beiden Teile a und b einem oder beiden Flexores accessorii lateralis et medialis der Urodelen homolog sind, ist nicht sicher. Das letztere scheint mir jedoch das Wahrscheinlichste. Ursprung und Lage der beiden Muskeln nebeneinander sowie das Verhalten der Nerven (siehe bei „Innervation“) machen es mir wahrscheinlich, daß wir hier die beiden Flexores accessorii wiederfinden. In dem Fall wäre es natürlich anzunehmen, daß die mit der Zweiteilung dieses Muskels korrespondierende Spaltung des Teils B des Flexor primordialis communis durch den Zug der beiden Flexores accessorii hervorgerufen ist. Doch muß man in diesem Fall skeptisch sein, weil es möglich wäre, daß der Flexor accessorius wie bei den Cheloniern zuerst einheitlich war und dann durch die Teilung des Flexor primordialis gespalten worden ist. Was uns die Frage besonders dunkel macht, ist, daß bei *Tupinambis*, wo der Flexor accessorius einheitlich ist, sich der Teil B des Flexor primordialis in 3 Teile gespalten hat. Dies deutet darauf hin, daß es auch eine andere Ursache geben kann als den Zug der Flexores accessorii, die zur Teilung des Teils B des Flexor primordialis führt.

Der Auffassung von McMURRICH, der den Teil c für den Pronator profundus der Urodelen homolog hält, kann ich nicht beistimmen (siehe bei Pronator profundus).

### Crocodilia.

Ich habe ein gutes Exemplar von *Crocodylus americanus* zergliedert sowie einen *Caiman sclerops* und ein paar kleinere Exemplare von *Alligator mississippiensis*. Da sie nicht große Ungleichheit zeigen

und die Exemplare von *Alligator miss.* zu klein waren, um vollständig ins klare über die kleinern Muskeln zu kommen, werde ich hier nur den *Crocodilus americanus* beschreiben.

### Flexor primordialis communis.

(Fig. 7.)

Der lange Kopf von HOFFMANN's M. humero-ulno-phalangei.

Der Hauptteil dieses Muskels ist hier relativ noch schwächer als bei den Sauriern und tritt als ein ziemlich unbedeutender Teil in die von dem Flexor accessorius gebildete große Handsehne ein.

Er entspringt als ein schmaler Muskel vom Epicondylus medialis humeri, um in der Gegend des Carpus in die Handsehne einzutreten. Er ist anfangs mit dem Flexor antibrachii radialis verwachsen.

Den Teil A der Saurier finden wir auch hier wieder, wo er auch mit dem Flexor carpi ulnaris verwachsen ist. Ein Teil des Muskels geht jedoch in eine dünne und breite Sehne aus, die mit den Flexores breves superficiales zusammenhängt und teilweise am radialen, distalen Carpalstücke (wovon der Hauptteil der Fl. brev. sup. entspringt) inseriert. Also hat bei den Vorfahren der Crocodilier derselbe Prozeß stattgefunden wie bei den Sauriern.

Dieses Verhalten ist bei *Crocodilus* deutlicher als bei den andern.

### Flexores breves superficiales.

(Fig. 7.)

HOFFMANN's Mm. carpo-phalangei (Flexor digitorum communis brevis) + M. carpo-phalangeus primus digiti V + Mm. lumbricales.

Diese Muskeln befinden sich hier ungefähr in demselben Stadium der Entwicklung wie bei den meisten Sauriern. Sie entspringen vom Carpus, aber behalten noch eine Verbindung mit dem aus dem Flexor primordialis communis abgespaltenen und mit dem Flexor carpi ulnaris verschmolzenen Teil A. Wir müssen hier natürlich dieselbe Entwicklung voraussetzen wie bei den Sauriern.

Die Lage Ia der Saurier besteht hier aus 7 Muskeln.

1. Entspringt vom distalsten Ende des Radius und vom Radiale; inseriert an der Basis des Metacarpale I.

Die Muskeln 2—6 entspringen vom radialen, distalen Carpalstück.

2. Inseriert an der Radialseite der 1. Phalanx des Fingers I.

3. Umgreift die Beugesehne für den Finger II und inseriert an den Basen der Phalangen 1 und 2 desselben Fingers.

4. Umgreift die Beugesehne für den Finger III und inseriert an den Basen der Phalangen 1, 2 und 3 desselben Fingers.

5. Die Beugesehne des Fingers IV ist hier verschwunden, so daß hier dieser Muskel ihre Funktion übernommen hat. Er inseriert an allen Phalangen des Fingers IV.

6. Dieser Muskel verschmilzt mit einem Teile des nächsten Muskels; sie inserieren mittels gemeinsamer Sehne an der Radialseite der Phalangen des Fingers V.

7. Dieser Muskel, der aus 2 Teilen besteht, entspringt vom Radiale; der eine Teil verschmilzt mit dem vorigen Muskel. Der andere inseriert, da die Beugesehne des Fingers V auch vermißt wird, an den Phalangen des Fingers V.

Wir sehen also, daß die Muskeln dieser Lage, die zu den 3 radialen Fingern gehen, sich im ganzen wie dieselben Muskeln der Saurier verhalten. Für die Finger IV und V, die hier anfangen rudimentär zu werden, verhalten sich diese Muskeln natürlich etwas anders, da sie hier die verschwundenen Beugesehnen dieser Finger ersetzen müssen.

Die Lage II b der Saurier besteht hier aus 3 Muskeln, die von der Dorsalseite der Handsehne entspringen, um an den Basen der 1. Phalangen der Finger II—IV zu inserieren.

Die Lagen I b und II a der Saurier findet man bei den Crocodiliern nicht wieder.

#### Flexor accessorius.

(Fig. 7.)

Der tiefe Kopf von HOFFMANN's Mm. humero-ulno-phalangei.

Kräftiger Muskel, der vom größern, distalen Teil der Ulna (er liegt ulnar von dem Pronator profundus), vom Ulnare, Radiale und Accessorium entspringt. In schräger Richtung ziehend, geht er am Carpus in die breite Handsehne über, die den schwachen Flexor primordialis communis aufnimmt. Die Sehne teilt sich bei *Crocodylus* und *Alligator* in 3 Sehnenbänder, die an den Endphalangen der 3 radialen Finger inserieren. Von diesen Sehnenbändern gehen Bindegewebsstränge zu den Dorsalenden der Phalangen dieser Finger mit Ausnahme der Endphalangen.

Bei *Caiman* geht auch ein schwaches Sehnenband zu der Endphalanx des Fingers IV.

Also ist die bei den Sauriern begonnene Entwicklung, wo der

Flexor accessorius größer wurde und der Flexor primordialis communis sich verminderte, hier weiter gegangen.

Ob der Flexor accessorius einem oder beiden der Flexores accessorii der Urodelen entspricht, läßt sich hier wie bei den Cheloniern nicht sagen. Der bei den Urodelen zwischen den Flexores accessorii liegende lange Muskel (Caput longum musculorum contractantium) ist auch hier verschwunden.

### Säugetiere.

Flexor primordialis communis.

Flexores breves superficiales.

Flexores accessorii medialis und lateralis.

Es scheint mir das Richtigste zu sein, die Muskeln der Säugetiere mit denen der Urodelen zu vergleichen. Bei den übrigen Tetrapoden ist die Muskulatur, besonders was die langen Flexoren betrifft, zu spezialisiert, um gute Ausgangspunkte für einen Vergleich mit den Säugetieren zu geben. Daher scheint es mir nicht richtig, wenn McMURRICH (1903a, p. 192) EISLER tadelt, weil dieser (1895a und b) die Muskulatur der Säugetiere mit denen der Urodelen vergleicht.

Bevor man einen solchen Vergleich macht, muß man aber konstatieren, wo man unter den Säugetieren das primitivste Verhalten dieser Muskelgruppe findet. Wir werden dann sehen, daß man bei den Monotremen Verhältnisse trifft, die prinzipiell fast gar nicht von den Verhältnissen der Urodelen abweichen. Wir sehen hier eine einzige, gemeinsame Beugemasse, die in eine kräftige Handsehne ausläuft, die mittels breiten Sehnen an den Endphalangen inseriert. Bei *Ornithorhynchus* besteht diese Masse aus 4 Teilen. a der oberflächlichste Teil ist der kräftigste; er entspringt vom Condylus medialis humeri und nimmt den hauptsächlichsten Anteil an der Bildung der Handsehne. Er ist deutlich dem Flexor primordialis communis der Urodelen homolog. b und c 2 andere, weniger kräftige Teile entspringen nebeneinander von dem größeren, proximalen Teil der Ulna (der Ursprung des ulnaren dieser Muskeln reicht bis zum Olecranon). Diese Muskeln vereinigen sich in der Mitte des Arms mit dem Teil a. Diese beiden von der Ulna kommenden Teile zeigen durch Ursprung, Lage und Insertion unzweideutig, daß sie den Flexores accessorii der Urodelen homolog sind, nur sind sie hier kräftiger geworden und an der Ulna proximalwärts gewandert. Die

beiden Teile b und c werden auseinandergehalten von einem schmalen Muskel (der Teil d), der vom Epicondylus medialis unter dem Teil a entspringt; er zieht unter dem Teil a und zwischen den Teilen b und c und läuft in eine schmale Sehne aus, die von der Dorsalseite in die große Handsehne eintritt. Die Lage und Richtung dieses Muskels macht die Annahme möglich, daß er dem Caput longum musculorum contrahentium der Amphibien (siehe weiter unten) entspräche. In dem Fall würde er seinen Ausgangspunkt von dem proximalen Teil der Ulna zu dem Epicondylus medialis verlegt haben. Er würde auch den Zusammenhang mit den Contrahentes digitorum verloren haben; dies ist sehr wahrscheinlich, da dieser Muskel schon in der Gruppe der Anuren seinen Zusammenhang mit den Contrahentes verliert (bei den Reptilien ist er verschwunden). Er würde sich auch mit der großen Beugesehne verbunden haben, was ja nicht so unwahrscheinlich wäre, da er zwischen den 3 Teilen, die diese Beugesehne bilden, eingeklemmt liegt. Dieser Teil entspricht dem Centralis von WINDLE (1890). EISLER hat schon diese Annahme ausgesprochen (1893—95, p. 158). Die Teile b und c entsprechen WINDLE'S Radialis und Ulnaris; der radiale von diesen beiden Teilen entspringt nämlich bei den höhern Säugetieren vom Radius. Der Teil a entspricht WINDLE'S Condyloradialis und Condyloulnaris zusammen.

Der Teil a zeigt bei *Ornithorhynchus* eine Tendenz zur Zweiteilung, indem eine Fortsetzung der großen Handsehne durch die Mitte des Muskelbauchs zieht.

Bei *Echidna* verhalten sich die Teile des gemeinsamen Beugers hauptsächlich in derselben Weise wie bei *Ornithorhynchus*, nur sind die beiden von der Ulna kommenden Teile (Flexores accessorii) fast zu einem einzigen Teil verschmolzen.

Bei den höher stehenden Säugetieren finden wir im allgemeinen diese 4 Teile als Köpfe des Flexor profundus wieder (nur besteht der Teil a aus 2 Köpfen). Doch entsprechen die oberflächlichen Teile des Flexor profundus [WINDLE'S (1890) Condyloulnaris, Condyloradialis] nur dem untern Teil des großen Teils a der Monotremen. Aus diesem Teil haben sich nämlich der Palmaris longus sowie der Flexor digitorum sublimis abgespalten.

Bei den Säugetieren haben sich wie bei den Reptilien die Flexores breves superficiales in 2 Lagen gespalten. Die oberflächliche Lage ist bei *Ornithorhynchus* wie bei den Reptilien proximalwärts gewandert. Sie besteht hier aus 4 kleinen Muskeln, die von

der Palmarfläche der großen Handsehne entspringen und als Flexores perforati zu den Fingern I—IV gehen. Die Entwicklung ist also hier zu einem gewissen Punkte in derselben Richtung wie bei den Reptilien gegangen.

Bei *Echidna* müssen wir annehmen, daß diese Lage rudimentär geworden ist. Wir finden nämlich hier 2 Reste dieser Lage. Ein kleiner schmaler Muskel, der von derselben Stelle der Handsehne entspringt, wo bei *Ornithorhynchus* die erwähnte Muskellage entspringt (Fig. 8). Er inseriert an dem Retinaculum für die Sehne des Fingers III. Die einzige Stelle, wo ich eine Erwähnung dieses Muskels gefunden habe, ist in der Arbeit von FEWKES (1877). Dieser schreibt: „Situating superficially to the great tendon of the Flexor communis digitorum, there is a small bundle of muscular fibres, not mentioned by MIVART, which I am inclined to look upon as an anomaly. It arises from the surface of the common tendon, a short distance before its division, and passes downward between the tendons of the index and middle digits where its insertion is lost in connective tissue and could not be made out by me.“ In fig. 3, tab. 2 der Arbeit von FEWKES finden wir eine Abbildung dieses Muskels. Da ich diesen Muskel an beiden Händen des von mir zergliederten Exemplars von *Echidna* gefunden habe, kann er doch wohl keine Anomalie sein. In meiner Fig. 8 habe ich diesen Muskel an der linken Hand meines Exemplars, wo er besonders wohl entwickelt war, abgebildet.

Ein anderer, kräftigerer Rest dieser Lage bei *Echidna* ist ein Muskel, der von der radialen Kante der Handsehne, wo sie sich in die Fingersehnen teilt, entspringt; er inseriert an der 1. Phalanx des Daumens (Fig. 8).

Diese beiden Muskeln scheinen mir deutlich zu bezeugen, daß eine Lage von Flexores breves superficiales, die von der Handsehne entsprangen, bei den Vorfahren von *Echidna* existierte. Daß diese Lage rudimentär geworden ist, scheint ganz natürlich, da die Finger von *Echidna* zu groß und plump sind, um von kleinen Finger Muskeln Nutzen ziehen zu können; die tiefern Beugemuskeln der Hand sind ebenfalls teilweise rudimentär geworden, wie wir weiter unten sehen werden. Übrigens sind auch bei *Ornithorhynchus* die tiefern Muskeln der Hand etwas rudimentär.

Wir müssen jetzt annehmen, daß die Bildung des Flexor digitorum sublimis von dieser Muskellage ausgegangen sei. Daß der eigentliche Muskelbauch dieses Muskels seinen ersten Anfang aus

dem Teil a des gemeinsamen Beugers der Monotremen genommen hat, ist vollständig klar. Bei einigen der von mir zergliederten Beuteltiere, wie *Macropus*<sup>1)</sup>, *Aepyprymnus*, *Trichosurus* und *Phascolarctus* ist diese Entwicklung nur sehr wenig fortgeschritten; hier ist der Flexor sublimis ein kurzer, unbedeutender Muskel, der von dem distalen Teil des Muskelbauchs des gemeinsamen Flexors entspringt und in einer Rinne dieses Muskels eingeschlossen liegt. Bei *Thylacinus*, *Phascologale* und *Perameles* sollen nach LECHE (in: BRONN) nur die Sehnen des Flexor sublimis ausgebildet sein; der fleischige Teil hat noch nicht angefangen, sich vom gemeinsamen Flexor zu emanzipieren. Bei *Didelphys* und *Procavia* entspringt er auch vom distalen Teil des Flexor profundus. Bei den Raubtieren verhält er sich im allgemeinen in derselben Weise, indem er schwach ist und vom distalen Teil des Flexor profundus entspringt.

Daß der Flexor sublimis wirklich in dieser Weise entstanden ist, sieht man bei einigen Säugetieren, wo einige der Flexores breves superficiales erhalten sind und einen Flexor brevis manus bilden, der im Zusammenhang mit dem Flexor sublimis steht. Den vollständigsten Flexor brevis manus finden wir bei *Procavia*, wo er von einer in der Palmarfascie eingeschlossenen fibrös-knorpeligen Scheibe entspringt sowie etwas (ein Teil des Bauchs für den Finger IV) vom Multangulum majus. Er hat hier 4 Bäuche. Der 1. ist schwach und geht zu dem Daumenrudimente.<sup>2)</sup> 2 andere Bäuche gehen zu den Fingern II und IV, um mit den Sehnen des Flexor digitorum sublimis für diese Finger vereinigt als Flexores perforati an diesen Fingern zu inserieren. Der Bauch für den Finger V geht als Flexor perforatus zu diesem Finger.

Aus diesem Zusammenhang zwischen den Sehnen des Flexor brevis manus und Flexor digitorum sublimis ersieht man den gemeinsamen Ursprung dieser beiden Muskeln. Bei *Centetes* sieht man auch den Zusammenhang dieser Muskeln mit den oberflächlichen Muskeln des Daumens und Kleinfingers. Hier besteht der eigentliche Flexor brevis manus aus 3 Bäuchen; die 2 ulnaren entspringen vom radialen Randstrahl, der radiale vom radialen Randstrahl und von der Radialseite des Carpus. Der radiale geht zu der 1. Phalanx

1) Es ist nicht richtig, wenn MERKEL (1828) angibt, daß *Macropus* nur einen Flexor digitorum haben sollte. PARSONS (1896) hat das richtige Verhalten bei *Petrogale xanthopus* beschrieben.

2) Diesen Bauch fand ich nur bei NAUMAN (1848) erwähnt.

des Daumens, der mittlere verschmilzt mit der Flexor sublimis-Sehne für den Finger IV und der ulnare, der hier seinen Charakter als Flexor perforatus aufgegeben hat, inseriert an der Scheide der Flexor profundus-Sehne für den Finger V. Über, d. i. ventral von diesem Flexor brevis manus, liegen 2 Muskeln, die von der Palmaris-sehne entspringen; der eine verschmilzt mit dem Flexor brevis-Bauch für den Daumen, der andere mit dem Bauch für den Finger V.

Bei den Carnivoren kommt der Flexor brevis manus vielfach vor (WINDLE & PARSONS, 1897). Bei den Viverriden ist er allgemein (CARLSSON, 1902). Bei *Herpestes* entspringt er von der Radialseite des Carpus; er besteht aus 2 Bänchen, von denen der eine sich mit der Flexor sublimis-Sehne für den Finger IV vereinigt und der andere an der Scheide für die Flexor profundus-Sehne des Fingers V inseriert. Mit dem Flexor brevis manus entspringt ein Muskel, der an der Grundphalanx des Daumens inseriert. Der Muskel, der von MIVART (1881) als „ulnar part of the flexor sublimis“ bei der Katze beschrieben wird, ist nichts anderes als ein Flexor brevis manus, dessen Ursprung an der Palmarissehne proximalwärts gewandert ist. (Der erste Ursprung der Flexores breves superficiales, aus denen der Flexor brevis manus stammt, war ja die Sehne des gemeinsamen Beugers, und wir müssen annehmen, daß der Palmaris ein Teil dieses Muskels ist; übrigens steht der Flexor brevis manus oft in Verbindung mit der Palmarfascie oder Palmarissehne). Bei *Felis lynx* verhielt er sich in einer Weise ähnlich der des Flexor brevis manus; er teilte sich in 2 Bänche, von denen der eine sich mit der Sehne des wirklichen Flexor sublimis für den Finger IV vereinigte und der andere als Flexor perforatus zum Finger V ging. Diesen Flexor brevis manus finden wir auch bei *Felis leo* und *Felis tigris* sowie bei *Felis domestica*<sup>1)</sup> wieder (eigene Zergliederung).

Eine Erinnerung an den Flexor brevis manus ist es, wenn ein Muskel für den Finger V, der von der Palmarissehne, Palmarisfascie oder radialem Randstrahl entspringt, als Flexor perforatus inseriert; einen solchen Muskel finden wir bei *Didelphys*<sup>2)</sup> und *Lepus* und nach PARSONS (1894, 1896) bei mehreren andern Nagern; dieser Verfasser nennt ihn Flexor brevis manus. Bei *Didelphys* bezeugt er seinen Zusammenhang mit der tiefern Muskulatur dadurch, daß

1) Schon STRAUSS-DURCKHEIM (1846) hat bei der Katze das richtige Verhalten beschrieben.

2) Dies hat schon MCMURRICH (1903b) nachgewiesen.

er eine von der Sehne des Flexor profundus und etwas von der Sehne des Flexor sublimis für den Finger IV kommende Verstärkung aufnimmt. Dem Flexor brevis manus ähnliche Bildungen, die aber von der Palmarfascie oder Palmarissehne (und oft vom radialen Randstrahl) entspringen und nur zu dem Daumen und Finger V gehen, findet man oft; sie werden immer unter den kurzen oberflächlichen Fingermuskeln beschrieben. Man findet also oft gute Zwischenstadien zwischen einem vollständigern Flexor brevis manus und dem gewöhnlichen Verhalten dieser Muskeln, so bei *Erinaceus*, wo 2 Muskeln von der Palmarissehne entspringen, um sich mit den Sehnenscheiden des Flexor profundus für die Finger I und V zu vereinigen. Bei *Hystrix* entspringt neben dem von PARSONS Flexor brevis manus genannten Muskel vom radialen Randstrahl eine kräftige Muskelmasse, die zu dem Daumen geht. Ähnliche Verhältnisse scheinen auch bei mehreren andern Nagern vorzukommen (PARSONS, 1894, 1896).

Der oben beschriebene Flexor brevis manus zeigt deutlich durch seine Ähnlichkeit mit den Flexores breves superficiales des *Ornithorhynchus*, daß er aus Muskeln besteht, die aus dieser Lage stammen. Im allgemeinen ist diese Lage doch viel mehr reduziert und enthält nur Muskeln für den Daumen und den Finger V. Es sind die Muskeln, die in der menschlichen Anatomie unter den Namen: Palmaris brevis, Abductor pollicis, Flexor brevis pollicis [nach der Definition GEGENBAUR'S (1895)], Opponens pollicis, Flexor brevis digiti V, Opponens dig. V beschrieben werden. Durch ihre Lage im Verhältnis zu den langen Beugern zeigen diese Muskeln, daß sie von den Flexores breves superficiales abstammen. Übrigens gibt es vielfache Übergänge zwischen einem Flexor brevis manus und dem Verhalten dieser Muskeln z. B. bei dem Menschen.

Wir müssen also annehmen, daß sich bei den Vorfahren der höhern Säugetiere ein ähnlicher Vorgang wie bei den Reptilien abgespielt hat, nämlich daß sich diese Muskeln von der Sehne des gemeinsamen Beugers emanzipiert haben — wahrscheinlich in Zusammenhang mit der Abspaltung des Flexor sublimis und des Palmaris longus (ganz wie sie sich bei den Reptilien im Zusammenhang mit der Abspaltung eines Teils des ursprünglich gemeinsamen Beugers) und ihre Ursprungspunkte auf die Palmarfascie, die Palmarissehne, das Ligamentum carpi volare, den Carpus (und zuweilen den radialen Randknochen) verlegt haben. Die oben beschriebenen Verhältnisse haben uns ja Zwischenstadien dieses Prozesses vorgeführt. Es ist

mir eine Freude, in der Auffassung des Ursprungs der oberflächlichen Fingermuskeln mit McMURRICH (1903b) übereinstimmen zu können.

Es scheint mir nicht möglich zu sein, ein bestimmtes Schema für die Muskeln dieser Lage zu geben. Es scheint mir auch verfehlt, sie mit den Namen der menschlichen Anatomie zu belegen. Bei den verschiedenen Säugetieren haben sich diese Muskelmassen in sehr verschiedener Weise entwickelt und zergliedert (die Teilung ist vielfach durch die verschiedenen Ursprungsstellen beeinflusst). Wenn man sie da mit den bekannten Namen bezeichnet, werden gar zu leicht Mißverständnisse hervorgerufen. Nach meiner Auffassung würde es das Beste sein, für jede der beiden Muskelmassen einen Namen zu erfinden, ohne dadurch etwas anderes sagen zu wollen, als daß sie bei den verschiedenen Säugetieren im ganzen homolog sind. Um einen Überblick über das detaillierte Verhalten dieser Muskeln bei den Säugetieren zu geben, würde man ein sehr vollständiges Material brauchen; ich stehe deshalb davon ab, hier detaillierte Beschreibungen zu geben.

Wie bei den Reptilien hat sich hier die tiefste Lage der Flexores breves superficiales zu Lumbricales entwickelt. Bei *Didelphys* entspringen neben den Lumbricales Muskeln, die zu den Sehnen des Flexor digitorum sublimis gehen. (Die oben erwähnte Verstärkung des kurzen Flexor perforatus für den Finger V gehört wohl dieser Lage, da er neben dem Lumbricalis für den Finger V entspringt.) Dieses Verhalten scheint mir die Auffassung zu bestätigen, wonach ich die distalen Teile des Flexor digitorum sublimis als aus den Flexores breves superficiales entstanden ansehe.

Von dem Palmaris longus muß man natürlich auch annehmen, daß er sich aus dem ursprünglichen gemeinsamen Muskel entwickelt habe; steht er doch vielfach noch in Verbindung mit den aus diesem Muskel entstandenen Muskeln. Wie erwähnt, stand wohl seine Abspaltung im Zusammenhang mit Veränderungen der Lage der Flexores breves superficiales. Auf die Frage nach der Herkunft des Palmaris longus internus, ob er aus dem großen Beuger oder, wie WINDLE u. PARSONS (1897) meinen, aus dem Flexor carpi ulnaris stammt, will ich hier nicht eingehen.

## Flexor antebrachii et carpi radialis.

## Urodela.

## Flexor antebrachii et carpi radialis.

(Fig. 2.)

HOFFMANN's Humero-radialis volaris.

HUMPHRY's Radial sector of superficial stratum representing the Pronator teres and the Flexor carpi radialis.

PERRIN's Abaisseur radio-carpien interne.

EISLER's Flexor antebrachii et carpi radialis.

OSAWA's Flexor carpi radialis.

Dieser Muskel gehört zu derselben Lage wie der Flexor primordialis communis und entspringt neben ihm vom Epicondylus medialis humeri. Inseriert an etwas mehr als der distalen Hälfte des Radius und am Radiale. Bei *Salamandra* ist dieser Muskel relativ schwach.

## Anura.

## Flexor carpi radialis.

HOFFMANN's Humero centrale + Humero-radiale et centrale.

GAUPP's Flexor carpi ulnaris + Flexor carpi radialis.

Der Flexor antebrachii et carpi radialis der Urodelen hat sich hier in 5 Muskeln geteilt, von denen 3 als Teile eines Flexor carpi radialis gerechnet werden können.

a entspringt vom Epicondylus medialis humeri neben dem Teil a des Flexor antebrachii radialis und ulnar von ihm.

b entspringt als ein schmaler Muskel vom distalen Ende des Humerus radial von dem Ursprung des Teils a des Flexor carpi radialis und nicht weit davon.

Die Teile a und b verschmelzen und inserieren am Carpus.

c entspringt als ein breiter Muskel (beim Männchen viel größer als beim Weibchen) von dem untern Teil des Humerus. Verschmilzt mit dem Teil a sowie dem Teil b. Der Ursprung des Teils a wird von dem Ursprung des Teils c bedeckt.

Bei *Discoglossus* habe ich nur die Teile a und c gefunden.

## Flexor antebrachii radialis.

HOFFMANN's Humero-antibrachium medialis.

GAUPP's Flexor antibrachii medialis.

Wie erwähnt, besteht dieser Muskel aus 2 Teilen.

a entspringt vom Epicondylus medialis zwischen dem Teil a des Flexor carpi radialis an der einen und den Teilen b und c desselben Muskels an der andern Seite. Er inseriert am größten Teil des Vorderarms.

b relativ schwacher Muskel, der breit vom Humerus, ganz proximal vom Epicondylus, entspringt. Er inseriert an einer kleinen Strecke des Vorderarms ungefähr, wo die Insertion des Teils a anfängt.

### Chelonia.

#### Flexor carpi radialis.

(Fig. 3.)

HOFFMANN'S M. humero-carpali radialis.

Entspringt vom distalen Ende des Humerus. Inseriert bei *Emys* am radialen Sesamknochen, Carpale I und Metacarpale I, bei *Sternotherus* am radialen Sesamknochen und Metacarpale I.

Einen Flexor antebrachii radialis habe ich hier nicht gefunden. Den Muskel, der im allgemeinen Pronator teres (HOFFMANN'S M. humero-radialis volaris) genannt wird, halte ich für einen Teil des Pronator profundus (siehe bei diesem Muskel).

### Sauria.

#### Flexor carpi radialis.

(Fig. 4, 5.)

HOFFMANN'S M. humero-radialis carpalis.

Entspringt vom Epicondylus medialis humeri. Inseriert am Radiale, Metacarpale I und an der ersten Phalanx des Fingers I, bei *Varanus* nur am Radiale.

Dieser Muskel ist bei *Lacerta* und *Zonorus* im proximalen Teil des Unterarmes ausgebreitet, deckt den Hauptteil des Flexor primordialis communis und vereinigt sich über ihn mit dem aus ihm abgspalteten und mit dem Flexor carpi ulnaris verschmolzenen, am Accessorium inserierenden Teil A.

## Flexor antebrachii radialis.

(Fig. 6, 10.)

HOFFMANN's M. epitrochleo-radialis s. Pronator teres.

Entspringt vom Epicondylus medialis humeri. Insetiert am ganzen Radius (*Lacerta*, *Ameiva*, *Teius*, *Uromastix*) oder an den distalen  $\frac{2}{3}$  dieses Knochens. Bei *Varanus*, *Tupinambis* und *Zonorus* läßt er sich von dem vorigen Muskel nicht scheiden. Er ist bei *Zonorus* und *Iguana* etwas mit dem einen Teile des Extensor antebrachii radialis verwachsen.

McMURRICH (1903a. p. 186) läßt den Flexor antebrachii radialis (Pronator teres) dem radialen Teile des Flexor primordialis communis (Palmaris superficialis) der Urodelen homolog sein; er stützt diese Auffassung auf Verhältnisse der Innervation. Da ich bei meinen Zergliederungen nicht dieselben Innervationsverhältnisse gefunden habe, kann ich ihm in seiner Auffassung nicht beistimmen, sondern halte den Flexor antebrachii radialis der Saurier für dem Teile des Flexor antebrachii et carpi radialis der Urodelen homolog, der am Radius insetiert.

## Crocodilia.

## Flexor antebrachii radialis.

(Fig. 7.)

HOFFMANN's M. humero-radialis internus s. Radialis internus.

Kräftiger Muskel, der vom Epicondylus medialis entspringt, um am ganzen Radius zu insetieren. Er ist mit dem Extensor antebrachii radialis verwachsen.

Einen Flexor carpi radialis (HOFFMANN's M. humero-radialis medialis) habe ich nicht gefunden.

## Säugetiere.

## Flexor carpi radialis.

Dieser Muskel der Säugetiere ist deutlich dem Flexor carpi radialis der tiefer stehenden Tiere homolog.

## Flexor antebrachii radialis.

Der Pronator teres der Säugetiere entspricht deutlich dem Flexor antebrachii radialis der tiefer stehenden Tiere. Er ist bei den Säugetieren schwächer. Doch nehmen in dieser Beziehung die Monotremen eine vermittelnde Stellung ein, indem hier der Pronator teres kräftiger ist.

## Flexor antebrachii et carpi ulnaris.

## Urodela.

## Flexor carpi ulnaris.

(Fig. 2.)

HOFFMANN's Humero-metacarpus V volaris.

Mit dem folgenden Muskel zusammen HUMPHRY's Flexor carpi ulnaris.

PERRIN's Abaisseur carpien externe.

EISLER's Ulnaris internus.

Mit dem folgenden Muskel zusammen OSAWA's Flexor carpi ulnaris.

Dieser Muskel gehört zu derselben Lage wie der Flexor primordialis communis und entspringt neben ihm vom Epicondylus medialis humeri. Inseriert am Ulnare (Ulnare-Intermedium).

## Flexor antebrachii ulnaris.

HOFFMANN's Humero-ulnaris volaris.

Mit dem vorigen Muskel zusammen HUMPHRY's Flexor carpi ulnaris.

PERRIN's Abaisseur du cubitus.

EISLER's Flexor antebrachii ulnaris.

Mit dem vorigen Muskel zusammen OSAWA's Flexor carpi ulnaris.

Dieser Muskel wird von dem vorigen bedeckt. Er entspringt vom Epicondylus medialis humeri und inseriert an der Mitte der Ulna. Bei *Triton* ist er besonders kräftig. Bei *Siredon* und *Amblystoma*, wo der Flexor carpi ulnaris besonders kräftig entwickelt ist, wird ein Flexor antebrachii ulnaris vermißt.

**Anura.****Flexor antebrachii ulnaris.**

HOFFMANN's Humero-antibrachium-medialis.

GAUPP's Epitrochleo-cubitalis.

Entspringt vom Epicondylus medialis, um am ganzen Vorderarm zu inserieren. Er ist in seiner ganzen Länge mit dem Extensor antebrachii ulnaris verwachsen. Ein Flexor carpi ulnaris wird hier vermißt.

**Chelonia.****Flexor carpi ulnaris.**

(Fig. 3, 9.)

Mit dem folgenden Muskel zusammen HOFFMANN's M. humero-carpali-  
ulnaris.

Entspringt vom Epicondylus medialis zusammen mit dem Flexor primordialis communis. Inseriert an Accessorium und Metacarpale V.

Dieser Muskel sowie der folgende ist bei *Emys* bedeutend kräftiger als bei *Sternothaerus*.

**Flexor antebrachii ulnaris.**

Mit dem vorigen Muskel zusammen HOFFMANN's M. humero-carpali-  
ulnaris.

Entspringt vom Epicondylus medialis. Inseriert an der ganzen Ulna (*Emys*) oder an einem Teile dieses Knochens (*Sternothaerus*).

**Sauria.****Flexor carpi ulnaris.**

(Fig. 4, 5.)

Mit dem folgenden Muskel zusammen HOFFMANN's M. humero-ulno-  
carpalis.

Entspringt vom Epicondylus medialis humeri, bei einigen auch vom proximalen Ende der Ulna. Ist mit dem aus dem Flexor primordialis communis abgespalteten Teil A mehr oder weniger intim vereinigt. Er inseriert am Accessorium. Bei *Varanus*, *Ameiva*, *Iguana* und *Uromastix* ist er in seiner ganzen Länge mit dem Extensor carpi ulnaris verwachsen.

## Flexor antebrachii ulnaris.

(Fig. 6, 10.)

Mit dem vorigen Muskel zusammen HOFFMANN's M. humero-ulnocarpalis.

Ein unbedeutender Muskel, der vom Epicondylus medialis entspringt. Insetiert am größten Teil der Ulna (*Lacerta*, *Uromastix*), an der proximalen Hälfte der Ulna (*Iguana*, *Mabuia*, *Tupinambis*, *Zonorus*, *Zonosaurus*) oder nur an einem kleinen proximalen Teile dieses Knochens (*Teius*, *Ameiva*, *Varanus*).

## Crocodilia.

## Flexor carpi ulnaris.

(Fig. 7.)

HOFFMANN's M. humero-radialis lateralis (Flexor carpi ulnaris).

Wie erwähnt, ist der Flexor carpi ulnaris mit dem aus dem Flexor primordialis abgespalteten Teil A verwachsen. Der gemeinsame Muskel ist kräftig und entspringt vom Epicondylus medialis, um mit Ausnahme von der oben (bei Flexor prim. comm.) erwähnten Insertion am Accessorium zu inserieren. Distalwärts wird er allmählich breiter.

Ein Flexor antebrachii ulnaris wird hier vermißt, wahrscheinlich weil der große Flexor accessorius seine Insertionsstelle für seinen Ursprung braucht.

## Säugetiere.

## Flexor carpi ulnaris.

Dieser Muskel der Säugetiere ist deutlich dem Muskel der Urodelen homolog, der denselben Namen hat.

McMURRICH (1903a, p. 191) hält den Flexor carpi ulnaris der Säugetiere für homolog dem Muskel der Reptilien, der aus dem Flexor carpi ulnaris und dem abgetrennten Teil A des Flexor primordialis communis zusammengesetzt ist. Da ich, wie erwähnt, glaube, daß der letztere Teil bei den Reptilien eine Rolle gespielt hat etwas ähnlich der, die bei den Säugetieren der Flexor sublimis und der Palmaris longus gespielt haben, ist es mir unmöglich zu

glauben, daß der Flexor carpi ulnaris der Säugetiere einen solchen Teil einschließe. Nach meiner Auffassung stehen die Säugetiere, was die Armmuskeln betrifft, entfernter von den Sauriern, als McMURRICH glaubt. Daß der Flexor carpi ulnaris der Säugetiere auch von der Ulna entspringt, scheint mir daher zu kommen, daß er sich vergrößert hat und daher mehr Platz für seinen Ursprung brauchte.

### Flexor antebrachii ulnaris.

Wahrscheinlich ist der Epitrochleo-anconaeus der Rest eines Flexor antebrachii ulnaris, der von dem sich mächtig ausdehnenden Pars ulnaris des Flexor digitorum profundus hinaufgedrängt worden ist.

### Caput longum musculorum contrahentium.

#### Urodela.

### Caput longum musculorum contrahentium.

(Fig. 2).

Ist mit den Contrahentes digitorum zusammen HOFFMANN's Ulnariphalangei volares II—V.

Ist mit denselben Muskeln zusammen HUMPHRY's Flexor profundus digitorum.

Ist mit denselben Muskeln zusammen PERRIN's Fléchisseur accessoire des doigts.

EISLER's Flexor metacarpi IV profundus longus.

OSAWA's Flexor profundus longus.

Entspringt vom proximalen Ende der Ulna. Er zieht unter dem Flexor primordialis communis und zwischen den Flexores accessorii medialis und lateralis durch. Distal von diesen Muskeln befestigt er sich mit einer fächerähnlich ausgebreiteten Sehne an einigen der Carpalstücke. Von dieser Sehne sowie von denselben Carpalstücken entspringen die M. contrahentes digitorum. Die Verbindung zwischen dem M. contrahentes und dem Caput longum ist bei *Siredon* und *Amblystoma* am innigsten, am wenigsten innig bei *Menopoma*.

Ich vermute, daß dieser lange Muskel einmal mit dem M. contrahentes zusammen einen einzigen Muskel gebildet hat. Am Bein, wo wir denselben Muskel wiederfinden, ist seine Verbindung mit den

M. contrahentes viel inniger. Wir sehen auch, daß diese Verbindung bei den höheren Tieren sich löst und daß der lange Muskel dann als überflüssig verschwindet; nur bei den Anuren finden wir ihm als einen rudimentären Muskel wieder.<sup>1)</sup> Es scheint mir also berechtigt anzunehmen, daß wir hier die Reste eines alten, tiefen Flexors haben, der als solcher bei den Vorfahren der Urodelen fungierte am Arm sowie am Bein. Bei den Urodelen hat er schon seine hauptsächliche Bedeutung verloren und sich an einem Punkt, zwischen Ursprung und Insektion belegen, befestigt, ganz wie bei den Sauriern der aus dem Flexor primordialis communis abgeschiedene Teil sich in einen langen Muskel (den mit dem Flexor carpi ulnaris verschmolzenen) und einige kurze Muskeln (oberflächlichste Lage der Flexores breves superficiales) spaltete. Es ist leicht zu verstehen, daß nach diesem Prozeß der lange Teil seine Bedeutung verlieren wird, dagegen die kurzen Muskeln noch nützlich sein können. Wir finden auch fast überall, wie wir später sehen werden, einen oder mehrere der Contrahentes wieder.

### Anura.

#### Caput longum musculorum contrahentium.

HOFFMANN hat diesen Muskel übersehen.

GAUPP's Ulnocarpalis + Intercarpalis.

Schon bei den Urodelen sahen wir, wie die Contrahentes anfangen, sich vom Caput longum zu emanzipieren. Hier ist der Prozeß so weit gegangen, daß jeder Zusammenhang zwischen den Contrahentes und dem Caput longum verschwunden ist. Doch existiert bei den Anuren noch das Caput longum, das bei den Cheloniern, Sauriern und Crocodiliern verschwunden ist.<sup>2)</sup> Doch ist er schwächer geworden und distalwärts gewandert. Er hat sich auch in 2 Teile gespalten, einen kleinen distalen (Fig. 11) und einen größern proximalen.

Bei *Discoglossus* entspringt der proximale Teil (GAUPP's Ulnocarpalis) von der Mitte des Vorderarms und inseriert am Ulnare.

1) Vielleicht existiert er auch bei den Säugetieren als Pars centralis des Flexor digitorum profundus.

2) McMURRICH (1903a, p. 186) spricht die Vermutung aus, daß dieser Muskel bei den Reptilien verschwunden sei.

Ganz distal von der Insertionsstelle des proximalen Teils entspringt vom Ulnare der distale kleinere Teil (GAUPP's Intercarpalis), zieht in derselben Richtung wie der proximale Teil und inseriert am Carpale IV—V, nahe der Stelle, wo die *Contrahentes digitorum* entspringen. Zwischen den beiden Teilen besteht durch einen Bindegewebsstrang eine schwache Verbindung.

Bei *Rana* ist der proximale Teil schwächer und entspringt vom distalen Teile des Vorderarms. Der distale Teil (Fig. 12) zieht in einer Richtung schräg gegen den proximalen Teil und inseriert am Carpale III—V, aber weiter von den *Contrahentes* entfernt als bei *Discoglossus*.

Pronator profundus.  
Interosseus antebrachii.

### Urodela.

Pronator profundus.  
(Fig. 2.)

HOFFMANN's Ulnari-metacarpi volares II, III.

Der untere Teil von HUMPHRY's Pronator manus.

PERRIN's Rotateur direct de la main.

EISLER's Palmaris profundus I.

Mit dem folgenden Muskel zusammen OSAWA's Pronator radii.

Wenn man den *Flexor primordialis communis* sowie die *Flexores accessorii medialis et lateralis* entfernt hat, erblickt man diesen Muskel.

Er entspringt bei *Siredon* vom größern, distalen Teil der Ulna, vom Ulnare-Intermedium und Centrale.

Bei *Menobanchus* entspringt er von demselben Teil der Ulna und vom Ulnare Intermedium.

Bei *Menopoma* entspringt er von demselben Teil der Ulna, vom Intermedium, Centrale und Carpale III.

Bei *Triton* entspringt er von demselben Teil der Ulna und vom Ulnare, Intermedium.

Bei *Salamandra* entspringt er von der distalen Hälfte der Ulna, vom Ulnare-Intermedium, Centrale und Carpale IV.

Er inseriert am Radiale, Carpale II und der Basis des Metacarpale II. Bei *Menobrachus*, *Salamandra* und *Triton* inseriert er auch am Carpale III.

Die von McMURRICH (1903a, p. 180) beschriebene Insertion dieses Muskels an der Sehne des Flexor primordialis communis habe ich nicht gefunden.

### Interosseus antebrachii.

HOFFMANN's Radio-ulnaris.

HUMPHRY's Pronator radii quadratus.

PERRIN's Interosseux de l'avant-bras.

EISLER's Interosseus antebrachii.

Mit dem vorigen Muskel zusammen OSAWA's Pronator radii.

Wenn man den Pronator profundus entfernt hat, erblickt man diesen Muskel. Er entspringt vom größten Teil der Ulna, um am größten Teil des Radius zu inserieren. Er hängt mit dem vorigen Muskel ziemlich innig zusammen. Bei *Triton* ist er am selbständigsten.

### Anura.

#### Pronator profundus.

HOFFMANN's Antibrachio-carpale I.

ECKER's Abductor pollicis.

GAUPP's Abductor pollicis.

Da es hier keine selbständigen Vorderarmknochen gibt, ist es natürlich, daß dieser Muskel seine eigentliche Bedeutung verloren hat. Doch scheint es mir, daß oben am Carpus noch ein Teil des Muskels erhalten ist, der etwas in Beziehung zu dem Fingerrudimente getreten wäre. Dieser Teil entspringt nämlich vom distalen Ende der Ulna, um am Carpale I zu inserieren. Dieses Verhalten, daß sehr an den Pronator profundus der Urodelen erinnert, sowie seine Lage im Verhältnis zu den andern Muskeln machen mir es wahrscheinlich, daß er jenem Muskel der Urodelen homolog sei. Hier inseriert er allerdings auch etwas am Fingerrudiment; aber da dieses Fingerrudiment wahrscheinlich eine Neubildung ist, so spielt dies für die Homologisierung des Muskels wohl keine Rolle.

Von dem Interosseus antebrachii existiert hier natürlich keine Spur.

## Chelonia.

## Pronator profundus.

(Fig. 9.)

Der Teil a ist HOFFMANN's M. ulna-carpali metacarpalis I.

Der Teil b ist HOFFMANN's M. humero-radialis volaris.

Der Pronator profundus der Urodelen hat sich hier in 2 Teile geteilt. a entspringt von der distalen Hälfte der Ulna und vom Ulnare, bei *Sternothaerus* auch vom Intermedium. Er inseriert bei *Sternothaerus* an den Carpalia I und II, bei *Emys* auch an der Basis des Metacarpale I. Bei *Sternothaerus* ist dieser Teil relativ größer. b entspringt vom Epicondylus medialis; inseriert am größten Teil des Radius. Dieser Teil ist bei *Emys* relativ viel kräftiger als bei *Sternothaerus*.

Wir müssen also annehmen, daß der Pronator profundus hier höher proximal gewendet ist; der Teil b, der vom Epicondylus medialis entspringt, wäre also später selbständig geworden, und der Teil a, der dieselbe Lage hat wie der ursprüngliche Muskel, wäre also kleiner geworden als dieser Muskel.

Im allgemeinen hat man den Teil b dieses Muskels für den Pronator teres (Flexor antebrachii radialis) gehalten. Ein anderer Pronator teres existiert hier nämlich nicht. Aber bei den Sauriern finden wir dieselben beiden Teile des Pronator profundus wieder und daneben einen Flexor antebrachii ulnaris. Und der ulnare Beugenerve am Arm, der bei den Urodelen unter dem Flexor antebrachii radialis, aber über den Pronator profundus zieht, liegt hier über beiden Teilen des Pronator profundus. Er hat auch bei den Sauriern dieselbe Lage im Verhältnis zu den beiden Teilen dieses Muskels; er liegt auch hier unter dem Flexor antebrachii radialis.

Der Flexor antebrachii radialis muß also bei den Cheloniern verloren gegangen sein. Diese Annahme ist nicht so unwahrscheinlich; der Flexor antebrachii ulnaris, der bei den andern Urodelen existiert, fehlte ja bei *Siredon* und *Amblystoma*. Der Flexor carpi radialis ist auch bei den Cheloniern ziemlich schwach.

Ein selbständiger Interosseus wird hier vermißt.

## Sauria.

## Pronata profundus.

(Fig. 10.)

Der Teil a ist HOFFMANN's M. ulno-radialis s. Pronator quadratus.  
 Der Teil b ist HOFFMANN's M. ulno-carpalis.

Wie bei den Cheloniern ist dieser Muskel zweigeteilt. a der größere, distale Teil entspringt von dem größten Teil der Ulna, um an dem distalen Teil des Radius und am Radiale zu inserieren. Bei *Uromastix* inseriert er am größten Teil des Radius.

b der kleinere, proximale Teil entspringt vom Epicondylus medialis und inseriert am proximalen Teil des Radius.

Da, wie schon oben gesagt, hier ein anderer Flexor antebrachii ulnaris existiert und der ulnare Beugenerv über die beiden Teile des Muskels zieht wie über den Pronator profundus der Urodelen, halte ich diese beiden Muskeln für Teile eines Pronator profundus. Meistens sind auch die beiden Teile etwas miteinander verwachsen und vermischen ihre Fasern, wo sie nebeneinander am Radius inserieren. Auch McMURRICH (1903a, p. 186) hält den Teil b für einen Teil des Pronator profundus.

Ein selbständiger Interosseus wird hier vermißt. Doch existiert eine Andeutung einer Scheidung der Fasern, die am Radiale inserieren, von denen, die am Radius inserieren.

Da ich, wie schon erwähnt, bei den Urodelen keinen Zusammenhang zwischen dem Pronator profundus und der Flexor primordialis-Sehne gefunden habe, kann ich nicht wie McMURRICH (1903a, p. 183 u. 185) den Pronator profundus der Urodela mit dem Teil c des Flexor accessorius communis der Saurier homologisieren. Obgleich der Teil c des Flexor accessorius communis, wie McMURRICH nachgewiesen hat, von einem Zweig des tiefen Beugenerven innerviert wird, glaube ich doch nicht, daß er eine andere Abstammung als die Teile a und b dieses Muskels hat. Diese Innervationsart scheint dadurch hervorgerufen zu sein, daß der Teil c dicht an diesen Nerven gedrückt lag.

Für meine Auffassung spricht auch, daß bei den Crocodiliern, wo der Flexor accessorius ein einheitlicher Muskel ist, der tiefe Beugenerv, distal vom Pronator, einen kleinen Zweig zum Flexor accessorius schickt.

Wie ich schon im Anfang der Abhandlung gesagt habe, glaube ich auch nicht, daß die Innervation für die Homologisierung der Muskeln absolut maßgebend ist. Also kann ich es auch nicht für richtig halten, daß McMURRICH den Pronator profundus der Saurier mit dem Interosseus antebrachii der Urodelen homologisiert; nach meiner Auffassung entspricht dieser Muskel dem tiefern Teil des Pronator profundus der Saurier.

### Crocodilia.

#### Pronator profundus.

HOFFMANN's M. ulno-radialis.

Dieser Muskel ist hier relativ lang und schmal, weil er zum größten Teil zwischen dem großen Flexor accessorius und dem Flexor antebrachii radialis eingeklemmt liegt. Er entspringt vom größern, proximalen Teil der Ulna sowie etwas von der Sehne des Anconeus. Er inseriert am größten distalen Teil des Radius.

Der tiefste Teil des Muskels, der dorsal von dem tiefen Beuge-  
nerven liegt, kann als ein Interosseus aufgefaßt werden.

### Säugetiere.

#### Pronator profundus.

Dieser Muskel, der Pronator quadratus der Säugetier-Anatomie, ist schwächer als bei den Urodelen oder Sauriern; oft ist er sehr unbedeutend. Es scheint, daß es die tiefern Köpfe des Flexor profundus sind, die ihn hinabdrängen, wenn sie sich vergrößern und mehr Platz für ihren Ursprung brauchen.

McMURRICH (1903a, p. 190) homologisiert einen Teil des Pronator profundus der Urodelen in der Hauptsache mit den Partes radialis et ulnaris des Flexor profundus digitorum der Säugetiere. Da nach seiner Auffassung der Pronator profundus der Urodelen teilweise an der Sehne des Flexor primordialis communis inseriert, wäre dies ja nicht unnatürlich. Da ich diese Insertion nicht gefunden habe und da ich auch diese Teile des Flexor profundus dig. mit den Flexores accessorii lateralis et medialis homologisiere, kann ich der Auffassung von McMURRICH nicht beistimmen. Dieser gründet seine Annahme auf Verhältnisse der Innervation. Aber da es scheint, daß unsere

Ansichten vom Ursprung des Medianus auseinandergehen, muß ich doch bei meiner Auffassung bleiben.

Contrahentes digitorum.

### Urodela.

Contrahentes digitorum.

(Fig. 2.)

Mit dem Caput longum musculorum contrahentium zusammen HOFFMANN's Ulnari-phalangei volares II—V.

Mit demselben Muskel zusammen HUMPHRY's Flexor profundus digitorum.

Mit demselben Muskel zusammen PERRIN's Fléchisseur accessoire des doigts.

EISLER's Contrahentes digitorum.

OSAWA's Flexores digitorum profundi breves.

4 kleine Muskeln, die von einigen Carpalia und von der Sehne des Caput longum musculorum contrahentium entspringen. Sie inserieren:

Bei *Siredon* 1. an der Basis der Grundphalanx des Fingers II,

2. an der Basis der Grundphalanx des Fingers III,

3. an der Basis der Grundphalanx des Fingers IV und an beiden Seiten des distalen Endes des Metacarpale IV,

4. an beiden Seiten des distalen Endes des Metacarpale V.

Bei *Menobranchus* inserieren sie in derselben Weise, nur daß der letzte auch an der Basis der Grundphalanx des Fingers V inseriert.

Bei *Salamandra* scheinen sie nur an den Basen der Grundphalangen zu inserieren.

Ob sie bei *Triton* und *Menopoma* auch an der Metacarpalia inserieren, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen.

McMURRICH (1903a, p. 203; 1903b, p. 465) läßt die Contrahentes digitorum (seine Flexores breves medii) der Urodelen von der Dorsal-seite der Sehne des Flexor primordialis communis entspringen.<sup>1)</sup> Ich habe jedoch dieses Verhalten bei keinem der von mir untersuchten Urodelen gesehen.

1) Diese Auffassung ist auch der Grund, daß er die Lumbricales der Saurier aus einem Teil der Contrahentes digitorum der Urodelen abstammen läßt (1903a, p. 205).

## Anura.

## Contrahentes digitorum.

(Fig. 11, 12.)

HOFFMANN's Carpo-metacarpum II sublimis + Carpo-phalanx I digiti IV + Carpo-phalanx I digiti V.

GAUPP's Flexor teres indicis + Caput volare des M. flexor teres digiti V + Adductor proprius dig. V.

Bei *Discoglossus* finden wir die 4 Contrahentes der Urodelen wieder. Sie entspringen von dem Carpale IV—V, um an den Basen der Grundphalangen der Finger II—IV und am Met. V zu inserieren. Dieses vollständig urodelenähnliche Verhalten sowie, daß sie immer über (d. i. ventral von) den Fingernerven liegen, zeigt uns unbedingt, daß diese Muskeln die Contrahentes sind.

Von jetzt an fängt überall eine Reduzierung der Contrahentes an. In der Reduktionsweise können wir zwei Typen unterscheiden. Entweder fangen die Contrahentes an, ihren Ursprungspunkt nach der Radialseite des Carpus zu verschieben, und die radialen Contrahentes beginnen zu verschwinden; diese Reduktionsweise werden wir bei den Cheloniern finden. Oder es neigen die Contrahentes dazu, ihre Ursprungspunkte mehr in der Mitte des Carpus zu konzentrieren, und die mittlern Contrahentes fangen zu verschwinden an. Überall findet man bei den Contrahentes eine Neigung, eine Querstellung einzunehmen.

Die spätere Reduktionsweise finden wir bei den Säugetieren sowie bei den Anuren, wo *Rana* nur 3 Contrahentes (für die Finger II, IV und V) und *Bufo* nur 2 (für die Finger II und V) hat. Die Lage über den Fingernerven macht es unzweifelhaft, daß sie Contrahentes sind. Sie entspringen bei *Rana* vom Carpale III—V und inserieren, der eine an der Basis der Phalanx 1 des Fingers II, der andere an der Basis der Phalanx 1 des Fingers IV, der dritte an dem distalen Ende des Metacarpale V. Ursprung und Insertion der beiden Contrahentes bei *Bufo* sind wie bei den beiden entsprechenden Muskeln von *Rana*.

**Chelonia.**

## Contrahentes digitorum.

HOFFMANN's M. carpali-digiti IV—V.

Wir finden auch hier die Contrahentes digitorum wieder; ihre Lage zwischen der großen Handsehne und den tiefsten Fingerbeugern und über die Nerven der Hand beweisen, daß diese Muskeln der Chelonier den Contrahentes der Amphibien homolog sind.

Bei *Emys* existieren 5 Contrahentes, die von der distalen Carpalreihe zu den Grundphalangen der Finger ziehen.

Bei *Sternotherus* ist diese Lage reduziert; wir finden hier nur 2 Contrahentes, die von der distalen Carpalreihe entspringen, um an der Basis der 1. Phalanx der Finger IV und V zu inserieren.

**Sauria.**

## Contrahentes digitorum.

Ich werde diese Lage der Saurier mit den Flexores breves profundi und Interossei zusammen behandeln.

**Crocodilia.**

## Contrahentes digitorum.

Ich werde diese Lage der Crocodilier mit den Flexores breves profundi zusammen behandeln.

**Säugetiere.**

## Contrahentes digitorum.

Sie entsprechen WINDLE u. PARSON's „First Layer of Deep Muscles“.

Diese Muskeln werden meistens bei den Säugetieren als Adductoren bezeichnet. (Man nimmt auch an, daß der tiefe Kopf des Flexor pollicis brevis zu ihnen gehört.)

Dadurch, daß sie ventral von dem Ramus profundus nervi ulnaris liegen, sind sie leicht von den Flexores breves profundi zu scheiden. Bei den Monotremen werden diese Muskeln vermißt (an der hintern

Extremität haben sie sich jedoch erhalten). Dies braucht uns nicht zu wundern, da ja die kurze Finger Muskulatur der Monotremen ein rudimentäres Gepräge hat.

Das ursprünglichste Verhalten finden wir bei dem in so vielen Beziehungen (auch was die Muskulatur betrifft) primitiven *Tarsius*, wo wie bei den Urodelen, bei *Discoglossus* und bei *Emys* *Contrahentes* für alle Finger vorhanden sind; der *Contrahens* für den Daumen hat sich sogar verdoppelt. Auch bei *Ateles* sollen nach LECHE (in: BRONN) *Contrahentes* für alle Finger (hier II—V) vorhanden sein.

Bei den andern Säugetieren sind die *Contrahentes* mehr oder weniger reduziert. Doch sind sie bei den Marsupialiern im allgemeinen relativ wohl entwickelt.

Sie zeigen oft eine Tendenz, ihren Ursprungspunkt nach dem Finger III zu verlegen, um von hier auszustrahlen.

Zuweilen sind die *Contrahentes* ganz verschwunden. Den von PARSONS (1894) bei *Hystrix* beschriebenen querliegenden *Contrahens* (*Adductor*) konnte ich an meinem Exemplar nicht finden.

Bei *Procavia* haben MIVART u. MURIE (1865) keine *Contrahentes* (*Adductor*) beschrieben; ich habe aber einen kräftigen für den Finger IV gefunden.

Bei den *Felidae* habe ich wie WINDLE u. PARSONS (1891) 3 *Contrahentes* gefunden, von denen der ulnarste doppelt ist, einen für den Daumen, einen, der zu der 1. Phalanx des Fingers II geht, und einen, der zu der 1. Phalanx und dem Metacarpale des Fingers V geht.

Flexores breves profundi.

Interossei.

### Urodela.

Flexores breves profundi.

HOFFMANN's Carpo-metacarpales.

HUMPHRY's Carpo-metacarpales.

PERRIN's Fléchisseurs des métacarpiens.

EISLER's Flexores breves profundi.

OSAWA's Carpo-metacarpales.

Wenn man die *Contrahentes digitorum* entfernt, legt man diese Muskellage bloß. Sie besteht aus 4 kleinen Muskeln, die von der distalen Carpalreihe entspringen; der am meisten ulnar gelegene ist

immer größer als die andern und entspringt bei allen mit Ausnahme von *Triton* auch vom Ulnare (Ulnare-Intermedium).

Sie inserieren an den Metacarpalia. Bei der Insertion an den 3 ulnaren Fingern teilen sie sich und umfassen die Metacarpalia, eine dreieckige Fläche für den Ursprung des Flexor minimus freilassend.

### Interossei.

HOFFMANN's Interossei.

HUMPHRY's Interossei.

PERRIN's Intermétacarpiens.

EISLER's Interossei.

OSAWA's Interossei.

Kleine Muskeln, die zwischen den Fingern liegen und die sichtbar werden, wenn man die Flexores breves profundi entfernt hat.

Sie entspringen vom größern oder kleinern Teil der Radialseite der Metacarpalia III, IV und V. Sie inserieren an der ganzen Ulnarseite (mit Ausnahme der Basis) der Metacarpalia II, III und IV.

### Anura.

Flexores breves profundi + Abductor digiti V.

(Fig. 13, 14.)

HOFFMANN's Carpo-metacarpum II profundus + Carpo-metacarpum III + Carpo-metacarpum IV + Carpo-metacarpum V + Ulnari-metacarpum V.

GAUPP's Opponens indicis + Flexor ossis metacarpi III + Flexor ossis metacarpi IV + Opponens dig. V + Abductor secundus dig. V.

Die Lage, die unter den Fingernerven liegt, die Flexores breves profundi der Urodelen, finden wir hier auch wieder. Sie entspringen von der distalen Reihe der Carpalia, um an den Metacarpalia zu inserieren.

Bei *Discoglossus* haben wir für den Finger V eine große einheitliche Muskelmasse, die vom Distalende des Vorderarms, vom Ulnare und Carpale IV—V entspringt, um am Metacarpale V zu inserieren. (Bei den Urodelen war auch der Muskel dieser Lage für den Finger V kräftiger entwickelt als die anderen.) Schon bei *Rana* hat sich ein Abductor digiti V ausgebildet, den wir später überall als selbständigen Muskel treffen werden, mit Ausnahme der

Chelonier, wo er noch mit dem Flexor brevis profundus für den Finger V zusammenhängt. Hier hat sich diese Muskelmasse in zwei Muskeln geteilt. Einer, der vom Carpale III—V zum Metacarpale V zieht (GAUPP's Opponens digiti V), repräsentiert den Flexor brevis profundus für den Finger V. Der andere zieht vom Ulnare (GAUPP's Abductor secundus digiti V) zur Basis des Metacarpale V und etwas zu Phalanx 1 des Fingers V; dieser Muskel ist der Abductor digiti V.

### Interossei.

(Fig. 13, 14.)

HOFFMANN's Metacarpum II-metacarpum III, Metacarpum III-metacarpum IV, Metacarpum IV-metacarpum V.

GAUPP's Mm. transversi metacarpi.

Wir finden hier die Interossei der Urodelen wieder, die hier auch von den 3 ulnaren Metacarpalia zu den 3 radialen Metacarpalia ziehen.

### Chelonia.

Flexores breves profundi + Abductor digiti V.

HOFFMANN's M. carpali-metacarpo-phalangei (Flexor digitorum profundus brevis) + M. carpali-digiti I + M. carpali-digiti V.

Die Flexores breves profundi sind kleine, schwache Muskeln, die von der distalen Reihe der Carpalstücken entspringen, um an den Basen der Grundphalangen zu inserieren. Bei *Sternothaerus* verlaufen sie schräg, vom ulnaren Teil der Carpalia kommend.

Bei *Emys* entspringen sie: 1. von den Carpalia I und II, 2. von den Carpalia II und III, 3. von den Carpalia III und IV—V, 4. vom Carpale IV—V, 5. vom Carpale IV—V.

Bei *Sternothaerus* entspringen sie: 1. von den Carpalia I, II und III—V; die übrigen entspringen alle vom Carpale III—V. Der erste inseriert auch am Metacarpale I.

Wenigstens bei *Emys* ist der Muskel für den Finger I in 2 Teile gespalten.

Der Abductor digiti V, der vom Accessorium zu der 1. Phalanx des Fingers V zieht, hängt innig mit dem Flexor brevis profundus V zusammen.

### Interossei.

HOFFMANN's Mm. interossei volares et dorsales.

Sie entspringen von den Radialseiten der Basen der Metacarpalia II—V. Sie inserieren an den Ulnarseiten der Metacarpalia I—IV und an den Basen der Grundphalangen derselben Finger.

### Sauria.

(Contraheutes digitorum.)  
Flexores breves profundi.  
Abductor digiti V.  
Interossei.

HOFFMANN's Mm. interossei volares + M. carpo-metacarpum V + Interossei dorsales.

Ich muß zugeben, daß es mir nicht möglich war, zu einer ganz bestimmten Auffassung von der Ausbildung und den Grenzen dieser 3 Muskellagen bei den Sauriern zu gelangen.

Wir finden hier 3 Lagen, zwei ventral und eine dorsal von den Nerven der Hand, die bei den übrigen die Contraheutes digitorum von den Flexores breves profundi trennte. Die oberflächlichste (ventralste) Lage besteht aus nur 2 Muskeln.

a) Der bedeutendste von diesen Muskeln inseriert an den beiden ersten Phalangen des Fingers V oder nur an der 1. Phalanx (*Uromastix*). Dieser Muskel entspringt in etwas verschiedener Weise, im allgemeinen vom Metacarpale I oder II, aber bei *Varanus* von dem dorsal von der großen Handsehne liegenden Teil des oben (bei den Flexores breves superficiales) erwähnten Sehnenbands.<sup>2)</sup>

Bei *Eumeces* und *Ameiva* kann man deutlich sehen, daß auch ein zweiter Muskel zu dieser Lage gehört. Er entspringt von der ulnaren Seite des Carpus und inseriert an der 1. Phalanx des Fingers I, den Ursprung des oben erwähnten Muskels kreuzend<sup>1)</sup> (Fig. 15). Bei den andern Formen gewinnt dieser Muskel einen breitem Ursprung vom Carpus und schließt sich so eng an die tiefere Lage, daß man ihn leicht als zu dieser gehörend auffaßt.

1) OSAWA beschreibt diesen Muskel auch bei *Hatteria*; aber er macht aus ihm und einem Teil der tiefern Lage einen einzigen Muskel, M. adductor pollicis. Der hier beschriebene Muskel ist nur das Caput longum von OSAWA's Muskel.

2) Dieses Sehnenband umgibt die große Handsehne.

b) Unter dieser Lage folgt eine andere, kräftige Lage, die von der kräftigen Fascie des Carpus entspringend zu den ersten Phalangen der Finger (bei einigen auch zum Metacarpale I) zieht (Fig. 16).

c) Die tiefste Lage, die dorsal von den Nerven liegt, besteht aus 4 Muskeln; jeder von diesen Muskeln ist in 2 Teile gespalten.

Sie entspringen je von den Radialseiten der Metacarpalia II—V und inserieren je an den Ulnarseiten der Metacarpalia I—IV und mittels Sehnen an den Ulnarseiten der Phalangen dieser Finger; der Teil, der an dem Metacarpale inseriert, ist von dem Teil gespalten, der an den Phalangen inseriert.

Anfangs war meine Auffassung die, daß die beiden Muskeln der Lage a Reste der reduzierten *Contrahentes* waren; daß die *Contrahentes* hier reduziert seien, wäre um so wahrscheinlicher, da diese Lage sich bei den Anuren und Cheloniern wie bei den Säugetieren allmählich reduziert. Die Lage b habe ich als die *Flexores breves profundi* aufgefaßt. Da die Handnerven dorsal von dieser Lage liegen, mußte ich annehmen, daß die Nerven ihre Lage vertauscht haben und in die Tiefe gewandert sind. Der tiefe Beugenerve dringt doch dicht unter dem radialen Muskel der Lage a in die Handmuskulatur hinein. Die Lage c wurde dann zu den *Interossei*, was ja ganz natürlich war, da sie wie diese Muskeln entspringen und inserieren.

Ich muß jedoch jetzt zugeben, daß vielleicht die Auffassung von McMURRICH die richtige ist, nach welcher die Handnerven auch hier zwischen den *Contrahentes digitorum* und den *Flexores breves profundi* trennend liegen. Besonders bei einem Vergleich mit den Verhältnissen am Fuß gewinnt diese Auffassung an Wahrscheinlichkeit. Dann müssen wir annehmen, daß die *Contrahentes digitorum* hier eine besonders kräftige Entwicklung gewonnen haben. Die Lage b wären also die eigentlichen *Contrahentes*, und die beiden Muskeln der Lage a hätten sich also aus dieser Lage herausdifferenziert.

Wenn die *Flexores breves* nicht verschwunden sind, müssen sie dann die Muskeln aus der Lage c sein, die an den *Metacarpalia* inserieren. Die *Interossei* wären also die Muskeln dieser Lage, die an den Phalangen inserieren.

Diese Auffassung scheint mir also die wahrscheinlichste; allerdings halte ich es für das beste, die Frage noch offen zu lassen.

Dorsal von den jetzt beschriebenen Lagen ziehen zwischen den Fingern Sehnenbänder, die sich vollständig wie die Muskeln der Lage c verhalten, nur daß sie in entgegengesetzter Richtung ziehen. Sie entspringen also je von den Ulnarseiten der Metacarpalia I—IV, um je an den Radialseiten der Metacarpalia II—V und an den Radialseiten der Phalangen dieser Finger zu inserieren.

Bei allen Sauriern finden wir einen *Abductor digiti V*, der vom *Accessorium* entspringt, um an der Ulnarseite der Phalangen des Fingers V zu inserieren. McMURRICH (1903b, p. 474—75) hält ihn für einen Muskel der oberflächlichen Lage (*Flexores breves superficiales*), wegen seiner Lage dicht bei dieser Muskellage. Doch scheint mir die ganze Entwicklung zu zeigen, daß er zu den *Flexores breves profundi* gehört. Sahen wir doch bei den Urodelen, wie der ulnarste dieser Muskeln besonders groß war; bei den Anuren können wir verfolgen, wie sich ein *Abductor* ausbildete und von dem *Flexor brevis profundus* des Fingers V emanzipierte. Hier wie bei Crocodiliern und Säugetieren finden wir einen selbständigen *Abductor digiti V*. Ich muß also bei der Auffassung bleiben, daß dieser Muskel aus den *Flexores breves profundi* stammt, um so mehr als der ulnare Beugenerven ihm im allgemeinen von den *Flexores breves superficiales* trennt.

### Crocodilia.

(*Contrahentes digitorum.*)  
*Flexores breves profundi.*  
*Abductor digiti V.*

Diese Muskeln sind von HOFFMANN nicht beschrieben.

Wie bei den Sauriern ist es nicht klar, wie die Muskeln dieser Lagen hier ausgebildet sind. Dagegen finden wir hier Muskeln, die man mit Bestimmtheit als *Interossei* auffassen kann.

Über den Fingernerven liegen 2 Muskeln, einer, der von den beiden distalen Carpusstücken entspringt, um an der Basis der Grundphalanx des Fingers I zu inserieren, und einer, der von dem ulnaren distalen Carpusstücke entspringt, um an der Basis der Grundphalanx des Fingers V zu inserieren. Wenn diese beiden Muskeln entfernt sind, bleiben 4 Muskeln zurück, die unter den Fingernerven liegen.

1 entspringt vom ulnaren, distalen Carpusstücke und dem Meta-

carpale III, um an der Basis der Grundphalanx des Fingers II zu inserieren.

2 entspringt vom ulnaren, distalen Carpusstücke und dem Metacarpale IV, um an der Basis der Grundphalanx des Fingers III zu inserieren.

3 entspringt vom ulnaren, distalen Carpusstücke und dem Metacarpale V, um an der Basis der Grundphalanx des Fingers IV zu inserieren.

4, ein sehr schwacher Muskel, der vom Metacarpale V entspringt, um an der Basis der Grundphalanx desselben Fingers zu inserieren.

Wie bei den Sauriern halte ich es für das beste, die Frage, zu welcher Lage diese Muskeln gehören, noch offen zu lassen.

Wir finden auch hier einen wohl ausgebildeten Abductor digiti V, der vom Accessorium entspringt, um am Metacarpale V und mittels einer Sehne an der Ulnarseite der Phalangen des Fingers V zu inserieren.

### Interossei.

Sind von HOFFMANN nicht beschrieben.

Sie entspringen je von den Radialseiten der Metacarpalia II—V. Sie inserieren je an der Ulnarseite der Phalangen der Finger I—IV.

Dorsal von den Interossei liegende Sehnenbänder, ähnlich denen, die ich bei den Sauriern beschrieben habe, habe ich hier zwischen den Fingern I und II sowie II und III gefunden.

### Säugetiere.

#### Flexores breves profundi.

Sie entsprechen WINDLE u. PARSONS' (1897) „Second Layer of Hand Muscles“.

Das primitive Verhalten dieser Muskeln findet man oft unter den Säugetieren. Es besteht darin, daß zu der Grundphalanx jedes Fingers ein im distalsten Teil zweigeteilter kleiner Muskel geht. Dieses Verhalten weicht eigentlich nur dadurch von dem Verhalten der Urodelen ab, daß diese Muskeln hier nicht mehr wie bei ihnen an den Metacarpalia inserieren.

Bei *Ornithorhynchus* finden wir diesen Typus: bei *Echidna* dagegen ist der ulnare Teil des Flexor brevis für den Finger IV sowie

der ganze Flexor brevis für den Finger V verschwunden. Einen Abductor digiti V habe ich bei den Monotremen nicht gefunden.

Bei den höhern Säugetieren sind auch zuweilen einige von diesen Muskeln verschwunden wie beim Menschen, wo wir in den Interossei volares die Reste dieser Lage finden. Sie sind auch am meisten mehr oder weniger mit dem Interossei (Interossei dorsales der menschlichen Anatomie) verwachsen.

Meine Befunde bei *Procavia* stimmen nicht mit der Beschreibung von MURIE u. MIVART (1865) überein; auch kann ich die von mir gefundenen Muskeln nicht vollständig mit denen in der fig. 7 dieser Verfasser identifizieren. Ich habe für die 4 ulnaren Finger von *Procavia* gewöhnliche Flexores breves profundi gefunden, die aber nicht wie die Muskeln in der erwähnten Zeichnung aussehen. Daneben habe ich einen Abductor dig. V gefunden (sowie den schon erwähnten Contrahens). Mit diesen Flexores breves profundi sind Reste der Interossei (siehe unten) verwachsen; nur habe ich einen solchen Interosseus zwischen den Fingern III und IV nicht mit Sicherheit konstatieren können.

Den Abductor digiti V halte ich hier wie bei den Sauriern für einen Muskel dieser tiefen Lage. Dieser sowie der Flexor brevis profundus für den Finger V haben sich nach meiner Meinung aus dem kräftigen Flexor brevis profundus dig. V der Urodelen entwickelt; einen ähnlichen Prozeß könnten wir bei den Anuren verfolgen.

Auch bei den Säugetieren liegt ein Nerv (Ramus profundus nervi ulnaris) trennend zwischen den Fingermuskeln der oberflächlichen Lage (Flexores breves superficiales) und dem Abductor digiti V.

### Interossei.

Sie entsprechen wahrscheinlich WINDLE u. PARSONS' (1897) „Third Layer of Hand Muscles“.

Da die kurzen Fingermuskeln der Monotremen, wie erwähnt, mehr oder weniger rudimentär geworden sind, braucht es uns nicht zu wundern, daß wir bei ihnen keine Reste der Interossei der Urodelen finden.

Diese Muskeln der Urodelen sind die Interossei dorsales der Säugetiere. Aber um die Veränderungen, die diese Muskeln durchlaufen haben, zu verstehen, muß man diese Muskeln der Urodelen mit denselben Muskeln der Marsupialia vergleichen. Da finden wir z. B. bei *Trichosurus*, daß die 3 ulnaren Interossei von beiden Meta-

carpalia des Interspatiums entspringen; sie inserieren auch an beiden Fingern des Interspatiums. Ähnliche Verhältnisse habe ich bei den meisten von mir zergliederten Beuteltieren gefunden. Es ist nicht so schwierig zu verstehen, wie sich dieses Verhalten aus dem Verhalten der Urodelen entwickelt hat. Man kann sich auch leicht vorstellen, wie sich die jetzt beschriebenen Interossei, wahrscheinlich durch teilweise Reduktion, sich zu den Interossei der übrigen Säugetiere, z. B. des Menschen, entwickelt haben. Im allgemeinen sind sie bei den höhern Säugetieren mit den Flexores breves profundi (Interossei volares) ziemlich innig verbunden, wie z. B. bei den *Felidae*.

Was die Interossei von *Procavia* betrifft, siehe bei den Flexores breves profundi.

Der Interosseus zwischen dem Finger I—II zeigt bei *Didelphys*, *Macropus* und *Aepyprymnus* einen Anklang an seine ursprüngliche Insertion, indem von ihm ein Sehnenband zu dem Finger I geht. Wir müssen aber annehmen, daß er dasselbe Stadium des doppelten Ursprungs und Insertion passiert hat wie die drei andern Interossei.

Im allgemeinen sind die Interossei gegen den längsten Finger gerichtet, also am meisten gegen den III., aber z. B. bei *Lemur* gegen den IV.

Bei *Centetes* inseriert der 3. Interosseus sowohl am IV. als am III. Finger.

Flexores digitorum minimi.  
Interphalangeus digiti IV (et V).

### Urodela.

Flexores digitorum minimi.

HOFFMANN's Metacarpo-phalangei.  
HUMPHRY's Metacarpo-phalangei.  
PERRIN's Fléchisseurs primitifs des phalanges.  
EISLER's Flexores digitorum minimi.  
OSAWA's Metacarpo-phalangeales.

Diese Muskeln entspringen vom distalen Teil der Metacarpalia, um an den Grundphalangen zu inserieren. Bei *Menopoma* und besonders bei *Siredon* sind sie lang und schmal und entspringen mehr proximal. Bei *Salamandra* fehlt dieser Muskel für den Finger II.

## Interphalangeus digiti IV.

HOFFMANN's Interphalangeus digiti IV.

HUMPHRY's Phalangeus.

PERRIN's Fléchisseur primitif de la troisième phalange.

EISLER's Interphalangeus digiti IV.

OŠAWA's Interphalangeus IV.

Dieser Muskel entspringt von dem proximalen Ende der 1. Phalanx des Fingers IV. Er inseriert an dem proximalen Ende der 2. Phalanx desselben Fingers. Bei *Menobanchus* entspringt er mehr distal.

## Anura.

## Flexores digitorum minimi.

Von HOFFMANN nicht beschrieben.

GAUPP's Flexor teres digitorum III, IV, V.

Diese Muskeln wurden wahrscheinlich von den Flexores breves profundi zu der radialen Seite der Finger geschoben, als diese Muskeln (Flexores breves profundi) mehr in Anspruch genommen wurden und sich vergrößerten und daher die mittlern Teile der Metacarpalia für ihre Insertionen brauchten. Sie entspringen also je von den radialen Seiten der Metacarpalia III, IV und V und inserieren je an der Basis der ersten Phalanx derselben Finger.

Bei *Discoglossus* entspringen diese Muskeln in normaler Weise ventral von den Interossei. Bei *Rana* dagegen haben 2 von ihnen ihre Ursprungsstellen verlegt und entspringen jetzt je von den Metacarpalia III und IV, dorsal von den Interossei. Dieses Verhalten bei *Rana* (das ich auch bei den andern von mir untersuchten Anuren mit Ausnahme von *Discoglossus* gefunden habe) erscheint anfangs vollständig rätselhaft. Aber das Verhalten bei *Discoglossus* zeigt uns, daß diese bei den Urodelen in der Mittellinie des Fingers liegende Muskeln zuerst zur Seite geschoben worden und dann über die Kanten der Interossei gewandert sind. Der Flexor minimus für den Finger V entspringt überall ventral von dem Interosseus.

## Interphalangei.

HOFFMANN's Phalangi I-phalanx II dig. IV, Phalangi I-phalanx II dig. V.

GAUPP's M. interphalangeus dig. IV, M. interphalangeus dig. V.

Wir finden hier den Interphalangeus der Urodelen für den Finger IV wieder sowie einen ähnlichen Muskel für den Finger V. Sie entspringen mit 2 Teilen von beiden Seiten der ersten Phalanx des Fingers IV und V, um an der zweiten Phalanx dieser Finger zu inserieren.

Die Flexores digitorum minimi sowie die Interphalangei kommen unter den höhern Formen nicht wieder vor. Wahrscheinlich haben die höher differenzierten langen Beuger sie überflüssig gemacht.

### Die Innervation der Beugemuskeln.

#### Urodela.

(Fig. 17.)

Ein Nerv, der von HOFFMANN Nervus brachialis longus inferior genannt wird, teilt sich im Oberarm in 2 Zweige, Ramus superficialis und Ramus profundus nervi brachialis longi inferioris. Nach der Teilung laufen diese Nerven nebeneinander im Oberarme, Anastomosen miteinander austauschend. Ich werde sie hier Nervus ulnaris und Nervus interosseus nennen.

Die Teilung erfolgt in verschiedener Höhe:

Bei *Menobranthus*, *Salamandra* und *Triton* ist der Nerv schon vor der Armhöhle geteilt.

Bei *Amblystoma* geschieht die Teilung in der Armhöhle.

Bei *Siredon* geschieht die Teilung im distalen Teil des Oberarms.

Bei *Menopoma* geschieht die Teilung gleich proximal von dem Ellenbogen; hier existiert eine Anastomose zwischen den beiden Zweigen im proximalen Teil des Unterarms.

Distal von dem Ellenbogen treten die beiden Nerven ein unter den Flexor antebrachii et carpi radialis. Der Nervus ulnaris tritt zwischen den tiefern Beugemuskeln und dem Flexor primordialis communis ein, folgt der innern Kante des Flexor carpi ulnaris, passiert zwischen diesem und dem Flexor accessorius lateralis — bei *Siredon* und *Amblystoma* unter dem letztern Muskel — und dringt von der Ulnarseite unter die Contrahentes digitorum ein, wo er sich zu den ulnaren kurzen Finger-muskeln verteilt. Auf dem Weg hat er folgende Zweige abgegeben:

1. Zum Flexor carpi ulnaris.

2. Zum Flexor primordialis communis. Dieser Zweig teilt sich bald in 2, die sich in dem Muskel verlieren.

3. Zum Flexor accessorius lateralis, Flexor accessorius medialis, Caput longum musculorum contrahentium und Flexor primordialis communis. Bald nach seinem Ursprung sendet er einen Zweig zum Flexor primordialis, der im innern dieses Muskels nach der Hand zieht, um zuletzt in der Haut der Hand zu endigen. Dann zieht er an dem Caput longum musculorum contrahentium entlang, innerviert diesen Muskel, innerviert die Flexores accessorii und endigt in der Handsehne des Flexor primordialis. Ich werde diesen Zweig, der später überall wiederkehrt, Ramus medianus nennen.

4. Einen schwachen Zweig zu dem Flexor accessorius lateralis.

5. Einen kräftigen Zweig, der die kurzen Muskeln des Fingers V innerviert.

Der Nervus interosseus gibt einen Zweig zum Flexor antebrachii et carpi radialis ab, zieht unter dem Pronator profundus hin, innerviert ihn und dringt unter die Contrahentes digitorum ein, wo er sich an den radialen kurzen Fingermuskeln verteilt und mit dem Ramus superficialis anastomosiert.

### Anura.

Der Nervus brachialis longus inferior ist in der Gegend des Ellenbogens noch ungeteilt. Er tritt unter den Flexor antebrachii radialis ein, innerviert diesen Muskel, innerviert die Flexores antebrachii et carpi ulnares, innerviert den innern Kopf des Flexor carpi radialis, innerviert den Flexor primordialis communis und teilt sich ungefähr in der Mitte des Unterarms in 2 Zweige (Nervus ulnaris und Nervus interosseus). Wenn er unter den Flexor antebrachii radialis eintritt, gibt er einen Nerv ab, der zuerst den äußern Kopf des Flexor carpi radialis innerviert und dann als ein Hautnerv an der radialen Seite des Arms und der Hand entlang zieht. Der Nervus ulnaris innerviert das Caput longum musculorum contrahentium, und seine Fortsetzung gibt einen Hautnerv ab, zieht unter dem Flexor accessorius und tritt, nachdem er das Ulnare durchbohrt hat, zu den kurzen Muskeln des Fingers V. Der Nervus ulnaris gibt einen Zweig ab, den man mit ziemlich großer Sicherheit mit dem Zweig 3 des (Ramus medianus) Nervus ulnaris der Urodelen homologisieren kann. Wie der ganze Nervus ulnaris der Anuren relativ schwächer ist als der Nervus ulnaris der Urodelen, so ist auch dieser Zweig

relativ schwach; er innerviert den Flexor accessorius, zieht unter die Sehne des Flexor primordialis communis und endigt in den Flexores breves superficiales der Finger II und III. Bei *Discoglossus* habe ich diesen Zweigen nicht weiter als bis zu dem Flexor accessorius verfolgen können.

Der Nervus interosseus ist, wie schon erwähnt, hier relativ kräftig. Er zieht unter dem Pronator profundus hin, innerviert diesen Muskel und dringt unter die Contrahentes digitorum hinein, die Muskeln der 3 ulnaren Finger sowie ein paar Muskeln des Fingers V innervierend. Der Nervus interosseus hat also hier an der Hand ein Teil von dem Gebiet erobert, das bei den Urodelen zu dem Nervus ulnaris gehört.

### Chelonia.

(Fig. 18.)

Der von dem Oberarm kommende Nervus brachialis longus inferior teilt sich in der Gegend des Ellenbogens in die 2 Zweige, Nervus ulnaris und Nervus interosseus. Beide dringen unter den Flexor carpi radialis ein.

Nervus ulnaris zieht zwischen dem Flexor primordialis communis und dem Flexor accessorius communis und dringt von der Ulnarseite unter die Contrahentes digitorum hinein, um sich zu den Ulnaren der kurzen Fingermuskeln zu verteilen. Er gibt Zweige ab zum Flexor antebrachii und Flexor carpi ulnaris, zum Flexor primordialis communis und zum Flexor accessorius communis. Der Ramus medianus entspringt hier nicht vom Nervus ulnaris, sondern von der Teilungsstelle des Nervus brachialis longus inferior. Er innerviert den Flexor accessorius communis und endigt in der breiten Handsehne des Flexor primordialis communis. Der Nervus interosseus tritt unter den Pronator profundus ein, innerviert ihn und tritt unter die Contrahentes digitorum ein und verteilt sich zu den radialen der kurzen Handmuskeln. Er anastomosiert an der Hand mit dem Nervus ulnaris.

### Sauria.

(Fig. 19.)

Unter den von mir untersuchten Formen teilte sich der Nervus brachialis longus inferior bei *Tupinambis*, *Ameiva* und *Teius* in der Gegend des Ellenbogens in die beiden Zweige (Nervus ulnaris und

Nervus interosseus). Hier ging der Ramus medianus der Urodelen wie bei den Cheloniern von der Teilungsstelle aus. Darauf dringen die Nerven unter dem Flexor antebrachii radialis in die Muskulatur des Unterarms hinein.

Der Nervus ulnaris innerviert die Flexores antebrachii und carpi ulnares sowie den Teil A des Flexor primordialis communis, zieht zwischen dem Flexor accessorius und dem Flexor primordialis communis hin und dringt an der Hand von der Ulnarseite in die kurze Fingermuskulatur hinein, sich zu den ulnaren dieser Muskeln verteilend.

Der Ramus medianus innerviert den Flexor primordialis communis und den Flexor accessorius communis, dringt zuletzt in den Flexor primordialis communis hinein und endigt in der oberflächlichsten Lage der Flexores breves superficiales und in der Haut der Hand.

Der Nervus interosseus zieht unter dem Pronator profundus hin, innerviert ihn <sup>1)</sup> und dringt in die kurze Fingermuskulatur hinein, sich zu den radialen dieser Muskeln verteilend. Er anastomosiert an der Hand mit dem Nervus ulnaris.

Bei den andern von mir untersuchten Formen liegen die beiden Nerven schon im Oberarm selbständig nebeneinander, wo sie miteinander anastomosieren. Nur der Nervus interosseus dringt von der radialen Seite unter den Flexor antebrachii radialis ein. Der Nervus ulnaris dringt von der ulnaren Seite unter dem Flexor antebrachii ulnaris in die Muskulatur des Unterarms hinein. Der Ramus medianus entspringt hier von dem Nervus interosseus. Es ist klar, daß dies sekundäre Veränderungen sind und daß in dieser Beziehung sich die 3 zuerst erwähnten Formen primitiver verhalten.

Bei den 3 ersten Formen wurden die Flexores antebrachii et carpi radialis von einem Zweige innerviert, der von der Teilungsstelle entsprang; bei den andern entspringt natürlich dieser Zweig vom Nervus interosseus neben dem Ramus medianus.

Es scheint, als ob McMURRICH (1903a, p. 184) annehme, daß der Ramus medianus (M.s. Ramus medialis) der Saurier von dem Ramus superficialis käme; einen solchen Ursprung dieser Zweige habe ich jedoch niemals gefunden.

---

1) McMURRICH (1903a, p. 184) hat nachgewiesen, daß er dicht beim Pronator auch einen Zweig zu dem distalsten Teil des Flexor accessorius abgibt.

### Crocodilia.

(Fig. 20.)

Bei den Crocodiliern sind die Verhältnisse teilweise ganz eigentümlich. Im Oberarm zieht oberflächlich, aber dem N. brachialis longus inferior parallel, ein Nerv, der am Ellenbogen zu der ulnaren Seite des Unterarms geht und an dieser Seite entlang zieht; er sendet Zweige zu dem aus dem Flexor carpi ulnaris und dem Teil A des Flexor primordialis communis zusammengesetzten Muskel. Er endigt an der ulnaren Seite des Fingers V; ob er Zweige zu der kurzen Muskulatur dieses Fingers abgibt oder nicht, konnte ich nicht mit Bestimmtheit ausmachen.

Der Nervus brachialis longus inferior teilt sich in der Ellenbogenbeuge und dringt unter den Flexor antibrachialis radialis ein. Vor der Teilung hat er einen kräftigen Zweig zu diesem Muskel abgegeben.

Der Nervus ulnaris verläuft in der gewöhnlichen Weise, sendet einen Zweig zu dem Flexor primordialis communis, einen zu dem aus dem Flexor carpi ulnaris und dem Teil A des Flexor primordialis communis zusammengesetzten Muskel, einen zu dem Flexor accessorius und dringt von der ulnaren Seite in die kurze Muskulatur der Finger hinein. Wir können erwarten, daß der Ramus medianus, der ja hauptsächlich den Flexor primordialis communis innerviert, hier nicht dieselbe Rolle wie früher spielen wird, weil ja der Flexor primordialis communis zu einem unbedeutenden Muskel geworden ist. Er entspringt auch hier mehr distal als früher, ganz in der Nähe des Carpus. Er durchbohrt aber die Flexores breves superficiales in derselben Weise wie bei den Sauriern. Bei den oben beschriebenen Formen innervierte er auch den Flexor accessorius; wenn man proximal aufsteigend seine Ursprungsfasern von den andern Fasern des Nervus ulnaris trennt, findet man, daß der Zweig dieses Nerven für den Flexor accessorius eigentlich von dem Ramus medianus entspringt.

Der Nervus interosseus zieht zwischen dem Hauptteil und dem Interosseusteil des Pronator profundus hindurch, beide innervierend, und dringt von der radialen Seite in die kurze Fingermuskulatur hinein. Er gibt distal vom Pronator einen kleinen Zweig zu dem Flexor accessorius ab.

An der Hand anastomosieren die beiden Nerven miteinander.

### Säugetiere.

Da es gilt, die Innervation der Beugemuskeln der Säugetiere mit der Innervation derselben Muskeln der Urodelen zu vergleichen, so müssen wir uns erst vorstellen, was wir in dieser Beziehung nach der Umänderung und Differenzierung der Beugemuskulatur zu erwarten haben. Bei den Crocodiliern sahen wir ja, wie der Ramus medianus, der ja par préférence der Nerv des Flexor primordialis communis ist, da dieser Muskel relativ schwach war, unbedeutender geworden war und tief distal von dem Nervus ulnaris entsprang. Hier, bei den Säugetieren, wo wir dem entgegengesetzten Verhältnis begegnen, da der Flexor primordialis communis sich ungeheuer entwickelt und differenziert hat, müssen wir erwarten, daß sich der Ramus medianus kolossal entwickelt habe. Dagegen können wir erwarten, daß der Nerv, der unter dem Pronator profundus hinzieht und ihn innerviert, der Nervus interosseus, bedeutend schwächer geworden sei, weil der kräftige Pronator profundus der Urodelen zu dem unbedeutenden Pronator quadratus der Säugetiere herabgesunken ist. Wir werden weiter unten sehen, daß sich beide Erwartungen erfüllt haben.

Der Nervus ulnaris der Säugetiere und der Nervus ulnaris der Urodelen sind in der Hauptsache homolog; deren Verlauf und Lage im Unterarm zeigen keine größeren Verschiedenheiten. Sie innervieren beide den Flexor carpi ulnaris sowie den Flexor antebrachii ulnaris (Epitrochleo-anconaeus). Sie innervieren auch an beiden Stellen den Flexor accessorius lateralis (Teil des Flexor digitorum profundus). Doch geht bei den Säugetieren der Ramus medianus nicht von dem Nervus ulnaris aus.

Der Nervus ulnaris der Urodelen dringt, wie oben beschrieben, von der ulnaren Seite unter die Contrahentes digitorum hinein, um sich zu den ulnaren der kurzen Handmuskeln zu verteilen. Diesem distalen Teil des Hauptstamms entspricht bei den Säugetieren der Ramus profundus nervi ulnaris, der zwischen den Adductoren (Contrahentes digitorum) und den Interossei volares (Flexores breves profundi) hinzieht, diese Lagen innervierend. [Der Ast, der zu den Ballenmuskeln des Kleinfingers geht und der vom Ramus profundus nervi ulnaris oder von dem Ende des Ulnaris-Stamms entspringt, entspricht in der Hauptsache dem Zweig 5 des Nervus ulnaris der Urodelen.] Der Ramus profundus nervi ulnaris der Säugetiere entspricht aber mehr als dem Handteil des Nervus ulnaris der Urodelen.

Dieser innerviert nur die ulnare Hälfte der tiefen Handmuskeln, während der Ramus profundus nervi ulnaris der Säugetiere sämtliche tiefen Handmuskeln innerviert. Die radiale Hälfte der tiefen Handmuskeln wird bei den Urodelen von dem Nervus interosseus innerviert. Aber da der alte Hauptstamm dieses Nerven, wie wir weiter unten sehen werden, bei den Säugetieren nicht bis zu der Hand heranreicht, hat der andere Nerv diese Aufgabe übernehmen müssen.<sup>1)</sup> Dies wird um so leichter geschehen sein, als bei den Urodelen die beiden Nerven in der Hand eine kräftige Anastomose austauschen. Also entspricht der Ramus profundus nervi ulnaris der Säugetiere eigentlich den Handteilen sowohl des Nervus ulnaris als des Nervus interosseus der Urodelen.

Um die Entwicklung des Nervus medianus der Säugetiere zu verstehen, müssen wir die Entwicklung des Ramus medianus verfolgen. Bei den Urodelen entsprang er von dem Nervus ulnaris; bei den Cheloniern dagegen entspringt er von der Teilungsstelle des Nervus brachialis longus inferior. Dieselbe Ursprungsstelle hat er bei *Tupinambis*, *Ameiva* und *Teius*; bei den andern von mir untersuchten Sauriern entspringt er aber von Nervus interosseus. Um die Verhältnisse der Säugetiere zu verstehen, müssen wir uns hier wie oft vorstellen, daß die Entwicklung der Säugetiere und Reptilien von dem Ursprungsstadium der Urodelen anfangs parallel ging. Wenn wir also annehmen, daß bei den Vorfahren der Säugetiere die Veränderung geschehen war, daß der Ramus medianus von dem Nervus interosseus entsprang, wird uns der Ursprung des Nervus medianus mit einem Male klar. Den Hauptstamm des Nervus interosseus finden wir, wie auch McMURRICH (1903a, p. 190) nachgewiesen hat, in den Nervus interosseus internus der Säugetiere. Dieser hat dieselbe Lage im Verhältnis zu dem Pronator profundus (Pronator quadratus) wie der Nervus interosseus der Urodelen. Doch ist dieser Nerv der Säugetiere, da sich der Pronator profundus ungeheuer verkleinert hat, zu einem unbedeutenden Zweig herabgesunken. Der Ramus medianus aber, der ursprünglich von diesem Nerven ausging, hat sich, da die Muskeln, zu denen er ging (Flexor primordialis communis, Flexores accessorii), sich kolossal vergrößerten, zu einem kräftigen Hauptstamm entwickelt und ist der Nervus medianus der Säugetiere. Da die Verhältnisse sich in dem Grad verändert haben, erscheint es jetzt, als ob der Nervus interosseus internus

1) Das entgegengesetzte Verhalten sahen wir bei den Anuren.

(Nervus interosseus der Urodelen) von dem Nervus medianus (Ramus medianus der Urodelen) ausginge, ein Verhalten, das prinzipiell ganz ohne Bedeutung ist. Die Zweige für die Flexores antebrachii et carpi radialis (Pronator teres, Flexor carpi radialis), die früher von dem Hauptstamm entsprangen, entspringen natürlich jetzt vom Nervus medianus.

Daß der Nervus medianus der Säugetiere oberflächlich endigt, ist ganz natürlich, da der Ramus medianus bei den Urodelen und Sauriern auch oberflächlich endigte. Es ist auch natürlich, daß er die Muskeln des Daumenballens, die aus den Flexores breves superficialis stammen, innerviert; wir sahen ja bei den Sauriern, wie der Ramus medianus, wenn er zur Oberfläche gelangte, sich über diesen Muskeln ausbreitete, Zweige zu ihnen abgebend.

Daß der Nervus ulnaris der Säugetiere die Muskeln des Kleinfingerballens inseriert, ist ebenfalls natürlich. Überall innerviert er ja den Abductor digiti V. Wir sahen auch bei den Sauriern, wie von den tief liegenden Handteilen des Nervus ulnaris und Nervus interosseus Zweige zwischen den Fingern zu den Flexores breves superficiales aufstiegen: an der ulnaren Seite der Handsehne steigt ein solcher Muskel auf, der zum Flexor brevis superficialis der oberflächlichsten Lage, der zu dem Finger V geht, zieht. Dieser Zweig sowie der Zweig für den Abductor digiti V hat den Grund gelegt für die Innervation der Muskeln des Kleinfingerballens bei den Säugetieren von dem Nervus ulnaris.

Diese erwähnten Verhältnisse der Saurier klären uns auch darüber auf, warum die Lumbricales der Säugetiere sowohl vom Medianus als vom Ulnaris innerviert werden. Da die Flexores breves superficiales der Saurier eine 3fache Innervation hatten (Ramus medianus, Handteile des Nervus ulnaris und Nervus interosseus), so ist es ganz natürlich, daß sie bei den Säugetieren eine doppelte Innervation haben, vom Nervus medianus, der die Rolle des Ramus medianus übernommen hat, und vom Ramus profundus Nervus ulnaris, der die Handteile der beiden Nerven der Amphibien und Reptilien repräsentiert.

Wenn BROOKS (1886, 1887) bei den Lumbricales sowie beim Flexor brevis pollicis einen Kampf der Nerven um die Endgebiete konstatiert hat, braucht uns dies nicht zu wundern. Wir haben ja in der Tetrapodenserie oft gesehen, daß ein Nerv ein Gebiet von einem andern Nerven übernimmt.

McMURRICH hat (1903a, p. 190) das Verhalten zwischen der

Muskulatur der Säugetiere und Urodelen nach meiner Meinung nicht vollständig richtig aufgefaßt. Der Grund liegt wohl darin, daß er den Ursprung des Ramus medianus vom Nervus interosseus bei einigen Reptilien nicht beobachtet hat. Daher ist er zu der Auffassung gekommen, daß der Ramus medianus der Urodelen und Saurier sich teilweise mit dem Ulnaris und teilweise mit dem Interosseus vereinigt habe, um den Ulnaris und Medianus der Säugetiere zu bilden. Daher erklärt er auch die oberflächliche Lage des Medianus der Säugetiere dadurch, daß der Interosseus (sein Ramus profundus) seine tiefe Lage verlassen haben sollte.

### Streckseite.

Extensor digitorum communis.

#### Urodela.

Extensor digitorum communis.

(Fig. 21.)

HOFFMANN's Humero-digiti II – V dorsalis.

HUMPHRY's Extensor digitorum sublimis.

PERRIN's Extenseur de la main.

EISLER's Extensor digitorum communis.

OSAWA's Extensor digitorum longus.

Dieser ist der oberflächlichste Muskel der Streckseite. Er entspringt vom Epicondylus lateralis humeri.

In der Art der Insertion scheint er bei den verschiedenen Gattungen eine Entwicklung zu zeigen. Die älteste Art ist wahrscheinlich die, die wir bei *Cryptobranchus* (HUMPHRY 1872, OSAWA 1902) und *Menopoma* finden. Bei beiden inseriert der Muskel mit 4 Sehnenbändern an den Endphalangen der Finger; mit diesen Sehnenbändern vereinigen sich die kurzen Extensoren der Finger. Bei *Menopoma* inseriert der Muskel auch mittels kurzer Sehnenzipfel an den Basen der Metacarpalia. (HUMPHRY und OSAWA erwähnen diese letztere Insertionsweise bei *Cryptobranchus* nicht.)

Diese Art der Insertion — an den Endphalangen — hat sich auch bei den Säugetieren erhalten. Bei den Reptilien dagegen hat sich nur die Insertionsweise an den Metacarpalia erhalten; hier hat der Extensor communis jeden Zusammenhang mit den kurzen Extensoren der Finger verloren. Schon bei *Siredon* haben sich die

Verhältnisse geändert. Die langen Sehnen des Extensor communis sind verschwunden. Er hängt noch mit den kurzen Extensoren der 3 ulnaren Finger zusammen, aber viel schwächer als bei den oben erwähnten Formen; mit den Extensoren des Fingers II hat er jeden Zusammenhang verloren. Die Hauptinsertionen sind die an den Metacarpalia III—V.

Bei *Salamandra* und *Triton* hängt der Extensor communis noch etwas mit den Extensores breves der 3 ulnaren Finger zusammen, aber, wie mir scheint, schwächer als bei *Siredon*.

Bei *Menobranchus* scheint mir der Extensor communis nicht mehr mit den Extensores breves verbunden zu sein.

Bei diesen Gattungen sind natürlich die Insertionen an den Metacarpalia III—V die hauptsächlichsten. Bei *Menobranchus* inseriert der Muskel auch an der Ulnarseite des Metacarpale II.

## Anura.

### Extensor digitorum communis.

HOFFMANN's Humero-digiti III, IV, V.

GAUPP's Extensor digitorum communis longus + Caput superius des Abductor indicis longus.

Dieser Muskel ist bei den Anuren bedeutend schwächer als bei den Urodelen. Er hat sich auch in 2 Teile gespalten. Er deutet auf ein Stadium hin, wo die Insertionen an den Metacarpalia noch nicht existierten und wo der Muskel noch eine Verbindung mit den kurzen Extensoren des Fingers II hatte, also etwas wie *Menopoma* und *Cryptobranchus*, wie ihn HUMPHRY und OSAWA beschreiben.

Beide Teile des Muskels entspringen vom Epicondylus lateralis humeri.

Der Teil a ist mit dem Abductor digiti II verschmolzen. Diese beiden Muskeln — sowie ein Teil des Extensor brevis superficialis digiti II, der mit ihrer Sehne verschmilzt — inserieren mit gemeinsamer Sehne an dem Metacarpale II.

Der größere Teil b verschmilzt mit den kurzen Extensoren der Finger III—V.

Die Spaltung ist wohl dadurch zustande gekommen, daß der Abductor digiti II, der in einem primitiven Stadium mit einem Teil des Extensor communis gemeinsam inserierte, seine Lage veränderte und, den Teil a mit sich ziehend, ihn vom übrigen Extensor communis schied.

## Chelonia.

## Extensor digitorum communis.

HOFFMANN's M. humero-digiti I—V dorsalis.

Der Muskel ist hier noch kräftig. Er hat hier jede Verbindung mit den Extensores breves verloren und inseriert mittels kurzer Sehnenzipfel an der Ulnarseite der Basis des Metacarpale I, an beiden Seiten der Basen der Metacarpalia II—IV und an der Radialseite der Basis des Metacarpale V.

## Sauria.

## Extensor digitorum communis.

HOFFMANN's M. humero-metacarpalis medialis s. Extensor digitorum longus.

Dieser Muskel, der schon bei den Anuren relativ schwach war, scheint bei den Sauriern allmählich schwächer zu werden: er hat auch hier jeden Zusammenhang mit den kurzen Extensoren verloren.

Er entspringt vom Epicondylus radialis humeri und ist in seiner proximalen Hälfte mit dem Extensor carpi radialis verwachsen.

Bei den von mir untersuchten Formen hatte der Muskel 3 (bei *Gecko* 4) Köpfe, die je an den Basen der Metacarpalia II, III und IV inserierten. Bei allen inseriert er auch etwas am Ulnare: bisweilen ist diese Insertion ziemlich lose (*Uromastix*).

Bei *Ameiva*, *Teius* und *Tupinambis* hat der Muskel auch eine andere Insertionsart, indem die Sehne des ulnaren Kopfs, nachdem sie sich teilweise an der Basis des Metacarpale IV befestigt hat, sich fortsetzt und bald in 2 Sehnen teilt; diese beiden Sehnen ziehen, die eine an der ulnaren Seite des Fingers IV, die andere an der radialen Seite des Fingers V entlang. Sie verschmelzen bald mit den andern Sehnen, die an diesen Seiten der beiden Finger hinziehen.

Bei *Gecko* haben alle 4 Köpfe diese Insertionsweise, nur daß der radialste Kopf sich nicht an der Basis eines Metacarpale befestigt.

Diese Insertionsweise scheint mir darauf zu deuten, daß die Saurier von Formen abstammen, wo die Köpfe des Extensor communis wie bei Cheloniern und Urodelen an beiden Fingern eines

Interspatiums inserierten. Bei der spätern Entwicklung behielt jeder Kopf zuletzt nur einen Insertionspunkt.

### Crocodilia.

#### Extensor digitorum communis.

HOFFMANN's M. humero-metacarpalis III, IV, V.

Die Reduktion dieses Muskels, die schon bei den Sauriern angefangen hatte, ist hier fortgeschritten. Der Muskel ist hier relativ schwächer und hat jeden Zusammenhang mit Finger IV und fast auch mit dem Finger III verloren.

Er entspringt vom Epicondylus lateralis humeri und inseriert mittels einer kräftigen Sehne am Radiale, mittels einer schwächern Sehne am Metacarpale II und mittels eines schwachen Sehnendrahts am Metacarpale III.

### Säugetiere.

#### Extensor digitorum communis.

Dieser Muskel zeigt nicht bei den Säugetieren wie bei den Sauriern und Crocodiliern eine Tendenz zur Reduktion. Er hat auch hier die ursprüngliche Insertionsweise an den Endphalangen, die wir von *Cryptobranchius* und *Menopoma* her kennen, behalten. Die ursprüngliche Insertion war natürlich an allen 5 Phalangen. Nach DOBSON (1882) findet man oft diese Insertionsweise bei *Erinaceus*. Bei *Echidna* existiert sie auch. Ob *Ornithorhynchus* auch diese Insertionsart hat, kann ich nicht sagen. Die Aponeurose des Extensor communis ist hier so innig mit der Aponeurose des Extensor digitorum profundus (siehe unten) verschmolzen, daß es sich nicht sagen läßt, ob der an dem Finger I inserierende Teil zu diesem oder jenem Muskel zu rechnen sei.<sup>1)</sup>

Ich kann nicht der Auffassung BROOK'S (1889) und EISLER'S (1895a) beistimmen, nach der der Extensor dig. V aus dem Extensor carpi ulnaris stammen sollte. Das Verhalten bei *Echidna* scheint mir

1) YOUNG (1882) gibt an, daß bei *Phascogaleus* der Extensor digitorum communis auch zu dem Finger I gehe. Dies ist aber nicht richtig. Die Sehne, die zu dem Finger I geht, ist eine Sehne des Extensor digitorum profundus (s. unten).

dafür zu sprechen, daß er ein Teil des Extensor digitorum communis ist. Wir müssen also annehmen, daß ursprünglich ein einheitlicher Extensor bestand, aus dem sich allmählich der Extensor dig. V abspaltete. Bei *Echidna* ist er noch nicht selbständig geworden, sondern spaltet sich von dem Extensor communis erst in der Mitte des Unterarms ab. Bei *Centetes* spaltet er sich von diesem etwas mehr proximal ab, aber hängt doch anfangs innig mit ihm zusammen. Eine ähnliche Abspaltung eines Muskels von dem Extensor communis kommt bei den Sciuriden vor (siehe unten).

Bei *Echidna* zeigt der Ex. dig. V auch seinen Zusammenhang mit dem Extensor communis, indem er an der Hand mit seiner Dorsalaponeurose verschmilzt.

Bei *Ornithorhynchus* entspringt der Ex. dig. V allerdings als selbständiger Muskel neben dem Extensor communis. Aber er ist noch sehr schwach und verschmilzt in derselben Weise wie bei *Echidna* mit der Dorsalaponeurose des Ex. dig. communis.

Später entwickelt sich, wie bekannt, der Ex. dig. V zu einem kräftigen selbständigen Muskel.

Bei meinem Exemplar von *Myrmecobius* inserierte er auch am Finger IV.

Bei den Sciuriden<sup>1)</sup> hat sich aus dem tiefern Teil des Ex. dig. communis ein Muskel herausdifferenziert, der, vom Epicondylus medialis entspringend, unter dem Ex. dig. communis hinzieht und dessen kräftige Sehne zu dem Finger III geht, wo sie mit der Extensor communis-Sehne dieses Fingers verschmilzt. Die Sehne geht an der Hand an beiden Seiten in eine Aponeurose aus, die zu den Fingern II, III und IV geht; der Teil der Aponeurose, der zu dem Finger IV geht, ist besonders kräftig. Dieser Muskel entstand wahrscheinlich im Zusammenhang mit der kräftigen Entwicklung der Finger III und IV.

Der von KRAUSE (1868) beim Kaninchen beschriebene Extensor digiti IV proprius ist meiner Auffassung nach nur ein Teil des Extensor digitorum lateralis (Ex. dig. V). Sowohl sein Ursprung vom Epicondylus neben dem Teil dieses Muskels, der zu dem Finger V geht, als seine Insertion macht dies klar. Dieser andere Teil des Ex. dig. lateralis entspringt nicht nur vom Epicondylus, sondern auch von  $\frac{2}{3}$  der Ulna distal vom Epicondylus.

1) Ich habe zu diesem Zweck außer dem *Sciurus vulgaris* auch *Sc. astutus*, *Sc. prurosti*, *Sc. pyrrhopus* und *Sciuropterus volans* zergliedert.

## Extensor antebrachii et carpi radialis.

## Urodela.

## Extensor antebrachii et carpi radialis.

(Fig. 22.)

HOFFMANN's Humero-radialis dorsalis.

HUMPHRY, The radial sector representing the supinator longus and brevis and the extensor carpi radialis.

PERRIN's Élévateur carpien interne + Élévateur du radius.

EISLER's Extensor antebrachii et carpi radialis.

OSAWA's Extensor carpi radialis.

Kräftiger Muskel, der vom Epicondylus lateralis humeri sowie vom distalsten Ende des Humerus entspringt, um am größten Teil des Radius und am Radiale zu inserieren. Bei *Salamandra* und *Siredon* inseriert er auch am Ulnare, Intermedium (Ulnare-Intermedium) und etwas am Carpale II. Bei *Triton* und *Salamandra* zeigt der Muskel eine Tendenz, sich in einen Extensor carpi und einen Extensor antebrachii radialis zu sondern.

## Anura.

## Extensor carpi radialis.

Bei HOFFMANN ein Teil des Humero-antibrachium lateralis superficialis.

GAUPP's Extensor carpi radialis.

Dieser Muskel hat sich hier in 2 Teile gespalten. Sie entspringen:

a) vom mittlern Teil des Humerus.

b) vom Epicondylus lateralis humeri.

Sie inserieren mit gemeinsamer Sehne am distalen Ende des Unterarms und am Carpus.

Bei *Discoglossus* hängen die beiden Teile intimer zusammen.

## Extensor antebrachii radialis.

Bei HOFFMANN ein Teil des Humero-antibrachium lateralis superficialis + Humero antibrachium lateralis profundus.

GAUPP's Flexor antibrachii lateralis superficialis + Flexor antibrachii lateralis profundus.

Dieser Muskel hat hier wie später bei den Reptilien eine größere Bedeutung gewonnen. Er hat sich hier in 3 Teile geteilt. Sie entspringen:

- a) vom mittlern Teil des Humerus,
- b) vom Humerus ganz proximal vom Epicondylus lateralis,
- c) vom Epicondylus lateralis.

Sie inserieren nebeneinander an den distalen  $\frac{3}{4}$  des Vorderarms. Bei *Discoglossus* habe ich den Teil a nicht finden können. Die Teile b und c sind bei dieser Form nicht so scharf voneinander getrennt.

### Chelonia.

#### Extensor antebrachii et carpi radialis.

(Fig. 23.)

HOFFMANN'S M. humero-radialis longus dorsalis + M. humero-carpi-metacarpalis I + M. humero-radialis brevis dorsalis + M. humero-radialis dorsalis.

Der Muskel besteht aus 4 Teilen. Bei *Sternothaerus* verhalten sie sich folgendermaßen: a ist ein schmaler Muskel, der vom Epicondylus radialis entspringt, um am Radio-centrale, Carpale I und Metacarpale I zu inserieren. b liegt am meisten ulnar; er entspringt vom Epicondylus radialis, um am ganzen Radius zu inserieren. Er ist ein kräftiger Muskel. c liegt zwischen den Teilen b und d; er ist schmaler. Er entspringt vom Epicondylus lateralis und dem distalen Ende des Humerus, um am ganzen Radius, am radialen Sesamknochen und etwas am Metacarpale I zu inserieren. d liegt am meisten radial; er ist wieder ein kräftiger Muskel. Er entspringt vom distalen Teil des Humerus, um am ganzen Radius zu inserieren. Er ist etwas mit dem Teil c verwachsen.

Bei *Emys* besteht der Muskel ebenfalls aus 4 Teilen. a ist ein schmaler Muskel, der vom Epicondylus radialis entspringt, um mit dem Teil c vereinigt am radialen Sesamknochen und Metacarpale I zu inserieren. Die übrigen Teile sind alle kräftig. b liegt am meisten ulnar; er entspringt vom Epicondylus radialis, um am ganzen Radius zu inserieren. c liegt zwischen den Teilen b und d; er entspringt vom Epicondylus radialis und dem distalen Ende des Humerus, um am ganzen Radius und mit dem Teil a vereinigt am radialen Sesamknochen und Metacarpale I zu inserieren. d liegt am meisten radial;

er entspringt vom distalen Teil des Humerus, um am ganzen Radius zu inserieren. Er ist etwas mit dem Teil c verwachsen.

### Sauria.

#### Extensor carpi radialis.

(Fig. 24.)

HOFFMANN's M. humero-carpalis s. Extensor carpi radialis.

Einen selbständigen Extensor carpi radialis habe ich nur bei *Varanus*, *Mabuia* und *Lacerta* gefunden. Es ist ein schmaler Muskel, der in dem einen Teile des Extensor antebrachii radialis eingebettet liegt. Er entspringt vom Epicondylus lateralis und inseriert am Radiale.

#### Extensor antebrachii radialis.

HOFFMANN's M. humero-radialis s. Supinator.

Dieser Muskel besteht hier aus 2 Teilen, die meistens mehr oder weniger verwachsen sind, was ja ganz natürlich ist, da sie aus einem einheitlichen Muskel stammen. Bei *Varanus* und *Uromastix* finden wir nur einen Muskel, aber von der Größe und Ausdehnung beider Muskeln. Der ulnare Teil a entspringt vom Epicondylus lateralis, der radiale neben dem vorigen, vom distalen Ende des Humerus. Sie inserieren beide an dem ganzen Radius. Der Muskel b ist bei *Iguana* und *Zonurus* mit dem Flexor antebrachii radialis verwachsen.

### Crocodilia.

#### Extensor carpi radialis.

(Fig. 25.)

HOFFMANN's M. humero-carpali radialis.

Entspringt vom Epicondylus lateralis, um am Radiale zu inserieren.

#### Extensor antebrachii radialis.

(Fig. 25.)

HOFFMANN's M. humero-radialis longus + M. humero-radialis brevis.

Der Muskel ist hier auch in 2 Teile geteilt. Der ulnare Teil a entspringt vom Epicondylus lateralis und inseriert an etwas mehr

als der proximalen Hälfte des Radius. Der radiale Teil b entspringt vom distalen Ende des Humerus und inseriert am ganzen Radius. Der letztere ist mit dem Flexor antebrachii radialis verwachsen.

### Säugetiere.

#### Extensor antebrachii et carpi radialis.

Bei den höher stehenden Säugetieren hat sich dieser, bei den Urodelen einheitliche Muskel, in 4 Muskeln gespalten. Dies ist ja ganz natürlich, da er, wie wir sahen, sich bei den Anuren und Reptilien bedeutend entwickelt und gespalten hatte. Aber im Gegensatz zu diesen Tieren ist der Teil, der ursprünglich am Radius inserierte, bei allen Säugetieren einfach und bei fast allen zu einem unbedeutenden Muskel herabgesunken, dem Supinator brevis. Der Teil dagegen, der bei den niedern Tieren am Carpus inserierte, hat sich bei den Säugetieren kolossal entwickelt und bei den höhern Säugetieren in 3 Muskeln geteilt: Supinator longus, Extensor carpi radialis longus und Extensor carpi radialis brevis.

Bei den Monotremen ist schon die Entwicklung so weit vorgeschritten, daß der ursprüngliche Extensor carpi radialis-Teil sich in 2 Muskeln gespalten hat, die dicht aneinander gedrückt liegen. Diese Muskeln sind der Supinator longus sowie ein Muskel, der die beiden Extensores carpi radiales longus et brevis der Säugetiere in sich faßt. Der Supinator longus inseriert bei *Ornithorhynchus* sowie *Echidna* am Naviculare-Lunatum. Der ungeteilte Extensor carpi radialis bei *Echidna* am Metacarpale III, bei *Ornithorhynchus* am Multangulum minus, Capitatium und den Metacarpalia II, III und IV.

Gehen wir jetzt zu den Beuteltieren über, so finden wir hier einen Supinator longus, der bei allen von mir zergliederten Beuteltieren am Carpus inseriert.<sup>1)</sup> Nach LECHE (in: BRONN) inseriert er bei *Myrmecobius*, *Dasyurus*, *Phascologale*, *Cuscus*, *Halmaturus* und *Phascolarctus* am Scaphoideum. Den bei den Monotremen einfachen Extensor carpi radialis finden wir bei *Sarcophilus* und *Aepyprymnus* wieder. Bei den übrigen Säugetieren hat sich dieser Muskel mehr oder weniger in 2 Muskeln (Extensor carpi radialis longus, Extensor carpi radialis brevis) gespalten. Bei den von mir untersuchten Beuteltieren mit Ausnahme der beiden oben erwähnten war allerdings diese Teilung voll-

1) Bei *Didelphys* vielleicht auch etwas am Distalende des Radius.

endet. Dagegen finden wir bei andern Säugetieren Zwischenstadien: z. B. bei den Insectivoren ist der muskulöse Teil zum größten Teil einheitlich, geht aber in 2 Sehnen aus. Bei der von mir zergliederten *Procaria*<sup>1)</sup> bestand ein eigentümliches Verhalten, indem sich der Muskel in seinem distalen Drittel in 2 Teile spaltet, von denen der radiale am Metacarpale II inseriert; etwas weiter distal spaltet sich der ulnare Teil in 2 Teile, von denen der eine am Metacarpale II, der andere am Metacarpale III inseriert.

Bei *Herpestes*, wo der *Supinator longus* am Distalende des Radius inseriert, wird er an seiner Insertionsstelle von der Sehne des *Abductor metacarpi II* durchbohrt.

Der Muskel, der den *Extensor antebrachii radialis*-Teil repräsentiert, der *Supinator brevis*, ist bei *Echidna* besonders groß und inseriert fast am ganzen Radius, hierdurch sehr an die Verhältnisse der Urodelen erinnernd, wo dieser Teil ja mit dem am Carpus inserierenden Teil zusammenhing. Schon bei *Ornithorhynchus* hat er sich aber verkleinert, ist nicht so kräftig und inseriert nur an etwas mehr als der proximalen Hälfte des Radius.

Bei den übrigen von mir zergliederten Formen inserierte er bei *Hystrix* fast an  $\frac{2}{3}$  des Radius, bei *Mus* an etwas mehr als der Hälfte des Radius, bei *Erinaceus*, *Centetes*, *Herpestes*, *Paradoxurus*, *Felis lynx*, *Sciurus* und *Cynomys* an der Hälfte des Radius, bei *Lemur* und *Tarsius* kaum an der Hälfte und bei *Didelphys*, *Pascolarctus*, *Macropus*, *Aepyprymmus* und *Trichosurus* ungefähr an dem proximalen Drittel des Radius. Bei *Petaurus* und *Sarcophilus* ist er klein; beim Kaninchen wird er vermißt.

Bei dem von mir zergliederten *Trichosurus* existierte an beiden Armen ein eigentümliches Verhalten, indem ein Teil des *Supinator brevis* in den *Extensor carpi radialis brevis* übergeht.

Der Muskel bei *Echidna*, den WESTLING (1889) als *Supinator longus* beschrieben hat, ist nach meiner Auffassung nur ein Teil des *Brachialis internus*. Sein Ursprung liegt in derselben Linie wie der Ursprung dieses Muskels und proximal von ihm. Der *Brachialis internus* ist nach LECHE (in: BRONN) auch an einigen andern Tieren doppelt. Daß der eine Teil an der Ulna und der andere am Radius inseriert, spricht auch nicht dagegen, daß beide Muskeln Teile des *Brachialis internus* seien. Nach LECHE (in: BRONN) inseriert dieser

1) Wie MURIE u. MIVART (1865) habe ich einen äußerst schwachen *Supinator longus* bei *Procaria* gefunden.

Muskel zuweilen an Ulna sowie Radius: übrigens ist seine Insertionsart schwankend, da er an Ulna oder Radius inserieren kann (LECHE). Bei *Echidna* inseriert auch der Biceps an Ulna und Radius.

Ich kann nicht der Auffassung EISLER'S (1895a) beistimmen, nach der der Supinator longus (Brachio-radialis) aus dem Extensor antebrachii radialis-Teil der Urodelen stammen soll. Seine distale Insertionsweise bei den tiefer stehenden Säugetieren sowie seine oberflächliche radiale Lage scheinen mir genügend zu beweisen, daß er nicht aus dem oben erwähnten Teil stammt.

Extensor antebrachii et carpi ulnaris.

### Urodela.

Extensor antebrachii et carpi ulnaris.

(Fig. 22.)

HOFFMANN'S Humero-ulnaris dorsalis.

HUMPHRY'S Extensor carpi ulnaris.

PERRIN'S Élévateur cubito-carpien.

EISLER'S Extensor antebrachii et carpi ulnaris.

OSAWA'S Extensor carpi ulnaris.

Entspringt vom Epicondylus lateralis humeri, um am größten Teil der Ulna und am Ulnare (Ulnare-Intermedium) zu inserieren. Am kräftigsten ist dieser Muskel bei *Menobranchus*. Bei *Triton* und *Salamandra* zeigt er eine Tendenz, sich in einen Extensor carpi und einen Extensor antebrachii ulnaris zu scheiden.

### Anura.

Extensor carpi ulnaris.

HOFFMANN'S Humero-ulnare et carpale 5—3.

GAUPP'S Extensor carpi ulnaris.

Entspringt vom Epicondylus lateralis humeri, um an der Ulnarseite des Carpus zu inserieren.

Extensor antebrachii ulnaris.

HOFFMANN'S Humero-antibrachium-lateralis.

GAUPP'S M. epicondylo-cubitalis.

Entspringt vom Epicondylus lateralis humeri, um an der Ulnar-seite des ganzen Vorderraums zu inserieren. Er ist in seiner ganzen Länge mit dem Flexor antebrachii ulnaris verwachsen. ECKER hat diese beiden Muskeln zusammen als Mm. anconei beschrieben.

### Chelonia.

#### Extensor antebrachii et carpi ulnaris.

(Fig. 23.)

HOFFMANN's M. ulna-carpo-ulnaris.

Entspringt vom Epicondylus lateralis humeri und nimmt eine Verstärkung auf, die vom distalen Teil der Ulna kommt. Bei *Emys* inseriert er am größten Teile der Ulna, am Ulnare, Accessorium und Metacarpale V. bei *Sternothaerus* am proximalen Teil der Ulna. an Accessorium und Ulnare.

### Sauria.

#### Extensor carpi ulnaris.

(Fig. 24.)

HOFFMANN's M. epicondylo-metacarpalis ulnaris s. Extensor carpi ulnaris.

Der Muskel entspringt vom Epicondylus lateralis humeri; er inseriert im allgemeinen am Ulnare, Accessorium und Metacarpale V. Bei *Iguana*, *Ameiva*, *Uromastrix* und *Varanus* ist er mit dem Flexor carpi ulnaris verwachsen.

Einen Extensor antebrachii ulnaris habe ich bei den Sauriern nicht gefunden.

### Crocodilia.

#### Extensor antebrachii ulnaris.

(Fig. 25.)

HOFFMANN's M. humero-carpi ulnaris.

Entspringt vom Epicondylus lateralis humeri, um an der ganzen Ulna zu inserieren. Einen Extensor carpi ulnaris habe ich bei den Crocodiliern nicht gefunden.

### Säugetiere.

#### Extensor antebrachii et carpi ulnaris.

Der Extensor carpi ulnaris der Säugetiere entspricht unzweideutig dem Teil des gemeinsamen Muskels der Urodelen, der am Carpus inseriert. Bei meinem Exemplar von *Myrmecobius* war dieser Muskel fast vollständig in 2 Bänche gespalten.

Schon BROOKS (1889) hält den Anconaeus IV für einen Extensor antebrachii ulnaris. Bei den Monotremen sowie bei *Trichosurus*, *Petaurus*, *Phascolarctus* zeigte er deutlich durch seine relativ kräftige Entwicklung sowie seine Lage am Unterarm, daß er diesen Muskel repräsentiert. Ob der Anconaeus IV aber nur der Ext. antebrachii ulnaris ist oder ob er auch mit einem Teil des Triceps verwachsen ist — was seine bei vielen Säugetieren proximal weit ausgestreckte Ursprungsstelle vermuten lassen kann — darüber will ich mich nicht äußern.

Abductor metacarpi I (II).

Extensores breves digitorum superficiales et profundi.

### Urodela.

Abductor metacarpi II und Extensor brevis digiti II.  
(Fig. 22.)

HOFFMANN's Ulnari-phalanx II dorsalis.

HUMPHRY's Supinator manus.

PERRIN's Court adducteur du premier métacarpien + Court adducteur du premier doigt.

EISLER's Abductor metacarpi II + Extensor dig. II brevis superficialis.

OSAWA's Abductor digiti secundi + Extensor brevis digiti II.

Es scheint mir, daß diese Muskelgruppe (Abductor metacarpi II + Extensor breves digitorum) ursprünglich aus 4 (oder 5) Muskeln bestanden hat, die von der Gegend des Carpus zu den Endphalangen der Finger zogen. Als nachher, durch veränderte Bewegungsweise, die Notwendigkeit der Pronation und Supination entstand, entwickelte sich aus dem radialsten dieser Muskeln ein Abductor digiti II (I). Daß sich dieser Prozeß mehr als einmal vollzogen hat, wird uns klar,

wenn wir einen Abductor sowohl bei den 4fingerigen Amphibien als bei den 5fingerigen Reptilien und Säugetieren finden.

Bei den meisten Urodolen ist dieser Prozeß noch nicht abgeschlossen, indem der gemeinsame Muskel, aus dem sich der Abductor sowie der Extensor brevis dig. II entwickeln, noch einheitlich ist und sowohl an der Radialseite des Carpus und der Basis des Metacarpale II als an der Endphalanx des Fingers II inseriert. Bei *Menobanchus* dagegen ist der Prozeß schon vollendet, und der Abductor ist von dem Extensor dig. II vollständig geschieden.

Der gemeinsame Muskel entspringt bei *Siredon* von den distalen Enden der Ulna und des Radius sowie vom Intermedium und Centrale. Er inseriert an der Radialseite des Carpus, an der Basis des Metacarpale II und an der Endphalanx des Fingers II.

Bei *Salamandra* und *Triton* (bei *Triton* ist dieser Muskel weniger kräftig als bei den andern Urodelen) entspringt er vom Ulnare-Intermedium und vom Centrale. Er inseriert wie bei *Siredon*.

Bei *Menopoma* entspringt er vom distalen Teil der Ulna und vom Centrale. Er inseriert wie bei *Siredon*, aber vereinigt sich auch mit der Endsehne des Extensor communis für den Finger II.

Bei *Menobanchus* existieren, wie erwähnt, 2 Muskeln. Der Abductor inseriert an der Radialseite des Carpus, an der Basis des Metacarpale II und mittels einer schmalen Sehne an der Endphalanx des Fingers II. Diese Sehne liegt an der radialen Seite des Fingers. Der andere Muskel ist vollständig den Extensores breves ähnlich; er entspringt vom Centrale und Carpale III und inseriert an der Endphalanx des Fingers II.

Bei den höher stehenden Formen entwickelt sich der Muskel in etwas verschiedener Weise, indem der Abductor nur an der Basis des Metacarpale inseriert.

### Extensores breves digitorum.

(Fig. 22.)

HOFFMANN's Carpo-phalangei.

HUMPHRY's Extensor digitorum brevis s. profundus.

PERRIN's Courts extenseurs des doigts.

EISLER's Extensor brevis superficialis dig. + Extensor brevis profundus dig.

OSAWA's Extensores digitorum breves III—V.

Diese Muskeln sind deutlich in 2 Lagen geschieden, die *Ext. brev. dig. superficialis* und *profundi*. Die oberflächliche Lage entspringt vom Ulnare, Intermedium (Ulnare-Intermedium) und Centrale (bei *Siredon* auch vom Ende der Ulna, bei *Menopoma* nur vom Ende der Ulna). Die tiefere Lage entspringt fast nur von den *Carpalia*. Der oberflächliche und der tiefe Muskel für jeden Finger verschmelzen bald miteinander sowie mit einem schwachen Teil des *Extensor communis* (mit Ausnahme von *Menobranchus*). Bei *Menopoma* sind jedoch, wie erwähnt, die Sehnen des *Extensor communis* kräftig. Ich lasse hier eine genauere Beschreibung dieser Muskeln folgen, wo ich wegen deren innigem Zusammenhang die beiden Muskeln jedes Fingers gemeinsam beschreibe.

*Siredon*. 1. vom Intermedium, Centrale und Carpale III zur Endphalanx des Fingers III; 2. vom Intermedium, Centrale und den *Carpalia* IV und V zur Endphalanx des Fingers IV; 3. vom distalsten Ende der Ulna. vom Intermedium und Ulnare zur Endphalanx des Fingers V.

*Salamandra* und *Triton*. 1. vom Ulnare-Intermedium, Centrale und *Carpalia* III zur Endphalanx des Fingers III; 2. vom Ulnare-Intermedium, Centrale und den *Carpalia* IV und V zur Endphalanx des Fingers III; 3. vom Ulnare-Intermedium und Carpale V zur Endphalanx des Fingers V.

*Menobranchus*. 1. vom Centrale und Carpale III zur Endphalanx des Fingers III; 2. vom Carpale IV—V zur Endphalanx des Fingers IV; 3. vom Ulnare-Intermedium und Carpale IV—V zur Endphalanx des Fingers V.

*Menopoma*. Die oberflächliche Lage der *Extensores breves* entspringt von dem Distalende der Ulna. Sie inseriert mit den Sehnen des *Extensor communis* und mit den *Extensores breves profundi* verschmolzen an den Endphalangen der Finger.

Die tiefe *Extensor brevis*-Lage besteht aus 2 Teilen. a entspringt vom Intermedium, um mit den erwähnten Muskeln verschmolzen an den Endphalangen der Finger IV und V zu inserieren. b entspringt vom Centrale und etwas vom Carpale II, um mit den erwähnten Muskeln verschmolzen an den Endphalangen der Finger II,<sup>1)</sup> III und IV zu inserieren. Der Muskel der Lage b, der zu dem Finger IV

1) Die Muskulatur des Fingers II ist also bei *Menopoma* reicher gegliedert und anders ausgebildet als bei den andern Urodelen mit Ausnahme von *Menobranchus*.

zieht, liegt unter dem Muskel der Lage a, der zu demselben Finger zieht; diese beiden Muskeln sind also in ihren distalen Teilen verschmolzen.

## Anura.

### Abductor digiti II.

HOFFMANN's Antibrachio-metacarpum II + Carpali-radiali-metacarpum II.

Caput inferius und Caput breve von GAUPP's Abductor indicis longus + Abductor indicis dorsalis.

Um den Abductor digiti II der Anuren zu verstehen, müssen wir uns vorstellen, daß er sich aus Verhältnissen entwickelt habe, die denen von *Cryptobranchus* und *Menopoma* ähnlich waren. Hier existierte noch eine Sehne des Extensor communis für den Finger II; mit dieser Sehne war der Abductor verbunden, obgleich er auch an der radialen Seite des Carpus inserierte. Bei den Urodelen sahen wir, wie der Teil des Extensor communis für den Finger II später verschwand; hier hat sich dieser Teil dagegen erhalten, aber durch den Zug des Abductors sich von dem übrigen Extensor communis abgespalten. Jetzt verschmilzt dieser Teil des Extensor communis mit dem Abductor.

Der ursprüngliche Abductor digiti II entspringt von dem größten Teil des Vorderarms sowie etwas vom Carpus. Dieser vom Carpus entspringende Teil hängt ziemlich innig zusammen mit dem Extensor brevis superficialis digiti II und zeigt dadurch, daß bei den Vorfahren der Anuren der Abductor mit dem Extensor brevis digiti II zusammen nur ein Muskel war wie z. B. noch bei *Siredon*.

Ein kurzer Muskel, der vom Carpus zum Metacarpale II zieht (GAUPP's Abductor indicis brevis dorsalis), hat sich wahrscheinlich aus dem Abductor abgespalten.

### Extensores digitorum breves superficiales et profundi.

HOFFMANN's Antibrachio-carpo-phalanx I dig. II. Carpo-phalanx II dig. II. Carpali-radiali metacarpum II. Radiali-centrali phalanx III dig. III. Ulnari phalanx III dig. IV. Metacarpo-phalanx I dig. V. Carpo-digiti III, IV, V.

GAUPP's Extensor indicis brevis superius. Extensor indicis brevis medius. Extensores indicis breves profundi. Ext. brev. sup. dig. III—V. Ext. brev. medii III, IV. Ext. brev. profundi dig. III—V.

Wir finden hier die beiden Lagen der Urodelen wieder. Die oberflächliche Lage, die den *Extensores breves superficiales* und *medii* von GAUPP entspricht, entspringt vom Carpus, die tiefe Lage, die den *Extensores breves profundi* von GAUPP entspricht, ist hier distalwärts gewandert und entspringt je von den Metacarpalia II, III und IV und V, IV und V<sup>1)</sup>; bei *Discoglossus* entspringt wahrscheinlich die dritte nur von den Metacarpalia III und IV.

In den Muskeln beider Lagen zeigt sich eine Tendenz zur Zweiteilung der Muskeln sowohl aus der oberflächlichen als der tiefen Lage. Durch Abspaltung aus den *Extensores breves superficiales* ist also die Lage zustande gekommen, die GAUPP *Extensores breves medii* nennt. Die Muskeln für jeden Finger laufen in eine Endsehne aus, die aus 2 kräftigen durch Bindegewebe vereinigten Sehnenstreifen bestehen. Diese Teilung der Sehne korrespondiert im ganzen mit der Zweiteilung der Muskellagen. Diese Doppelsehnen haben sich natürlich aus den einfachen Sehnen der Urodelen entwickelt.

Bei *Discoglossus* ist auch die Zweiteilung dieser Muskeln weniger ausgeprägt.

### Chelonia.

#### Abductor digiti I.

(Fig. 23.)

HOFFMANN's M. ulna-carpo-radialis.

Da die Schildkröten 5 Finger haben, ist deren Abductor wahrscheinlich nicht derselbe Muskel wie der Abductor der Amphibien. Da er aber dieselbe Rolle spielt, habe ich ihn unter demselben Namen beschrieben. Man kann auch mit größter Bestimmtheit annehmen, daß er sich in derselben Weise wie der Abductor der Amphibien, d. i. aus dem radialsten der kurzen Extensoren der Finger, entwickelt habe. Hier hat er sich aber vollständig von dem Extensor brevis emanzipiert. Er entspringt von der größeren (distalen) Hälfte der Ulna, um an der Basis des Metacarpale I zu inserieren.

1) In Beziehung auf die Ursprungspunkte des Extensor brevis profundus für den Finger V bin ich zu etwas andern Resultaten als GAUPP gekommen.

### Chelonia.

#### Extensores digitorum breves superficiales et profundi.

(Fig. 23.)

HOFFMANN's Extensor pollicis brevis superficialis et profundus +  
M. carpal-digiti I—V dorsalis.

Bei *Emys* finden wir die oberflächliche sowie die tiefe Lage der kurzen Extensoren wieder. Die oberflächliche Lage besteht aus 5 Muskeln, die von dem distalen Ende der Ulna und vom Intermedium (der radialste nur vom Ende der Ulna) entspringen.

Die Muskeln der tiefen Lage entspringen: 1. vom Radio-centrale, Carpale I, Metacarpale I und der 1. Phalanx des Fingers I; 2. vom Radio-centrale, Carpale II, Metacarpale II und der 1. Phalanx des Fingers II; 3. vom Radio-centrale, Carpale III, Metacarpale III und der 1. Phalanx des Fingers III; 4. vom Radio-centrale, Carpale IV—V, Metacarpale IV und der 1. Phalanx des Fingers IV; 5. vom Ulnare, Carpale IV—V, Metacarpale V und der 1. Phalanx des Fingers V.

Die Extensoren beider Lagen für jeden Finger verschmelzen und inserieren gemeinsam an der Endphalanx.

Bei *Chrysemys* verhalten sich die Extensores breves ungefähr in derselben Weise.<sup>1)</sup>

Bei *Sternothaerus* sind die Extensores breves superficiales reduziert; von ihnen bestehen nur die Muskeln für den Finger I und V. Der erste entspringt vom Radio-centrale, der andere vom Ende der Ulna und Ulnare. Die Extensores breves profundi entspringen hier etwas mehr distal als bei *Emys*: 1. vom Carpale I und Metacarpale I; 2. von den Carpalia I und II und Metacarpale II; 3. vom Carpale III—V und Metacarpale III; 4. vom Carpale III—V und Metacarpale IV; 5. vom Carpale III—V und Metacarpale V. Die Insertion ist wie bei *Emys*. Ob die Extensores breves profundi auch bei *Sternothaerus* von den 1. Phalangen der Finger entspringen, habe ich nicht mit Sicherheit konstatieren können.

1) Für einzelne Muskelgruppen habe ich auch *Chrysemys sp.* und *Testudo graeca* untersucht.

## Sauria.

## Abductor digiti I.

(Fig. 24.)

HOFFMANN's M. ulno-metacarpalis I.

Er entspringt von etwas weniger als der distalen Hälfte der Ulna, um an der Basis des Metacarpale I zu inserieren.

## Extensores breves digitorum superficiales.

(Fig. 24.)<sup>1)</sup>

Wir finden bei den Sauriern einen so ausgesprochenen Unterschied zwischen den beiden Lagen der Extensores breves digitorum, daß man am besten jede Lage einzeln behandelt.

Diese oberflächliche Lage entspringt im allgemeinen vom Ulnare. Die Muskeln verschmelzen bald mit den Extensores breves profundi, um mit diesen gemeinsam an den Endphalangen zu inserieren. Bei *Zonurus* und *Iguana* entspringt der Muskel für den Finger I auch vom Distalende der Ulna. Bei *Uromastix* ist der Muskel für den Finger V bedeutend größer als die andern.

Bei *Varanus* liegt neben dem Abductor ein kleiner Muskel, der vom Distalende der Ulna und vom Ulnare entspringt, um an Metacarpale I zu inserieren. Der Muskel für den Finger V entspringt bei *Varanus* auch vom Distalende der Ulna.

## Extensores breves digitorum profundi.

Es ist mir nicht klar, ob HOFFMANN die Muskeln dieser Lage zu den vorigen oder zu den Interossei dorsales rechnet.

Diese Lage besteht aus 5 Muskeln, die mit den Muskeln der vorigen Lage verschmelzen und mit diesen gemeinsam an den Endphalangen inserieren.

Sie entspringen

1. vom Metacarpale I;
2. von den Metacarpalia I und II;
3. von den Metacarpalia II und III;

1) Diese Muskeln sind in dieser Zeichnung nicht so gut geraten; sie sind in der Fig. 29 deutlicher.

4. von den Metacarpalia III und IV;

5. von den Metacarpalia IV und V.

Bei *Iguana* entspringt der I. auch etwas vom Radiale. Bei *Varanus* entspringt er etwas vom Carpale I. Bei *Uromastix* entspringen die Muskeln für I und II auch etwas vom Carpale I; die Muskeln für die andern Finger entspringen auch etwas vom Carpale IV.

### Crocodilia.

#### Abductor digiti I.

(Fig. 25.)

HOFFMANN's M. ulno-carpi-radialis.

Dieser Muskel hat hier einen Teil seines Ursprungs auf den Radius verlegt. Er entspringt fast von der ganzen Ulna sowie von dem größern, distalen Teil des Radius. Er inseriert am Radiale. Bei seiner Insertion wird er von dem Strecknerven durchbohrt.

Durch seinen Ursprung von Ulna und Radius macht er mehr oder weniger den Eindruck eines zweiköpfigen Muskels.

#### Extensores breves digitorum.

(Fig. 25.)

HOFFMANN's M. carpo-phalangei.

Da mein Exemplar von *Crocodylus* nicht sehr groß war und das Verhalten dieser Muskeln ziemlich verwickelt ist, ist es möglich, daß sich in die Beschreibung dieser Muskeln kleinere Fehler eingeschlichen haben.

Die beiden Lagen hängen hier inniger zusammen als bei den schon beschriebenen Formen. Die Teile, die vom Carpus und von der Ulna entspringen, entsprechen wohl der oberflächlichen Lage, sowie die Teile, die von den Metacarpalia entspringen, der tiefen Lage. Doch kann man hier nicht die beiden Lagen einzeln beschreiben.

Ein Muskel, der vom Radiale und Metacarpale I entspringt, inseriert etwas am Metacarpale I sowie mittels einer dünnen und breiten Sehne an den Phalangen des Fingers I.

Ein Muskel, der vom Radiale und Metacarpale I entspringt,

inseriert mittels einer ähnlichen Sehne an den Phalangen des Fingers II.

Ein Muskel, der vom Radiale und Metacarpale II entspringt, inseriert in derselben Weise an den Phalangen des Fingers III. Ein Muskel geht vom distalen Ende der Ulna zu den Metacarpalia III und IV. Ein Muskel geht vom Metacarpale III in der beschriebenen Art zu den Phalangen des Fingers IV. Ein Muskel geht vom distalen Ende der Ulna zum Metacarpale V und wahrscheinlich zu den Phalangen des Fingers V.

### Säugetiere.

#### Abductor digiti I.

Bei den Säugetieren finden wir einen wohl ausgebildeten Abductor (Abductor pollicis longus). Er ist hier relativ viel kräftiger als bei den andern Gruppen und hat seinen Ursprung proximalwärts höher hinauf verlegt. Der Extensor pollicis brevis ist, wie GEGENBAUR (1895, p. 431) hervorgehoben hat, ein Teil dieses Muskels, der selbständig geworden ist. Ähnliche Spaltungen finden wir auch an andern Stellen: so hat der Abductor von *Trichosurus* 2 Sehnen, und der Abductor von *Petaurus* hat sich sogar in 3 Teile gespalten.

### Säugetiere.

#### Extensores breves digitorum.

Die tiefe Lage der kurzen Extensoren scheint bei den Säugetieren verschwunden zu sein. Dagegen finden wir einen Muskel (Extensor indicis proprius s. Extensor dig. profundus), der bei einigen primitiven Formen in sich fast alle Elemente der Extensores breves superficiales hält. Die Muskeln dieser Lagen haben sich also zu einem Muskel vereinigt, der wie der Abductor proximalwärts gewandert ist. Daß dieser Muskel zu derselben Lage gehört wie der Abductor, sieht man deutlich daraus, daß er immer neben diesem von der Ulna entspringt.

Bei *Ornithorhynchus* und *Echidna* treffen wir die ursprünglichsten Verhältnisse (Fig. 26). Hier ist der Muskel sehr kräftig und läuft in eine Sehne aus, die am Carpus in eine Aponeurose übergeht, die weiter distal mit der Aponeurose des Extensor communis

verschmilzt. WESTLING (1889) hat diesen Muskel bei *Echidna* als einen zweiten Kopf des *Extensor communis* beschrieben. Bei *Ornithorhynchus* verhält er sich in derselben Weise; doch liegt hier diese Aponeurose etwas mehr radial als bei *Echidna* und ist intimer mit der Aponeurose des *Ex. dig. comm.* verschmolzen.

Bei *Sarcophilus* ist der Muskel schwächer. Er teilt sich hier schon am Unterarm in 3 Sehnen, die am Carpus sich miteinander verbinden und zu den Fingern I—IV gehen.

Bei *Tarsius* finden wir ebenfalls primitive Verhältnisse. Hier ist allerdings ein Teil des Muskels selbständig geworden und geht zu den Fingern I und II; der Hauptteil des Muskels bildet an der Hand eine Aponeurose, die sich an den Fingern II—IV befestigt.

Bei *Phascolarctus* teilt sich der Muskel in 2 Teile, von denen der eine sich bald in 2 Teile spaltet, deren Sehnen jedoch an der Hand verschmelzen und zu den Fingern I und II gehen; der andere Teil inseriert am Finger III und etwas am Finger IV.

Bei *Petaurus* geht ein Muskel zu den Fingern I und II; der andere Muskel ist klein und geht bald in eine lange Sehne über; die Sehne läßt auf der Hand eine Aponeurose entstehen, die zu den Fingern II—IV geht.

Nach MACCORMICK (1886) geht er auch bei *Dasyurus* zum Finger IV.

Nach PARSONS (1899) ging er bei *Orycteropus* in 2 Fällen von 3 zu den Fingern II—IV.

Man kann verfolgen, wie der Muskel allmählich reduziert wird. Bei mehreren Säugetieren geht er zu den Fingern I—III, bei andern nur zu den Fingern I und II oder nur zu dem Finger II. Bei andern, wie bei *Procavia*, ist er total verschwunden.

Die Sehnen des Muskels zerlegen allmählich den Muskelbauch in eine entsprechende Anzahl selbständiger Muskelbäuche. Wir haben z. B. bei *Paraloxurus* 2 solche Muskeln, bei *Lemur* 3.

Das ursprüngliche Verhalten der Sehnen, wenn sie sich aus der Aponeurose gelöst haben und selbständig endigen, scheint das zu sein, daß sie je an 2 Fingern inserieren. Wir sehen dies z. B. bei *Centetes* oder *Lepus*, wo wir nur noch einen solchen Muskel finden, der an den Fingern I und II inseriert. Der *Extensor pollicis longus* und der *Extensor indicis longus* des Menschen scheinen mir ursprünglich Teile eines solchen Muskels gewesen zu sein, die sich allmählich mit den vergrößerten Leistungen der Finger voneinander spalteten.

## Die Innervation der Streckmuskeln.

## Urodela.

(Fig. 27.)

Bei *Siredon* und *Amblystoma* dringt ein von dem Oberarm kommender Nerv (HOFFMANN'S N. radialis profundus, HUMPHRY'S Musculo-spiral or Radial nerve) unter dem Extensor antebrachii et carpi radialis in die Muskulatur des Unterarms hinein. Zwischen diesem Muskel und dem Extensor antebrachii et carpi ulnaris liegend vereinigt sich der Nervus radialis in verschiedener Weise mit einem von dem Nervus interosseus der Beugeseite kommenden, zwischen Ulna und Radius aufsteigenden Zweig sowie im allgemeinen auch mit einem von dem Nervus ulnaris kommenden, in ähnlicher Weise aufsteigenden Zweig.

Mit größter Mühe ist es mir gelungen nachzuweisen, daß hier ein sehr schwacher Nerv (HOFFMANN'S N. radialis superficialis, HUMPHRY'S Posterior ulnar s. inferior musculo-spiral nerve) von dem Oberarm kommend von der ulnaren Seite unter dem Extensor antebrachii et carpi ulnaris dringt, um sich später mit dem Radialis profundus zu vereinigen.

Aus der Vereinigung der jetzt erwähnten 4 Elemente entspringen in verschiedener Weise 2 Nervenzweige, ein kräftiger radialer, der über den Abductor und Extensor brevis dig. II zieht, ihn innervierend und die Extensores breves der Finger III und IV innerviert. Der schwächere, ulnare Zweig innerviert die Extensores breves des Fingers V und geht zu dem Interspatium zwischen den Fingern IV und V, wo er mit den radialen Zweigen anastomosiert. Von beiden Zweigen gehen kleine Zweige zu dem Extensor communis.

Bei *Salamandra* sind die Verhältnisse von den jetzt beschriebenen etwas verschieden. Die Strecknerven erhalten hier keine Verstärkung von den Nerven der Beugeseite. Der hauptsächlichste Strecknerv ist hier der N. radialis profundus. Er dringt auch hier unter dem Extensor antebrachii et carpi radialis ein: zwischen diesem und dem Ex. ant. et carpi ulnaris liegend, teilt er sich in 2 Zweige. Der ulnare von diesen Zweigen nimmt den schmalen N. radialis superficialis auf, der unter dem Ex. ant. et carpi ulnaris in die Streckmuskulatur hineingedrungen war. Die beiden Endzweige des Radialis prof. verhalten sich fast vollständig wie die beiden Endzweige bei *Siredon*, die den Abductor und die Extensores breves innervierten.

Bei *Menobanchus* ist der Radialis superficialis relativ kräftiger; er dringt auf dieselbe Weise in die Muskulatur des Unterarms hinein. Der Radialis profundus dagegen durchbohrt den Extensor antebrachii et carpi radialis. In der Nähe des Carpus anastomieren die beiden Nerven und versorgen den Abductor und die Extensores breves.

Bei *Menopoma* finden wir auch den N. radialis profundus sowie den Nervus radialis superficialis wieder.

Bei *Triton* konnte ich wegen der Kleinheit des Objekts die Extensornerven nicht vollständig unterscheiden. Hier existiert aber eine Verbindung zwischen dem Nervus interosseus der Beugeseite und einem Extensornerven.

### Anura.

Der von dem Oberarm kommende Nervus radialis profundus zieht hier über dem Teil a, aber unter dem Teil b des Extensor carpi radialis hin, bei *Rana* über den Teilen a und b des Extensor antebrachii radialis, bei *Discoglossus* über dem Teil b<sup>1)</sup>, aber bei beiden unter dem Teil c dieses Muskels. Er innerviert die erwähnten Muskeln sowie die Extensores antebrachii et carpi ulnares und teilt sich in 2 Zweige. Der kräftigere, radiale Zweig zieht unter dem Abductor digiti II hin, innerviert ihn und verteilt sich zu den Extensores breves der Finger. Der schwächere, ulnare Zweig innerviert den Extensor communis und endigt an der Ulnarseite des Fingers V, einige Muskeln dieses Fingers innervierend. Der Nervus radialis superficialis wird hier vermißt.

### Chelonia.

(Fig. 28.)

Bei *Emys* finden wir Verhältnisse, die sehr an die der Urodelen erinnern; wir haben hier die beiden Extensornerven.

Der Nervus radialis profundus durchbohrt das distale Ende des Humerus und dringt unter dem Extensor antebrachii et carpi radialis in die Extensormuskulatur des Unterarms hinein: er gibt einen kräftigen Zweig ab, der diesen Muskel innerviert. Der N. radialis superficialis dringt von der Ulnarseite unter dem Extensor antebrachii et carpi ulnaris ein und vereinigt sich mit dem Nervus radialis profundus. Aus dieser Vereinigung entspringen 2 Nerven

1) Hier wird der Teil a dieses Muskels vermißt.

sowie 1 Zweig zu dem Extensor digitorum communis. Von den beiden Nerven zieht der eine unter den Abductor, ihn innervierend, und verteilt sich zu den Extensores breves. Der andere zieht dem Extensor antebrachii et carpi ulnaris entlang, innerviert ihn und endigt an der Ulnarseite des Fingers V, einen kleinen Zweig zu den Muskeln dieses Fingers abgebend.

Bei *Sternothaerus* löst sich der ulnare der beiden Nerven in Zweige auf, die in den Extensor communis und den Extensor antebrachii et carpi ulnaris eindringen.

Bei *Chrysemys* und *Testudo graeca* habe ich eine Ähnlichkeit mit den Verhältnissen einiger Urodelen gefunden, indem der radiale Strecknerv eine Verstärkung von dem Nervus interosseus der Beugeseite erhält.

### Sauria.

(Fig. 29.)

Das Verhalten einiger Urodelen und Chelonier, daß die Nerven der Streckseite Verstärkung von der Beugeseite bekamen, hat sich hier weiter ausgebildet. Der hauptsächlichste Nerv der Streckseite ist ein Zweig des Nervus interosseus der Beugeseite. Er steigt zwischen Ulna und Radius auf, innerviert den Extensor communis sowie den Extensor carpi ulnaris, zieht unter den Abductor, ihn innervierend, und dringt unter die Extensores breves ein, sich zu diesen Muskeln verteilend.

Der Nervus radialis profundus ist hier schwach; er durchbohrt das distale Ende des Humerus und dringt in den Extensor antebrachii radialis ein und verliert sich in diesem Muskel. Ich habe keinen Zusammenhang zwischen ihm und dem oben erwähnten Strecknerven finden können.

Bei *Tupinambis*, *Ameiva* und *Teius* durchbohrt er nicht den Humerus.

Einen Nervus radialis superficialis habe ich hier nicht gefunden.

### Crocodila.

(Fig. 30.)

Die Crocodilier verhalten sich anders als die Saurier. Ein vom Oberarm kommender kräftiger Nerv (Nervus radialis profundus) dringt unter dem Extensor antebrachii radialis in die Streckmuskulatur des Unterarms hinein. Wenn er den Extensor ante-

brachii paßiert, gibt er einen Zweig für diesen Muskel ab; später gibt er einen Zweig ab, der zum Extensor digitorum communis und Extensor antebrachii ulnaris geht. Dann dringt er unter dem Abductor digiti I ein, zieht unter diesen Muskel, ihn innervierend, durchbohrt ihn an seiner Insertion und dringt jetzt von oben unter die Extensores breves ein, zu welchen Muskeln er sich verteilt. Der Nervus radialis superficialis wird hier vermißt.

### Säugetiere.

Von der Innervation der Streckmuskeln ist hier nur wenig zu sagen. Von den Strecknerven der Urodelen ist nur der erhalten geblieben, der von der radialen Seite unter dem Extensor antebrachii et carpi radialis in die Streckmuskulatur des Unterarms eindrangt. Dieser hat die Innervation aller Streckmuskeln an sich gezogen und sich zu dem Nervus radialis entwickelt.

Der ulnare Strecknerv der Urodelen sowie die Verbindungszweige, die von den Beugenerven zwischen Ulna und Radius aufstiegen, sind bei den Säugetieren nicht zu finden.

Hier sehen wir, wie oft, ein deutliches Beispiel davon, daß ein Nerv einen andern verdrängt und die Muskeln, die dieser innervierte, in sein Gebiet hereinzieht.

Einige theoretischen Bemerkungen, die außerhalb der speziellen Myologie fallen, werde ich für meine Abhandlung über die distale Muskulatur der hintern Extremität aufsparen, wo ich sie durch Beispiele beleuchten kann, die dem Verhalten beider Extremitäten entnommen sind.

### Literaturverzeichnis.

BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs:

HOFFMANN, C. K., Amphibien.

—, Reptilien.

GIEBEL, C. G. } Säugetiere.  
LECHE, W. }

1886. BROOKS, H. ST. JOHN, Variations in the nerve-supply of the flexor brevis pollicis muscle, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 20.
1887. —, Variations in the nerve-supply of the lumbrical muscles in the hand and foot, with some observations on the innervation of the perforating flexores, *ibid.*, Vol. 21.
1889. —, On the morphology of the extensor muscles, in: Stud. Mus. Zool. Univ. Coll. Dundee, Vol. 1, No. 5.
1902. CARLSSON, A., Über die systematische Stellung von *Eupleres goudoti*, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Syst.
1882. CUNNINGHAM, D. J., The relation of nerve-supply to muscle homology, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 16.
1891. —, The value of nerve-supply in the determination of muscular homologies and anomalies, *ibid.*, Vol. 25.
1882. DOBSON, G. E., A monograph of the Insectivora I, II, London.
1864. ECKER, A., Die Anatomie des Frosches, Braunschweig.
- 1895a. EISLER, P., Die Homologie der Extremitäten, in: Abh. naturf. Ges. Halle, Vol. 19.
- 1895b. —, Die Flexores digitorum, in: Verh. anat. Ges., 9. Vers.
1877. FEWKES, J. W., Contributions to the myology of *Tachyglossa hystrix*, *Echidna hystrix*, in: Bull. Essex Inst., Vol. 9.
- 1896 u. 1897. GAUPP, E., Anatomie des Frosches, Braunschweig.
1895. GEGENBAUR, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig, 6. Aufl.

1872. HUMPHRY, G. M., The muscles and nerves of the *Cryptobranchus japonicus*, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 6.
1868. KRAUSE, W., Anatomie des Kaninchens, Leipzig.
1886. MACCORMICK, A., The morphology of the limbs of *Dasyurus viverrinus*. A. Myology of the fore limb, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 21.
- 1903a. McMURRICH, J. PLAYFAIR, The phylogeny of the forearm flexors, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 2, No. 2.
- 1903b. —, The phylogeny of the palmar musculature, *ibid.*, Vol. 2, No. 4.
1828. MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Vol. 3, Halle.
1881. MIVART, ST. GEORGE, The Cat, London.
1865. MURIE, J., and ST. GEORGE MIVART, On the myology of *Hyrax capensis*, in: Proc. zool. Soc. London.
1848. NAUMAN, C. F., Om *Hyrax capensis*, Dissert. Lund.
1898. OSAWA, GAKUTARO, Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 51.
1902. —, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders, in: Mitt. med. Fac. japan. Univ. Tokio, Vol. 5, No. 4.
1894. PARSONS, F. G., On the myology of the Sciuromorphic and Hystricomorphic Rodents, in: Proc. zool. Soc. London.
- 1896a. —, The myology of Rodents. Part 2. An account of the myology of the Myomorpha, together with a comparison of the muscles of the various suborders of Rodents, *ibid.*
- 1896b. —, On the anatomy of *Petrogale xanthopus*, compared with that of other Kangaroos, *ibid.*
1899. —, On the myology of the Edentata, Part 1, 2, *ibid.*
1893. PERRIN, A., Remarque sur la musculature du membre antérieur de quelques Urodèles, in: CR. Soc. philomath. Paris, No. 18.
1894. —, Remarque sur la musculature du membre antérieur de quelques Urodèles, *ibid.*, Vol. 6.
1897. —, Muscle perforé de la main. Son apparition dans la série animale, in: CR. Acad. Sc. (Paris), Vol. 125.
1899. —, Contribution à l'étude de la myologie et de l'ostéologie comparée: membre antérieur chez un certain nombre de Batraciens et de Sauriens, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 32.
1901. RABL, C., Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70.
1904. SIEGLBAUER, F., Zur Anatomie der Urodelenextremität, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.

1845. STRAUSS-DURCKHEIM, *Anatomie descriptive et comparative du chat.*
1889. WESTLING, C., *Anatomische Untersuchungen über Echidna*, in: *Bihang Svensk. Vet. Akad. Handl.*, Vol. 15, Afd. 4, No. 3.
1890. WINDLE, B. C. A., *The flexors of the digits of the hand. 1. The muscular masses in the fore-arm*, in: *Journ. Anat. Physiol.*, Vol. 24.
1897. WINDLE, B. C. A., and F. G. PARSONS, *Myology of the terrestrial Carnivora*, in: *Proc. zool. Soc. London.*
1882. YOUNG, A. H., *The muscular anatomy of the Koala (Phascolarctus cinereus)*, in: *Journ. Anat. Physiol.*, Vol. 16.

## Erklärung der Abbildungen.

## Bezeichnungen:

- 1 Flexor primordialis communis (bei den Sauriern ist *1A* der mit dem Flexor carpi ulnaris verschmolzene Teil, *1B* der Hauptteil)
- 2 Flexores breves superficiales
- 3 Flexor accessorius communis (*3a* Fl. acc. lateralis, *3b* Fl. acc. medialis)
- 4a Flexor carpi radialis
- 4b Flexor antebrachii radialis
- 5a Flexor carpi ulnaris
- 5b Flexor antebrachii ulnaris
- 6a u. b Caput longum musculorum contrahentium.
- 7a u. b Pronator profundus
- 8 Contrahentes digitorum
- 9 Flexores breves profundi
- 10 Abductor digiti V
- 11 Interossei
- 12 Extensor digitorum communis
- 13 Extensor antebrachii et carpi radialis (*13a* Ex. carpi rad., *13b* Ex. antebrachii rad.)
- 14 Extensor antebrachii et carpi ulnaris (*14a* Ex. carpi uln., *14b* Ex. antebrachii uln.)
- 15 Abductor metacarpi II (I)
- 16 Extensores breves digitorum superficiales
- 17 Extensores breves digitorum profundi.

## Tafel 35.

Fig. 1. Arm von *Siredon pisciformis*. Beugeseite.

Fig. 2. Arm von *Siredon pisciformis*. Beugeseite. Der Flexor primordialis communis und die Flexores breves superficiales sind entfernt.

Fig. 3. Arm von *Emys lutaria*. Beugeseite. Der muskulöse Teil des Flexor primordialis communis ist entfernt.

Fig. 4. Arm von *Lacerta ocellata*. Beugeseite.

Fig. 5. Arm von *Teius teyou*. Beugeseite.

Fig. 6. Arm von *Lacerta ocellata*. Beugeseite. Die Flexores breves superficiales, der Flexor carpi radialis und der Flexor carpi ulnaris sind entfernt.

Fig. 7. Arm von *Crocodylus americanus*. Beugeseite.

Fig. 8. Hand von *Echidna aculeata*. Beugeseite.

Fig. 9. Arm von *Emys lutaria*. Beugeseite. Der muskulöse Teil des Flexor primordialis communis sowie der Flexor accessorius und der Flexor carpi radialis sind entfernt.

Fig. 10. Arm von *Iguana tuberculata*. Flexor primordialis communis, Flexor accessorius, Flexor carpi radialis und Flexor carpi ulnaris sind entfernt.

Fig. 11. Hand von *Discoglossus pictus*. Beugeseite. Der Flexor primordialis communis und die Flexores breves superficiales sind entfernt.

Fig. 12. Hand von *Rana esculenta*. Beugeseite. Der Flexor primordialis communis und die Flexores breves superficiales sind entfernt.

Fig. 13. Hand von *Discoglossus pictus*. Dieselben Muskeln wie in Fig. 11 und daneben sind auch die Contrahentes digitorum entfernt.

Fig. 14. Hand von *Rana esculenta*. Beugeseite. Dieselben Muskeln wie in Fig. 12 und außerdem sind auch die Contrahentes digitorum entfernt.

Fig. 15. Tiefe Handmuskeln von *Eumeces*.

Fig. 16. Tiefe Handmuskeln von *Eumeces*; die 2 oberflächlichen Muskeln der Fig. 15 sind hier entfernt.

Fig. 17. Arm von *Siredon pisciformis*. Beugeseite. Der Flexor primordialis communis sowie die Flexores breves superficiales sind entfernt.

Fig. 18. Arm von *Emys lutaria*. Beugeseite. Der muskulöse Teil des Flexor primordialis communis ist entfernt.

### Tafel 36.

Fig. 19. Arm von *Lacerta ocellata*. Beugeseite.

Fig. 20. Arm von *Crocodylus americanus*. Beugeseite.

Fig. 21. Arm von *Siredon pisciformis*. Streckseite.

Fig. 22. Arm von *Siredon pisciformis*.

Fig. 23. Arm von *Emys lutaria*.

Fig. 24. Arm von *Lacerta ocellata*.

Fig. 25. Arm von *Crocodylus americanus*.

} Streckseite. Der Extensor digitorum communis ist entfernt.

Fig. 26. Arm von *Echidna*. Streckseite. Der Extensor digitorum communis und der Extensor carpi ulnaris sind entfernt. Man sieht den Extensor digitorum profundus, den Abductor metacarpi I, den Supinator longus und etwas von dem proximalen Teil des Extensor carpi radialis (hier einfach).

Fig. 27. Arm von *Siredon pisciformis*.

Fig. 28. Arm von *Emys lutaria*

Fig. 29. Arm von *Lacerta ocellata*.

Fig. 30. Arm von *Crocodylus americanus*.

} Extensorseite. Der Extensor digitorum communis ist entfernt.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen.

Von

**N. Livanow.**

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Kasan.)

Mit Tafel 37.

## III. Das Nervensystem und die Metamerie des vordern Körperendes von *Herpobdella atomaria* CARENA.

In meinen Untersuchungen (1904) über „Das Nervensystem des vordern Körperendes und seine Metamerie“ bei den Hirudineen habe ich die Herpobdelliden unberücksichtigt gelassen und mich im großen und ganzen mit der folgenden Bemerkung begnügt (p. 196): „Das vordere Körperende von *Herpobdella lateralis* SAY ist inbezug auf seine Metamerie und Innervation von C. BRISTOL (1898) untersucht worden. Man kann aus seiner zwar detaillierten, aber dennoch nicht ausreichenden Beschreibung ersehen, daß das vordere Körperende dieser Art sehr stark reduziert ist. Diese auch unsern Herpobdellen gemeine Eigentümlichkeit ist durch ihre Lebensweise bedingt. Sie haben den Parasitismus aufgegeben und sind echte Raubtiere geworden, deren Vordernapf als ein solcher funktionslos erscheint. In dieser Hinsicht weist das vordere Körperende der Herpobdellen kompliziertere Beziehungen als bei *Hirudo* auf.“

Um diese Lücke in meinen Untersuchungen über das vordere Körperende der Hirudineen zu ergänzen, habe ich *Herpobdella atomaria*

CARENA studiert und lege hier die Resultate meiner Beobachtungen in allgemeinen Zügen dar.

Wie ich in einer vorhergehenden Arbeit (1906) nachgewiesen habe, besteht die Kopfregion der Hirudineen aus 5 Somiten und dem Kopfklappen. Bei *Herp. atomaria* enthält das hinterste, d. h. 5. Kopfsomit (5) ähnlich allen folgenden Somiten 5 gut ausgebildete Ringe, die ganz typisch wie in den Mittelkörpersomiten entwickelt sind (Taf. 37, Fig. 1). Die Nephridialöffnungen fehlen im 5. Kopfsomit.<sup>1)</sup> Seine Innervation geht vom 1. Ganglion der Bauchkette aus, und das betreffende Neurosomit ist wie im typischen Mittelkörpersomit ausgebildet. In der weiteren Beschreibung werde ich daher nicht wieder auf dieses Somit zurückkommen.

Der übrige Teil der Kopfregion von *Herp. atomaria* wird von der Unter- und Oberschlundganglienmasse innerviert. Zu dem, was ich früher (1904) in bezug auf diese Gebilde gesagt habe, wäre nur hinzuzufügen, daß ich jetzt auch eine in bezug auf die Medianlinie symmetrische Lage der 2 hintern Medianpakete der Unterschlundganglienmasse konstatieren konnte, hier folglich eine weite Variation der Bauverhältnisse stattfinden kann. Somit lassen sich meine frühern Beobachtungen mit denjenigen von F. LEYDIG (1864) und C. BRISTOL (1898) in Einklang bringen.

Vom letzten, d. h. 4. Ganglionkomplex der Unterschlundmasse geht jederseits ein Nerv ab (Taf. 37, Fig. 1n<sub>4</sub>). Er ist sehr mächtig und entsteht durch Vereinigung von 2 oder 3 Wurzeln, von denen die eine, resp. 2 sehr unbedeutend sind. Diese Tatsache weist offenbar auf die Entstehungsweise dieses Nerven durch Vereinigung aus den 3 beim gewöhnlichen Ganglion der Bauchkette gesonderten Nerven hin. Das Innervationsgebiet des bezeichneten Nerven ist streng auf die 4 Ringe begrenzt, welche das 4. Somit (4) der Kopfregion darstellen, und keine andern Nervenbündel nehmen daran teil. Von außen betrachtet, erscheinen die 3 hintern von diesen Ringen den folgenden, d. h. denjenigen des 5. Kopfsomits durchaus ähnlich, der vordere aber hat eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Ringfurche. Während nun in den 3 hintern Ringen die Sinnesknospen in je einer Querreihe gelegen sind, sieht man im vordern Ring eine

1) Hier sei bemerkt, daß ich im Gegensatz zu den Angaben von R. BLANCHARD (1892, 1894) sowohl in diesem Somit als auch in den 3 Präclitellarsomiten bei *Herp. atomaria* niemals Nephridien gesehen habe. Das 1. Nephridienpaar befindet sich bei dieser Art im 1. Clitellarsomit.

Querreihe, derselben vor der bezeichneten Furche und eine andere hinter der letztern, was auf eine Zusammensetzung aus 2 Ringen hindeutet.

Der Nerv des 4. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse (Taf. 37, Fig. 1  $n_4$ ) teilt sich im innern Mesenchym des Körpers in 2 Äste, und an dieser Stelle befindet sich an ihm eine LEYDIG'sche Gliazelle. Der eine von diesen Ästen zieht ventralwärts zur innern Paramedianlinie und gibt anfangs ein kleines Bündel ( $lnz_4$ ) ab, welches im 4. Ring verläuft und seinen Beziehungen nach einen gewöhnlichen Nervenzweig des hintern Ringnerven für den hintern Somitring darstellt. Darauf teilt sich vom bezeichneten Ast ein mächtiges Bündel ab, das dem 3. Ring des 4. Kopfsomits angehört und hier einen typischen hintern Ringnerven ( $rn_{4(2)}$ ) des Somits bildet. Das übrigbleibende Nervenbündel tritt in den hintern Abschnitt des 1. Rings des 4. Kopfsomits ein, wo es den typischen vordern Ringnerven ( $rn_{4(1)}$ ) des Somits darstellt und wie gewöhnlich von einer Ringmuskulzelle begleitet ist. Auf solche Weise haben wir alle wichtigen Bestandteile des Neurosomits vor uns. Die sensitiven Nervenfasern aber treten aus den Sinnesknospen von allen Ringen des 4. Kopfsomits in den andern Hauptast des Nerven des 4. Ganglionkomplexes ein. Sie bilden anfangs kleinere Bündel an der dorsalen intermediären und äußern paramarginalen Körperlinie sowie an der lateralen und ventralen intermediären; darauf vereinigen sich sowohl die beiden erstern Bündel in ein großes als auch die beiden übrigen in ein anderes ebensolches, um endlich auch ihrerseits in der Nähe von der LEYDIG'schen Zelle sich zu vereinigen. In diesen Beziehungen läßt sich schon eine Andeutung von dem Zustandekommen eines dorsalen und ventralen sensitiven Nerven des Somits erkennen.

Das 4. Kopfsomit von *Herp. atomaria* ist somit auf 4 Ringe reduziert, indem die Querfurche zwischen seinem 1. und 2. Ring rückgebildet erscheint; sein Neurosomit ist vollkommen entwickelt und wird zentral vom hintersten, d. h. 4. Ganglionkomplex der Unterschlundmasse gebildet.

Es sei hierbei bemerkt, daß im 2., 3. und 4. Ring des 4. Kopfsomits sowie im vordern Abschnitt des 5. die Unterschlundganglienmasse gelegen ist, die Schlundkonnective sich ventral im 2. Ring befinden und dorsal im 3. Ring liegen, der Faserbogen der Oberschlundganglienmasse aber sogar in den 4. Somitring hineinragt

(Taf. 37, Fig. 1). Im vordersten Abschnitt des 4. Kopfsomits endet die Mundhöhle und beginnt der Ösophagus.

Wie der Nerv des 4. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse geht auch der Nerv des 3. Komplexes von der letztern mit 3 Wurzeln ab (Taf. 37, Fig. 2  $n_3$ ), wobei die eine von ihnen bedeutend kleiner als die beiden übrigen ist. Der bezeichnete Nerv (Taf. 37, Fig. 1  $n_3$ ) versorgt fast ausschließlich diese 2 Ringe des Kopfs, welche vor den beschriebenen Ringen des 4. Kopfsomits liegen und das 3. Kopfsomit (3) bilden. Der vordere von den 2 Ringen des 3. Kopfsomits ist etwa 2mal so breit wie der hintere und weist gewöhnlich eine schwach ausgeprägte Ringfurche auf, welche lateral allmählich verschwindet. Ventralwärts wird ebenfalls die Querfurche zwischen den beiden Ringen des 3. Kopfsomits unbedeutend, und oft sieht man, daß das 3. Kopfsomit bei der ventralen Medianlinie nur aus einem einzigen Ring besteht. Die Reduktion der äußern Ringelung prägt sich auf solche Weise in diesem Somit sehr instruktiv aus.

Ähnlich den übrigen Hirudineen bildet das besprochene Somit die Hinterlippe des Vordernapfs von *Herp. atomaria*.

Der Nerv des 3. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse zieht im innern Mesenchym nach vorn (Taf. 37, Fig. 1. 2  $n_3$ ). Beim Eintritt in sein Somit (3) teilt er sich in seine 3 Hauptäste und trägt hier eine LEYDIG'sche Zelle. Der eine von diesen 3 Ästen ( $n_{3(2)}$ ) verläuft lateralwärts und tritt an der ventralen Intermediärlinie des Körpers in den Zwischenraum zwischen den Längsmuskeln ein. Vorher aber gibt er einen kleinen Zweig ab, der medianwärts zieht, im 2. Somitring beim innern paramedianen Längsmuskelband die Grenze zwischen der Längs- und Diagonalmuskulatur erreicht und weiter auf typische Weise die beiden ventralen paramedianen Längsmuskelstränge durchkreuzt. An diesem Zweig können die Nerven- oder Ganglienzellen fehlen, seinen Beziehungen nach aber stellt er unzweifelhaft den Zweig des hintern Ringnerven für den hintern Ring des Somits dar. Der Nervenast, von welchem er ausgeht, ist tatsächlich der hintere Ringnerv, da er, anfangend vom ventralen intermediären Längsmuskelband, weiter im 2. Ring des 3. Kopfsomits ein für den hintern Ringnerven typisches Verhalten aufweist (Taf. 37, Fig. 1  $rn_{3(2)}$ ). Der andere von den 3 bezeichneten Ästen ( $rn_{3(1)}$ ) zieht medianwärts und nach vorn, gibt einen Zweig zur ventralen Medianlinie und bildet, in den 1. Ring des 3. Kopfsomits eindringend, einen typischen, von einer Ringmuskelfaser begleiteten vordern Ringnerven (Taf. 37, Fig. 1, 2). Er verläuft stets

im vordern Abschnitt des 1. Rings des 3. Kopfsomits. Auf solche Weise erfährt hier das Neurosomit eine Reduktion nur im ventralen Abschnitt des hintern Ringnerven, und zwar zwischen dem innern paramedianen und intermediären Längsmuskelband.

Die sensitiven Nervenfasern des 3. Somits sind größtenteils im 3. Ast ( $sn_3$ ) des besprochenen Nerven konzentriert. Sie nehmen ihren Ursprung von zahlreichen Sinnesknospen, Sensillen und Augen des bezeichneten Kopfsomits. In seinem hintern Ring sind die Sinnesknospen nur spärlich vorhanden; dagegen im vordern Ring ordnen sie sich in 2 Querreihen an. Man sieht die Sinnesknospen an der innern und äußern paramedianen, der intermediären, der innern und äußern paramarginalen Linie des Körpers sowie an der lateralen. In der vordern Querreihe des 1. Somitrings sind sie dorsal nicht an allen bezeichneten Linien vorhanden, ventral aber fehlen sie medianwärts von der innern paramarginalen Linie gänzlich. Desto reicher kommen die Sinnesknospen in der hintern Querreihe des 1. Rings des 3. Kopfsomits vor (Taf. 37, Fig. 2) — man begegnet ihnen nämlich an den gegebenen Körperlinien zuweilen in doppelter Anzahl, und außerdem befinden sie sich auch sowohl bei der dorsalen als der ventralen Medianlinie. Hier und da enthalten die Sinnesknospen einige subepitheliale Zellen, d. h. verwandeln sich in Sensillen: am häufigsten findet eine solche Komplikation in den bei der Laterallinie gelegenen Sinnesknospen statt.

Die sensitiven Nervenfasern dringen durch die Muskelschicht ins innere Mesenchym ein, und hier bilden sich auf ihre Kosten ansehnliche Nervenbündel (Taf. 37, Fig. 1, 2) — nämlich eines beim dorsalen äußern paramedianen Längsmuskelband, ein anderes beim innern paramarginalen, ein 3. beim äußern ebensolchen und ein 4. beim lateralen. Alle vereinigen sie sich zu einem ventral- und medianwärts ziehenden Nervenzweig ( $sn_3$ ). Die ventralen Sinnesknospen geben 2 Nervenbündeln den Ursprung, von denen das eine beim innern paramarginalen, das andere beim intermediären Längsmuskelband verläuft. Beide treten sie darauf in den besprochenen medianwärts ziehenden sensitiven Nervenast mehr oder minder nahe vor der Stelle ein, wo er sich mit 2 andern Ästen des Nerven des 3. Ganglionkomplexes ( $n_3$ ) vereinigt. Nur die sensitiven Nervenfasern von den bei der ventralen Medianlinie gelegenen Sinnesknospen begeben sich zu einem andern Nervenast, nämlich zu demjenigen, welcher den vordern Ringnerven ( $rn_{3(1)}$ ) des 3. Kopfsomits bildet.

Unter der Längsmuskelschicht liegen an den Nervenbündeln, welche beim äußern dorsalen paramedianen und beim lateralen Längsmuskelband verlaufen, zu je einem Auge der 2 hintern Paare ( $au_3$ ,  $au_4$ ) von *Herp. atomaria*. Diese Sinnesorgane stellen Anhäufungen von Retinazellen dar, die von vorn und von den Seiten mit einer starken Pigmentschicht bedeckt sind. Der auf solche Weise gebildete Pigmentbecher ist nach hinten und etwas lateralwärts offen. Eine unmittelbare Vereinigung der Augen mit den Sinnesknospen, wie es z. B. für *Hirudo* und *Protoclepsis* von mir (1904) beschrieben war, ist hier nicht zu bemerken. Das Nervenbündel des Auges vereinigt sich gleich nach seiner Entstehung mit dem entsprechenden der beiden oben bezeichneten sensitiven Nervenbündel.

Der Vordernapf von *Herp. atomaria*, welcher wie bei allen übrigen Hirudineen auf Kosten des 1. und 2. Kopfsomits sowie des Kopflappens gebildet ist, weicht seinem Bau nach von dem für die Rhynchobdelliden charakteristischen Verhalten sehr bedeutend ab. Bei den letztern stellt er nämlich eine Vertiefung der Körperoberfläche dar, indem die entsprechenden Somite und der Kopflappen ventral sich abflachen und konkav werden; die Mundöffnung bildet hierbei eine unbedeutende Spalte in der Furche zwischen dem Kopflappen und dem 1. Kopfsomit. *Herp. atomaria* bietet im Bau des Vordernapfs die für die Herpobdelliden typischen Bauverhältnisse dar. Der Mund wird hier zu einer weiten Öffnung, die sich auf der ganzen Strecke der beiden vordern Kopfsomite ausdehnt. Die Mundhöhle grenzt von vorn an den Kopflappen, von den Seiten an das 1. Kopfsomit sowie eine Strecke des 2., und von hinten an das 2. Somit an. Als Resultat der räuberischen Lebensweise erscheint die starke Reduktion aller dieser Teile; sie bestehen nämlich ein jeder aus einem einzigen Ring.<sup>1)</sup>

Der Ring des 2. Kopfsomits (2) ist vom Nerven des 2. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse innerviert (Taf. 37, Fig. 1  $n_2$ ). Mit 3 oder 4 Wurzeln beginnend, verläuft dieser Nerv im innern Mesenchym nach vorn und lateralwärts. Auf der ganzen Strecke bis zum lateralen Cölomsinus erhält er nur 4 sensitive Nerven-

1) In meinen „Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen“ II (1904) habe ich eine etwas unkorrekte Ausdrucksweise (p. 196) gebraucht, indem ich sagte, daß der Vordernapf von *Herpobdella* „als ein solcher funktionslos erscheint“. Er ist „als ein solcher funktionslos“ nur bei der Nahrungsaufnahme, in andern Fällen aber kann er als Saugnapf funktionieren.

bündel, welche von den Sinnesknospen des ventralen Somitabschnitts kommen. Wie angedeutet, bildet der letztere eine Art von Umschlagsrand zur Mundhöhle; an ihm bemerkt man unansehnliche, radial gerichtete Streifen in einer geringen Zahl. Die Sinnesknospen sind hier in etwa 5 Querreihen auf denselben Körperlinien wie in den folgenden Somiten der Kopffregion gelegen. Die sensitiven Nervenfasern eines Teils der bei der Medianlinie gelegenen Sinnesknospen haben dennoch einen abweichenden Verlauf; sie treten nämlich, sich zu einem Bündel ( $msn_3$ ) vereinigend, in denjenigen Nervenzweig ein, welcher auch die vom entsprechenden Abschnitt des 3. Kopfsomits kommenden Fasern enthält und sich darauf mit dem vordern Ringnerven ( $rn_{3(1)}$ ) des 3. Kopfsomits vereinigt. In einem solchen Verhalten haben wir eine scharf ausgeprägte Abänderung der gewöhnlichen Beziehungen des Neurosomits vor uns, was jedoch bei den sensitiven Nervenfasern zuweilen stattfindet, wie es z. B. von mir (1904) bei *Hirudo medicinalis* beschrieben worden ist.

Die in der Nähe der Mundhöhle liegenden Sinnesknospen senden dennoch ihre Nervenfasern in die Bündel, welche zum Nerven ( $n_2$ ) des 2. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse hinziehen. Sie bilden anfangs ein Bündel, welches von den medianen Sinnesknospen seinen Ursprung nimmt, darauf ein anderes, das von den bei den Paramedianlinien gelegenen Sinnesknospen ausgeht, und endlich ein 3. von den sich lateralwärts von den letztern befindenden Sinnesknospen. Diese 3 Nervenbündel treten in den Nerven des 2. Kopfsomits von oben ein. Die Sinnesknospen, welche weiter von der Mundhöhle, d. h. näher zur hintern Grenze des bezeichneten Somits liegen, liefern 3 Bündel (Taf. 37, Fig. 3  $vsn_2$ ): eines von den sich medianwärts von der Intermediärlinie befindenden Knospen, ein 2., welches von den zwischen der Intermediär- und innern Paramarginallinie gelegenen Sinnesknospen entsteht, und ein 3., welches sich von den analogen nur näher zur Mundhöhle liegenden Knospen bildet. Diese 3 Nervenbündel vereinigen sich zu einem Nervenzweig, der noch weiter lateralwärts als die oben bezeichneten in den Nerven des 2. Kopfsomits eindringt (Taf. 37, Fig. 1).

Über dem lateralen Cölomsinus angelangt, teilt sich der Nerv des 2. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse in 3 Äste (Taf. 37, Fig. 3  $lsn_2$ ; Taf. 37, Fig. 1), von denen 2 um den lateralen Cölomsinus medianwärts und der eine lateralwärts umbiegen. In allen 3 sind sensitive Nervenfasern vorhanden, im letztern aber sind außerdem noch motorische Fasern enthalten. Sie innervieren denjenigen Ab-

schnitt des Rings des 2. Kopfsomits, welcher dorsalwärts von der ventralen äußern Paramarginallinie gelegen ist. In diesem Abschnitt sieht man auf den gewöhnlichen Körperlinien 2 Querreihen von Sinnesknospen, die eine (Taf. 37, Fig. 3) im hintern, die andere (Taf. 37, Fig. 4) im vordern Teil desselben, wobei die hintere Reihe schwächer ausgebildete und in einer mindern Zahl vorhandene Sinnesknospen enthält. Sowohl die vordere als auch die hintere Reihe setzt sich ventralwärts von der Laterallinie am Umschlagsrand des 2. Kopfsomits zur Mundhöhle in je eine Reihe von etwa 4—5 Sinnesknospen fort, von welchen sich 2—3 laterale durch das Vorhandensein der subepithelialen Zellen zu Sensillen umwandeln. Gleichfalls sind auch die Sinnesknospen der dorsalen paramarginalen Körperlinien in der vordern Querreihe des 2. Somits als Sensillen ausgebildet. Die Nervenfasern von den am Umschlagsrand gelegenen Knospen dringen in die 2 oben bezeichneten, medianwärts vom lateralen Cölomsinus verlaufenden Nervenäste ein (Taf. 37, Fig. 3). Die lateralen Sinnesknospen senden ihre Nervenfasern zum 3. Ast, woher auch die Fasern der sich lateralwärts von der dorsalen Intermediärlinie befindenden Sinnesknospen eintreten. Die Fasern der medianwärts von der letztern Linie gelegenen Sinnesknospen dringen vielleicht in andere Nerven ein; ich habe sie außer acht gelassen.

Anfangend mit den medianen, enden die ventralen Längsmuskelbänder bei ihrem Eintritt in das 2. Kopfsomit. Das laterale ist noch im hintern Abschnitt desselben ausgebildet (Taf. 37, Fig. 3), im vordern Abschnitt aber sieht man (Taf. 37, Fig. 4), daß alle Längsmuskeln etwa bis zum äußern paramarginalen dorsalen Muskelband verschwinden. Im Zusammenhang damit steht, daß der 3., oben bezeichnete Ast des Nerven des 2. Kopfsomits (Taf. 37, Fig. 3  $m_{2(2)}$ ) die Längsmuskulatur nur beim äußern paramarginalen dorsalen Band erreicht. Hier liegt demselben eine Zelle auf, welche für die lateralen Nervenzellen der großen Schläuche von *Herpobdella* typisch gebildet ist. Zuweilen begegnet man 2 solchen Zellen auf einer geringen Entfernung voneinander gelegen. Darauf teilt sich der besprochene Ast in seine 2 Endzweige (Taf. 37, Fig. 1  $m_{2(2)}$ ,  $m_{2(1)}$ ). Von ihnen erreicht der eine die Grenze zwischen den Längs- und Diagonalmuskeln im hintern, der andere im vordern Abschnitt des 2. Kopfsomits, beide dennoch beim äußern paramarginalen Längsmuskelband. Der hintere Zweig (Taf. 37, Fig. 1, 3  $m_{2(2)}$ ) verläuft weiter im hintern Somitabschnitt dorsalwärts, auf typische Weise das intermediäre und die beide paramedianen Längsmuskelstränge

durchkreuzend, wobei er medianwärts vom innern paramedianen Strang eine Nervenzelle der großen Schläuche aufweist. An den medianen Längsmuskelbändern tritt der bezeichnete Nervenzweig in die Längsmuskelschicht ein, wo er sich mit dem entsprechenden Nervenzweige der andern Seite vereinigt. Somit können wir in demselben einen Ringnerven erkennen, welcher jedoch ziemlich stark reduziert ist. Dieselben Beziehungen weist ebenfalls der andere von den in Rede stehenden Nervenästen auf, welcher in den vordern Abschnitt des 2. Kopfsomits eingelagert ist (Taf. 37, Fig. 1, 4  $m_2(1)$ ). Auf solche Weise können wir konstatieren, daß im 2. Kopfsomit beide für das Neurosomit typischen Ringnerven vorhanden sind, wenn auch gleich in einem stark reduzierten Zustand.

Abweichungen vom beschriebenen Verhalten begegnet man sehr oft. So weicht die Stelle des Eintritts der Ringnerven an die Grenze der Längs- und Diagonalmuskulatur sowohl lateralwärts als auch medianwärts ab; die Durchkreuzung des intermediären Längsmuskelbands kann in einem oder dem andern Muskelbündel stattfinden oder schwach ausgeprägt sein; die Nervenzellen der großen Nervenschläuche sind zuweilen überzählig vorhanden, zuweilen aber fehlen sie offenbar gänzlich; und endlich sieht man auch die typischen Durchkreuzungen des Nerven mit andern Längsmuskelbändern, besonders mit dem medianwärts vom innern paramedian gelegenen Muskelband.

Der Ring des 1. Kopfsomits ist vom Kopflappen durch eine schwach ausgebildete Furche abgegrenzt. In seinem dorsalen Abschnitt enthält er, wie auch das 2. Kopfsomit, 2 Querreihen von Sinnesknospen. Die hintere von diesen Querreihen besteht aus 3–4 Sinnesknospen (Taf. 37, Fig. 5), die schwach entwickelt sind und am Umschlagsrand zur Mundhöhle sich in eine Reihe von 4 Sinnesknospen fortsetzen. Die letztern senden ihre Fasern zu Nervenbündeln in den Nerven des 2. Kopfsomits. Die laterale von diesen Sinnesknospen ist in eine Sensille umgewandelt. Die vordere Reihe ist dagegen gut entwickelt (Taf. 37, Fig. 6): dorsal sind etwa 5 Sinnesknospen vorhanden, von denen 2 paramarginale als Sensillen ausgebildet sind; eine Sensille liegt ebenfalls an der Laterallinie. Am Umschlagsrand zur Mundhöhle schließen sich der bezeichneten Reihe noch 4 Sinnesknospen und Sensillen an.

Am Kopflappen selbst (Taf. 37, Fig. 7) sind die Sinnesknospen überall dicht beieinander gelegen. An der Grenze beim 1. Somit befindet sich dorsal eine Querreihe von 5 Sinnesknospen, welche alle

zu Sensillen (*st*) umgewandelt sind und auf der Fortsetzung derselben Körperlinien wie in den folgenden Kopfsomiten gelegen sind. Eine Sensille (*lst*) als Fortsetzung der bezeichneten Querreihe befindet sich an der Laterallinie des Körpers. Weiter nach vorn, dorsal, kommen am Kopflappen noch 2 Querreihen (*dsk*) vor, in denen die Sinnesknospen zu je 1 oder zu je 2 an denselben Körperlinien wie in der hintern Reihe liegen. Ventral am Kopflappen, d. h. am Umschlagsrand zur Mundhöhle, sind als Fortsetzung der bezeichneten Längslinien der dorsalen Körperseite je 5 oder 6 Sinnesknospen vorhanden (Taf. 37, Fig. 7, 6, 5, 4 *usk*), die gleichzeitig in 5, 6 Querreihen angeordnet erscheinen; in jeder Querreihe kommen somit etwa 5, 6 Sinnesknospen vor. Außer allen diesen Knospen sind noch 3—4 bei der lateralen Sensille (*lst*) der hintern dorsalen Querreihe vorhanden. So sehen wir, daß der Kopflappen äußerst reich mit Sinnesorganen versehen ist und gleichsam ein mächtiges Sinnesorgan bildet.

Die sensitiven Nervenfasern von allen beschriebenen Sinnesorganen des Kopflappens (*kl*) und des 1. Kopfsomits (1) verteilen sich in 3 Nerven (Taf. 37, Fig. 1) und zwar: in den Nerven des 1. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse ( $n_1$ ) sowie in den untern (*un*) und den obern Nerven (*on*) der Schlundconnective. Die beiden letztern sind ausschließlich sensitiv, der 1. Nerv der Unterschlundganglienmasse aber enthält außerdem noch motorische Nervenfasern. Die Verteilung der sensitiven Nervenfasern in den 3 bezeichneten Nerven ist offenbar hauptsächlich durch die Lage der betreffenden Sinnesknospen oder Sensillen bedingt.

Ein jeder von diesen 3 Nerven beginnt zentral mit etwa 4 Wurzeln und verläuft bis zum Eintritt in den vordern Abschnitt des 3. Kopfsomits, ohne irgendwelche bedeutendern Zweige abzugeben. Auf dieser Strecke erheben sie sich dorsal- und medianwärts (Taf. 37, Fig. 2), so daß sich im Vordernapf der obere Nerv der Schlundconnective nahe der Medianlinie, der untere etwa bei der Intermediärlinie des Körpers und der 1. Nerv der Unterschlundganglienmasse ein wenig dorsal und medianwärts vom lateralen Cölomsinus erweist. Dementsprechend treten in den obern Nerven der Schlundconnective Nervenfasern verschiedenen Ursprungs ein (Taf. 37, Fig. 1). Die einen entstehen im 1. Kopfsomit (Taf. 37, Fig. 6, 5) von 3 dorsalen Sinnesknospen und von der auf der Intermediärlinie gelegenen Sensille; andere gehen dorsal im Kopflappen (Taf. 37, Fig. 7, 6) von 4 Sensillen (*st*) und den ihnen entsprechen-

den Sinnesknospen (*dsk*) der beiden vordern Querreihen (ausgenommen eine lateral gelegene Knospe in der vordersten Querreihe) aus; und endlich nehmen die übrigen Fasern ventral im Kopflappen von den 3 medianen Körperlinien angehörenden Sinnesknospen der 1. Querreihe, von denjenigen der beiden medianen Linien der 2. Querreihe und in den übrigen Reihen nur von den einer einzigen medianen Längslinie zugehörigen Knospen (*vs<sub>k</sub>*) ihren Ursprung. Die sensitiven Nervenfasern der Knospen und Sensillen des Kopflappens vereinigen sich folgendermassen (Taf. 37, Fig. 1, 6—3): die medianen bilden ein mächtiges Bündel, die mehr lateralwärts gelegene ein anderes, und die 5, 4 nahe der innern paramarginalen Sensille befindlichen dorsalen Knospen ein 3. Bündel. Diese 3 Bündel verbinden sich miteinander im 2. Kopfsomit (Taf. 37, Fig. 1. 2), und im 3. Somit kommt noch ein mächtiges dorsales Nervenbündel dazu, an dessen Zusammensetzung das Bündel der beiden medianen dorsalen Sinnesknospen des 1. Somits und der 2. (von der Medianlinie gerechnet) Sensille des Kopflappens, darauf ein kleineres Bündel von der 3. und 4. Sensille des Kopflappens und endlich ein ähnliches von der lateral gelegenen dorsalen Sinnesknospe und Sensille teilnehmen. Sowohl am letztern Bündel als auch am 1. befindet sich je 1 Auge der 2 vordern Paare von *Herp. atomaria* (Taf. 37, Fig. 4 *au<sub>1</sub>*, *au<sub>2</sub>*). Wie es für die 2 hintern Augenpaare beschrieben worden, so sind auch diese mit den betreffenden Nervenbündeln durch sehr kurze Nervenäste verbunden. Ihre Pigmentbecher sind nach vorn und etwas lateralwärts offen. Die Lage der bezeichneten Augen ist ziemlich inkonstant, da sie auf den gegebenen Nervenbündeln zuweilen mehr distal, d. h. näher dem Hautepithel, zuweilen mehr proximal gelegen sind.

Dem untern Nerven der Schlundconnective geben sensitive Nervenfasern den Ursprung (Taf. 37, Fig. 1 *un*), welche ausschließlich dem Kopflappen angehören; sie entstehen nämlich von den Sinnesknospen, die lateralwärts von denjenigen des eben beschriebenen Nerven gelegen sind. 2 Sinnesknospen der 2. dorsalen und je 1 der 1. dorsalen sowie ventralen Querreihe (Taf. 37, Fig. 7) liefern ein großes Nervenbündel, zu welchem im 2. Kopfsomit allmählich Nervenfasern von einer Sinnesknospe der 2. ventralen Querreihe und von 3 der 3. ventralen sowie von 2 der 4. Reihe hinzutreten (Taf. 37, Fig. 2—6).

In bezug auf 2 beschriebene Nerven der Schlundconnective wäre noch hinzuzufügen, daß an ihnen oder ihren Hauptästen sich hier

und da Zellen befinden, welche ihrer Struktur nach den LEYDIG-  
schen Zellen entsprechen. Am obern Nerven konnte ich ungefähr  
6—7 solcher Zellen konstatieren, am untern nur 2—3. Auch am  
Nerven des 1. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse bemerkt  
man etwa 2 derselben.

Wenden wir uns nun zu diesem letztern Nerven (Taf. 37.  
Fig. 1  $n_1$ ). In ihm treten die Nervenfasern von allen übrigen Sinnes-  
knospen und von beiden lateral gelegenen Sensillen des Kopflappens  
(Taf. 37. Fig. 7, 6) sowie von allen Sinnesknospen und Sensillen des  
1. Somits (Taf. 37, Fig. 5—2), ausgenommen 4 mediane dorsale. ein.  
Die Fasern von den lateral gelegenen Sinnesorganen biegen dabei um  
den lateralen Cölomsinus von außen und von oben herum, um auf solche  
Weise ein mächtiges Nervenbündel zu bilden; die ventralen Fasern  
aber vereinigen sich zu einem andern Bündel, nachdem sie sich all-  
mählich unter und medianwärts vom lateralen Cölomsinus konzentriert  
haben. Dieser Prozeß findet auf der Strecke des 2. und 3. Kopf-  
somits statt, und im letztgenannten Somit endlich vereinigen sich  
beide bezeichneten Bündel zu einem Nerven. In der Nähe dieser  
Stelle gibt der Nerv des 1. Ganglionkomplexes der Unterschlund-  
masse seinen einzigen motorischen Zweig ab (Taf. 37. Fig. 1),  
welcher zur Intermediärlinie des Körpers, d. h. dorsal- und median-  
wärts, zieht. Auf dieser Strecke des Verlaufs des motorischen  
Nervenzweigs befindet sich an ihm eine Zelle, welche den Nervenzellen  
der großen Schläuche vergleichbar ist (Taf. 37. Fig. 3). Bei  
der Intermediärlinie des Körpers teilt sich der besprochene Nerven-  
zweig in 2 Äste (Taf. 37. Fig. 5  $m_{1(2)}$ ,  $m_{1(1)}$ ), und darauf gelangt  
jeder von ihnen an die Grenze zwischen der Längs- und Ring-  
muskulatur (Taf. 37. Fig. 5. 6). Die Diagonalmuskeln verschwinden  
hier schon fast ganz, von den Längsmuskeln aber sind nur die median-  
wärts von der Intermediärlinie gelegenen Bündel vorhanden. Die be-  
zeichneten motorischen Äste durchkreuzen auf die für den Ringnerven  
typische Weise anfangs die beiden paramedianen Längsmuskelstränge  
und darauf noch 2 Stränge, welche unmittelbar medianwärts von  
den erstern gelegen sind. Ein Nervenzweig ( $m_{1(2)}$ ) verläuft dabei  
im hintern, der andere ( $m_{1(1)}$ ) im vordern Abschnitt des 1. Kopf-  
somits. Dem hintern Zweige liegt außerdem eine Zelle der großen  
Nervenschläuche median vom innern paramedianen Längsmuskel-  
strang an; am vordern konnte ich nichts derartiges bemerken.  
Nichtsdestoweniger sind in diesen Gebilden nach den gegebenen Be-  
ziehungen zur Muskulatur ohne weiteres die Ringnerven des Somits

zu erkennen. Tatsächlich verbinden sich median die beiden Nervenzweige mit den entsprechenden Zweigen der andern Seite, obgleich sie dabei nach Durchkreuzung der 4 bezeichneten Stränge in die Längsmuskulatur eindringen können. Somit kann man sagen, daß das 1. Kopfsomit alle typischen Teile des Neurosoms enthält, obgleich in einem stark reduzierten Zustand, und der zentrale Abschnitt des Nervensystems dieses Somits vom 1. Ganglionkomplex der Unterschlundmasse gebildet ist. Der Kopflappen aber weist bereits nur sensitive Nervenfasern und keine Spuren solcher typischen Gebilde wie die Ringnerven auf.

Zum Schluß dieser Beschreibung ist noch zu erwähnen, daß die subepithelialen Zellen außer den Sensillen oder Augen hier und da einzeln oder zu kleinen Gruppen vereinigt auf dem Verlauf der sensitiven Nervenbündel vorkommen, wohin sie aus dem Integument ausgewandert sind. Auf diese Weise kommt die Ausbildung der überzähligen Augen von *Herpobdella* zustande, wenn sich zu diesen Retinazellen noch die den Pigmentbecher bildenden Zellen hinzugesellen.

Wie erwähnt, hat C. BRISTOL (1898) die Metamerie und Inmerivation der Kopfregion von *Herp. lateralis* SAY in detaillierter Weise studiert. Und tatsächlich sind seine Beschreibungen und Abbildungen (tab. 6. fig. 3—6, 8) mit den meinigen in bezug auf die äußere Morphologie der Kopfregion in vollem Einklang, nur daß das 1. Augenpaar von *Herp. atomaria* bei *Herp. lateralis*<sup>1)</sup> fehlt, sowie ferner, daß nach BRISTOL die Sinnesknospen im 3. Kopfring, nach meiner Auffassung also im 2. Kopfsomit fehlen, und die Verteilung derselben im 6.—9. Kopfring, resp. im 4. Kopfsomit nach meiner Zählungsweise, eine andere ist. Für diese Differenz ist die erste These in BRISTOL'S Schlußfolgerungen bedeutungsvoll; er schreibt nämlich (p. 61): „1. *Nephelis* differs from nearly all other leeches in the external topography of the somite. The prominent sense organs present in most genera are not easily visible in *Nephelis*, excepting a few somites in the anal region.“ Im großen und ganzen erscheint dieses durchaus richtig und gibt uns eine Erklärung dafür, daß den Abbildungen BRISTOL'S die Sinnesknospen in seinem 7. und 8. Kopf-

1) Ich möchte hier beiläufig auf einen Fehler der fig. 3 BRISTOL'S in bezug auf die Zeichnungsweise der 2 hintern Augenpaare im Vergleich mit der richtigen Abbildung in fig. 4 aufmerksam machen.

ring sowie vielleicht im 3. fehlen. In bezug auf den 7. Kopfring möchte ich noch hervorheben, daß in tab. 5, fig. 2 BRISTOL hier die Sinnesknospen gezeichnet hat.

In betreff der äußern Morphologie der Kopfregion von *Herp. atomaria* sind noch die bezüglichlichen Untersuchungen von S. APATHY (1888) und R. BLANCHARD (1892, 1894) zu besprechen. Wenn wir z. B. bei MOQUIN-TANDON (1846) nur eine allgemeine Skizze des Kopfes von *Herpobdella* vorfinden (tab. 3, fig. 15, 16) und es in seiner Darstellung heißt (p. 301): „Ventouse orale . . . formée par trois segments, le terminal grand et obtus. . . Yeux, 8, très distincts, les 4 antérieurs disposés en lunule sur le premier segment, les 4 postérieurs rangés sur les côtés du troisième en lignes latérales et transverses.“ so ist das durchaus zutreffend, obgleich nicht ausführlich. Von den Abbildungen und den Beschreibungen, welche die beiden erstgenannten Autoren geben, läßt sich dies jedoch nicht sagen.

S. APATHY (1888) bildet (tab. 8, fig. 12) am Kopflappen sowie am 1. und 2. Kopfsomit (nach seiner Rechnungsweise sind es das 1., 2. und 3. Kopfsomit) noch je eine schwächere Querfurche im hintern Abschnitt eines jeden derselben ab, welche in Wirklichkeit entweder gar nicht vorkommen oder durch einige inkonstante und durchaus oberflächliche, nur auf einer kurzen Strecke verlaufende Furchen dargestellt sind. Weiter ist das 2. Augenpaar zu sehr nach hinten verschoben und liegt zu sehr median, während das 1. Paar zu sehr nach vorn hingerückt ist — dies ist dadurch bedingt, daß das 1. Augenpaar etwas mehr nach vorn gelegen ist und daß die Lage der Augen im allgemeinen ziemlich variiert. Hierauf beruht auch der Umstand, daß die 2. hintern Augenpaare nach hinten und medianwärts verschoben dargestellt sind. In bezug auf die Somitgrenzen muß ich bemerken, daß der 1. Ring des APATHY'schen 5. Kopfsomits meiner Meinung nach dem vordern, d. h. meinem 3. Kopfsomit, die 2. hintern aber dem folgenden Somit zuzurechnen sind.

Sowohl die Abbildungen als auch die Beschreibungen der Kopfregion von *Herp. atomaria*, welche uns R. BLANCHARD (1892, 1894) liefert, weisen Abweichungen von den meinigen und von denen BRISTOL's auf. Im Jahre 1894 schrieb BLANCHARD (p. 56) folgendes: „Les somites I et II sont condensés en un seul anneau portant les 4 yeux antérieurs, ou consistent parfois en 2 anneaux portant chacun 2 yeux. Les autres somites sont formés ainsi: III de 2 anneaux,

IV de 2 anneaux dont le dernier est parfois dédoublé. V . . . de 5 anneaux.“

Wenn wir nun die Abbildung fig. 19 (1894) betrachten, so sehen wir, daß 3 vordere Ringe des 5. Kopfsomits von BLANCHARD zusammen mit dem hintern, dorsal verdoppelten Ring seines 4. Kopfsomits dem 4. Kopfsomit nach meiner Auffassung durchaus entsprechen; 2 nach vorn folgende Ringe, von welchen der hintere die beiden hintern Augenpaare trägt, der vordere aber dorsal mit einer Querfurche versehen ist, entsprechen ohne jeden Zweifel meinem 3. Kopfsomit, nur erscheinen die Augen etwas zu sehr nach hinten verschoben. Der vorhergehende Ring, welcher der letzte im Vordernapf ist, stellt folglich das 2. Kopfsomit und der weiter nach vorn liegende Ring das 1. Somit dar, wie es auch BLANCHARD angibt, nur ist das 2. Augenpaar zu sehr nach hinten, das 1. aber zu lateral verschoben abgebildet. In diesem Fall besteht die Abweichung von meiner Beschreibung nur darin, daß der Kopfappen bei BLANCHARD mit einer Querfurche versehen abgebildet ist. In der fig. 20 BLANCHARD'S ist ebenfalls das 4. Kopfsomit sehr leicht zu bestimmen, da der 6. Kopfring mit dem dem mittlern Somitring eignen Pigmentstreifen versehen ist; und hier besteht das bezeichnete Somit aus den 3 vordern Ringen des 5. Kopfsomits von BLANCHARD nebst dem hintern Ring seines 4. Somits. Der vordere Ring desselben enthält die 2 hintern Augenpaare und ist folglich zu meinem 3. Kopfsomit zu rechnen, welchem auch der vorhergehende Ring zuzuzählen ist. In diesem Fall erscheinen die 3 vordersten Ringe ganz richtig abgebildet. Schwer zu verstehen ist die vordere ventrale Grenze des 3. Kopfsomits, welches dann ventral aus einem Ring bestehen muß, was übrigens zuweilen der Fall ist. Mit der eben betrachteten Abbildung ist fig. 1 der frühern Arbeit BLANCHARD'S (1892) fast identisch, nur daß im 4. Somit (nach meiner Auffassung) 3 statt 4 Ringe vorhanden sind. Aber abweichend von der im Jahre 1894 gegebenen Verteilung der Somite schrieb er vorher (p. 167): „Les détails . . . nous autorisent à considérer les 3 premiers anneaux comme équivalent chacun à un somite. . . . Les anneaux 4 à 9 représentent collectivement les somites IV et V. . . . L'anneau 10, caractérisé par la présence d'une zone dorsale pigmentaire, est le premier anneau du somite VI.“ Im Jahre 1894 hat also BLANCHARD seine Auffassung von den 2 zwischen den vordern und hintern Augenpaaren liegenden Ringen als von gesonderten Somiten II und III aufgegeben. Tatsächlich waren die Gründe für

eine solche Deutung der bezeichneten Ringe zu schwankend, und nunmehr haben sie nur historisches Interesse. Dies beweist der folgende Passus aus BLANCHARD'S Arbeit (1892, 2. p. 24): „Cherchons maintenant la signification de ces quatre anneaux et de ceux qui les précèdent [d. h. unserer 4 vordern Kopfsomite und des Kopfklappens]. En raison de la fréquence extrême avec laquelle des yeux supplémentaires se développent sur les anneaux 2 et 3, compris entre les deux anneaux oculifères, nous ne croyons pas nous tromper en les considérant eux-mêmes, comme deux anciennes anneaux oculifères, devenus aveugles par atrophie de leurs yeux; le retour fréquent de ceux-ci démontre d'ailleurs que leur disparition n'est pas très ancienne. Cela revient à dire que chacun des trois premiers anneaux équivaut à un somite raccourci et réduit à un seul anneau.“ eine Auffassung, welche, wie aus den oben beschriebenen Tatsachen hervorgeht, von Grund aus unrichtig ist.

In bezug auf den innern Bau der Kopfregion von *Herpobdella* ist vor allem die ausgezeichnete Abbildung des Präparats in toto von F. LEYDIG (1864) zu erwähnen, welcher einige Beziehungen, wie z. B. den obern Nerven der Schlundconnective und die beiden Augenpaare, sehr schön dargestellt hat.

Was nun BRISTOL'S (1898) detaillierte Untersuchungen betrifft, so habe ich viele Gründe, ihre Richtigkeit zu bezweifeln, und darunter wären als erster die Fehler in seinen Beobachtungen über das Neurosomit von *Herp. lateralis* hervorzuheben. Um diese Zweifel zu entscheiden, hätten wir nur das eine Mittel, nämlich BRISTOL'S Untersuchungen an *Herp. lateralis* selbst zu wiederholen. Dennoch erlaube ich mir hier vorläufig die folgende Bemerkung. Der 1. Kopfring BRISTOL'S (tab. 5, fig. 2) stellt ohne jeden Zweifel den Kopfklappen dar; dafür spricht unzweideutig seine mit *Herp. atomaria* durchaus ähnliche Innervation und Lage der Sinnesorgane. Der 2. Kopfring, welcher mit dem 1. Augenpaar und 2 Reihen von Sinnesknospen versehen abgebildet ist, entspricht unbedingt dem 1. Kopfsomit, obgleich das Fehlen der Ringnerven sowie vielleicht die Innervierungsweise einer ungenauen Beobachtung BRISTOL'S zuzuschreiben sind. Der 3. Ring gibt bei BRISTOL keine Anhaltspunkte, um seine Natur zu beurteilen, ausgenommen nur das, daß er den letzten Ring im Saugnapf bildet; aus diesem Grund halte ich diesen Ring mit ziemlicher Bestimmtheit für das 2. Kopfsomit, in welchem aber die beiden Ringnerven sowie die Sinnesorgane außer acht gelassen oder die letztern vielleicht unrichtig zum 1. Somit hinzugezählt sind. BRISTOL'S

4. und 5. Ring scheinen, hauptsächlich nach ihrer Lage und dem Vorhandensein der beiden hintern Augenpaare sowie der 2 Reihen von Sinnesknospen zu urteilen, dem 3. Kopfsomit anzugehören; in diesem Somit hat BRISTOL auch die beiden Ringnerven konstatiert, obgleich nur der vorderste in der Figur abgebildet ist. Daß der hintere Ringnerv diesem Somit, nicht aber dem folgenden angehört, ist aus seiner Innervierung vom Nerven des 3. Ganglionkomplexes der Unterschlundmasse ersichtlich. Das 5. Somit nach BRISTOL und der 1. Ring des folgenden stellen meiner Meinung nach ein Somit, nämlich das 4. Kopfsomit dar, in welchem nur der hintere Ringnerv von BRISTOL richtig beobachtet wurde. In bezug auf alle übrigen Bestandteile dieses Neurosoms kann ich mich in der Abbildung BRISTOL's nicht orientieren.

Aus dieser Darstellung ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Kopfreion von *Herp. atomaria* unbedingt dasselbe Verhalten darbietet, wie es von mir (1904) für *Hirudo medicinalis* und *Protoclepsis tessellata* beschrieben worden ist: die Kopfreion besteht auch hier aus dem Kopflappen und den 5 vordersten Körpersomiten. Die beiden hintern von den letztern sind gut ausgebildet, und nur das 4. Somit ist auf 4 Ringe reduziert; die 3 vordersten Somite sowie der Kopflappen unterliegen dagegen im Vergleich mit andern Hirudineen einer sehr starken Reduktion: der Kopflappen und das 1. und 2. Kopfsomit sind nur aus je einem einzigen Ring gebildet, und das 3. enthält 2 Ringe. Die wichtigsten Bestandteile des Neurosoms sind jedoch in allen Somiten gut ausgeprägt, und der Kopflappen ist auf keinen Fall ihnen vergleichbar.

### Literaturverzeichnis.

- APATHY, S., 1888, Analyse der äußern Körperform der Hirudineen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 8.
- BLANCHARD, R., 1892, Courtes notices sur les Hirudinées. III. Description de la *Nepheleis atomaria* CARENA, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 17.
- , 1892, 2, Sur la présence de la *Trocheta subviridis* en Ligurie et description de cette Hirudinée, in: Atti. Soc. ligustica Sc. nat., Vol. 3, No. 4.
- , 1894, Hirudinées de l'Italie continentale et insulaire, in: Bull. Mus. zool. Torino, Vol. 9, No. 192.
- BRISTOL, C., 1898. The metamerism of *Nepheleis*, in: Journ. Morphol., Vol. 15.
- LEYDIG, F., 1864, Tafeln zur vergleichenden Anatomie, Tübingen.
- LIVANOW, N., 1904, Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. II. Das Nervensystem des vordern Körperendes und seine Metamerie, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.
- , 1906, *Acanthobdella peledina* GRUBE, 1851, *ibid.*, Vol. 23, Anat.
- MOQUIN-TANDON, A., 1846, Monographie de la famille des Hirudinées, Paris.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 37.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

- apmd* äußerer paramedianer Längsmuskelstrang  
*apmg* äußerer paramarginaler Längsmuskelstrang  
*au* (*au*<sub>1</sub>, *au*<sub>2</sub>, *au*<sub>3</sub>, *au*<sub>4</sub>) Auge (des 1., 2., 3. und 4. Paars)  
*ask* dorsale Sinnesknospen  
*hms* (*hms*<sub>3</sub>, *hms*<sub>4</sub>) Zweig des hintern Ringnerven in den hintern Ring des (5. und 4.) Kopfsomits  
*iml* intermediärer Längsmuskelstrang  
*ipmd* innerer paramedianer Längsmuskelstrang  
*ipmg* innerer paramarginaler Längsmuskelstrang  
*kl* Kopflappen  
*l* lateraler Längsmuskelstrang  
*lm* Längsmuskulatur  
*lsl* laterale Sensille des Kopflappens  
*lsn*<sub>2</sub> laterale sensitive Nervenweige des 2. Kopfsomits  
*msn*<sub>3</sub> medianer Zweig des Nerven des 3. Kopfsomits  
*n* (*n*<sub>1</sub>, *n*<sub>2</sub>, *n*<sub>3</sub>, *n*<sub>4</sub>) Nerv des (1., 2., 3., 4.) Ganglienkomplexes der Unterschlundmasse (resp. des 1., 2., 3., 4. Kopfsomits)  
*on* oberer Nerv der Schlundconnective  
*rn* Ringnerv (*rn*<sub>1(1)</sub>, *rn*<sub>1(2)</sub> vorderer und hinterer Ringnerv des 1. Kopfsomits. *rn*<sub>2(1)</sub>, *rn*<sub>2(2)</sub>, *rn*<sub>3(1)</sub>, *rn*<sub>3(2)</sub>, *rn*<sub>4(1)</sub>, *rn*<sub>4(2)</sub>, *rn*<sub>5(1)</sub>, *rn*<sub>5(2)</sub> vorderer und hinterer Ringnerv des 2., 3., 4., 5. Kopfsomits)  
*sk* Sinnesknospe  
*sl* Sensille  
*sn*<sub>3</sub> sensitiver Nervenweige des Nerven des 3. Kopfsomits  
*un* unterer Nerv der Schlundconnective  
*vsn*<sub>2</sub> ventrale sensitive Nervenweige des 2. Kopfsomits  
*1, 2, 3, 4, 5* das 1., 2., 3., 4., 5. Kopfsomit

Fig. 1. Schema der Innervation der Kopfregion.

Fig. 2. Schema der Innervation des 1. Rings des 3. Kopfsomits.  
(Die Sinnesknospen der vordern Querreihe sind nicht abgebildet.)

Fig. 3. Schema der Innervation des hintern Abschnitts des 2. Kopfsomits.

Fig. 4. Schema der Innervation des vordern Abschnitts des 2. Kopfsomits.

Fig. 5. Schema der Innervation des hintern Abschnitts des 1. Kopfsomits.

Fig. 6. Schema der Innervation des vordern Abschnitts des 1. Kopfsomits.

Fig. 7. Schema der Verteilung der Sinnesorgane im Kopflappen.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über den Bau des Oesophagus und die Lokalisation der Nierenfunktion bei freilebenden Nematoden.

Zweite Studie über die Organisation der Nematoden.

Von

**Dr. Max Rauther.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 38 und 7 Abbildungen im Text.

Die nachstehend mitgeteilten Untersuchungen verdanken ihre Entstehung einigen Experimenten über die Ausscheidung von Farbstoffen, die ich im Frühjahr 1905 auf Helgoland<sup>1)</sup> an den dort am häufigsten vorkommenden Species freilebender Nordsee-Nematoden anstellte. Das unerwartete Ergebnis dieser orientierenden Versuche, das gewisse Teile des Oesophagus dieser Tiere in besonderer Weise an dem Excretionsvorgange beteiligt zeigte, veranlaßte mich zu einer eingehendern Untersuchung der dieser Funktion dienenden Einrichtungen. Hierbei konnten die über die Oesophagusdrüsen bei freilebenden Nematoden bisher von verschiedenen Autoren gemachten Angaben mehrfach ergänzt und berichtigt werden.

Untersucht wurden Vertreter der Gattungen *Enoplus*, *Oncholaimus*, *Cylicolaimus* und *Thoracostoma*. Was zunächst diese letzte Form angeht.

1) Der Direktion der Königlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland spreche ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes hiermit meinen verbindlichsten Dank aus.

so handelt es sich um schlanke Würmer von 12—15 mm Länge; der Oesophagus, durch den Nervenring im Verhältnis 1 : 2,5 geteilt, mißt etwa 2 mm. Die Vulva liegt hinter der Körpermitte: das Stück vom After bis zu der ziemlich plumpen, am Ende etwas verdickten und abgerundeten Schwanzspitze mißt 0,2 mm. Schwanz- und Seitenfelddrüsen sind vorhanden, eine Ventraldrüse fehlt; besonders am Vorderende findet sich ein reicher Borstenbesatz, um die Mundöffnung stehen 10 große Stacheln. Unter der Körpercuticula liegt am äußersten Vorderende die für diese Formen charakteristische Chitinkappe (Fig. E, F, kk); eine Mundhöhle ist auf Totalpräparaten nicht sichtbar; sie ist aber wohl nur durch andere Teile der Mundbewaffnung verdeckt, da sie auf Schnitten zwar kleiner als die von *Cylicolaimus*, aber sonst dieser sehr ähnlich gebildet erscheint (Fig. E gibt nicht ganz das typische Bild, da in der Regel die Wandflächen der Mundkapsel nach außen gewölbt sind). Herrn Dr. BRESSLAU, der z. Z. mit der Bearbeitung der bei Helgoland vorkommenden marinen Nematoden beschäftigt ist, bin ich für die freundliche Durchsicht der von mir gesammelten Formen sehr zu Dank verpflichtet; Dr. BRESSLAU teilte mir brieflich mit, daß die von mir als *Thoracostoma* bezeichneten Würmer ebenso wie die ihnen ähnlichen *Th. aculeicandatum* JÄGERSKIÖLD und *Th. strasseni* und *Th. comes* TÜRK bedeutend abweichen von den Formen für die MARION 1870 diese Gattung aufstellte und daß sie in dieser nicht belassen werden dürfen. Da meine Abhandlung sich damals bereits im Druck befand und eine eingehende Erörterung der einschlägigen systematischen Komplikationen über die Zwecke dieser Zeilen ohnehin weit hinausgehen würden, so kann ich nicht umhin, auch für meine Form den Namen *Thoracostoma* zunächst noch beizubehalten.

Der *Cylicolaimus* unterscheidet sich von der vorigen Form erstens durch die auch relativ größere Mundkapsel, zweitens durch seine Größe, ferner durch einige anatomische Besonderheiten, auf die später noch zurückzukommen ist. Er mißt ca. 30 mm ( $\frac{1}{2}$ ), der Schlund etwa 4,3 mm ( $= \frac{1}{7}$  der Körperlänge); der Nervenring liegt 0,8 mm hinter dem Vorderende, die Vagina hinter der Körpermitte. Diese Form ist sehr ähnlich, nach BRESSLAU aber nicht identisch mit dem von JÄGERSKIÖLD (1901) behandelten *C. magnus* VILLOT. Im Mangel der Ventraldrüse, im Besitz großer Seitenfelddrüsen und einer chitinösen Kopfkappe, auch im Bau des Oesophagus zeigt sich beträchtliche Übereinstimmung mit *Thoracostoma*.

Der mir vorliegende Vertreter der Gattung *Euoplus* besitzt eine Gesamtlänge von ca. 8 mm, wovon 1 mm auf die Ösophagealregion entfallen. Das Schwanzende, das die Mündung der Schwanzdrüsen trägt, ist pfriemenartig zugespitzt. Die Länge der Mundhöhle beträgt etwa 0,05 mm; der Nervenring teilt den Oesophagus ziemlich genau im Verhältnis 1 : 2.

Die Gesamtlänge der von mir untersuchten *Oncholaimus* schwankt zwischen 8—15 mm. Der Oesophagus, ohne die Darmklappen und die ca. 0,07 mm lange Mundkapsel, mißt etwa 1 mm; der Nervenring teilt ihn im Verhältnis 2 : 3. Die Vulva liegt hinter der Körpermitte, die Gesamtlänge im Verhältnis 4 : 3 teilend. Die Ventraldrüse mündet ungefähr 0,25 mm hinter dem Vorderende. Die Farbe ist in der Ausdehnung des Mitteldarms rötlich braun. BRESSLAU ist der Ansicht, daß diese Form

bis auf die Lage der Ventraldrüsenmündung mit *Oncholaimus vulgaris* BASTIAN übereinstimmt.

### Zum gegenwärtigen Stand der Frage nach den Organen der Excretion bei Nematoden, speziell bei den freilebenden.

Was man bei den parasitischen Nematoden als Excretionsorgane anzusehen habe, darüber haben seit den grundlegenden Forschungen von A. SCHNEIDER (1866) und CH. BASTIAN (1866) wohl nie Meinungsverschiedenheiten bestanden; es sind die „Seitengefäße“. In bei weitem der Mehrzahl aller Gattungen der schmarotzenden Formen sowie bei zahlreichen Erd- und Süßwasserbewohnern (vgl. BÜTSCHLI, 1873) finden sie sich, trotz mannigfacher Variationen im einzelnen, stets mit den gleichen typischen Merkmalen; unter diesen sind einesteils die konstante Lage in den „Seitenlinien“, andererseits die median-ventrale Ausmündung in der Nähe des Nervenrings, ferner die Umschließung des capillaren Excretionskanälchens durch eine einzige große Zelle die wichtigsten. Andere mit Sicherheit als Excretionsorgane anzusprechende Bildungen waren bei den Nematoden bisher nicht bekannt, es schienen also die „Seitengefäße“ einen dieser Klasse durchaus eigentümlichen Typus der Protonephridien zu repräsentieren. Um so mehr ist es auffallend, daß bei einigen parasitischen Familien, wie den Trichotracheliden, bei *Ichthyonema* und *Mermis*, kein den Seitengefäßen ähnliches Organ vorhanden ist. Ebenso werden jene bei den marinen freilebenden Nematoden allgemein vermißt.

Es wurde indessen mehrfach versucht, Organe nachzuweisen, die bei den genannten Formen die excretorische Funktion übernommen haben und entweder allein oder im Nebenannte ausüben sollten. Eine umfangreiche Abhandlung von L. A. JÄGERSKIÖLD (1901) dient vornehmlich dem Bestreben, eine Wechselbeziehung zwischen dem Fehlen des Excretionsorgans und dem Auftreten von besondern Hautdrüsen zu konstatieren. Das Vorhandensein von Seitenfelddrüsen bei *Thoracostoma* und *Cylicotaimus*, der Stäbchen- oder Drüsenfelder bei *Trichosomum* etc. bestimmt den Verfasser zu der Ansicht, daß Hautdrüsen und Excretionsorgane einander physiologisch vertreten könnten. Ein solches Verhalten würde auch eine bereits in einer frühern Abhandlung (1894) vom selben Autor geäußerte Ansicht erheblich stützen, daß nämlich der typische einzellige Excretionskanal der Ascariden u. a. phylogenetisch von einer ventralen Hautdrüse herzuleiten sei, die sekundär mit einem mehrzelligen Ausführgang in Verbindung getreten ist; ganz analoge Anschauungen werden ja bekanntlich von zahlreichen Forschern hinsichtlich des Ursprungs der Protonephridien der Plathelminthen vertreten. Bei den Nematoden wird die Möglichkeit eines solchen genetischen Zusammenhangs zwischen Excretionszelle und Drüse allerdings noch dadurch nahegelegt, daß sich bei den meisten freilebenden Formen, eben an der Stelle des Excretionsporus mündend, die „Ventraldrüse“ findet, ein Gebilde, dessen Homologisierung mit dem typischen Excretionskanal bereits durch BASTIAN (1866) vertreten und seitdem fast stets für unabweisbar gehalten wurde, das aber durch Bau und Funktion

sich als eine einzellige echte Drüse<sup>1)</sup> charakterisiert. Allein BÜTSCHLI (1874) widersprach dieser Auffassung entschieden, indem er erklärte (l. c., p. 14), daß „die Ventraldrüse der Meeres-Nematoden nur eine weitere Ausbildung der erwähnten großen Zellen [„in der Nähe des Porus des Gefäßsystems“ gewisser Nematoden] und ein Homologa der Drüse bei *Sclerostomum equinum* ist, während die eigentlichen Seitengefäße verkümmert sind“. Nun aber trifft auch das Fehlen des ventralen Excretionsorgans keineswegs stets mit der nach JÄGERSKIÖLD zu postulierenden Anwesenheit von Hautdrüsen zusammen (beide fehlen bei *Mermis*, *Trichina*, *Ichthyonema*); andererseits mangelt der Annahme, daß eine Drüsenzelle sich zu einem Excretionsorgan umbilden oder es vertreten könne, jegliche physiologische Wahrscheinlichkeit; denn eine Drüse, die imstande wäre, die regressiven Stoffwechselprodukte dem Blute auswählend zu entnehmen und „auszuscheiden“, ist nie durch einwandfreie Beobachtungen als existierend nachgewiesen worden; es ist keineswegs erwiesen, daß sich die Excretion irgendwo nach dieser oberflächlichen Analogie mit der Drüsentätigkeit vollzieht.

Schon auf Grund dieser Erwägungen würden wir uns der seit BASTIAN bis auf die Gegenwart (MARION, 1870, p. 59; DE MAN, 1886, p. 2; JÄGERSKIÖLD, 1901; TÜRK, 1903) geltenden Ansicht, daß die Ventraldrüse das eigentliche Excretionsorgan der freilebenden Meeres-Nematoden sei, bzw. der JÄGERSKIÖLD'schen Modifikation, daß auch andere Hautdrüsen diese Rolle übernehmen könnten, nicht anschließen dürfen.

### Versuche, die Aufnahme und Ausscheidung verschiedener Farbstoffe betreffend.

Zu Versuchen über die Excretion bediente ich mich der zuerst von CHRONSZCZEWSKY und R. HEIDENHAIN zur Untersuchung der Säugetierniere und später von KOWALEWSKY (1890) zum Studium der Excretionsorgane der Wirbellosen angewandten beiden Farbstoffe, des Indigkarmins und des Ammoniakkarmins. Da bei dem geringen Leibesdurchmesser der Würmer an eine Injektion nicht wohl gedacht werden konnte, so wurde dem Wasser, in dem sich

1) Das Secret der Ventraldrüse ist von schleimiger Beschaffenheit und entspricht zweifellos genau dem der Schwanzdrüsen; wie dieses zieht es sich zu langen hellen Fäden aus und dient wahrscheinlich zum Verbinden von Detrituspartikelchen zu einer vergänglichen Schutzhülle des Wurms, andererseits wohl auch zu seiner Festheftung am Grunde. LEYDIG (in: Arch. Anat. Physiol., 1854) und A. SCHNEIDER (1866) bezeichnen die Schwanzdrüsen geradezu als „Spinndrüsen“. Auch die Seitenfeldrüsen gewisser Urolaben (s. o.) sind Schleimdrüsen, und die Tatsache ihres Vikariierens für die Ventraldrüse findet ebensogut wie durch die angenommenen excretorischen Aufgaben eine Erklärung in ihrer Bestimmung zur Produktion einer schützenden Schleimhülle.

die Tiere befanden, soviel von einer konzentrierten Lösung des Farbstoffs in Seewasser zugesetzt, bis es eine kräftig hellblaue bzw. rote Farbe erhielt; nach Verlauf einiger Stunden (die Tiere blieben übrigens tagelang in diesen Lösungen am Leben), sobald, je nach der Konzentration rascher oder langsamer, eine hinreichende Resorption des Farbstoffs stattgefunden hatte, wurden die Tiere in reines Seewasser zurückgebracht. Zur Prüfung der Reaktion in verschiedenen Organen wurde, ebenfalls nach KOWALEWSKY'S Vorgang, Lakmuslösung in gleicher Weise appliziert. Endlich wurden auch Tiere, hauptsächlich zum Studium des Resorptionsvorgangs und zur Darstellung der Fettzellen, in schwache Methylenblaulösungen gesetzt: Versuche mit Tusche- und Karminfütterung hatten keine positiven Ergebnisse.

Die Farbstoffaufnahme vollzieht sich bei allen genannten Stoffen ziemlich übereinstimmend. Das wichtigste Organ für die Aufnahme des Wassers und gelöster Stoffe ist die Haut; der Darm kommt hierfür wohl erst in zweiter Linie in Betracht; die von LEUCKART (Parasiten des Menschen, 1886, p. 25) der Haut der parasitischen Nematoden zugeschriebene hohe Resorptionsfähigkeit wird auch für die freilebenden durch den Versuch erwiesen. Die Hautdecke wird zu äußerst von einer ziemlich starken Cuticula gebildet; unter dieser findet sich stets eine dünne Plasmaschicht, die 8 Längsreihen von Hypodermiszellen angehört, von denen je eine der dorsalen und ventralen Mittellinie angehört, während die kernführenden Abschnitte der übrigen in den Seitenwülsten zusammengedrängt sind.<sup>1)</sup>

1) Die Existenz einer kontinuierlichen Subcuticularschicht bei den Urolaben wird auch von den neuern Autoren (JÄGERSKIÖLD, 1901; TÜRK, 1903; ZUR STRASSEN, 1904) in Frage gestellt, und selbst den 3 Zellenreihen der Seitenwülste werden genetische Beziehungen zur Cuticulardecke abgesprochen (BÜTSCHLI, 1876, und die beiden letztgenannten Autoren). Es ist aber gar nicht schwierig, sich auf Schnitten von dem Zusammenhang der äußern Zellenreihen der Wülste mit einer dünnen, aber mit Hilfe kräftiger Plasmafärbungen, z. B. durch Toluidinblau, deutlich sichtbar zu machenden Plasmaschicht zu überzeugen, die wiederum mit den medianen Hypodermisleisten in Verbindung tritt. Ohne weitere Kunstmittel hat man aber oft genug Gelegenheit, an frischen Tieren (*Oucholaimus* u. a.) eine Linienzeichnung der Cuticula bzw. des unterliegenden Gewebes wahrzunehmen, durch die die Oberfläche in 8 Längsreihen von Feldern geteilt wird, die offenbar den Territorien der 8 Zellenreihen entsprechen. Die Felder der medianen Zellenreihen und der innern von den 3 Zellenreihen der Seitenwülste sind fast quadratisch und, der Lage der Zellen entsprechend, von geringer Ausdehnung. Dagegen sind die zu den 4 äußern Zellenreihen

Wie die Ausdehnung der resorbierenden Oberflächen, so sind auch die Aufgaben der äußern und innern Zellenreihen wahrscheinlich verschiedene. Stets beobachtet man in diesen eine gröber vacuoläre Struktur als in jenen: wengleich auch den innern Zellen die Fähigkeit zur direkten Aufnahme von Flüssigkeit aus dem äußern Medium nicht fehlen dürfte, so ist es doch wahrscheinlich, daß die Hauptmenge von den den weitaus größern Teil des Umfangs mit ihren deckenden Ausbreitungen umspannenden äußern Zellen aufgenommen und von ihnen den Mittelzellen zugeführt wird. Feinste Vacuolen der hypodermalen Schicht sind es, die sich bei Zusatz von Methylenblau<sup>1)</sup> zum Seewasser zuerst färben, derart, daß diese gleichmäßig fein blau granuliert erscheint. Sehr rasch verbreitet sich die Färbung auf die Fettzellen der Leibeshöhle. Daß die Aufnahme der gefärbten Flüssigkeit in der Tat durch die Haut erfolgt, wird auch dadurch bewiesen, daß bei Verschuß von Mund und After (durch festes Zuschnüren etwa mittels eines feinen Haars<sup>2)</sup>) die Färbung der bezeichneten Gewebe gleich rasch und vollständig wie unter normalen Verhältnissen erfolgt.

Es ist hier einer Erscheinung zu gedenken, die mit einem bloßen „Aufsaugungsvermögen“ der Hautschicht nicht hinreichend erklärt ist; der Farbstoff, und zwar nicht nur das leicht aufgenommene Methylenblau, für das die Hypodermiszellen und speziell die Fettzellen ein besonders hohes Lösungsvermögen besitzen, sondern auch das Indigkarmin tritt in den Vacuolen bei weitem dunkler, also konzentrierter zutage, als es sich in der Lösung vorfindet. Mir scheint dieser Umstand dafür zu sprechen, daß das Plasma der Haut-

---

der Seitenwülste gehörigen Subcuticularbezirke rechteckig, in der Querichtung langgestreckt; sie erstrecken sich vom äußern Rand der Seitenwülste zwischen der Muskelschicht und der Cuticula hindurch bis zu den medianen Felderreihen. Ganz kürzlich hat RETZIUS (1906) auf Grund von Silberimprägnationen eine sehr genaue Darstellung dieser Verhältnisse geliefert.

1) Dieses eignet sich wegen seiner intensiven Färbung und da es sehr leicht und reichlich von den Zellen aufgenommen wird, am besten für das Studium dieser Vorgänge, doch verlaufen diese beim Indigkarmin, bis auf das Unterbleiben der Imprägnation des „Fettgewebes“, anscheinend ganz analog, nur bedeutend langsamer.

2) Der Versuch wurde auch so wiederholt, daß nur der mittlere Körperabschnitt eines an beiden Enden mit Fäden befestigten *Cylocobaimus* in die Methylenblaulösung getaucht wurde; nach ca. 20 Minuten fand ich in dieser eingetauchten Region die Haut und das Fettzellennetz imprägniert.

zellen der Aufnahme dieses Farbstoffs Widerstand entgegensetzt, während das wässrige Lösungsmittel ungehindert in die Leibeshöhle übertritt. Zwar bietet das Ausschließungsvermögen der Zellen diesen Stoffen gegenüber keinen absoluten Schutz, denn es gelangen ja offenbar doch beträchtliche Mengen davon in die Leibeshöhle; aber das Wirken eines solchen Widerstands macht sich bei längerer Einwirkung der Farblösung noch in anderer Weise bemerkbar. Einerseits vergrößern sich die Farbstoffvacuolen in den Zellen ständig und fließen später oft zu einem großen, den Kern umgebenden Hohlraum zusammen; endlich wird der Farbstoff, der allerdings wohl noch durch die Cuticula weiter diffundiert, überhaupt nicht von der Zelle in die intracellulären Vacuolen aufgenommen, sondern sammelt sich in intercellulären, reihenweise angeordneten Lückenräumen an. (Die Füllung der Intercellularräume durch den dunklen Farbstoff gibt gleichzeitig Gelegenheit, sich über den zelligen Bau und die Erstreckung der einzelnen Zellbezirke der Hypodermis zu orientieren; außerdem nimmt man die plasmatischen Verbindungen zwischen den Zellen am lebenden Objekt aufs deutlichste als helle Brücken wahr.)

Excretion. — Bringt man einen Nematoden aus einer der genannten Gattungen nach reichlicher Aufnahme von Indigkarmin in reines Seewasser, so beobachtet man bald neben der blassen, auf der Retention von Farbstoff beruhenden blauen Tönung der Seitenwülste eine blaue oder grünliche Färbung im Oesophagus, meist auch Ansammlungen des Farbstoffs im vordersten und hintersten Darmabschnitt. Bei näherer Prüfung überzeugt man sich, daß diese Färbung keine allgemeine ist, sondern hauptsächlich die Teile der stärksten Pigmentablagerung betrifft, ja überhaupt, wie es scheint, ausschließlich an die „Pigment“körnchen gebunden ist. Pigment, Anhäufungen kleiner, gelblicher oder bräunlicher, kugelförmiger Konkreme, über deren spezielle Anordnung unten eingehender zu berichten ist, sind ein im Oesophagus der freilebenden Nematoden nie fehlender Bestandteil. Da sich das Indigkarmin nach allen an andern Tieren gemachten Erfahrungen, in den Geweben analog den Endprodukten des Plasmaabbaues, der Harnsäure etc., verhält, so liegt es nahe anzunehmen, daß eben diese körnigen Konkremmassen selbst als Excrete, als „excretorisches Pigment“ aufzufassen sind.

Es sei eigens betont, daß nie die Schlunddrüsen die Blaufärbung durch das Indigo aufweisen. In einer kürzlich erschienenen

Abhandlung berichtet GUIDO SCHNEIDER (1906, p. 6), daß Fütterungsversuche mit pulverisiertem Karmin und Dahlia bei *Chromadora baltica* G. SCHNEIDER und *Axonolaimus spinosus* BTLI. Bilder ergaben, „die darauf hindeuteten, daß diese Stoffe vielleicht doch durch die 3 Oesophagusdrüsen ausgeschieden werden“. Lakmus gelangte in ihnen nicht zur Ausscheidung; auf Schnitten wurden diese Verhältnisse nicht geprüft. In meinen Fällen ließ sich jedoch mit Sicherheit beobachten, daß die Färbung mit dem Ausdehnungsbereich der Pigmentkörnchen zusammenfällt, der seinerseits bei *Enophus* und *Cylicolaimus* hauptsächlich auf die „Kanten“ des 3schenkligen chitinosen Schlundrohrs beschränkt ist, während die Drüsen je in der Mitte der 3 das Schlundlumen begrenzenden Flächen liegen. Auf Schnitten läßt sich noch deutlicher erkennen, daß auch in den Regionen, wo sich die Drüsen durch ihre Ramifikationen mannigfacher ausbreiten und wo das Pigment sich in Quersträngen zwischen die Drüsenläppchen etc. erstreckt, bzw. sich diffus in der Schlundwand ausbreitet, ebensowohl die gelblichen bis braunen Konkreme als der mit ihnen verbundene zurückgehaltene Farbstoff stets außerhalb der Drüsensubstanz liegen.

Neben den erwähnten Bezirken im Oesophagus ist es insbesondere der Mitteldarm, der nach dem Aufenthalt des Wurms in Indigkarminlösung in seinem vordersten und gelegentlich auch im hintersten Abschnitt eine dunkelblaue Färbung annimmt. Diese scheint zum geringern Teil durch intracelluläre Farbstoffgranula oder Tröpfchen, wesentlich aber durch körnig ausgefallenen, vor den Epithelzellen zurückgehaltenen Farbstoff bedingt zu sein. Zum Teil ist dieser wohl sicherlich mit dem umgebenden Wasser per os aufgenommen worden; aus der anatomischen Untersuchung dürfte sich aber noch ein anderer Gesichtspunkt für die Beurteilung seiner Herkunft ergeben.

Andere Organe fand ich mit Indigo nie gefärbt. In einer russisch geschriebenen Abhandlung bildet GOLOWIN (1902) das Hinterende eines *Oncholaimus* ab mit durch Indigkarmin dunkelblau gefärbten Schwanzdrüsen; ein solches Resultat habe ich nie erhalten.

Die nach Behandlung der Tiere mit Ammoniak-Karmin sich darbietenden Befunde gaben so gut wie keine Aufschlüsse über den Verlauf der Excretion. Fast stets nahm die gesamte Cuticula einen hellroten Ton an, der möglicherweise feinere Färbungen innerer Organe verdeckte. Im Oesophagus wurde nie eine stärkere Ansammlung des Farbstoffs bemerkt, ebensowenig in irgend welchen

Drüsen. Die Hypodermis verhielt sich bei längerer Einwirkung ähnlich wie gegenüber dem Indigkarmin.

Was die Reaktion der Gewebe betrifft, so kann ich GUIDO SCHNEIDER's Angabe, daß der gesamte Mitteldarm sauer reagiere, bestätigen: eine besonders intensive Rötung der Lakmuslösung zeigte sich jedoch stets im vordersten und hintersten Darmabschnitt (vgl. oben). Bezüglich der Reaktion des Oesophagus konnte ich zu keinem sichern Ergebnis kommen; die blaue Färbung der von der Hautschicht aufgenommenen Lakmuströpfchen einerseits, die Färbung der Pigmentkörnchen andererseits erschwerten die Beurteilung, doch hatte ich in zahlreichen Fällen den Eindruck, daß eben die Bezirke, die sonst das Indigo zurückhalten, also die Pigmentaustretungen, einen schwach rötlichen Ton annahmen.

Die Färbungen gewisser Gewebe, die durch Methylenblau erzielt wurden, soweit sie nicht den durch Indigo erzeugten entsprechen, hier ausführlich zu beschreiben, habe ich keine Veranlassung, da die betreffenden Vorgänge mit der excretorischen Funktion nicht in direkter Beziehung stehen. Ich will jedoch nicht zu erwähnen unterlassen, daß sich durch diesen Farbstoff die „Fettzellen“ *intra vitam* aufs schönste darstellen lassen; für die zerstreuten Fettzellen (die „floating gland cells“ BASTIAN's) von *Oncholaimus*, *Cyatholaimus* u. a. ist dieses Verfahren bereits durch SCHIMKEWITSCH (1899) und GOLOWIN (1902) angewendet worden; aber auch die netzartig verbundenen verzweigten Fettzellen, die TÜRK (1903) für 2 Thoracostomen beschrieb, lassen sich auf diese Weise imprägnieren. Ich kann ihr Vorhandensein nicht nur für die nahe verwandte Gattung *Cylicolaimus*, sondern auch für *Euoplus* bestätigen; bei allen stehen sie in engem Zusammenhang mit den Seitenwülsten, umspinnen aber in der mannigfaltigsten Weise den Darm und die Geschlechtsorgane. Sicherlich entsprechen sie funktionell genau den erwähnten zerstreuten Fettzellen anderer marinen Formen, denen wiederum sehr ähnliche Gebilde bei parasitischen sich anreihen (Fettzellen bei *Mermis* etc.). SCHIMKEWITSCH (1899) und JÄGERSKIÖLD (1901) halten diese den „büschelförmigen Organen“ der Ascariden für homolog; ihre phagozytäre Funktion ist jedoch durch nichts erwiesen, und allein das Vermögen, Methylenblau aufzuspeichern, scheint mir doch nicht ausreichend, um ihnen mit SCHIMKEWITSCH eine „blutreinigende Funktion“ zuzuschreiben. Die starke Färbbarkeit dürfte in dem hohen Absorptionsvermögen der fettartigen, diese Zellen erfüllenden Substanz für Methylenblau begründet sein; sie sind also wohl im wesentlichen Reservestoffe speichernde Zellen und kommen für unsere Betrachtungen über Excretion füglich nicht weiter in Betracht.

### Der Bau des Oesophagus und der Mundhöhle.

Historisches. BASTIAN (1866, p. 578) vermißte noch bei den marinen Nematoden (den Gattungen *Leptosomatum*, *Euoplus*, *Oncholaimus*)

„a well-marked muscular oesophagus“ von zelligem Bau; „all that I have been able to make out was a kind of clear, gelatinous, undifferentiated tissue containing in its substance large, interspersed, pigment-granules. It is possible that this substance may be a kind of contractile sarcode . . .“ Querschnitte lehrten in der Wand des Schlunds eine feine radiäre Streifung kennen, ähnlich wie bei den parasitischen Nematoden, die durch BÜTSCHLI (1874) als Ausdruck radiärer Muskelfibrillen erkannt wurde. — Weniger Klarheit herrschte über die Bedeutung der an bestimmten Stellen zwischen die Fibrillenbündel eingelagerten „körnigen“ Substanz. EBERTH (1863, p. 9) und BASTIAN (1866) erwähnen bereits das hauptsächlich entlang den Kanten des 3seitigen Schlundlumens abgelagerte Pigment; MARION (1870, p. 54) vermutete, daß dessen braune Körnchen den Inhalt von „glandes oesophagiennes“ bildeten, die er am Übergang des Schlunds in den Darm ausmünden ließ. BÜTSCHLI (1874) bestreitet das Vorhandensein derartiger Drüsen; er findet nur eine „körnige Masse“, die „nicht selten sehr entschieden pigmentirt“ ist durch „körnige meist gelbe bis braune Farbstoffe“. Die Entdeckung wahrer „Oesophagealdrüsen“ war DE MAN (1886) vorbehalten, der diese von dem Pigment der Schlundkanten ganz unabhängig fand und ihre Ausmündung in die Mundhöhle feststellte. Im Anschluß an diese Beobachtungen wurden von den neuern Autoren folgende Bestandteile der Schlundwandung (abgesehen von der cuticularen Auskleidung) unterschieden: a) radiäre Muskelfasern oder -fibrillen, b) das „Sarcoplasma der Muskulatur“ (JÄGERSKIÖLD, 1901) oder eine körnige die Kerne enthaltende „Grundsubstanz“ (TÜRK, 1903), c) 3 Oesophagealdrüsen, die in der Mitte der Schlundsectoren gelegen sind.

## I. Der Oesophagus von *Oncholaimus* sp. (*vulgaris* BASTIAN?)

Bei allen von mir untersuchten Genera lassen sich 3 sehr ungleichwertige Abschnitte des Oesophagus unterscheiden; den ersten, bei weitem umfangreichsten, an die Mundhöhle (Mundkapsel) sich anschließenden, kann man als „Hauptteil“ bezeichnen; auf ihn folgt, durch eine quere membranöse Scheidewand von ihm getrennt, ein sehr kurzes „Zwischenstück“, dessen Länge im allgemeinen nur etwa  $\frac{1}{30}$  der Gesamtlänge des Organs beträgt (bei *O.* ca. 30  $\mu$ ); das Ende bildet ein in den Anfang des Vorderdarms eingestülpter, aus den 3 Darmklappen gebildeter Ventilapparat.

Die Mundöffnung von *Oncholaimus* ist von 6 flachen lippenartigen Gebilden umstellt, die sie gelegentlich wie Klappen verschließen; sie führt in eine sehr geräumige Mundhöhle, die durch den Besitz von 3 Zähnen, 2 längern unter sich gleichen subventralen und einem weiter caudalwärts stehenden („kürzern“) dorsalen, ausgezeichnet ist. Bis zur Erhebung der erstern, etwa in der Mitte der Mundhöhle, ist diese im Querschnitt kreisrund, von der Basis der Zähne ab erscheint dieser abgerundet dreieckig (Fig. 2a); die

zentralwärts vortretenden Mitten der 3 Wandflächen ziehen sich im hintern Teil wieder distalwärts ein, derart, daß eine von zwei geschweiften, oralwärts sich verflachenden Wülsten begleitete Rinne entsteht (vgl. Fig. 1, zwischen *a* und *b*); am Übergang in den Schlund jedoch gleicht sich diese Rinne abermals aus, indem sich von der Mitte jeder Wandfläche eine höckerförmige, leicht oralwärts sich erhebende Ausbuchtung der Cuticula tief in das Lumen hinein erstreckt (s. Fig. 1 bei *b*, links im medianen Längsschnitt, rechts in der schrägen Aufsicht). Diese 3 Höcker des Mundhöhlenbodens, über deren abgerundeter Spitze die Cuticula äußerst verdünnt ist, finden sich, außer bei *Enoplus*, bei allen von mir untersuchten Formen, während die „Zähne“ in dieser Form ein charakteristisches Besitztum der Oncholaimen sind.

Wie der Längsschnitt des dorsalen Zahns (Fig. 1) zeigt, sind dies hohle Gebilde, gewissermaßen ebenfalls Ausstülpungen der Mundhöhlenenticula. Letztere unterscheidet sich durch ihr färberisches Verhalten von der der Haut sowohl als der des Schlunds; man sieht, daß der Höcker am Mundhöhlenboden bereits von der bei Eisenhämatoxylin-Schwärzung heller als die Mundkapsel bleibenden Cuticularsubstanz des Schlundkanals gebildet wird. Die Zähne tragen, wie DE MAN (1886) zuerst nachwies, die Ausmündungsöffnungen der dorsalen und der subventralen Oesophagusdrüsen; der feine Porus liegt, wie Fig. 1 zeigt, etwas unterhalb der schräg nach vorn und innen gerichteten Spitze. Auf Fig. 1 und 2a bemerkt man ferner, daß die hintere Hälfte der Mundkapsel schon in der drüsig-muskulösen Wandung des Schlunds steckt, die sich an den 3 Seiten bis an den Eingang in die Zahnhöhlungen hinaufzieht.

Der Hauptteil des Oesophagus. — Pigmentierung. Betrachten wir ein Totalpräparat, so zeigt sich, daß der gesamte Oesophagus eine diffuse bräunliche Färbung aufweist, die allerdings (da offenbar die Menge der Konkreme mit der Lebensdauer zunimmt) bei verschiedenen Individuen der Intensität nach sehr wechselt. Die Pigmentkörnchen sind auf den ganzen Umfang des Organs gleichmäßig verteilt, im vordersten Abschnitt, dem sie oft eine dunkel schwarzbraune Farbe verleihen, sind sie stets am dichtesten gehäuft; man überzeugt sich leicht schon am frischen Objekt, daß die Konkreme in radiären Reihen zwischen den hellen Fibrillen der Schlundwand sehr regelmäßig angeordnet sind.

Muskulatur. In topographischer Hinsicht verhält sich die Muskulatur des Hauptteils des Schlundes bei *Oncholaimus* sehr ein-

förmig: es finden sich nur radiäre, senkrecht zur Schlundachse angeordnete Fibrillen. Einesteils durch die vorspringenden 3 Schenkel des Schlundlumens — dessen auskleidende Cuticula gelegentlich bis fast an die den Schlund gegen die Leibeshöhle hin umschließende Grenzlamelle hin vordringt —, andernteils durch die 3 Drüsen der Sectormitten<sup>1)</sup>, erscheint die Fibrillenmasse auf dem Querschnitt in 6 Bündel geschieden (Fig. 2b). Erst in der caudalen Hälfte des Schlunds wird diese Anordnung durch die sich einschiebenden Verästlungen der Drüsen undeutlich und die Zerklüftung der Fibrillenmasse eine reichere.

Die histologische Beurteilung der Schlundmuskulatur bietet einige Schwierigkeiten. BÜTSCHLI (1874) suchte bei einigen Urolaben den zelligen Bau der Schlundwandung nachzuweisen; er vermutete, daß die „bei reifen Tieren verwischten“ Zellgrenzen in den seitlichen Ausläufern der longitudinalen Pigmentstreifen zu suchen seien. Bei *Oncholaimus* gibt das diffus verteilte Pigment für die Bestimmung der Zellgrenzen natürlich keine Anhaltspunkte, bei andern Formen aber übertrifft die Zahl der durch die queren Pigmentbrücken abgeteilten Bezirke bei weitem die der in der Schlundwand gezählten Muskelkerne. Transversale membranöse Abgrenzungen innerhalb der Muskelmasse des Schlundzylinders konnte ich nicht nachweisen; es fanden in diesem zahlreiche (ca. 40) zur Muskelsubstanz gehörige Kerne, von denen in jedem Sector 2 in den Flächenmitten, die übrigen neben den Kantenfasern gelegen sind. Es dürfte demnach jeder Sector (bzw. jede Sectorhälfte) als ein syncytiales Gebilde, bzw. als eine einzige mehrkernige Epithelmuskelzelle zu betrachten sein.

Eine bei allen Färbungen (besonders nach Eisenhämatoxylin oder Safranin) auffallende Eigentümlichkeit der radiären Fibrillen besteht darin, daß sie sich in der Mitte dunkler färben als an den Enden; die Grenze der dunklern Mitte ist ziemlich scharf und bei allen Fibrillen eines Bündels ungefähr auf gleicher Höhe, so daß

1) Den zwischen je zwei Schenkeln des Schlundkanals liegenden Teil der Schlundwand kann man als einen Schlundsector bezeichnen, wird also von einem dorsalen und zwei (sub-)ventralen Sektoren sprechen; als „Schlundkanten“ werden die in der Richtung der drei Schenkel selbst gelegenen Bestandteile der Schlundwand zu bezeichnen sein, also, im engern Sinn, die „Kantenfasern“ (nach LOOSS, 1896), weiter aber wird man auch gewisse, an diese grenzende Teile der Sektoren als „Kantenplasma“, „Kantenkerne“ etc. bezeichnen dürfen.

jedes Bündel als Ganzes einen breiten dunkeln Querstreifen zeigt (Fig. 2b); die dunklere mittlere Region der Fibrillen stellt ein grades homogenes Stäbchen von größerer Dicke als die beiden Enden dar. Wir haben hier offenbar einen eigenartigen quergestreiften Muskel vor uns von mächtigem Querschnitt (= der Gesamtfläche eines Schlund-sectors), aber einer nur e i n e m Muskelsegment entsprechenden Längenausdehnung.

Die sogenannten „Kantenfasern“, die sich an die Schenkelenden des cuticularen Schlundrohrs heften, verhalten sich ähnlich wie die vorerwähnten „Flächenfasern“; sie sind zwar auch hier intensiver als diese färbbar, doch könnte dies wohl meist auf Rechnung ihrer dichten Zusammendrängung gesetzt werden; auch sie zeigen einen homogenen dunkler färbbaren Innen- und einen blässern Außenteil; ich glaube nicht, sie analog den Looss'schen Befunden an *Ascaris*, allein als Ligamente betrachten zu dürfen.

Das Sarcoplasma bildet äußerst geringfügige Residuen zwischen den Kanten- und den Flächenfasern: es zeigt oft größer vacuolären Habitus und enthält, wie die Fibrillenmasse, bräunliche Konkremente. In der Region vor den lateralen Drüsen (s. u.) sieht man einwärts von den subventralen und der dorsalen Drüse größere, von sehr dünnen plasmatischen Membranen umgrenzte vacuolenartige Bildungen; Längsschnitte lehren, daß es sich um sehr dünnwandige Röhren (Fig. 1) handelt, welche auch in den höckerartigen Vorsprung des Mundhöhlenbodens sich fortsetzen, ohne aber hier auszumünden. Ich vermute, daß diesen Gebilden die Aufgabe zufällt, das Transsudat aus der Leibeshöhle in der muskulären Schlundwandung oralwärts abzuleiten; denn man sieht sie vorn zu einem Kanälchen in der Mundkapselwand in Beziehung treten, welches, am oralen Ende der oben erwähnten Furche oberhalb des Schlundeingangs gelegen, diesen Räumen seine distale, trichterförmig erweiterte Mündung zukehrt, während es proximal durch einen feinen Porus sich in die Mundhöhle öffnet (Fig. 1 u. 2a). Diese Trichter-gestalt der „Schlundporen“ scheint übrigens wohl geeignet, das Einströmen von Flüssigkeit aus der Mundhöhle zu erschweren, während sie dem Durchtritt solcher nach außen kein Hindernis bietet.

Drüsen des Oesophagus. — Wie bereits erwähnt wurde, gebührt DE MAN (1886) das Verdienst, wahre Schlunddrüsen und ihre Mündungen bei Meeres-Nematoden, und speziell auch bei *Oncholaimus*, zuerst nachgewiesen zu haben. Die Oesophagusdrüsen liegen je in der Mitte jedes Sectors und erreichen ihr stärkste Ausdehnung

in dem die vordern an Umfang übertreffenden letzten Drittel des „Hauptteils“. Dort sind sie in zahlreiche Äste und Läppchen aufgeteilt, die sich zwischen die Fibrillenbündel der Muskulatur erstrecken; ziemlich nahe dem Ende liegt in jeder Drüse der einzige große Kern. Vor dem Nervenring fehlen alle seitlichen Fortsätze, der Querschnitt des Drüsenstrangs ist hier von runden, stark färbaren Secretkörnern erfüllt (Fig. 2a u. b); die Ausmündungsstelle wurde bereits bezeichnet (p. 713). Obgleich diese drei Drüsen im Bau und in der Beschaffenheit ihres Secrets keine Differenzen bemerken lassen, verhält sich die dorsale doch insofern etwas abweichend, als sie einerseits etwas hinter den subventralen (auf dem kürzern dorsalen Zahn) ausmündet und andererseits sich auch caudalwärts

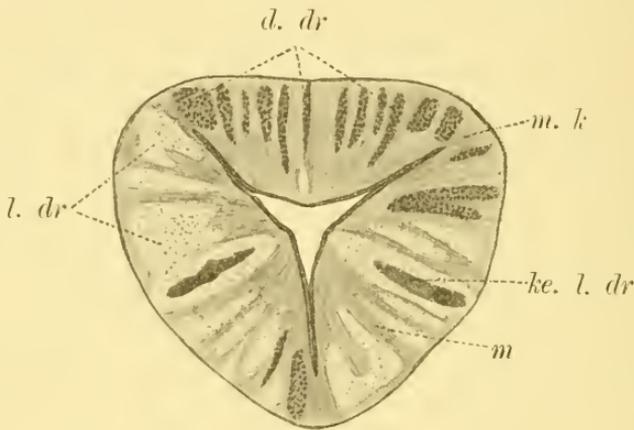


Fig. A.

Querschnitt durch den hintersten Abschnitt des Hauptteils des Oesophagus von *Oncholaimus*. 580:1.

Bezeichnungen s. bei Fig. B.

etwas weiter als jene ausdehnt. Das Ende der subventralen Sektoren nämlich ist von einer Drüsenmasse erfüllt, deren zahlreiche Läppchen sich zwar ebenfalls zwischen die Fibrillenbündel einschieben, sich aber durch ihr sehr feinkörniges Secret deutlich von den eigentlichen subventralen Schlunddrüsen unterscheiden. Diese bisher unbekannt gebliebenen Drüsenmassen (Fig. A *l. dr*) enthalten je einen, hinter dem der DE MAN'schen Drüsen liegenden Kern; ihr im Endabschnitt des Hauptteils diese letztern fast ganz aus den ventralen Sektoren verdrängender Körper verjüngt sich nach vorn zu und verläuft einwärts von jenen zwischen den Flächenfaserbündeln liegend, bis in die Region vor dem Nervenring. In einem Abstand von ca.  $\frac{1}{4}$  mm

vom Vorderende schwillt der Ausführgang abermals beträchtlich an; unmittelbar vor dieser Anschwellung mündet er durch eine enge Öffnung in das Schlundlumen, jedoch nicht genau in der Mitte der subventralen Schlundwände, sondern ein wenig dorsal von der einspringenden Kante derselben. Ich bezeichne diese Drüsen als laterale Schlunddrüsen: deutlicher als bei *Oncholaimus*, wo sie auf weite Strecken den subventralen Oesophagusdrüsen eng benachbart erscheinen, wird ihr Verhalten bei den andern Genera dartun, daß sie sich dem 3strahligen Bauplan des Ösophagus keineswegs einfügen, sondern seitlich-symmetrische Zutaten zu diesem darstellen und demgemäß nicht streng an bestimmte Sektoren gebunden sind.

Das Zwischenstück ist zwischen den Hauptteil des Oesophagus und das Vorderende des Mitteldarms eingeschaltet; es besteht fast ganz aus radiären Muskelfibrillen, welche aber, während die des Hauptteils transversal verlaufen, schräg nach vorn und innen gerichtet sind. Die Darmklappen, eine dorsale und zwei subventrale, schließen sich dem Zwischenstück an, sind aber bereits in den Anfangsteil des Mitteldarms eingestülpt; das Darmepithel reicht demnach bis an das Zwischenstück heran, schlägt sich dort einwärts um und setzt sich noch auf die Außenseite der Klappen bis zu deren hinterm Rand fort. Jede der drei Klappen besteht aus zahlreichen übereinander geschichteten, deutlich gesonderten Zellen. Die Innenfläche sowie die mit korrespondierenden Leisten und Rinnen versehenen Ränder sind mit einer dünnen Cuticula bekleidet.

## II. Der Oesophagus von *Enoplus* sp.

Die Einteilung des Vorderdarms entspricht den Verhältnissen bei *Oncholaimus*; der Hauptteil ist von gedrungenem Bau, eine Dickenzunahme im hinterm Abschnitt ist nicht bemerkbar. Hinsichtlich der Pigmentverteilung ergibt schon die äußere Betrachtung einen bemerkenswerten Unterschied gegenüber *Oncholaimus*: die Körnchen liegen nicht allenthalben zerstreut zwischen den Muskelfibrillen, sondern sie sind in dichten Zügen angeordnet, die den zickzackförmig verlaufenden Schlundkanten beiderseits folgen; von diesen Kantenzügen gehen alternierend rechts und links Seitenzweige der Pigmentmasse aus, die sich zwischen die Fibrillenschichten hinein erstrecken; sie erscheinen im vordern Abschnitt sehr dunkel und plump, werden aber nach hinten zu allmählich immer schlanker und verschwinden meist am Ende völlig. Auch die in den Kanten

verlaufenden Pigmentzüge nehmen gegen das Vorderende hin an Dicke und Dichte ständig zu; unmittelbar hinter der Mundhöhle bilden sie fast schwarze seitliche Anhäufungen, die „Ocellen“.

**Muskulatur.** — Auf einem Querschnitt, der etwa in der Mitte zwischen dem hintern Ende der Mundhöhle und dem Nervenring geführt ist (Fig. 6), beobachten wir auch hier die Masse der radiären Muskelfibrillen in 6 Bündel von Flächenfasern geteilt, von denen je 2 auf einen Sector entfallen; außerdem sind die Kanten des Schlundrohrs durch besondere Faserbündel mit der äußern Grenzlamelle des Schlunds verbunden; in den Flächenmitten liegen die mit Secretkörnern erfüllten Ausführungsgänge der drei Hauptschlunddrüsen, die durch einen Fortsatz ihrer membranösen Wandung an

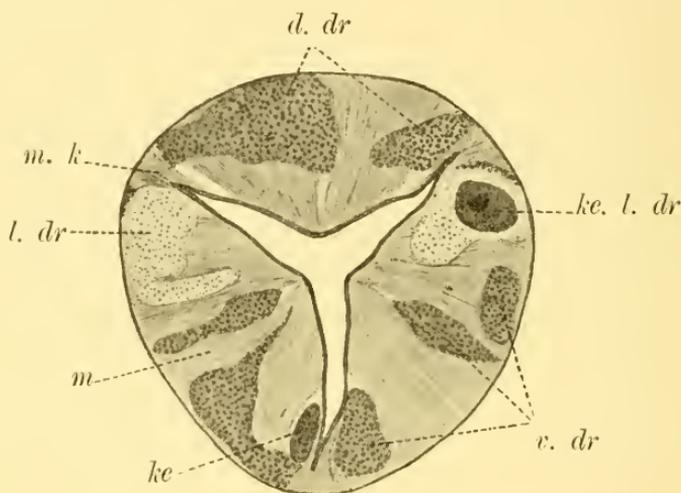


Fig. B.

Querschnitt etwa durch die Mitte des Oesophagus von *Enoplus* sp.  
580:1.

*d. dr* dorsale, *l. dr* laterale, *v. dr* subventrale Oesophagealdrüse. *ke. l. dr* Kern der lateralen Drüse. *ke* Muskelkern. *m* radiäre Muskelfibrillen (Flächenfasern). *m. k* Kantenfasern.

die Cuticula geheftet sind. Wir bemerken in den Kanten des dorsalen Sectors die durch ihr feinkörniges stark färbbares Secret leicht auffallenden Ausführungsgänge eines Paares von lateralen Schlunddrüsen (Fig. 6 *a l. dr*). Die Cuticula ist gleichmäßig dünn, nur gegen die Mitten der Wandflächen, wo die Dilatatoren inserieren, etwas stärker als in den Kanten.

In der Mitte jedes Sectors findet sich in dieser Region distal von der Drüse stets eine Plasmamasse, die durch membranöse Wände

in zwei Portionen abgeteilt und auch gegen die benachbarte Fibrillenmasse scharf begrenzt ist; sie zeigt eine verschwommen netzige, oft vacuolär aufgelockerte Struktur; in die Knotenpunkte sind kleine, stark mit Eosin färbbare Gebilde eingelagert, die als Querschnitte fibrillärer Differenzierungen zu deuten sein dürften; denn auf Längsschnitten zeigt diese Substanz eine längsfädige Struktur. Ähnliche Plasmamassen zeigt derselbe Schnitt (Fig. 6 *pl*) zwischen den Kanten- und Flächenfasern (aber völlig unabhängig von ihnen). Verfolgen wir diese Plasmastränge caudalwärts, so konstatieren wir, daß die Kantenstränge von Strecke zu Strecke Fortsätze entsenden, die gegen die Sectormitte hin zwischen die kontraktilen Fasern vordringen, ohne aber ihre scharfe Abgrenzung gegen diese aufzugeben. Diese Fortsätze sind, wie die Längsstränge selbst, von Pigmentkörnern dicht umgeben; letztere liegen, wenigstens in dieser Region, nicht in der plasmatischen Substanz, niemals auch zwischen den Muskelfibrillen, sondern stets in den Spalträumen zwischen beiden (in Fig. 6 ist bei *pi* die Plasmamasse vom Pigment nur überlagert). Weiter caudalwärts finden wir, daß der äußere der beiden Plasmastränge blind endigt; der innere ist ca. 50  $\mu$  weiter zu verfolgen, hört aber ebenfalls noch vor dem Nervenring auf. Fast gleichzeitig verschwinden auch die Plasmastränge neben den Kanten. Von hier ab bis zum Ende des Hauptteils findet sich zwischen den Kanten und Flächenfasern meist nur ein schmaler heller Lymphspalt, während in der Flächenmitte die Drüsensubstanz bis an die Grenzlamelle reicht. Nur von Strecke zu Strecke, insbesondere dort wo Kerne in die Schlundwand eingelagert sind, finden sich zwischen den Faserbündeln größere Plasmaresiduen; sie erscheinen aber in der Serie nicht wie jene „Stränge“ kontinuierlich, auch nie scharf gegen die Fibrillenmasse abgegrenzt; außerdem finden sich in ihnen kleinere und hellere Pigmentkörnchen besonders den äußern Schichten eingelagert; diese Plasmamassen können also unbedenklich als Sarcoplasma der Fibrillenmasse aufgefaßt werden. — Verfolgen wir aber von der der Fig. 6 entsprechenden Region die Querschnittserie oralwärts, so finden wir eine Veränderung erst dicht unterhalb der Mundhöhle: wir müssen daher auf diese zunächst etwas genauer eingehen.

Der Bau der Kiefer und der Mundhöhle. — *Enoplus* besitzt eine ziemlich weite, im Querschnitt 3seitige Mundhöhle, die ohne scharfe Grenze in den Schlundkanal übergeht. Von der Mundbewaffnung von *E. communis* hat DE MAN (1886) eine ausführliche Beschreibung

gegeben, so daß ich mich auf die Hinzufügung einiger für meine Zwecke wichtiger Details beschränken kann. Unmittelbar hinter dem dreieckigen Mundeingang finden sich 3 Paare spitzer, einwärts gekehrter Zähne (Fig. 3 *z*), deren jedes auf dem vordern Ende eines beweglichen Kiefers (Fig. 3 und C *k*) steht. Diese länglichen Chitinstücke sind mit ihrer vordern Hälfte der Mundhöhlencuticula eingefügt; der hintere, etwas verschmälerte Teil der Kiefer hebt sich von der cuticularen Mundhöhlenwand ab: an dieses freie Ende setzen

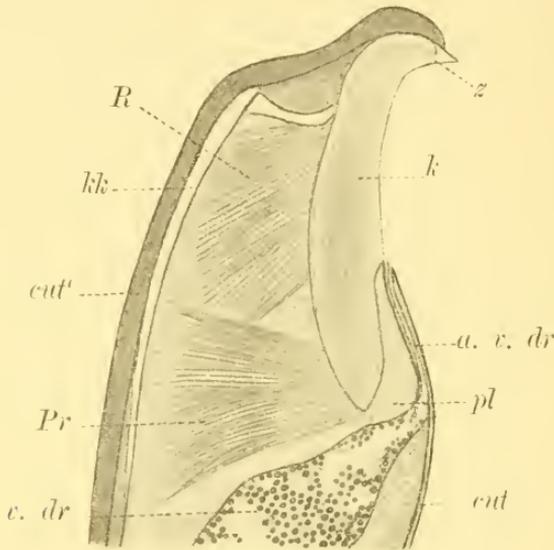


Fig. C.

Radialer Längsschnitt durch einen ventralen Sector der Mundhöhlenwand von *Enoplus communis*. 900:1.

*cut'* Mundhöhlencuticula. *cut''* Körpercuticula. *kk* enticulare Kopfkappe. *a. v. dr* Ausführgang der subventralen Schlunddrüse (*c. dr*). *k* Kiefer. *z* Zahn. *R* Retractor-muskel. *Pr* Protrusor des Kiefers (beide Muskeln sind hier zur Veranschaulichung ihrer Wirkung in schematischer Weise eingetragen. Ihre genauern gegenseitigen Lagebeziehungen erhellen aus den Querschnitten Taf. 1, Fig. 4 u. 5). *pl* Sarco-plasma.

sich paarige Muskelbündel an (Fig. 5 und C *Pr*), die schräg distal- und oralwärts verlaufen und durch deren Kontraktion die Zähne zentralwärts eingeschlagen werden. Ein anderes Muskelbündel inseriert am vordern Kieferende und verläuft zwischen den vorigen Bündeln hindurch schräg nach außen und hinten (Textfig. C *R*): es wirkt als Retractor der Zähne. Kurz unterhalb der Stelle, wo der Kiefer mit der Mundhöhlencuticula verschmilzt, mündet ein in dieser verlaufendes enges Kanälchen (Textfig. C und Fig. 5 *a. v. dr*) in die

Mundhöhle aus; verfolgen wir es rückwärts, so erkennen wir, daß es am Ende des Kiefers in den Ausführung der entsprechenden Schlunddrüse übergeht. Die Zähne selbst sind, wie Fig. 3 zeigt, von einem weiten Kanal durchzogen, doch vermochte ich keine Öffnung desselben nach außen aufzufinden; die Kiefersubstanz besitzt eine homogene Außenschicht und eine spongiöse Zentralmasse; die sehr zahlreichen feinen rundlichen Hohlräume der Querschnitte (Fig. 3—5 *k*), die bisweilen auch zu größern Höhlungen zusammenfließen, erweisen sich auf Längsschnitten (Fig. C) als Kanälchen, die in fast gradem Verlauf den Kiefer hauptsächlich der Längsrichtung nach durchziehen. Vereinzelt sieht man sie auch die Rindensubstanz durchsetzen und teils auf der proximalen, teils auf der distalen Kieferoberfläche ausmünden (Fig. 4); durch sie ist demnach eine offene Verbindung geschaffen zwischen den intracytären Safräumen der Schlundwand und dem Lumen der Mundhöhle. — Die seitlichen Ränder des hintern freien Kieferendes senden, kurz ehe dieses sich mit der Mundhöhlencuticula vereinigt, zwei flache stabförmige seitliche Fortsätze (Fig. 4 *s*) aus, die gegen die Kanten hin mit der Mundhöhlencuticula verschmelzen und die gewissermaßen die Achse bezeichnen, um welche der Zug der Muskeln *Pr* und *R* den Kiefer zu drehen vermag. An der Stelle, wo die Kiefersubstanz an das Mundhöhlenlumen herantritt, aber wenig oralwärts von der Drüsenmündung, findet sich jederseits ein feiner Porus, durch den eine Kommunikation eines zwischen den erwähnten Seitenstäben des Kiefers (*s*) und der Cuticula (*cut*) bestehenden Spaltraums mit der Mundhöhle zustande kommt; weiter nimmt dieser Raum auch eine größere Zahl seitlich die Kiefersubstanz durchbrechender Porenkanälchen auf. Eine wiederholte Prüfung von longitudinalen und transversalen Serienschnitten ergab, daß zu eben diesem spaltförmigen, mit der Mundhöhle kommunizierenden Hohlraum die in den Kanten und Flächenmitten der Schlundsectoren verlaufenden Plasmastränge in Beziehung treten; die abgebildeten Querschnitte (Fig. 4 u. 5) zeigen natürlich nur Bruchstücke dieser Verhältnisse. Auf Fig. 5 sehen wir den äußern Plasmastrang der (subventralen) Flächenmitte (*pl'*) durch die schräg gegen das vordere Kieferende hin aufsteigenden Muskelfaserzüge *R* von der äußern Schlundwand gegen den Kiefer hin gedrängt; dieser äußere Strang ist offenbar nichts anderes als der zu diesem Muskel gehörige Sarcoplasmaanteil. Der innere Plasmastrang aber ist bereits in den symmetrischen Muskel übergegangen, der sich an das hintere Kieferende heftet (*Pr*);

Spuren des Sarcoplasmas sieht man seitlich der rechten Hälfte des Muskels noch anliegen. Auf Fig. 4 sind von den Protrusoren nur noch die vordern, äußern Enden getroffen, das Sarcoplasma des hier mächtig entwickelten Retractorbündels schmiegt sich seitlich der von Porenkanälchen durchsetzten Wand des Kieferstiels an. Die Plasmastränge der Kanten (*pl*) verlaufen in ihrer bisherigen Lage bis etwas vor die seitlichen Fortsätze des Kieferstiels, dann wenden sie sich gegen die Sectormitte (auf Fig. 4 rechts durch eine punktierte Linie angegeben) und legen sich den Kieferwänden an; diese sind demnach rings teils von Muskelansätzen, teils vom Sarcoplasma der Kantenstränge und der Kiefermuskeln umschlossen.

Kerne der Schlundwand. — Im Hauptteil des Oesophagus finden sich, außer den zu den Drüsen- und nervösen Zellen gehörigen Kernen, 54 Kerne von 10—12  $\mu$  Durchmesser, die zur Schlundmuskulatur gehören. Die vordersten 3 Kerne liegen der kontraktiven Fibrillenmasse eng an, und zwar in dem dorsalen und ventralen Kantenraum des rechten und in der dorsalen Kante des linken ventralen Sectors, aber bestimmt außerhalb der Plasmastränge. Dann folgen innerhalb der beiden Plasmastränge der Flächenmitten je 1 Kern, in den Kantensträngen aber deren mehrere; der Rest liegt im mehr oder minder reichlichen Sarcoplasma der vom Ende jener Plasmastränge ab nach hinten folgenden Muskelmasse. Sämtliche Kerne weisen ein in groben Brocken ziemlich dicht und gleichmäßig verteiltes Chromatin auf und einen mit Kernfarbstoffen sich dunkel färbenden Nucleolus; außer diesem aber noch ein eigentümliches stabförmiges Gebilde (Fig. 6 *st*), das meist in einen hellen Raum eingebettet liegt und das sich nicht mit Kernfarben, wohl aber sehr intensiv mit Eosin färbt; es scheint gelegentlich auch in der Mehrzahl im Kern vorhanden zu sein; durch Vergleichung aufeinanderfolgender Schnitte, bisweilen an günstig getroffenen Stellen auch in einem Schnitt, kann man sich überzeugen, daß dieses „Stäbchen“ aus dem Kern herausragt und in mehrere Stränge zerfällt, die in das Plasma übertreten (Fig. 6 bei *st'*); sie lassen sich oft auf beträchtliche Strecken verfolgen, teilen sich jedoch weiter auf und verschwinden damit im Protoplasma; ich vermute, daß sie endlich in die erwähnten feinen eosinophilen Faserzüge übergehen, welche die Plasmastränge längs durchziehen. Wahrscheinlich handelt es sich also, trotz der Abweichung im färberischen Verhalten, um eine dem Ergastoplasma gewisser Zellen entsprechende Bildung.

Für die oben beschriebenen Plasmastränge der Kanten gelang es mir

nicht, Beziehungen zur Schlundmuskulatur deutlich nachzuweisen; sie schienen überall scharf gegen die Fibrillensubstanz begrenzt; vielleicht sind sie selbständige mit Kernen ausgestattete Plasmamassen, die, nach ihren Beziehungen zu den Porenkanälchen der Kiefer zu urteilen, lediglich im Dienst der „Excretion“, d. h. der Beförderung von excrethaltiger Hämolymphe durch die Schlundwand in das Schlundlumen stehen; ob diese je mit mehreren Kernen ausgestatteten Kantenstränge als mehrzellige oder als syncytiale Bildungen aufzufassen sind, vermag ich nicht zu entscheiden, doch ist diese Frage ja für das Schlundmuskelgewebe als Ganzes noch offen. Dem Teil der Schlundwand, der hinter den Plasmasträngen liegt, kommt offenbar, wie bei *Oncholaimus*, außer der Ausbildung der kontraktile Fasern auch noch eine excretorische Aufgabe zu.

Hinsichtlich der drei Haupt-Oesophagealdrüsen ist dem Bekannten kaum etwas hinzuzufügen; ihre Verästelungen beginnen hinter dem Nervenring, ihre größte Entfaltung erreichen sie jedoch erst im hintersten Abschnitt des Hauptteils, wo auch jede ihren einzigen Kern enthält.

Die lateralen Schlunddrüsen erkannten wir bereits oben auf Fig. 6 in den Kanten des dorsalen Sectors; hier bleiben ihre Ausführgänge bis zum Nervenring; bald hinter diesem aber überschreiten sie die subdorsalen Kantenfasern und treten in den dorsalen Teil der subventralen Sektoren ein, wo sie an Weite beträchtlich zunehmen; etwas hinter der Mitte des Oesophagus liegt in jeder von beiden Drüsen ein rundlicher Kern mit großem Nucleolus (Textfig. B *ke. l. dr*). Das Secret ist durch eine sehr feinkörnige Beschaffenheit ausgezeichnet. Die Ausführgänge der lateralen Drüsen laufen an der Mundhöhle vorbei; ihre Ausmündung ist schwer festzustellen: es schien mir, daß sie in ein cuticularisiertes Röhrchen übergehen, das sich genau lateral, außerhalb der Mundhöhle auf dem Scheitel öffnet (vermutlich an der Stelle einwärts von den Seitenorganen, die DE MAN (1886) als „rinnenförmige Grube“ bezeichnet).

Nervensystem des Oesophagus. — Besonders in der Nähe des Nervenrings sind der Muskelsubstanz des Schlunds eine große Anzahl von nervösen Zellen eingelagert; über ihre Beziehungen untereinander und zur Muskulatur habe ich keine Beobachtungen angestellt. In der Region zwischen dem hintern Ende der Flächen-Plasmastränge und den Kernen der lateralen Schlunddrüsen finden sich in den ventralen Sektoren je 11 Ganglienzellen, symmetrisch zur Medianebene gelagert; im dorsalen Sector finden sich nur deren 7. In jedem Sector liegt vor und hinter diesen Zellgruppen noch je ein kleiner, offenbar einer Sinneszelle zugehöriger Kern.

Zwischenstück und Darmklappen. — Das „Zwischenstück“ bildet einen flachen muskulösen Kegel, dessen Spitze sich in das Hinterende des „Hauptteils“ einschiebt; es besteht aus Muskelfibrillen, die schräg nach vorn und innen gerichtet sind, und ist vorn und hinten durch membranöse Scheidewände begrenzt; zu den Muskelfibrillen gehören 3 ovale Kerne.

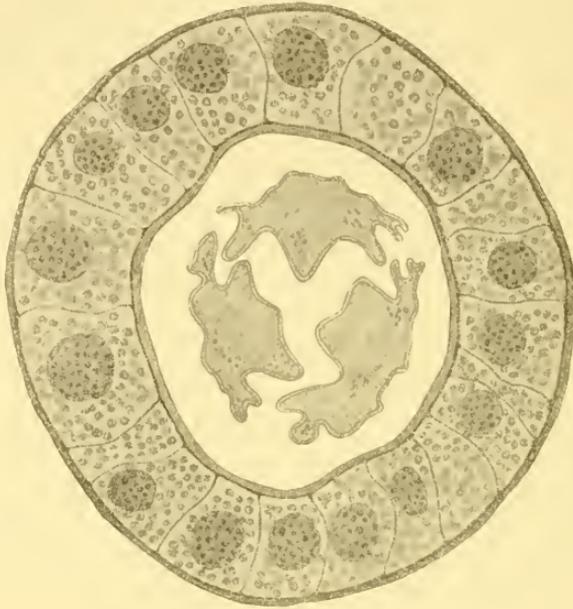


Fig. D.

*Enoplus sp.* Querschnitt durch den vordersten Teil des Mitteldarms mit den in diesen eingestülpten 3 Darmklappen. 800:1.

Die Darmklappen sind 3 Wülste, die, zusammen die Gestalt eines abgestumpften Kegels bildend, sich dem Zwischenstück nach hinten anschließen und frei ins Darmlumen hereinragen. Ihre Lagebeziehungen und Wirkungsweise ergeben sich aus einem Querschnitt (Fig. D); man bemerkt, daß ihre Ränder mit ineinandergreifenden Leisten und Rinnen versehen sind, die einen äußerst festen Zusammenschluß gestatten. Sie sind von einer dünnen Cuticula überkleidet; in die plasmatische Substanz, die diese Klappen ausfüllt, erstrecken sich vom vordern äußern Rande her ausstrahlende Muskeln, die offenbar als Öffner des durch die Klappen gebildeten vordern Darmverschlusses dienen. In jeder Klappe liegen 4 Kerne; von diesen ist der hinterste von ovaler Form, quer orientiert, die übrigen liegen etwas weiter oralwärts, zu einer Gruppe vereinigt auf gleicher Höhe.

Das Darmepithel setzt sich nicht auf die Außenfläche der Klappen fort, sondern endet an deren Basis; die Epithelzellen stehen auf einer sehr dicken Grenzlamelle und sind auch auf der Innenseite von einem ziemlich breiten Saum begrenzt. Dieser zeigt meist bei genauerer Prüfung eine senkrecht zur Oberfläche verlaufende Streifung (Fig. 7 *st. s*); gewisse Stellen lassen es kaum zweifelhaft erscheinen, daß es sich um einen Stäbchensaum handelt. Ein solcher wurde bisher am Darmepithel der freilebenden Nematoden nicht aufgefunden, auch konnte ich ihn bei andern Genera nicht beobachten, wohl aber bei gut konservierten Exemplaren von *Enoplus*. Zwar erhält man auch hier ziemlich verschiedene Bilder; fast stets nehmen von dem Saum fasrige, ebenfalls ziemlich regelmäßig angeordnete Gebilde ihren Ursprung; die zum Teil ziemlich weit in das Darmlumen hineinragen (Fig. 7); ich glaube aber nicht, daß sie einen Teil der Zellen selbst darstellen, sondern möchte sie eher für eine Struktur halten, die in dem zähflüssigen Darminhalt durch die ansaugende Tätigkeit der Zellen hervorgerufen ist. Meist sitzen diese Fasern genau den Stäbchen auf, die sich nur durch ihre größere Dicke und gerade glatte Beschaffenheit deutlich von ihnen absetzen. Unterhalb der Stäbchen findet sich eine dunkle Zone, in der bei starker Vergrößerung Körnchen sichtbar werden, von denen wiederum feine Fibrillen ihren Ursprung nehmen; diese verlaufen längs durch die Zelle, zwischen einander größere Vacuolen mit kugelförmigen Körpern einschließend und oft in der Mitte zu stärkern Faserzügen verschmelzend; in der von Vacuolen freien Basalregion lösen sich die Fasern wieder in feine Fibrillen auf. In der Basis liegt auch der runde Kern.

Was jene Einschlüsse betrifft, so findet man fast allgemein in den Darmepithelzellen der Urolaben braune, mehr oder weniger dunkle Körnchen (vgl. Fig. D). Bei *Enoplus* fanden sich außer ihnen im Plasma noch größere kugelförmige Einschlüsse, die Plasmafarben reichlich aufnehmen (Fig. 7). Diese sind wohl sicher Assimilationsprodukte; hinsichtlich der braunen Körnchen kann man hierüber im Zweifel sein. Oft findet man sie nämlich in großer Zahl frei im Darmlumen, und ich sah bisweilen Bilder, die es mir sehr wahrscheinlich machten, daß sie aus den Zellen ins Darmlumen hinein ausgestoßen werden.

Über die Nahrungsaufnahme von Urolaben liegen keine direkten Beobachtungen vor; die ihnen durchweg eigne starke Mundbewaffnung und der Besitz eines zum Saugorgan vortrefflich geeigneten Schlunds

deuten aber darauf hin, daß die Nahrung aus Körpersäften oder durch das Secret der Schlunddrüsen verflüssigten Gewebsteilen größerer Tiere, also auch möglicherweise Blut in größerer oder geringerer Menge, bestehen dürfte; so führt auch ZUR STRASSEN (1904) das durch die Körnchen bedingte fast schwarze Aussehen der Darmzellen von *Anthraconema* auf die Aufnahme von Blut zurück. Ich möchte vermuten, daß die braunen Körnchen im Darm auch der weniger dunkel gefärbten Arten vorwiegend Rückstände einer solchen hämoglobinhaltigen Nahrung sind, die allmählich aus der Zelle entfernt werden. Bei mit Methylenblau oder Indigkarmin gefütterten Tieren sammelt sich der Farbstoff an gleichem Ort wie die braunen Körnchen an und verleiht ihnen einen grünlichen Ton; mit der Entleerung der die Körnchen enthaltenden Vacuolen dürfte er dann ebenfalls ins Darmlumen zurückgelangen. Ein vollkommenes Ausschließungsvermögen für schädliche Stoffe ist also wohl dem Darmepithel ebensowenig wie dem der äußern Haut eigen; jenes nimmt die im Darm gelöst enthaltenen Stoffe wohl sämtlich auf, doch passieren diese nicht unterschiedslos durch die Darmwand in die Blutflüssigkeit; die assimilationsfähigen Stoffe werden zum Plasmaaufbau verwendet, der Rest konzentriert sich innerhalb gewisser Hohlräume und wird nach Art der Nahrungsvacuolen bei den Einzelligen nach völliger Ausnützung entleert. Die Vorgänge der Resorption und die pseudoexcretorische Tätigkeit des Darmepithels bedürfen jedoch noch einer genauern Untersuchung, als ich sie ihnen vorläufig widmen konnte.

### III. Der Oesophagus von *Thoracostoma* sp. und *Cylicolaimus* sp.

Die beiden sehr nahe verwandten Genera können gemeinsam behandelt werden, da sie in den meisten Punkten fast völlige Übereinstimmung im Bau der fraglichen Organe zeigen. — Die den Vorderdarm zusammensetzenden Teile sind die nämlichen wie bei *Oncholaimus*. Die Mundbewaffnung wurde bereits durch JÄGERSKIÖLD (1901) und TÜRK (1903) eingehend beschrieben. Als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber *Cylicolaimus* wird bei *Thoracostoma* der Mangel einer geräumigen Mundhöhle betont; ich konnte an Totalpräparaten eine solche ebenfalls nicht erkennen; auf Schnitten erweist sie sich zwar absolut und relativ kleiner als bei *Cylicolaimus*, aber in ihren anatomischen Beziehungen dieser Form doch sehr ähnlich. Sie erscheint bei beiden im Querschnitt 3seitig, die Ecken sind abgerundet und die Flächen, besonders im vordern Teil, nach außen gewölbt. In symmetrischen Verdickungen der Cuticularauskleidung der ventralen Wände verläuft je ein abgeplatteter Kanal (Fig. E), auf dessen Bedeutung später noch einzugehen ist; den vordern Rand jedes Wanddrittels nimmt eine mit je 8 spitzen zähnenartigen Gebilden besetzte

Querleiste ein, die JÄGERSKIÖLD (1901, p. 6) für *Cylicolaimus magnus* ebenfalls erwähnt. Nach hinten verengt sich die Mundhöhle, indem von der Mitte jeder Wandfläche ein zahnartiger, aber abgerundeter Höcker zentralwärts vorspringt; bei wiederholter Prüfung nahm ich keinerlei diese Zähne durchbohrende Öffnungen wahr, obwohl sich an ihrer Spitze die Cuticula äußerst verdünnt zeigt.

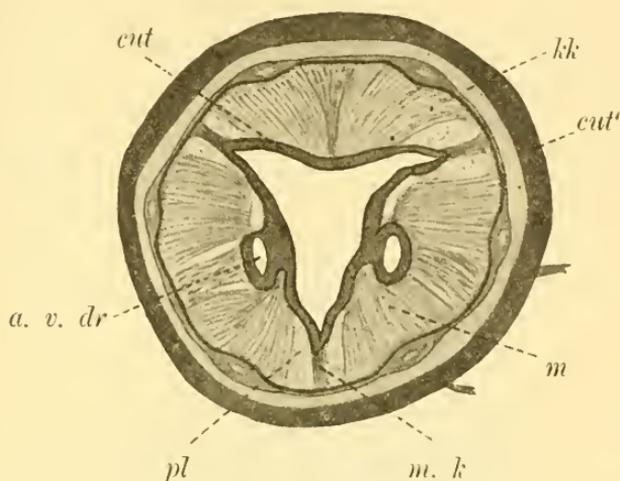


Fig. E.

Querschnitt durch die Mitte der Mundhöhle von *Thoracostoma* sp.

cut Cuticula der Mundhöhle bzw. des Schlunds. cut' Körpercuticula. kk chitinöse Kopfkappe. l. dr Ausführngang der lateralen Schlunddrüse. m radiäre Muskelfibrillen. m. k Kantenfasern. pl Sarcoplasma. pl' vacuoläres Plasma in den Höckern am Mundhöhlenboden. v. dr subventrale Oesophagusdrüsen. a. v. dr cuticularisierter Ausführkanal der subventralen Drüsen.

Hauptteil des Oesophagus. — Muskulatur. Die Anordnung der kontraktile Elemente in 6 Bündeln von Flächenfasern und 3 kleinern Bündeln von Kantenfasern stimmt mit der bei *Oncholaimus* überein. Sarcoplasma findet sich in der Regel nur jederseits von den Kantenfasern; erst im mittlern und hintern Abschnitt erscheint es auch zwischen den Fibrillenbündeln und den Drüsenlappen reichlicher. Über den Bau der Fasern selbst ist den für *Enoplus* gemachten Angaben nichts hinzuzufügen. Es finden sich bei *Thoracostoma* im ganzen 42 Kerne, die sich zuverlässig als Muskelkerne erkennen lassen. In der hintern Hälfte des Schlunds ist ihre Anordnung zu dreien auf gleicher Höhe sehr deutlich, in der vordern ist eine Zusammengehörigkeit in „Triolen“ wohl auch anzunehmen, aber weniger leicht nachweisbar. Wofern die Kerne nicht, wie es bei 3 Triolen der Fall ist, je in den Flächenmitten ihrer Sec-

toren liegen, sondern, wie die Mehrzahl, im Kantenplasma, finden sich von 3 zusammengehörigen Kernen stets 2 symmetrisch zur Sagittalebene, der 3. dagegen in einem der um  $\frac{1}{3}$  des Schlundumfangs von jenen entfernten Kantenplasmen.

Die Größe der Muskelkerne schwankt beträchtlich; die größten (von ca.  $15 \mu$  Durchmesser bei *Thoracostoma*) liegen im hintern Abschnitt; die vor dem Nervenring liegenden haben eine durchschnittliche Größe von ca.  $8 \mu$ . Das Chromatin der Muskelkerne ist in kleinen Körnchen gleichmäßig verteilt: stets findet sich ein großer Nucleolus (bei den großen Kernen des hintern Abschnitts bemerkt man stets mehrere Nucleolen); diese nehmen bei Doppelfärbung mit Eosin-Hämatoxylin einen rötlich-violetten Ton an, auch mit Eisenhämatoxylin pflegen sie sich nur dunkelgrau zu färben; sie machen einen homogenen Eindruck, enthalten aber oft einige hellere Alveolen. Gebilde in ähnlichen Beziehungen zum Sarcoplasma wie die „Stäbchen“ bei *Enoplus* vermochte ich hier nicht festzustellen.

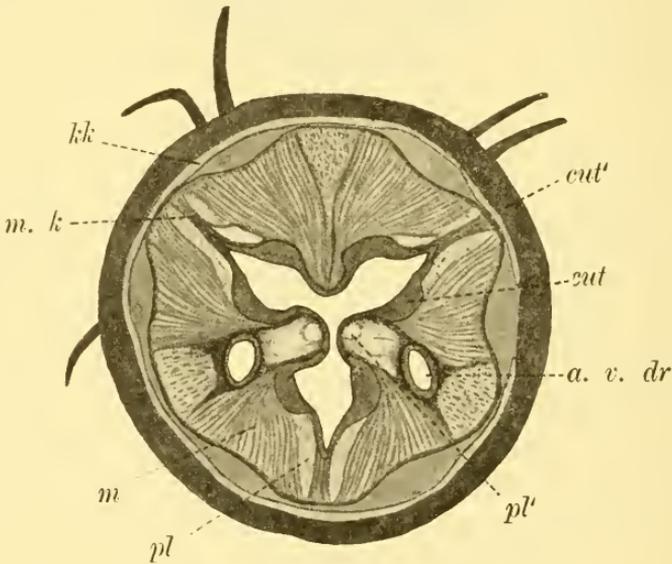


Fig. F.

Querschnitt durch den Boden der Mundhöhle von *Thoracostoma* sp.  
Bezeichnungen siehe bei Fig. E.

Pigment; Schlundporen. — Schon bei der Betrachtung der frischen Tiere (beider Genera) macht sich ein Unterschied in der Verteilung der bräunlichen Pigmentkörnchen im Oesophagus gegen-

über den zuvor besprochenen Gattungen bemerkbar: sie erreichen ihre größte Dichte nicht am Vorderende, sondern in der Mitte des Schlunds; die Strecke von der Mundkapsel bis nahezu halbwegs zum Nervenring ist oft sogar völlig pigmentfrei. Die Schnitte zeigen, daß die Körnchen im vordern Teil fast ganz auf das Sarcoplasma der „Kanten“ beschränkt sind; nur vereinzelt erstrecken sich pigmentführende Plasmamassen quer zwischen die kontraktile Substanz; zwischen den einzelnen Fibrillen selbst kommt es aber hier nicht zur Ablagerung von Pigmentkügelchen. Gegen die Mitte des Schlunds wird die Auflockerung der Fibrillenmasse durch eingeschaltete pigmenthaltige Plasmastränge immer beträchtlicher, in der Drüsenregion bleiben die Pigmentanhäufungen wieder mehr auf die Kanten beschränkt.

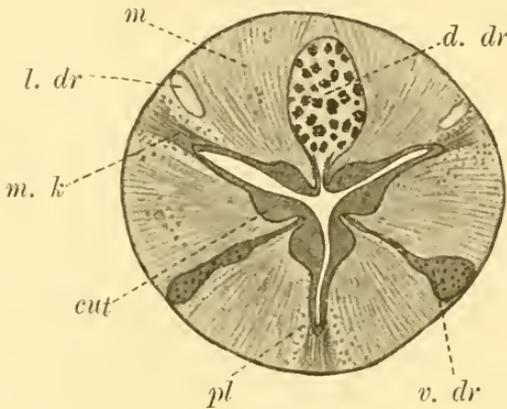


Fig. G.

Querschnitt durch den Oesophagus von *Thoracostoma* sp. auf der Höhe der Ausmündung der dorsalen Oesophagusdrüse (*d. dr.*).

Bezeichnungen s. bei Fig. E.

Wir hatten früher gesehen, daß bei *Enoplus* und *Oncholaimus* die Dichte des Pigments gegen die Excretionspori hin zunahm; wir dürfen also wohl vermuten, daß diese auch hier in der Region der stärksten Pigmentierung gelegen sein werden; in der Tat blieb das Suchen nach solchen Öffnungen am Vorderende ergebnislos, während das Auffinden eines ihnen offenbar analogen Gebildes etwa in der Mitte des Schlundrohrs, unmittelbar vor der Entfaltung der Schlunddrüsenmasse, leicht gelang.

Betrachten wir einen Querschnitt aus der vordern Schlundregion von *Thoracostoma*, so beobachten wir, jederseits neben der einwärts

vorspringenden Kante der drei Wandflächen, eine longitudinale „Verdickungsleiste“ der Cuticula (Fig. G *cut*); diese ist für *Thoracostoma* öfter beschrieben worden (JÄGERSKIÖLD, TÜRK), ersterer beobachtete auch bereits, daß sie bei *Cylicolaimus* nur der vordern Schlundhälfte zukommt, während die hintere („Drüsenregion“) eine dünne gleichmäßige Cuticularauskleidung besitzt (vgl. Fig. 9 *cut*). An der Grenze beider Regionen fand ich nun eine eigenartig geformte Verdickung der Cuticula, die sich auf den mittlern Teil jeder der 3 Wandflächen erstreckt und in der jene Verdickungsleisten ihr Ende finden; sie ist bei *Thoracostoma* deutlicher ausgeprägt als bei *Cylicolaimus*. Bei jenem stellt sie von der Fläche gesehen ein mit dem größern Durchmesser in die Längsrichtung gestelltes Oval dar; der Querschnitt (Fig. 8 *p. pl*) zeigt deutlich in der verdickten Zone eine feine gegen die Schlundachse konvergierende Streifung. Was mich bestimmt, diese Struktur auf das Vorhandensein sehr zahlreicher feiner Porenkanälchen zurückzuführen, sind hauptsächlich die in eben dieser Region zu beobachtenden Veränderungen im Aussehen der Schlundwandung. Hier sind nämlich die kontraktile Fasern außerordentlich dicht zu wenigen, infolgedessen fast homogen erscheinenden Strängen oder Platten zusammengedrängt. Zwischen diesen hat das Plasma zwar auch eine radiärfaserige Beschaffenheit, doch sind diese Fasern dünner als die kontraktile, verlaufen meist leicht geschlängelt und lassen geräumige, mit flüssigem Inhalt erfüllte Abstände zwischen sich. Die Drüsen sind hier in ihrem Durchmesser außerordentlich eingeengt; zwischen den peripheren Enden der Muskelbündel liegt spärliches Pigment. Diese Befunde sind wohl so zu deuten, daß die Auflockerung des Sarcoplasmas mit dem Zusammenströmen von Gewebssäften in dieser Region zusammenhängt, einer mit Excretstoffen angereicherten Flüssigkeit, die in den gegen die vorspringende Schlundkante konvergierenden intracytären Bahnen vermittels der Kontraktion der radiären Muskeln durch die poröse Cuticularplatte hindurch in das Schlundlumen gepreßt wird. Ob bei *Cylicolaimus* außer der, wie erwähnt, bei weitem schwächer entwickelten Porenplatte noch andere Durchbrechungen der Schlundcuticula bestehen, war mir nicht möglich zu entscheiden.

Schlunddrüsen. — Auch bei *Thoracostoma* und *Cylicolaimus* kommen zu den 3 Oesophagealdrüsen, die den frühern Autoren allein bekannt waren, noch die beiden Drüsen, die ich bei *Enoplus* und *Oncholaimus* als laterale Schlunddrüsen beschrieben habe. Was jene betrifft, so hat schon JÄGERSKIÖLD (1901) bei *Cylicolaimus* auf die

strukturellen Unterschiede zwischen den dorsalen und den subventralen Drüsen aufmerksam gemacht; diese fallen allerdings sofort ins Auge. Denn während die subventralen Drüsenlappen in einem sehr dichten, nur spärlich von kleinen Alveolen durchsetzten Plasma kleine, durch Hämatoxylin sehr dunkel färbare Sekretkörner aufweisen, zeigt die dorsale Drüse ein gröber vacuoläres Plasma, in dem sich größere, unregelmäßige, sich ebenfalls sehr dunkel färbende Sekretkörner, offenbar um Alveolen herum, zu dichtern Gruppen zusammenordnen. Insbesondere differieren die fraglichen Drüsen in der Ausdehnung: die dorsale Drüse erreicht bei *Thoracostoma* ihre größte Entfaltung im Beginn des hintersten Drittels des Oesophagus, endet bereits etwa in dessen Mitte und gibt, von wenigen plumpen Ausbuchtungen abgesehen, fast gar keine Seitenäste ab. Sie enthält nur einen Kern halbwegs zwischen der Porenplatte und dem Ende der Drüse. Über ihre Ausmündung berichtet JÄGERSKIÖLD (1901), sie finde sich bei *Cylicolaimus* im dorsalen, etwas weiter nach hinten als die ventralen gelegenen, zahnartigen Vorsprung des Mundhöhlenbodens, während TÜRK bei seinen Neapler Thoracostomen gar gefunden hat, daß sie vor dem Nervenring blind endet — eine Angabe, die übrigens ZUR STRASSEN (1904) auch für *Anthraconema*, eine *Thoracostoma* ja nicht sehr fernstehende Form, bestätigt hat. Beides trifft für meine Helgoländer Species nicht zu, sondern die dorsale Drüse mündet median, bei *Thoracostoma* etwa  $110 \mu$ , bei *Cylicolaimus* etwa  $150 \mu$  vom Vorderende entfernt, durch ein kurzes und enges cuticularisiertes Kanälchen in den Anfangsteil des Schlunds (Fig. G d. dr).

Die subventralen Drüsen gewinnen sogleich hinter der Porenplatte eine mächtige Ausdehnung durch Abgabe von Seitenzweigen, und zwar nicht allein innerhalb ihrer eignen Sektoren, sondern, indem sie deren obere Ränder überschreiten, auch im dorsalen Sector (Fig. 9 v. dr). Beide sind vielkernig, und zwar enthält bei *Thoracostoma* jede im ventralen Sector 11, im dorsalen 4, also zusammen 15 Kerne. Es sei bemerkt, daß diese, wie alle übrigen Drüsenkerne des Oesophagus, den Kernen der Schlundmuskulatur, sowohl hinsichtlich der Chromatinverteilung als auch der Beschaffenheit des Nucleolus, äußerst ähnlich sind. Die Ausmündungen dieser Drüsen findet JÄGERSKIÖLD bei *Cylicolaimus* entsprechend der dorsalen auf den zahnartigen Vorsprüngen des Mundhöhlenbodens; bei meinen Formen liegen sie nicht hier; zwar wendet sich an dieser Stelle der Drüsengang etwas einwärts, aber nur, um in jenen oben

erwähnten Cuticularkanal der Mundhöhlenwand einzutreten, vermittelt dessen er am äußersten Rand der Mundkapsel, unmittelbar hinter der gezähnten Querleiste, zur Ausmündung gelangt. Dieser „subventrale Tunnel“ ist zwar JÄGERSKIÖLD (1901, p. 6) bei *Cylicolaimus* nicht entgangen, doch erwähnt dieser Forscher seine Beziehungen zu den Drüsengängen nicht.

Die Körper der lateralen Schlunddrüsen liegen bei *Thoracostoma* im dorsalen Sector, nahe hinter der Porenplatte, aber nicht auf gleicher Höhe, sondern schräg hintereinander, derart, daß erst die eine den Gang der Dorsaldrüse nach rechts, dann die andere ihm nach links hin verdrängt. Jede enthält nur einen großen Kern (Fig. 9 *ke. l. dr*); das blasse Plasma der Drüsen ist von weiten Vacuolen durchsetzt; geformte Secretionsprodukte sah ich nicht; das sehr verdickte hintere Ende der Drüse zerteilt sich in zahlreiche Läppchen, die sich zwischen die Bündel von Muskelfibrillen einschieben. — Der Ausführungsgang der Drüsen ist im mittlern und vordern Teil des Schlunds als ein enger heller Kanal wahrzunehmen, der, beständig den lateralen Kantenfasern angelehnt, im dorsalen Sector verläuft (Fig. G *l. dr*); ich konnte ihn bis zur Höhe der Zahnvorsprünge des Mundhöhlenbodens verfolgen, ohne aber seine Ausmündung an dieser Stelle (?) oder sein weiteres Verhalten genauer feststellen zu können.

Vom Nervensystem des Schlunds erwähne ich nur das Vorhandensein zahlreicher (24) nervöser Zellen, die teils den Sectormitten, teils schräg zwischen die Kanten und Mitten eingelagert sind; sie finden sich meist in der Nähe des Nervenrings, wie bei *Enoplus* in bilateral-symmetrischer Verteilung.

Das „Zwischenstück“ und die „Darmklappen“ bieten bei *Thoracostoma* und *Cylicolaimus* im wesentlichen die gleichen Befunde dar wie bei *Enoplus*. Stäbchenbesatz am Darmepithel habe ich nicht beobachten können.

### Zusammenfassung,

nebst einigen vergleichenden Bemerkungen.

Versuchen wir die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung und der physiologischen Beobachtungen zu vereinigen, so erhalten wir vom Verlauf der Excretion bei unsern Tieren folgendes Bild. Bei allen untersuchten Gattungen gelangt das teils durch Fütterung, teils durch Hautresorption eingeführte Indigkarmin nicht in

Drüsen irgend welcher Art zur Ausscheidung, sondern es sammelt sich einesteils im Sarcoplasma bzw. zwischen den radiären Fibrillen der Schlundmuskulatur, hauptsächlich in den durch die Einlagerung von Pigmentkügelchen bezeichneten Bezirken an, andernteils im vordersten und hintersten Abschnitt des Mitteldarms. Es färben sich im lebenden Tier nie die Kerne, sondern nur vacuoläre oder granuläre Plasmaeinschlüsse. In die Oesophaguskulatur gelangt der Farbstoff (ebenso wie die normalen gelösten excrementellen Stoffe) mit der die basale Fläche der Epithelmuskelzellen umspülenden Leibeshöhlenflüssigkeit. Die Abgabe dieser, mit Ausnahme der als „Pigment“ (unter der Einwirkung des Lichts?) zurückgehaltenen regressiven Stoffwechselprodukte, erfolgt durch besondere, bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden beschaffene „Schlundporen“, die stets in den Oesophagus oder die Mundhöhle münden. Sowohl die Aufnahme wie die Abgabe der Flüssigkeit durch die Schlundwandungen geschieht wahrscheinlich mit Unterstützung der radiären Muskulatur, deren Kontraktion den flüssigen Inhalt der Schlundwandung durch die Poren austreibt, während bei ihrer Erschlaffung die Wiederausdehnung der Schlundwand durch die Elastizität der Cuticula ansaugend auf den flüssigen Leibeshöhleninhalt wirken muß — vorausgesetzt, daß ein Einströmen von Flüssigkeit aus dem Schlund durch Form und Anordnung der Poren (vgl. S. 715) verhindert ist; die Tätigkeit der Schlundmuskulatur bewirkt demnach eine primitive Circulation. Durch die Schlundporen gelangt die Flüssigkeit in den Nahrungskanal, wo die in ihr noch enthaltenen nutzbaren Stoffe von den Darmzellen resorbiert (assimiliert) werden; für die ihr beigemengten Excretstoffe (wie für das sich ihnen ähnlich verhaltende Indigo) kann es zunächst dahingestellt bleiben, ob sie total refüsiert oder ebenfalls resorbiert, aber in Vacuolen abgelagert und aus diesen flüssig oder in Form von Konkrementen ins Darmlumen zurück entleert werden. Die Fortschaffung der im Darm sich ansammelnden Excrete erfolgt durch den After.

Beim Excretionsvorgang der freilebenden Rundwürmer sind also zwei Prozesse von wesentlicher Bedeutung: durch den ersten werden der Cöloflüssigkeit sämtliche diffundierbaren Substanzen durch einen nach Gesetzen der Filtration und Osmose sich abspielenden Vorgang entzogen; durch den andern werden aus dem Transsudat durch ein resorbierendes Epithel die nutzbaren mitdiffundierten Stoffe aufgenommen, der Rest wird entleert. Die „Excretion“ ist also eine indirekte. Bekanntlich wird auch die Tätigkeit der Säugetieriere von einigen Physiologen in analoger Weise aufgefaßt, während

meines Wissens die mit Wirbellosen experimentierenden Forscher sämtlich die Tätigkeit der Excretionsorgane nach Analogie der Drüsensecretion beurteilen. Aber nicht nur bei Wirbeltieren, sondern auch bei den meisten Wirbellosen scheinen mir die anatomischen Bedingungen für einen indirekten Verlauf der Excretion gegeben zu sein; Belege hierfür beabsichtige ich bei anderer Gelegenheit zu erbringen und behalte mir vor, dann auch auf die sehr reichhaltige, die Nierenfunktion der Säuger und gewisser niederer Tiere behandelnde Literatur einzugehen. Nur wenig sei hier kurz hervorgehoben.

Die Anschauung, daß sämtliche im Harn gelösten Substanzen in sehr großer Verdünnung durch die MALPIGHI'schen Körperchen aus dem Blute abgeschieden würden, während andererseits die Tubuli contorti durch Resorption insbesondere des überschüssigen Wassers die Eindickung des Harns bewirken sollten, geht bekanntlich auf C. LUDWIG zurück. Spätere Forscher (Küss) ließen jedoch selbst „das Blutserum samt allen Bestandteilen den Glomerulus passieren“ oder (v. SOBIERANSKI, 1895) die Glomeruli wenigstens „alle Eiweißstoffe, die frei im Blute zirkulieren“, ausscheiden und nachher das Transsudat mit Ausnahme der excretionsfähigen Stoffe durch die gewundenen Harnkanälchen wieder resorbiert und assimiliert werden. Dieser Ansicht hat sich auch KASSOWITZ in seiner „Allgemeinen Biologie“ (Vol. 3. 1904, p. 276—287) angeschlossen. Sie überhebt uns der Schwierigkeit, ein besonderes Auswahlvermögen des Epithels der BOWMAN'schen Kapsel einerseits, das der Tubuli andererseits je für bestimmte, im Blut präformierte excrementelle Stoffe annehmen zu müssen, wie es die HEIDENHAIN'sche Theorie verlangt; sie setzt uns dagegen in den Stand, die Excretionsvorgänge allgemein auf Filtration und Assimilation zurückzuführen. Die von KOWALEWSKY (1890) auch auf die Wirbellosen übertragene Anschauung von der allgemeinen Verbreitung zweier bald in einem Organ vereinigter, bald ganz selbständiger excretorischer Apparate, von denen der eine die Harnsäure, der andere Wasser und leicht lösliche Salze ausscheiden sollte, dürfte also einer umfassenden Prüfung zu unterwerfen sein. Nehmen wir die Theorie der „indirekten Excretion“ für die Säugerniere an, so würde die Leistung des Oesophagus bei unsern Nematoden etwa der eines Glomerulus analog sein, während die Rolle des resorbierenden Harnkanälchens hier vom Mitteldarm selbst übernommen wird.

Versuchen wir endlich noch der Frage näher zu treten, wie der

Oesophagus der Urolaben morphologisch zu dem der parasitischen Nematoden in Beziehung zu setzen ist, so läßt sich behaupten, daß er die Gesamtheit der Bestandteile in sich vereinigt, die wir in den extrem divergenten Ausbildungsformen dieses Organs bei den verschiedenen Gruppen finden; er stellt eine Ausgangsform dar, aus der sich die übrigen Schlundtypen der Nematoden lediglich durch Reduktion verschiedener Bestandteile entwickelt haben können. Er ist nicht nur an Zellenmaterial [Looss (1896, p. 7), zählte bei Ascariden insgesamt 24 bzw. 30 zu den Flächen- und Kantenfasern gehörige Kerne; dagegen finden sich 42 bei *Thoracostoma* und 54 bei *Enoplus*], sondern auch an differenten Anlagen reicher als der Oesophagus selbst bei den größten parasitischen Verwandten. Für das Verständnis der merkwürdigen Schlundgebilde der Trichotracheliden und von *Mermis* liefert er den Schlüssel; dem „Zellenkörper“ der erstern wurde durch EBERTH (1863, p. 9) die „Bedeutung einer Drüse“ zugeschrieben, bei den letztern habe ich (1906) mich bemüht, auf Grund der anatomischen und histologischen Befunde darzutun, daß die „spindel-förmigen Zellen“ des hintern Oesophagusabschnitts einem Excretionsorgan entsprechen; in beiden Gruppen sehen wir den muskulären Teil rudimentär geworden, bei der Mehrzahl der Schlundzellen dagegen (unter gleichzeitiger beträchtlicher Lageveränderung allerdings) die Ausbildung kontraktiler Fibrillen völlig aufgegeben.

Der muskuläre Oesophagus der übrigen Nematoden scheint dagegen stets die circulatorisch-excretorische Funktion eingebüßt zu haben; in ihm abgelagertes Pigment oder dgl. werden, meines Wissens, ebenfalls nirgends erwähnt.<sup>1)</sup> Stets finden wir bei ihnen die unabhängig vom Darm mündenden Seitengefäße (außer bei *Ichthyonema*);

1) Die einzigen Angaben, die etwa vermuten lassen, daß doch dem Oesophagus eine filtratorische Funktion zukommen könnte, beziehen sich auf *Strongylus* und *Agchylostoma*. Von *Str. armatus* berichtet JÄGERSKIÖLD (1897, p. 4), daß der „hintere Kranz der Mundkapsel“ von „radiär gestellten Löchern“, ferner die Wände des dorsalen, den Ausführgang der dorsalen Drüse bergenden „Tunnels“ der Mundkapsel ebenso wie die rudimentären subventralen Tunnel „von ähnlichen Löchern“ durchbohrt würden. Ähnliches wird von demselben Autor für *Agchylostoma*, neuerdings noch genauer von Looss (1905), beschrieben, der die radiären Streifen der Tunnelwandung allerdings nicht als Poren gelten läßt: „in reality, they are not holes, for the substance of the inner membrane of the capsule, which is continued into the tunnel, fills them also completely (l. c., p. 78); auch die radiäre Streifung der Mundkapselcuticula deutet dieser Forscher nicht als „pore canals“ (p. 71).

da wir nun diesen schwerlich ausnahmsweise das Vermögen zur elektiven Secretion excrementeller Stoffe werden zuschreiben dürfen, so müssen wir entweder annehmen, daß sie lediglich dem Wasser den Durchtritt gestatten, also ähnlich wie die Wassergefäße der Plathelminthen nur eine circulatorische und respiratorische Aufgabe haben, oder daß der Binnenschmarotzer infolge seines Nahrungsüberflusses darauf verzichten konnte, die kompliziertere, aber ökonomischere Einrichtung seiner freien Vorfahren zu konservieren und das mit Excretstoffen angereicherte Transsudat der perivisceralen Lymphe einer Auswahl und weitem Ausnützung durch den Darm zu unterwerfen.

Was endlich die Oesophagusdrüsen angeht, so sind ja dorsale und subventrale Drüsen weitverbreitete Bestandteile des Schlunds der parasitischen Nematoden; selbst bei größter Volumentfaltung bleiben jedoch die Schlunddrüsen der parasitischen Formen einkernig; die vielkernigen subventralen Drüsen zeigen wiederum den größern Reichtum an Elementarbestandteilen bei den Urolaben.

Hinsichtlich der „lateralen Schlunddrüsen“ möchte ich vermuten, daß sie den paarigen und lateral am Rand der Mundkapsel mündenden „cephalic glands“ von *Agchylostoma* (Looss, 1905) homolog sind; die Tatsache, daß sie dort nicht im, sondern seitlich-dorsal neben dem Oesophagus liegen, erklärt sich wohl aus ihrer enormen Größenzunahme bei *A.*, während der muskulöse Oesophagus relativ klein ist. Andererseits sei an die neuerdings erst von GOLDSCHMIDT (1906) entdeckten Drüsen bei *Ascaris lumbricoides* erinnert, die, innerhalb der Lateralwülste liegend, den Lauf des Excretionskanals begleiten. Der Ansicht des Autors, daß sie den wesentlichsten Teil des Excretionsapparats darstellten, kann ich mich nach den hier entwickelten Anschauungen natürlich nicht anschließen; dagegen möchte ich auf die Möglichkeit hinweisen, daß die „cephalic glands“ von *Agchylostoma*, das „excretorische Drüsengewebe“ von *Ascaris* und die „lateralen Schlunddrüsen“ der Urolaben nur verschiedene Ausbildungsformen einer homologen Organanlage sind.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BASTIAN, H. C., On the anatomy and physiology of the Nematoids, parasitic and free; with observations on their zoological position and affinities to the Echinoderms, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 156, Part 2, 1866.
- BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., Vol. 36, 1873.
- , Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 9, 1874.
- , Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetognotus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 26, 1876.
- EBERTH, C. J., Untersuchungen über Nematoden, Leipzig 1863.
- GOLDSCHMIDT, R., Mitteilungen zur Histologie von Ascaris, in: Zool. Anz., Vol. 29, 1906.
- GOLOWIN, Beobachtungen über Nematoden, II. Excretionsapparat, Kasan 1902 (russisch).
- JÄGERSKIÖLD, L. A., Über den Oesophagus der Nematoden, in: Bihang Svenska Vet.-Akad. Handl., Vol. 23, Afd. 4, 1897.
- , Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, in: Svenska Vet.-Akad. Handl. (N. F.), Vol. 35, 1901—1902.
- KASSOWITZ, M., Allgemeine Biologie, Vol. 3, Stoff- und Kraftwechsel des Tierorganismus, Wien 1904.
- KOWALEWSKY, A., Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane, in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, 1890.
- LOOSS, A., Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden, in: Ctrbl. Bakter., Vol. 19, 1896.
- , The anatomy and life history of *Agchylostoma duodenale* DUB., in: Records Egyptian Government, School of Medicine, Vol. 3, 1905.
- DE MAN, J. G., Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden, Leipzig 1886.

- MARION, A. F., Recherches zoologiques et anatomiques sur les Nématodes non parasites marins, in: Ann. Sc. Nat. (5), Zool., Vol. 13, 1870.
- RAUTHER, M., Beiträge zur Kenntnis von *Mermis albicans* v. SIEB., in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., 1906.
- RETZIUS, G., Zur Kenntnis der Hautschicht der Nematoden, in: Biol. Untersuch. (N. F.), Vol. 13, No. 12, 1906.
- SCHIMKEWITSCH, Besondere Zellen in der Leibeshöhle der Nematoden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 19, 1899.
- SCHNEIDER, A., Monographie der Nematoden, 1866.
- SCHNEIDER, G., Beitrag zur Kenntnis der im Uferschlamm des finnischen Meerbusens freilebenden Nematoden, in: Acta Soc. Fauna Flora Fennica, Vol. 27, No. 7, 1906.
- V. SOBIERANSKI, W., Über die Nierenfunktion und Wirkungsweise der Diuretica, in: Arch. exp. Pathol. Pharm., Vol. 35, 1895.
- ZUR STRASSEN, O., Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7 (Festschr. WEISMANN), 1904.
- TÜRK, F., Über einige im Golfe von Neapel frei lebende Nematoden, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 16, 1903.

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren, außer Fig. 7, sind bei etwa 1000facher Vergrößerung gezeichnet.

#### Abkürzungen.

*cut* Cuticula des Oesophagus bzw. der Mundkapsel; *cut'* Körpercuticula; *d. dr* dorsale Oesophagealdrüse; *m* radiäre Muskelfibrillen (Flächenfasern); *m. k* Kantenfaser; *m. l* Körper-Längsmuskelzellen; *v. dr* subventrale Oesophagealdrüsen.

#### Tafel 38.

Fig. 1. Mundkapsel von *Oncholaimus sp.*, durch einen Sagittalschnitt halbiert; man blickt auf die (nach einem Totalpräparat gezeichnete) linke Wandhälfte der Mundhöhle mit dem linken subventralen Zahn, nahe dessen Spitze der Porus der subventralen Drüse und an dessen Basis der Excretionsporus angedeutet ist. Der kürzere dorsale Zahn ist längs durchschnitten (die Schnittfläche ist nach einem wahren Längsschnitt gezeichnet), so daß die dorsale Drüse bis zum Porus verfolgt werden kann. Auf der Höhe von *a* liegt der Excretionsporus; einwärts von der Drüse sieht man die plasmatischen Längskanälchen.

Fig. 2. Querschnitte durch den hintern Teil der Mundhöhle von *Oncholaimus sp.*, *a* auf der Höhe der Excretionspori, *b* auf der Höhe der am Boden der Mundhöhle befindlichen 3 Höcker (im rechten ventralen Sector geht der Schnitt etwas oberhalb der hohlen, leicht oralwärts gewandten Spitze des Höckers). *pl* Sarcoplasma; *pl'* Plasmakanälchen, zum Excretionsporus *p* hinführend (vgl. auch Fig. 1); zwischen den Muskelfibrillen Pigmentkörnchen in radiären Reihen.

Fig. 3. Querschnitt durch den Eingang der Mundhöhle von *Euoplus sp.*; der Schnitt zeigt die obern Enden der von zahlreichen Porenkanälchen durchsetzten Kiefer *k*, diesen aufsitzend je 2 Zähne *z* mit weitem Zentralkanal.

Fig. 4. Querschnitt durch die Mundhöhle von *Enoplus* (rechter subventraler Sektor, ein wenig oralwärts vom Drüsenporus). *k* Kiefer, von Porenkanälchen durchsetzt, von denen man sowohl an die innere wie die äußere Oberfläche einige herantreten sieht; *s* seitlicher, an den Kanten mit der Mundhöhlencuticula verschmelzender Fortsatz des Kiefers. *pl* Plasmastränge der Schlundkanten; *pl'* Sarcoplasma des Kieferretractors *R*; *Pr* Protrusor des Kiefers.

Fig. 5. Querschnitt durch dasselbe Objekt, etwas weiter hinten (vgl. Textfig. C). *a. l. dr* Ausführungsgang der lateralen Schlunddrüse (im dorsalen Sector); *a. v. dr* cuticulares Ausmündungsröhrchen der subventralen Drüse; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 4.

Fig. 6. Querschnitt durch den vordern Teil des Oesophagus von *Enoplus sp.* *a. l. dr* Ausführungsgang der lateralen Schlunddrüsen; *ke* Kerne in den Plasmasträngen der Kanten (*pl*) und der Flächenmitten (*pl'*); *st* stäbchenförmige Körper in den Kernen, bei *st'* bereits in mehrere Stränge geteilt im Plasma verlaufend; *pi* Pigmentkörnchen.

Fig. 7. Epithelzellen aus dem vordern Abschnitt des Mitteldarms von *Enoplus sp.* *f* faserförmige Differenzierungen des Plasmas, an beiden Enden in feinere Fibrillen aufspaltend; *ke* Kern; *st. s* Stäbchensaum. 1200 : 1.

Fig. 8. Querschnitt ungefähr durch die Mitte des Oesophagus von *Thoracostoma sp.* *l. dr* laterale Schlunddrüse; *m. str* Stränge von kontraktilem Fibrillen; *pl* radiär gestreiftes Sarcoplasma; *p. pl* von radiären Porenkanälchen durchsetzte Cuticularverdickung.

Fig. 9. Querschnitt durch dasselbe Objekt, etwas weiter caudalwärts; *l. dr* laterale Schlunddrüse; *ke. l. dr* Kern derselben; *d. dr* dorsale Schlunddrüse; *v. dr* linke subventrale Drüse; *pi* Pigmentkörnchen; *pl* Sarcoplasma.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über den Körperbau von *Planaria wytegrensis* n. sp. aus der Umgegend des Onega-Sees.

Von

Privatdozent **H. Sabussow.**

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Kasan.)

Mit Tafel 39–40.

Das Material zur vorliegenden Studie ist von Herrn N. LIVANOW in der nächsten Umgegend der Stadt Wytegra am Onega-See gesammelt und mir zur Bearbeitung übergeben worden. Für die liebenswürdige Überlassung desselben erlaube ich mir hier Herrn LIVANOW meinen besten Dank auszusprechen. Die betreffenden Planarien wurden in einer kalten, klaren, in den Fluß Wytegra einmündenden Quelle aufgefunden, wo sie sich unter Brettern aufhielten.

Nach Angabe von Herrn LIVANOW sind die lebenden Tiere sammetschwarz. Am Vorderende haben sie 2 weißliche Flecken, in welchen die schwarzen, nierenförmigen Augen durchschimmern. Der Körper ist länglich oval, gegen das Hinterende allmählich zugespitzt und am Vorderende während der Bewegung mit 2 ansehnlichen Öhrchen versehen. Nach der Konservierung ist die Farbe bis zu einem bräunlichen Ton abgeblaßt, und nach Kontraktion der Öhrchen erscheint das Vorderende abgerundet.

Die Länge der lebenden Tiere beträgt 8—10 mm. Die konservierten Tiere sind nur 6 mm lang und 2,8 mm breit.

### Epithel.

Die äußere Bedeckung der untersuchten Planarie besteht aus einer einschichtigen Lage von zylindrischen, gewöhnlich scharf gesonderten Zellen. Infolge der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit (Sublimat-Eisessig) treten zwischen den Zellen stellenweise spaltförmige Räume auf. Die zylindrische Zellform erfährt zuweilen eine Umgestaltung, indem sich die Elemente am freien Ende stempelförmig erweitern und miteinander in innige Verbindung treten. Die Epithelzellen sind außerdem in ihren basalen Teilen untereinander verbunden. Nach Höhe, Form und Bau der Zellen kann man bei *Planaria wytegreensis* 3 Epithelarten unterscheiden. Die größte Verbreitung haben die Deckzellen, welche die Rücken- und Bauchfläche außer einigen Stellen des Vorderendes und des Bauches bedecken. Die Höhe der Epitheldeckzellen ist ungleich. Überhaupt sind die Zellen des Rückenepithels ansehnlich höher als die der Bauchdecke. Am Vorderende, von vorn bis zu den Augen, liegen die höchsten Epithelzellen in den Seitenteilen. Am Rücken sind diese Zellen 0,02 mm hoch, am Bauch sind sie etwas kleiner (0,016 mm). In der Medianlinie nimmt die Höhe der Zellen ab, indem sie am Rücken 0,016 mm, am Bauch nur 0,01—0,012 mm erreicht. In der Mitte des Körpers weist das Epithel denselben Charakter auf wie am Vorderende. Die Höhe der Zellen des Bauchepithels beträgt in den Seitenteilen 0,014—0,016 mm, während sie an der Medianlinie nur 0,010—0,012 mm mißt. Am Rücken sind die Epithelzellen höher (0,016—0,02 mm). In der hintern Körperregion ist die Höhe an verschiedenen Stellen der Bauchfläche fast gleich (0,012 mm). An der Geschlechtsöffnung ist keine Spur einer Zunahme der Höhe der Epithelzellen zu bemerken. Nur am Übergang des äußern Epithels in die Decke des Atrium genitale nimmt die Höhe der Zellen bis 0,02 mm zu, indem der Hautmuskelschlauch hier einen Sphincter bildet. Das Protoplasma der Epithelzellen ist in den basalen Teilen fein gestrichelt, fibrillär. In den distalen Teilen erscheint es feinkörnig und ist mit nur wenigen Fibrillen versehen. Die Kerne sind rundlich (0,06 mm im Durchmesser oder meistens oval (0,008 mm lang und 0,04 mm breit) und enthalten an ihren Lininetzen kleine Chromatinkörner, ohne jedoch einen deutlichen Nucleolus zu besitzen.

Die äußere Protoplasmaschicht erscheint bei schwächern Vergrößerungen als ein dunklerer, homogener, cuticulaähnlicher Saum, doch kann man bei Anwendung von stärkern Objektiven (homog. Immers.) mit großer Deutlichkeit die feine Strichelung derselben beobachten. Sie besteht aus den bekannten Fußstücken der Cilien, wie bei andern Tricladiden und Turbellarien überhaupt.

Die Cilien sind ziemlich kurz und nur an der Bauchfläche vorhanden.

Die Epithelzellen von *Planaria wytegrensis* enthalten Rhabditen, welche an der Bauchfläche sehr klein und wenig zahlreich<sup>1)</sup> sind, während sie am Rücken bedeutend größer und zahlreicher erscheinen. Sie stellen dünne, homogene Stäbchen mit abgerundeten Enden dar und sind 0,012 mm lang und 0,02 mm breit. Die Rhabditen liegen, wie es scheint, in besondern Vacuolen der Epithelzellen. Diese Vacuolen sind auch noch nach der Entleerung der Rhabditen sichtbar. Die Bildungszellen der Rhabditen liegen in verschiedener Entfernung vom Epithel und sind mit demselben mittels plasmatischer Stränge verbunden.

Die Seitenteile des Kopfs haben die höchsten Epithelzellen (0,024 mm). Diese Zellen sind sehr dünn, tragen steifere Cilien und enthalten fast keine Rhabditen. Diese Seitenteile des Kopfs bei *Planaria wytegrensis* entsprechen dem Tastorgan der übrigen Süßwassertricladiden oder der Sinuskante der Landtricladiden. Das Protoplasma enthält deutlichere Fibrillen.

Die Drüsenzzone ist nicht besonders stark entwickelt. Sie liegt an der Bauchfläche in einigem Abstand von den Seitenkanten. Die Gänge der cyanophilen Drüsen gehen zwischen Epithelzellen durch, welche ihren gewöhnlichen Charakter bewahren. Ein Hinausrücken des kernhaltigen Zellabschnitts unter die Basalmembran, wie das in der Drüsenzzone bei andern Tricladiden der Fall ist, ist hier kaum bemerkbar.

Die Basalmembran ist fast überall 0,004 mm dick und vollkommen homogen. Ihre dem Epithel zugewandte Fläche ist leicht wellenartig gefaltet. Die kleinen Unebenheiten dienen zur Befestigung der Epithelzellen. Ein Durchdringen der basalen Fortsätze der Epithelzellen durch die Basalmembran, was besonders von IJIMA (1884) hervorgehoben wurde, kann man bei *Planaria wytegrensis*

1) Die Epithelzellen um die Geschlechtsöffnung enthalten viele kleine Stäbchen.

nicht konstatieren. Durch die Basalmembran führen nur die Drüsengänge und die peripherischen Teile der Rhabditoblasten und seltener subepithelialen Sinneszellen.

### Die epithelialen Sinneszellen (Fig. 1—5).

Nach den Angaben verschiedener Forscher ist die Haut der Turbellarien im allgemeinen und die der Tricladiden im speziellen mit einem feinen Tastgefühl versehen, doch konnten nur wenige Beobachter eine genaue Darstellung der Tastapparate geben. In der Schrift von IJIMA (1884) finden wir nur eine allgemeine Beschreibung der sog. Tastorgane<sup>1)</sup> in den lappigen Seitenteilen des Kopfs ohne detaillierte Histologie der Zellen. WOODWORTH (1891) erwähnte nur bei der Beschreibung der Gehirnnerven von *Phagocata gracilis* die Nerven der Tastorgane, machte aber keine Angaben über das Vorkommen und den Bau der epithelialen Sinneszellen. CHICHKOFF (1892) beschrieb bei 3 von ihm untersuchten Arten eigentümliche Tastapparate („des sortes des piquants beaucoup plus longs et plus épais“ . . . . p. 449) an allen Seiten des Körpers. Nach CHICHKOFF sollen diese „Piquants“ den tastenden „Geißelhaaren“ entsprechen, welche v. GRAFF (1882) bei *Macrostoma hystrix* und einigen andern Rhabdocölen angegeben hat. Angaben über den Bau der Sinneskante von Landtricladiden finden wir bei v. GRAFF (1899, p. 131). Dieser Autor teilt uns mit, daß die Sinneskante vom Hautnervenplexus innerviert werde und mit Nervenendigungen versehen sein soll, obgleich es ihm nicht gelang, deren Anwesenheit im Epithel direkt zu konstatieren. Auch konnte er die Bedeutung der kommaartigen Körperchen in der Sinneskante von *Placocephalus kewensis* nicht bestimmen, noch „ein sicheres Kriterium finden, welche von den unter die Sinneskante der *Geoplana rufiventris* eingesenkten Zellen etwa als Sinneszellen zu betrachten seien“.

Den Tastkörperchen der Alloiocölen hat BÖHMIG (1891) seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet und zweifellose Gebilde dieser Art bei *Monoophorum striatum*, *Vorticeros auriculatum* und *Plagiostoma reticulatum* gefunden. Es handelte sich in diesen Fällen um eigenartige Sinneszellen, welche im Epithel isoliert oder gruppenweise lagen und mit Nervenfasern in Verbindung standen. Bei *Monoophorum striatum* sind sie meistens oval oder eiförmig, haben einen

1) Diese Tastorgane sind zuerst von KENNEL (1879) beobachtet worden.

ovalen, sich sehr intensiv färbenden Kern, welcher von einem schmalen Plasmasaum umgeben wird, und tragen auf einer distalen, feinen Spitze eine Cilie. Andere Tastkörperchen sind kolbentörmig, bilden auf dem peripheren Ende eine kleine stumpfe Spitze und entbehren der Cilien vollkommen. Bei *Vorticeros auriculatum* und *Plagiostoma reticulatum* finden sich zahlreiche Tastkölbchen im Epithel unterhalb der seitlichen Ganglien, welche zur Wimperrinne in spezieller Beziehung stehen. Am häufigsten sind die Tastkörperchen von *Monoophorum striatum* sehr ähnlich.

Im Epithel von *Bothrioplana bohemica* konnte VEJDOVSKY (1895) keine Tastkörperchen beobachten. Er hat nur die Sinnesborsten gesehen, welche meistens am Vorderende vorkommen und bald einzeln, bald zu Büscheln (3—4) vereinigt hervortreten. Daß die Sinnesborsten Hypodermiszellen angehören, konnte VEJDOVSKY leicht sicherstellen, deren Verbindung mit dicken Nervenfasern aber, wie das SEKERA (1888) angegeben hat, beobachtete er nicht.

Von spätern Forschern, welche die Morphologie der Rhabdocölen untersuchten, hat LUTHER (1904) bei Eumesostominen nie besondere Tastzellen gefunden.<sup>1)</sup>

Nach dieser kurzen literarischen Übersicht wende ich mich nun zu meinen eignen Beobachtungen an *Planaria wytegrensis*. Bei Durchmusterung von Längs- und Querschnitten kann man hier leicht bemerken, daß zwischen den Epithelzellen hier und da eigenartige Zellen zerstreut sind, welchen ich die Bedeutung von Sinneszellen zuschreiben möchte. Diese Zellen finden sich nicht nur im Gebiet der Tastorgane, sondern auch an verschiedenen Stellen der Rücken- und Bauchfläche des Körpers. Die Zellen der Rückenfläche (Fig. 1) haben die Gestalt abgestumpfter Kegel, welche etwas niedriger als die benachbarten Elemente sind. Während die benachbarten Epithelzellen eine Höhe von 0,022 mm aufweisen, sind die Sinneszellen nur 0,014 mm hoch bei einer Breite von 0,01—0,018 mm (an der Basis bis 0,018 mm, am freien Ende bis 0,01 mm). Das Protoplasma der Zellen ist im basalen Teil feinkörnig, zuweilen fast homogen. Der obere, äußere Teil des Protoplasmas ist fast immer homogen, obgleich er in einigen Fällen in der Richtung der Zellenhöhe feingestrichelt

1) Anmerkung bei der Korrektur. Die Angaben von BÖHMIG (1905) über den Bau der Sinneszellen von *Planaria ulvae* und *Pl. gonocephala* konnte ich nicht berücksichtigen, da ich die betreffende Abhandlung (Tricladidenstudien. I. Tricladida maricola) erst nach Absendung meiner Arbeit zum Druck erhalten habe.

ist und der sog. Cuticula anderer Tricladiden ähnelt, da die Strichelung den auf der Oberfläche der Zelle sich findenden steifen Borsten entspricht. Die steifen Borsten sind ziemlich zahlreich (20—25) und eigenartig gebaut. Sie bestehen aus einem keulenartig verdickten, basalen Teil und einem fadenartigen Endteil. Der keulenartig verdickte basale Teil färbt sich sehr intensiv mit Borax-Karmin, während der Endteil deutlich schwächer gefärbt erscheint. Die Borsten sind 0,06 mm lang. Die Kerne der Sinneszellen sind oval, 0,006—0,008 mm lang und 0,004 mm breit, und mit vielen Chromatinkörnchen versehen. Ich konnte keinen deutlichen Nucleolus bemerken. An den Figg. 1 und 3 kann man sehen, daß sich oberhalb des Kerns (öfter) oder neben demselben (seltener) 1 oder 2 ovale, stark mit Borax-Karmin tingierbare Körper befinden. Diese Körper sind 0,006—0,01 mm lang und 0,003—0,004 mm breit. Sie sind nicht homogen, sondern aus stärker färbbaren Stäbchen und einer helleren Zwischensubstanz zusammengesetzt. Ich konnte mir keine richtige Vorstellung von dem Bau und der Lage dieser intracellulären Körper machen, bis ich endlich beim systematischen Durchsehen einer Querschnittserie auf der Rückenfläche des Vorderendes, fast unmittelbar hinter den Augen, eine merkwürdige Sinneszelle auffand. Diese Zelle (Fig. 2) liegt im Seitenteil des Körpers, obgleich hinter dem Gebiet, welches in der Tricladidenmorphologie die Bezeichnung eines Tastorgans erhalten hat. Die Zelle fällt durch ihre Breite auf, indem sie die Form eines Vierecks mit konkavem oberm, mit steifen Borsten besetztem Rande hat. Die Breite der Zelle erreicht an der Basis 0,03 mm; sie mißt aber am freien Ende nur 0,02 mm. Ihre Höhe ist an den Seitenrändern 0,014 mm, in der Mitte dagegen 0,01 mm.

Der ovale Kern ist mit kleinen zerstreuten Chromatinschollen versehen und liegt im Seitenteil der Zelle. Seine Längsachse ist zur Längsachse der Zelle geneigt. Die Länge des Kerns erreicht 0,008 mm, seine Breite bis 0,006 mm. Das Protoplasma ist im basalen Teil der Zelle feinkörnig und etwas feingestrichelt: im oberen Teil der Zelle findet sich ein langes, ziemlich schmales Bändchen, welches sich mit Borax-Karmin sehr intensiv färbt. Dieses Bändchen ist dem äußern Rand der Zelle entsprechend schwach gebogen. Es ist 0,024 mm lang, während seine Breite nur 0,004 mm erreicht. Der Bau dieses Gebildes ist ungleichartig. Es scheint, daß es aus vielen stäbchenartigen Körpern besteht, welche stellenweise zu größern, ovalen Schollen zusammenfließen. In der beschriebenen Zelle weist das Bändchen keine Biegungen oder Falten auf. Doch muß man

annehmen, daß es zuweilen in einigen Zellen auch gebogen oder gefaltet sein kann. In solchen Zellen erscheinen nun auf Schnitten einer oder zwei stark färbbare Körper, wie das z. B. auf Fig. 1, 3—5 zu sehen ist.

Die steifen Borsten des äußern Rands der beschriebenen Sinneszelle sind ganz gerade und ähneln ihrem Bau nach denjenigen anderer Sinneszellen. Wie gesagt, kommen die beschriebenen Sinneszellen auch auf der Bauchfläche vor und zeigen ebenso wie auf dem Rücken keine regelmäßige Anordnung. In ihrem Bau sind die Sinneszellen der Bauchfläche (Fig. 4 u. 5) denen der Rückenfläche fast vollkommen ähnlich. Der geringern Höhe des ventralen Epithels entsprechend, sind die ventralen Sinneszellen etwas niedriger als die dorsalen. Ihre steifen Borsten sind auch etwas kleiner und überragen nur wenig die benachbarten Cilien.

Was nun die Bedeutung des stark färbbaren Bändchens der Sinneszellen betrifft, so glaube ich, daß es ein chromidienähnliches Gebilde darstellt. Es besteht aus einer Anzahl stark färbbarer Chondromiten, welche einander dicht anliegen. Diese Chondromiten scheinen in einer gewissen Beziehung zu den steifen Cilien zu stehen. Daher könnte man das ganze Bändchen mit dem Blepharoplast oder Bewegungskern der Protozoen [nach SCHAUDINN (1904, 1905) und PROWAZEK (1904)] vergleichen. Das Vorkommen von chromidienähnlichen Gebilden bei Turbellarien ist besonders interessant, nachdem die weite Verbreitung von Bildungen dieser Art bei Nematoden und andern Metazoen sowie Protozoen bereits festgestellt ist (GOLDSCHMIDT, 1904).

#### Hautmuskelschlauch.

Der Hautmuskelschlauch von *Planaria wytegrensis* ist nach dem Typus von *Planaria polychroa* gebaut, da sich auf der Rücken- und Bauchfläche eine Lage von äußern Längsmuskeln befindet. Die innerste Schicht des Hautmuskelschlauchs bilden die innern Längsmuskelfasern, welche im Verhältnis zu den übrigen Muskeln am stärksten entwickelt und bündelweise angeordnet sind. Die Ringfasern, welche auf die äußern Längsmuskeln folgen, sind schwächer entwickelt als die innern Längsfasern. Die diagonalen Muskeln sind in 2 Lagen vorhanden; sie sind aber noch schwächer als die Ringfasern entfaltet, soweit man über ihre Anordnung aus der Durchmusterung von Querschnitt- und Längsschnittserien urteilen kann.

Wie bei andern Tricladiden sind die Muskelschichten der Bauchfläche stärker als diejenigen der Rückenfläche entwickelt.

## Mesenchym.

Das mesenchymatöse Bindegewebe, welches ich im Anschluß an BÖHMIG (1895) und LUTHER (1904) Mesenchym nenne, ist bei *Planaria wytegrensis* verhältnismäßig schwach entfaltet. Man kann es am besten auf Sagittalschnitten (im Hinterende oder an der Bauchfläche des Körpers) beobachten. Das Mesenchym unserer Planarie ist im allgemeinen ziemlich hoch differenziert, obwohl man manchmal noch die Anwesenheit von individualisierten Zellen konstatieren kann. Diese Zellen sind an der Bauchfläche im Gebiet der peripheren Teile des Geschlechtsapparats besonders leicht aufzufinden. Die abgebildeten Mesenchymzellen (Fig. 8) liegen z. B. in der nächsten Umgegend der Uterusblase. Sie sind unregelmäßig polygonal. Die Zellgrenze, resp. die peripherischen Protoplasmateile färben sich mit Indigokarmin bläulich. Das innere Protoplasma stellt ein zartes bläuliches Netzchen mit Verdickungen in den Knotenpunkten dar. Dieselben Verdickungen finden wir auch an den äußern Zellgrenzen. Die Maschen des innern Protoplasmanetzes stellen Vacuolen dar, welche mit einem flüssigern Inhalt (Saftplasma BÖHMIG's, 1890) erfüllt sind. Stellenweise sind die Scheidewände des Gerüstplasmas durchbrochen, und dann stehen die Vacuolen miteinander in Verbindung. Der schwach tingierbare Kern ist rundlich oder oval. Der Durchmesser desselben mißt 0,01 mm. Das dünne Lininnetz enthält kleine Chromatinkörner. Das Kernkörperchen ist deutlich; es ist rund und färbt sich dunkelblau mit Indigokarmin.

Zwischen den blasigen Mesenchymzellen, besonders unter dem Hautmuskelschlauch, finden sich noch kleinere Elemente mit unregelmäßigen Umrissen, dunklern, feinkörnigem Protoplasma und ovalen Kernen, welche sich bedeutend dunkler als diejenigen der blasigen Zellen färben. Das Kernkörperchen ist undeutlich. Außerdem liegen hier die Myoblasten, welche sich durch spindelförmige Gestalt, homogenes Protoplasma und ovalen mit einem Kernkörperchen versehenen Kern auszeichnen. Im homogenen Protoplasma der Myoblasten treten die dunklen Myofibrillen hervor.

Wie erwähnt, finden sich die individualisierten blasigen Mesenchymzellen nur an der Peripherie des Körpers. Näher der Mitte verschwinden dieselben und erscheint das Mesenchym als ein durchsichtiges, fast gallertartiges Gewebe mit unregelmäßig gelagerten, gewundenen Fasern und ovalen, ziemlich dunklen Kernen. Stellenweise finden sich in diesem Gewebe die Myoblasten der Mesenchym-

muskulatur. Das eben beschriebene Gewebe ist besonders leicht zu beiden Seiten der Uterusblase zu beobachten. Außerdem kommt es zwischen den Darmästen und andern Organen vor. Auf Grund des Gesagten kann man schließen, daß das ganze Mesenchym auch bei *Planaria wytegensis* anfangs aus blasigen, individualisierten Zellen bestehen muß, wie das bei der Entwicklung verschiedener Tricladiden von IJIMA (1884) und besonders von MATTIESEN (1904) festgestellt worden ist. Die Zellen verlieren ihre Individualität jedenfalls zuerst in der Mitte der dorsoventralen Achse des Körpers, während dieselbe an der Bauchfläche am längsten erhalten bleibt. Meiner Meinung nach verläuft der Prozeß der Differenzierung der Mesenchymzellen bei *Planaria wytegensis* und bei einigen andern Tricladiden (z. B. bei den Vertretern der Gattungen *Rimacephalus*, *Sorocelis*, *Procotyla* und *Planaria*<sup>1)</sup>) ebenso, wie es BÖHMIG (1890) für Alloioecölen beschrieben hat. Zuerst erfüllt das feinkörnige Protoplasma den ganzen Zellkörper. Als erste Spur der Differenzierung erscheint die Absonderung von dichtern und sich stärker färbenden Protoplasmateilen und die Bildung von Vacuolen mit Saftplasma, welche voneinander durch Scheidewände aus Gerüstplasma getrennt sind. Wie aus dem Gesagten ersichtlich, verharren an der Bauchfläche viele Mesenchymzellen auf diesem Stadium der Differenzierung. Bei weiterm Vorschreiten der Differenzierung entstehen Durchbrechungen der Scheidewände, und so verbinden sich die Vacuolen miteinander. Weiter können sich Durchbrechungen der benachbarten Zellen bilden, indem ihre Vacuolen miteinander zusammenfließen, und so verschwindet die frühere Zellintegrität resp. Individualität. Die Reste des Gerüstplasmas bilden gewundene Fasern oder Lamellen, und der flüssige Inhalt der zusammenfließenden Saftplasma-Vacuolen stellt die durchsichtige Masse dar, welche den Hauptteil des Mesenchymgewebes des Körpers bildet. Hier und da liegen die Kerne der frühern Mesenchymzellen, von Resten des feinkörnigen Protoplasmas umgeben. Eine derartige Umwandlung erleiden jedoch nicht alle Mesenchymzellen; ein Teil derselben bleibt unverändert und behält seine ursprünglichen Eigenschaften bei. Diese Zellen sind die freien Mesenchymzellen oder Wanderzellen (Stammzellen) der Autoren, deren Anwesenheit bei Süßwassertricladiden ich bestätigen kann. Die freien Mesenchymzellen liegen bei *Planaria wytegensis* zwischen den blasigen Zellen, in dem umgewandelten Mesenchymgewebe und unter dem Darmepithel.

1) Ich werde darüber in einer folgenden Arbeit Genaueres mitteilen.

Neuerdings glaubt STOPPENBRINK (1905) das Problem der Tätigkeit der freien Mesenchymzellen, welche er mit KELLER (1894) und CURTIS (1902) als „Stammzellen“ bezeichnet, gelöst zu haben. Auf experimentellen Wegen hat er nachgewiesen, daß die freien Mesenchymzellen am Transport von Nahrungsstoffen und am Abbau der untergehenden Geschlechtsorgane im Verlauf der Hungerversuche nicht teilnehmen. Seiner Meinung nach bleibt die Möglichkeit offen, daß die Wanderungen der freien Mesenchymzellen oder Stammzellen mit den Regenerationsprozessen im Zusammenhang stehen (mit THACHER, 1902 und CURTIS, 1902). Aus diesem Grunde hat er, sich der Ansicht von KELLER anschließend, die Behauptung aufgestellt, daß „die freien Mesenchymzellen oder Stammzellen keineswegs eine besondere Form von Bindegewebszellen, sondern völlig indifferente Zellen embryonalen Charakters darstellen.“

Indem ich mir die Erörterung der Frage über die funktionelle Bedeutung der freien Mesenchymzellen für eine andere Arbeit vorbehalten, möchte ich hier nur kurz darauf hinweisen, daß die erwähnten Elemente des Mesenchyms bei Süßwasser-Tricladiden durchaus die gleiche Rolle spielen wie die sogen. Amöbocyten der Anneliden. Dies geht aus der Beobachtung an einer Reihe von *Sorocelis*-Arten über das Schicksal der hier parasitierenden Gregarinen hervor, welche die Darmzellen verlassen und in das Mesenchym einwandern. Die in das Mesenchym eingewanderten Gregarinen werden von den freien Mesenchymzellen oder Wanderzellen umgeben, indem dieselben sich allmählich um die erstern herum ansammeln und eine Cysten-hülle bilden. An einem Teil der Gregarinen, die nämlich erst vor kurzem in das Mesenchym eingewandert sind, kann man nur wenige Wanderzellen beobachten; an andern finden sich zahlreiche Wanderzellen, welche feine Protoplasmafortsätze hervortreiben können und eine feingestrichelte Cysten-hülle bilden. An den mit einer ausgebildeten Hülle versehenen Gregarinen kommen dagegen wieder nur wenige Wanderzellen vor. Diese Verhältnisse erinnern lebhaft an diejenigen, welche bei verschiedenen Anneliden von BRASIL (1904) und SIEDLECKI (1905) beobachtet worden. Nach den Angaben der genannten Autoren umgeben die Amöbocyten die im Cöloin der Anneliden parasitierenden Gregarinen in mehreren Schichten. So spielen also die Amöbocyten der Anneliden und die Wanderzellen der Tricladiden bei der Isolation der Parasiten dieselbe Rolle.

Hier will ich eine Beobachtung über die Einwanderung der freien Mesenchymzellen in das Epithel erwähnen, die ich bei einer

*Sorocelis*-Art (*S. fusca*) gemacht habe. Das Protoplasma dieser Zellen ist stets mit sich dunkel färbenden Körnern überfüllt, welche an Excretkörner erinnern. Daher glaube ich, daß die Wanderzellen der Tricladiden auch an den Excretionsprozessen teilnehmen in der Weise, wie es die in die Haut der Anneliden einwandernden Amöbocyten tun (z. B. bei Capitelliden nach H. EISIG).

Aus diesen Gründen möchte ich nun die Behauptung aufstellen, daß die freien Mesenchymzellen oder die Wanderzellen einen stetigen Bestandteil des Bindegewebes der Tricladiden bilden und hier dieselbe Rolle spielen wie die Amöbocyten der höhern Würmer. Gleichzeitig schließe ich mich der Ansicht von STOPPENBRINK (1905) und MATTIESEN (1904) an und gebe zu, daß die Wander- oder Stammzellen der Tricladiden den ursprünglichen Charakter von embryonalen Zellen bewahren.

### Drüsen.

Wie bei andern Vertretern der Gattung *Planaria*, so sind auch in das Mesenchym von *Planaria wytegensis* zahlreiche Drüsenzellen eingebettet. Diese Drüsen kann man in folgende 5 Kategorien einteilen.

1. Bei den am Vorderrand einmündenden cyanophilen Kantendrüsen befinden sich tief blaue Körper vor dem Gehirn. Sie sind birnförmig und mit runden bläschenförmigen, von Borax-Karmin gefärbten Kernen versehen.

2. Die Körper der erythrophilen, körnigen Drüsen befinden sich im Zwischenraum vom Gehirn (0,45 mm vom Vorderende) bis zum Anfang des Sitzes der Speicheldrüsen (0,72 mm vor der Basis des Pharynx). Sie liegen über und unter dem Darm. Die geschlängelten Ausführungsgänge münden am Vorderende auf der Bauchfläche hinter den cyanophilen Kantendrüsen.

3. Die birnförmigen Speicheldrüsen beginnen in einem Abstand von 0,72 mm von der Basis des Pharynx. Man kann sie bis an das hintere Körperende verfolgen. Das Protoplasma der regenerierenden Drüsen färbt sich sehr dunkel und besteht aus Körnern, welche sich zu gewundenen miteinander verflochtenen Fäden verbinden. Bei Reifung des Secrets erscheinen scharf umschriebene Vacuolen, welche mit feinkörnigem erythrophilen Secret erfüllt sind. Die Kerne sind oval, durchsichtig und mit einem deutlichen, dunkeln Kernkörperchen versehen. Die Ausführungsgänge der Drüsen verlaufen in der bindegewebigen Schicht des Pharynx und münden am distalen Ende der letztern (an den Pharynxlippen) ein.

4. Die Schalendrüsen münden in den hintern Abschnitt des Atrium genitale ein, in welchen sich die distalen Enden der Oviducte öffnen. Das Secret dieser Drüsen ist feinkörnig und färbt sich blau von Indigokarmin.

5. Die Schleimdrüsen sind überall zerstreut und öffnen sich auf den Körperoberflächen.

Zu den Bestandteilen des Bindegewebes gehören ferner die dorsoventralen und transversalen Mesenchymmuskeln. Da sie nichts Besonderes im Bau und Anordnung darstellen, so kann ich von einer ausführlichen Beschreibung derselben absehen.

### Das Nervensystem.

Das Gehirn von *Planaria wytegrensis* besteht aus 2 Ganglienpaaren, welche wie bei andern Arten der Gattung *Planaria* (z. B. *Planaria polychroa* und *P. lactea* nach CHICHKOFF, 1892) gelegen sind. Auf jeder Seite liegen die beiden Ganglien (das vordere und das hintere) sehr dicht aneinander, so daß man von keiner sensomotorischen Commissur im Sinne LANG'S (1882) sprechen kann. Beide Ganglienpaare sind durch 2 Commissuren verbunden, welche sich dicht aneinander anschließen; deswegen kann man auf Querschnitten keinen Zwischenraum zwischen denselben bemerken. Man sieht nur, daß sich die vordere Commissur nach hinten verengert. Auf Sagittalschnitten sind beide Commissuren deutlich bemerkbar; die hintere Commissur ist schwächer entwickelt, indem sie auf Sagittalschnitten einen kleinern Durchmesser aufweist.

Der Bau der Ganglienzellen erinnert an denjenigen der Ganglienzellen von *Sorecelis nigrofasciata*. In ihrem Protoplasma sind die sich mit Borax-Karmin färbenden Fibrillen und die eigenartigen tiefroten Einschlüsse neben dem Kern deutlich zu erkennen. Die Kerne der Zellen der vordern Ganglien unterscheiden sich von den Kernen der hintern Ganglien und der Längsstämme durch Abwesenheit der Kernkörperchen.

Das glöse Gerüst bildet das Stroma des Nervensystems und hat auf den Querschnitten einen netzartigen Bau. In den Maschen dieses sich mit Indigokarmin färbenden Netzes liegen die Nervenzellen und Nervenfasern. Aus Sagittalschnitten erscheint es als dünne blaue Streifen (durchschnittene Lamellen).

Von den hintern Ganglien gehen 2 Paar Nervenstämme ab. Nach vorn begeben sich 2 kleinere Nerven, während nach hinten 2 mächtige Längsstämme ziehen, welche am Anfang fast den gleichen

Durchmesser wie die Ganglien selbst haben. Von den vordern Ganglien gehen die Nerven ab, welche sich in den Tastorganen und Sinnesgrübchen verästeln. Die letztern befinden sich an der Bauchfläche des Tieres. Die optischen Nerven gehen von der Oberfläche der vordern Ganglien ab, indem sie an der hintern Grenze der letztern beginnen. Die Sinnesnerven sind in ihrem ganzen Verlauf mit Sinneszellen belegt.

Unter dem Hautmuskelschlauche befindet sich ein ziemlich stark entwickelter Nervenplexus.

### Die Sinnesorgane.

1. Die Augen. Alle 4 untersuchten Exemplare haben 4 Augen von ungleicher Größe. Wie bei andern Süßwassertricladiden mit wenigen Augen liegen die letztern an der Rückenfläche nicht weit vom Stirnrand; die vordern Augen befinden sich vom Stirnrand in einem Abstand von 0,28 mm, die hintern von 0,36 mm. Die vordern Augen stellen unregelmäßige Pigmenthaufen von meist ovalen Umrissen dar. Sie sind voneinander 0,25 mm entfernt. Der kleinere Durchmesser der vordern Augen mißt 0,025—0,03 mm; der größere Durchmesser erreicht dagegen 0,03—0,04 mm. Im Abstand von 0,08—0,1 mm vom vordern Augenpaar liegen die hintern, größern und wohlentwickelten Augen, welche voneinander 0,42 mm entfernt sind. Also bilden alle 4 Augen ein Trapez, von welchem die kleinere der parallelen Seiten nach vorn, die größere nach hinten gerichtet ist. Das vordere Augenpaar gehört zur Kategorie der sog. Nebenaugen, über welche wir in der Literatur diverse Angaben besitzen (z. B. CARRIÈRE 1882, GIRARD 1893, IJIMA 1884, JÄNICHEN 1896). Nach JÄNICHEN (1896, p. 12) befinden sich die Nebenaugen entweder vor den normalen oder hinter denselben. Nach genanntem Autor sind die Nebenaugen stets kleiner als die normalen und bleiben in der Ausbildung ihrer einzelnen Teile hinter den normalen zurück. Dasselbe kann man auch für die Nebenaugen von *Planaria wytegrensis* konstatieren. Bei einem von mir untersuchten Exemplar existiert einseitig hinter dem normalen Augenpaar noch ein Nebenaugen in Gestalt eines Pigmenthaufens, jedoch von kleinerm Umfang als die vordern Nebenaugen.

Was den Bau des wohlentwickelten Hauptauges betrifft, so erinnert es in dieser Hinsicht an die entsprechenden Organe von *Planaria gonocephala*. Die Hauptaugen haben einen nierenförmigen Pigmentbecher, welcher 0,1 mm lang und 0,07 mm breit ist.

Der Pigmentbecher wird von zahlreichen Zellen gebildet, da auf Schnitten stellenweise mehrere Kerne deutlich sichtbar sind. Die Öffnung der Pigmentbecher ist von einer durchsichtigen corneaähnlichen Membran bedeckt, welche aus dünnen Fasern besteht. Auf Schnitten durch ein Auge ist die Anwesenheit von 2 Kernen, wie es scheint, in der Cornea selbst zu bemerken. Diese Kerne sind aber diejenigen von Retinazellen sehr ähnlich, woher es schwer zu entscheiden ist, ob diese Kerne der Cornea selbst angehören. Ich bin eher zur Annahme geneigt, daß die corneaähnliche Membran einen Auswuchs der äußeren Zellen des Pigmentbeckers darstellt. Die Dicke der Cornea ist in der Mitte größer und erreicht 0,016 mm.

Vor dem Auge liegen ziemlich zahlreiche, kleine Retinazellen, welche aus einem ovalen Kern ( $0,008 \times 0,004$  mm) und einer dünnen Protoplasmaschicht bestehen. Die peripherischen Fortsätze der Retinazellen schwellen nach dem Durchdringen durch die Cornea zu Sehkolben an. Wie schon HESSE (1897, p. 542) für *Planaria gonoccephala* angegeben hat, sind die Sehkolben nicht alle gleichlang. So ist auch bei *Planaria wytegrensis* ein Teil dieser Elemente gleich bei ihrem Eintritt in den Pigmentbecher kolbig verdickt, während andere einen längeren fasrigen Abschnitt haben, noch andere aber mit ihrem verdickten Teil bis an den Boden selbst des Pigmentbeckers reichen. Die fasrigen Teile der peripheren Fortsätze der Retinazellen färben sich dunkel mit Indigokarmin. Die Sehkolben selbst färben sich bläulich und sind oval oder öfter nierenförmig. Die fasrigen Fortsätze der Retinazellen treten in die eingebuchtete Seite der nierenförmigen Sehkolben ein und zerstreuen sich in fächerartig ausstrahlende, divergierende Fibrillen, welche nur bei ihrem Eintritt in Sehkolben besonders deutlich sind. Die dunklen Stiftchen resp. Endteile der Sehfibrillen, welche bei *Planaria gonoccephala* nach HESSE (1896) so klar bemerkbar sind, sind bei *Planaria wytegrensis* undeutlich.

2. Sinnesgrübchen. Die Sinnesgrübchen und ihnen homologe Wimperrinnen sind bei verschiedenen Turbellarien beschrieben. Die Wimperrinnen sind z. B. bei Alloiocölen sehr gemein. Nach Angaben BÖHMIG'S (1890) kommen sie bei *Monoophorum striatum*, zwei *Cylindrostoma*-Arten, 4 *Plagiostoma*-Arten und *Vorticeros auriculatum* vor. Nach BRAUN (1881) und VEJDOVSKY (1895) besitzen die Arten der Gattung *Bothrioplana* 1 oder 2 Paar von Wimper- oder Riechgruben von ziemlich kompliziertem Bau. Unter Rhabdocölen sind echte Wimpergrübchen bei Catenuliden und Prorhynchiden bekannt.

Unter Tricladiden sind die Wimpergrübchen bei Landtricladiden (Bipaliiden) von ELLIOT und MOSELEY zuerst bemerkt worden. Nach diesen Forschern haben FLETSCHER und HAMILTON, LOMAN und DENDY die Anwesenheit dieser Bildungen bei zahlreichen Geoplaniden und einigen Rhyngodemiden konstatiert. Die genaueste Beschreibung der Wimpergrübchen finden wir bei BERGENDAL und besonders bei v. GRAFF (1899). Was die Süßwassertricladiden betrifft, so meinten schon KENNEL (1879) und IJIMA (1884), daß die flimmernden Tastorgane der Süßwasserplanarien ähnliche Bedeutung haben wie die paarigen Wimpergrübchen der Rhabdocöliiden und die Kopfspalten der Nemertinen. BÖHMIG (1887) war der erste, der die Wimpergrübchen auch bei Süßwassertricladiden (*Planaria gonocephala*) gefunden hat. Diese nach unten verjüngten, scharf und fein konturierten Grübchen, welche ca. 0,03 mm tief und ca. 0,025 mm lang und breit sind, liegen auf der dorsalen Fläche der Anrikeln des Tieres. „In den Grund der Grube treten aus dem subcutanen Nervenplexus zahlreiche Nervenfasern ein und begeben sich zu einem nierenförmigen Körper, welcher das mittlere Drittel der Vertiefung ausfüllt. Dieses Gebilde ist von faseriger Struktur, die dasselbe bildenden Fasern liegen scheinbar wirr durch einander“. . . . „Von der freien Oberfläche dieses Körpers erheben sich eine Anzahl ca. 0,025 mm hoher und 0,002 mm dicker runder Borsten, welche über die Flimmerhaare der umgebenden Epithelzellen ragen. An ihrem freien Ende sind diese Fäden mit kleinen Köpfchen versehen. Das untere Drittel der Grube wird nur zum Teil von den eintretenden Nervenfasern ausgefüllt, den Rest nimmt eine ca. 0,008 mm im Durchmesser große Zelle ein, welche einen deutlichen Kern, der sich nur schwach färbt, besitzt.“ BÖHMIG (1887) hielt diese Grübchen für ein Tastorgan. In einer spätern Arbeit (1890) hat BÖHMIG eine Vermutung ausgesprochen, daß solche Wimpergrübchen, wie sie bei *Planaria gonocephala* existieren, allgemeiner verbreitet seien und den Wimperinnen der Aloiocölen sowie den Wimpergrübchen der Catenuliden entsprechen. Er ist hier geneigt anzunehmen, daß diese Organe eine Art von Geruchs- resp. Geschmacksorganen zur Prüfung der Beschaffenheit des Wassers darstellen.

Die Sinnesgrübchen von *Planaria wytegreensis* befinden sich im Gegensatz zu denjenigen von *Planaria gonocephala* auf der Bauchfläche, wie bei einigen Landtricladiden. Das Gebiet ihrer Verbreitung ist die nächste Umgegend der Kantendrüsen: die Wimpergrübchen liegen nach vorn oder nach innen von den Kantendrüsen,

wie es aus der Durchmusterung von Sagittal- und Querschnitten ersichtlich ist (Fig. 6). Also finden sich die Wimpergrübchen in der Sinneszone. Sie sind in linke und rechte Gruppen geteilt. Jede Gruppe enthält nicht mehr als 5 Grübchen, welche nach der Länge des Tieres nacheinander, zum Teil bogenförmig gelagert sind, da die vordern jeder Seite einander näher liegen als die hintern. Die Wimpergrübchen von *Planaria wytegrensis* sind, wie das auch bei andern Planarien der Fall ist, Bildungen des Epithels allein. Sie stellen konische, nach unten verjüngte Vertiefungen dar, welche durch allmähliche Verringerung der Höhe des Epithels entstehen. Während die Höhe der angrenzenden Epithelteile 0,014—0,018 mm erreicht, mißt die Epithelplatte am Grunde der Wimpergrübchen nur 0,006 mm. Also ist die Tiefe der Grübchen 0,012 mm.

Das Wimpergrübchen ist, wie gesagt, von einer Epithelplatte bedeckt (Fig. 7), in welcher keine deutlichen Zellgrenzen bemerkbar sind. Die Kerne fehlen im größten Teil der Epithelplatte; nur findet sich in dem vordern Seitenteil der Grübchen ein runder Kern, welcher mit einem Kernkörperchen und kleinen Chromatinkörnern versehen ist. Das Protoplasma der Epithelplatte erscheint hellbläulich und unterscheidet sich sehr scharf der Färbung nach vom umgebenden Epithel. Es ist fibrillär; die Fibrillen verlaufen in der Richtung der Höhe der Epithelplatte und setzen sich, wie es scheint, in lange, deutliche Wimpercilien fort, welche bedeutend länger (0,01 mm) sind als die Cilien der angrenzenden Epithelteile (0,004 mm). Die Cilien der Wimpergrübchen färben sich mit Indigokarmin blau; ihre Basalteile sind etwas dunkler tingiert. Die dunklen Fußstücke der Cilien erreichen 0,002 mm und bilden einen deutlichen Saum der Epithelplatte. Die unterliegende Basalmembran ist bläulich und mißt nicht mehr als 0,002 mm.

Unter der Epithelplatte der Wimpergrübchen befinden sich in einem Abstand von 0,012—0,014 mm 3 meist birnförmige Sinneszellen (Fig. 7). Sie haben lange peripherische Fortsätze, welche die Basalmembran durchbrechen und durch die Epithelplatte zu den Cilien führen. Ihr Protoplasma ist blaß bläulich. Der rundliche oder ovale Kern ist 0,006 mm lang und 0,004 mm breit und enthält schwach färbbare Chromatinschollen. Die zentralen Fortsätze der Sinneszellen gehen in die Fasern eines ziemlich starken Nerven über, welcher, von den vordern Gehirnganglien abgehend, sehr nah der Bauchfläche des Tiers verläuft. Dieser Nerv ist mit zahlreichen Sinneszellen belegt. Also unterscheiden sich die Wimpergrübchen

von *Planaria wytegensis* von denjenigen von *Planaria gonocephala* außer in ihrer Lage auf der Bauchfläche und ihrer größern Zahl auch durch die Innervierung durch besondere Sinnesnerven.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, bestehen die Wimpergrübchen von *Planaria wytegensis* aus wenigen Sinneszellen und einer Deckzelle, wenn man den runden, im Seitenteil des Grübchens sich befindenden Kern überhaupt als Bestandteil einer Deckzelle betrachten darf. Die Sinneszellen sind unter das Epithel versunken, wie es bei Landtricladien der Fall ist. Was die Frage nach der Bedeutung der Wimpergrübchen betrifft, so finden sich in der Literatur diverse Angaben. A. LANG (1881a, p. 94) z. B. meinte, daß „die von MOSELEY bei *Bipalium* aufgefundenen ‚ciliated sacs‘, an welche Gehirnnerven herantreten, den becherförmigen Organen der höhern Würmer homologe Gebilde darstellen dürften. DENDY verglich die Wimpergrübchen der Landtricladien mit den Cerebralorganen der Nemertinen. Wie gesagt, hat KENNEL (1879) schon früher die Tastorgane der Süßwasserplanarien, die Wimpergrübchen der Rhabdocölen und die Seitenspalten der Nemertinen als gleichwertige Bildungen betrachtet. Nach v. GRAFF (1899) bei einem Vergleiche der Grübchen mit den becherförmigen Organen sprechen die Differenzen im Bau dagegen, obwohl meiner Meinung nach diese als unwesentliche betrachtet werden können.<sup>1)</sup> v. GRAFF weist noch darauf hin, daß die Zentralorgane der Nemertinen in ihren einfachsten Formen schon viel komplizierter gestaltet sind als die Grübchen.

Alle Wimperorgane der Turbellarien zusammenstellend, kann man meiner Meinung nach behaupten, daß es homologe Bildungen sind. Ich muß dabei darauf hinweisen, daß die Wimpergrübchen resp. Wimperrinnen der Turbellarien an die Wimperorgane der höhern Würmer lebhaft erinnern. Wenn man die Grübchen von *Planaria wytegensis* mit den Wimperorganen (l'organe nucale) von Polychäten (s. RACOVITZA, 1896, p. 246) vergleicht, es läßt sich konstatieren, daß beide Bildungen Teile der Haut sind und aus denselben Elementen (Wimperzellen und Sinneszellen) bestehen. Über die Natur der Wimperorgane bemerkt RACOVITZA (1896): „on trouve des organes analogues à l'organe nucale chez les oligochètes.

1) Nach der Angabe v. GRAFF's fehlt den becherförmigen Organen die für die Wimpergrübchen charakteristische Einstülpung. Nach den Untersuchungen von LIVANOW (1904) besitzen die becherförmigen Organe bei Hirudineen eine solche Einstülpung (tab. 10, fig. 22).

Nemertiens et Planaires.“ Die Lage der Grübchen auf der Bauchseite von *Planaria wytegrensis* kann keineswegs diesem Vergleich hinderlich sein, da die Wimperorgane bald dorsalwärts, bald ventralwärts verschoben sein können, ohne ihre Bedeutung zu verlieren.

#### Die Verdauungsorgane.

Der Pharynx stellt einen an der Basis etwas verjüngten Zylinder dar. Er ist ca. 1,04 mm lang und 0,72 mm breit. Was den histologischen Bau des Pharynx betrifft, so erinnert er an den Bau des entsprechenden Organs anderer Vertreter der Gattung *Planaria*. Von außen bedeckt den Pharynx eine äußere Epithelplatte, welche aus einer obern dunklern und einer untern hellern Schicht besteht. Zu der dunklern Schicht führen dünne protoplasmatische Fortsätze der unter die Muskelschichten versunkenen Epithelzellen. Im vordern Teil des Pharynx bewahrt die Epithelplatte den Charakter eines echten Epithels, da die Kerne nicht unter die Muskelschichten auswandern (Fig. 10). Unter der Epithelplatte befindet sich eine einschichtige Lage von longitudinalen Muskelfasern. Weiter nach innen folgen die äußern Ringmuskelfasern, zwischen welchen die vom äußern Epithel herrührenden Zellen liegen. Die mittlere, 0,6 mm breite Schicht besteht aus Bindegewebe, welches zahlreiche Ausführungsgänge der Drüsen (Speichel- und Schleimdrüsen) enthält und von den radialen Muskelfasern durchsetzt ist. Die bindegewebige Schicht ist nach innen von der innern Längsmuskelschicht begrenzt. Auf der Grenze dieser Schichten des Pharynx liegen die Epithelzellen, welche von der innern Epithelplatte vorgedrungen sind. Die darauf folgende Schicht von Ringmuskelfasern ist sehr mächtig entwickelt, indem sie eine Dicke von ca. 0,2 mm erreicht. Die innere Epithelplatte enthält noch einige Kerne, besonders im vordern Teile des Pharynx, und ist mit zahlreichen Falten versehen. Der Pharynx ist von einer Pharyngealtasche umgeben. Die Pharyngealtasche besteht aus einer Epitheldecke, welche als eine Fortsetzung des äußern Körperepithel erscheint, und einer Muskellage, die aus spärlichen Längsmuskelfasern und einer mehr entwickelten Ringmuskelschicht gebildet ist. Die Epitheldecke in der Mundöffnung ist verdickt und erreicht ca. 0,3 mm, während sie bei Annäherung an die Basis des Pharynx allmählich abnimmt. Die Muscularis der Pharyngealtasche bildet an der Mundöffnung einen mächtigen Sphincter aus den Ringfasern.

Der Darm ist stark dendritisch verästelt, und zwar verästelt

sich der vordere, breite Darmast am stärksten. Die Seitenäste gehen vom vordern Hauptast unter scharfem Winkel ab, indem sie nach vorn und seitwärts gerichtet sind. Die Seitenäste geben sekundäre Verzweigungen ab und erreichen das Niveau der Kantendrüsen, treten also dem Seitenrand sehr nahe.

Die hintern Hauptäste verästeln sich ebenso wie die vordern; doch bilden sie lange Seitenäste nur auf der äußern Seite, während die der innern Seite viel kürzer sind und seltner sekundäre Verzweigungen entfalten. Die Seitenäste haben hier gewöhnlich die Gestalt von rundlichen, kurzen Lappen. Hinter dem Atrium genitale sind die Verzweigungen der innern Seite mehr entwickelt. Beide hintern Hauptäste nähern sich hinter dem Atrium genitale einander, aber eine Vereinigung derselben miteinander konnte ich nicht bemerken.

Die Darmwand (Fig. 10) besteht aus einer Schicht von zylindrischen oder keulenförmig verdickten Zellen verschiedener Höhe. Die Zellen der Darmhaut sind am Anfang des Darms (beim Übergang des Pharynx in den Darm) am niedrigsten (0,06 mm); nach vorn nimmt die Höhe der Darmzellen zu, indem sie ziemlich schnell 0,13 mm erreicht. Das Protoplasma der jungen Darmzellen ist feinkörnig und färbt sich rot von Boraxkarmin. Bei ältern Zellen bleibt das feinkörnige Protoplasma nur im basalen Teil erhalten, indem in den distalen Teilen der Darmzellen auf verschiedener Höhe Vacuolen erscheinen, welche dem Protoplasma ein schaumiges Aussehen verleihen. Die größern Vacuolen enthalten eine geronnene, netzartige, schwach färbbare Substanz und Nahrungsballen von unregelmäßiger Gestalt, welche einen blauen Ton von Indigokarmin annehmen. Die äußerste, distale Protoplasmaschicht ist dichter. Am distalen Ende der Zellen kann man einen dünnen Saum beobachten, welcher aus feinen, dicht aneinander liegenden Protoplasmafortsätzen besteht. Diese Fortsätze erinnern lebhaft an die entsprechenden Bildungen, welche BÖHMIG (1890) bei Alloiocölen beschrieben hat.

Die Kerne der Darmzellen sind ziemlich klein ( $0,006 \times 0,005$  mm), oval und mit kleinen Chromatinkörnern und einem rundlichen blauen Kernkörperchen versehen; sie liegen vorzugsweise in den basalen Teilen der Darmzellen. Sogenannte Eiweißzellen von K. C. SCHNEIDER (1902) konnte ich nicht finden.

Die Muscularis des Darms besteht aus ziemlich spärlichen innern Rings- und äußern Längsmuskelfasern.

## Die Geschlechtsorgane.

Da die Geschlechtsorgane der Süßwasser-Planarien schon von mehreren Forschern (IJIMA, 1884; KENNEL, 1888; WOODWORTH, 1891; HALLEZ, 1887, 1890; CHICHKOFF, 1892; CURTIS, 1898 und 1902; MATTIESEN, 1904; MRÁZEK, 1904; STOPPENBRINK, 1905) ausführlich beschrieben worden sind, so will ich mich hier auf eine kurze Angabe der Eigentümlichkeiten der Geschlechtsorgane von *Planaria wytegrensis* beschränken, durch welche sie sich von den nahe stehenden Arten unterscheidet, ohne auf eine literarische Übersicht einzugehen.

### A. Die weiblichen Geschlechtsorgane.

Die weiblichen Geschlechtsorgane von *Planaria wytegrensis* bestehen aus Ovarien, Oviducten (Eidottergänge STOPPENBRINK's, 1905), Dotterstöcken, Uterus und Schalendrüsen. Das muskulöse Drüsenorgan fehlt.

1. Die Ovarien. Die Ovarien befinden sich an der für Süßwasser-Tricladiden typischen Stelle, nämlich im vordern Körperdrittel, im Abstand von 0,96 mm vom Vorderende oder ca. 0,4 mm hinter dem Gehirn. Die Ovarien liegen nach innen von den hintern Nervenlängsstämmen. Die ursprüngliche Form der Ovarien ist wahrscheinlich rund, obgleich sie auf Schnitten wegen der Körperkontraktion dorsoventral oder von vorn nach hinten zusammengedrückt erscheinen. An den Verbindungsstellen mit den Oviducten haben die Ovarien auch eine nierenförmige Gestalt, indem der eine Durchmesser 0,2 mm, der andere 0,15 mm beträgt.

Was den Bau der Ovarien betrifft, so sind sie, wie bei andern Planarien (s. STOPPENBRINK, 1905, p. 513), von einer dünnen strukturlosen Membran umgeben. Wie die Fig. 11 zeigt, liegen die reifen Eier in einzelnen Kammern des Stromas. Die jungen Eier befinden sich in der peripherischen Zone der Ovarien fast unmittelbar unter der äußern, strukturlosen Membran. Die Stromazellen sind klein; sie haben ein feinfaseriges, sich bläulich färbendes Protoplasma und kleine, ovale Kerne, welche viele zerstreute Chromatinkörner, jedoch keine Kernkörperchen enthalten. Die Durchmesser der Kerne erreichen der eine 0,01—0,012 mm, der andere 0,004 mm bei einer Dicke von 0,002—0,003 mm. Also stellen die Kerne der Stromazellen dünne Plättchen dar. Die jungen Eizellen, welche, wie gesagt, in der peripherischen Zone der Ovarien liegen, haben verschiedene Formen, was von dem Entwicklungsgrad der benachbarten

Elemente abhängig ist. Das Protoplasma der jungen Eier ist feinkörnig und färbt sich rötlich bei Färbung mit Borax-Karmin und Indigokarmin. Die peripherischen Teile der Eizellen enthalten größere, glänzende, von Indigokarmin hellblau gefärbte Körnchen. Die Gestalt der Kerne der jungen Eizellen ist besonders interessant. Sie können lappige oder dünne amöboide Fortsätze bilden, welche lebhaft an die entsprechenden Kernformen der wachsenden Arthropodeneier erinnern (Fig. 11). Zuweilen haben die Kerne eine sichel-förmige Gestalt. Das rundliche Kernkörperchen ist stets deutlich; die ziemlich großen Chromatinkörnchen bilden ein lockeres Netz. Die reifern Eier haben eine rundliche Form; öfters sind sie infolge des Drucks von seiten anderer Eizellen polygonal. Ihr Protoplasma färbt sich hellblau und hat einen körnigen Bau. Man kann im Protoplasma der reifern Eizellen 2 Zonen unterscheiden: a) eine perinucleare, feinkörnige Zone mit wellenartigen Grenzen und b) eine peripherische aus größeren, glänzenden Körnern bestehende Zone. Die Kerne dieser Zellen sind oval oder kugelförmig; sie sind zuweilen auch mit amöboiden Fortsätzen versehen. Die rundlichen Chromatinkörner sind dicht aneinander gerückt und bilden einen knäuel-förmig gewundenen Faden. Das große, bläschenförmige Kernkörperchen ist von einem hellen Feld umgeben. Der Durchmesser der ovalen Kerne mißt 0,02 mm, während die Körper der Eier selbst 0,04—0,05 mm im Durchmesser erreichen. Einige Eier befinden sich im Stadium der Bildung der 1. Richtungsspindel. Die Chromatinkörner oder Schleifen bilden eine Äquatorialplatte. Das Protoplasma solcher Eier färbt sich blau, viel dunkler als bei den Eizellen mit ruhenden Kernen.

2. Die Oviducte. Die Oviducte verlaufen über den hintern Nervenlängsstämmen. Auf den Querschnitten stellen sie enge, zylindrische oder in dorsoventraler Richtung etwas zusammengedrückte Kanäle mit einem Durchmesser von 0,014—0,018 mm dar. Das innere Lumen der Oviducte ist überall gleich und mißt 0,006 mm.

Was den Bau der Oviducte betrifft, so sind dieselben den entsprechenden Organen von *Planaria gonocephala* (nach STOPPENBRINK, 1905, p. 517 u. ff.) sehr ähnlich. Wie bei der genannten Art, so kann man auch die Oviducte von *Planaria wytegrensis* in 3 Abschnitte teilen. Der vordere Abschnitt, welcher von STOPPENBRINK als „Tuba“ bezeichnet wurde, stellt eine Erweiterung der Oviducte bei der Verbindung mit dem Ovarium dar. Dieser Abschnitt ist bei *Planaria lactea* von MATTIESEN (1904) als Receptaculum seminis be-

zeichnet worden. Dieses Receptaculum oder Tuba mündet ins Ovarium von der Außenseite desselben ein und ist wie bei *Planaria gonocephala* etwas dorsalwärts gerichtet. Die Wand des Receptaculum seminis ist beim Ovarium von hohen hellen Zellen mit ovalen, blassen Kernen gebildet. Diese Zellen sollen nach MATTIESEN (1904, p. 278) eine Art Verschlößapparat gegen das Eindringen der Spermatozoen vorstellen. Inbezug auf *Planaria wytegreensis* muß ich die Angaben von MATTIESEN bestätigen, da ich in keinem Fall die Spermatozoen im Innern des Ovariums gesehen habe, während das Receptaculum seminis stets von Spermatozoen erfüllt war. An der Verbindungsstelle des Receptaculum seminis mit dem Ovarium findet sich eine sphincter-ähnliche Anhäufung von Ringsmuskeln, hinter welchen die Myoblasten liegen. Die entgegengesetzte Wand ist viel dunkler gefärbt und feingestrichelt. Die Zellgrenzen und Zellkerne sind hier vollkommen undeutlich, da die Zellkerne nebst einem Protoplasmateil unter die Epithelplatte versunken sind. Denselben Bau zeigt auch der nachfolgende Abschnitt des Oviducts, welcher von STOPPENBRINK als Region der Dotterpforten und Dottertrichter bezeichnet worden ist. Der Übergang des vordern Abschnitts des Oviducts in den mittlern ist wie bei *Planaria gonocephala* beschaffen. In dieser Region des Oviducts verbinden sich mit demselben zahlreiche Dotterstöcke. Die Verbindung wird durch die sogen. „Dotterpforten“ STOPPENBRINK'S vermittelt. Wie auch bei *Planaria gonocephala* befindet sich am Übergang der Dotterstöcke ein Komplex von eigenartigen Zellen, welche verschiedene Größen haben: neben einer größern existieren noch mehrere kleinere Zellen. Diese Zellen sollen nach MATTIESEN (1904) zum Verschlöß der Einmündung der Dotterstöcke dienen. Ich meine aber, daß KENNEL (1879), v. GRAFF (1899) und STOPPENBRINK (1905) eher Recht haben, indem sie diese Zellen als eigentümliche Drüsen betrachten. Ich habe stets in den größern Zellen bedeutende Vacuolen mit Secretklumpen beobachtet und niemals eine komplette Verschließung der Einmündung der Dotterstöcke gesehen.

Die hintern Abschnitte der Oviducte, Endabschnitte STOPPENBRINK'S, verlassen, wie bei *Planaria gonocephala*, die Längsstämme des Nervensystems und konvergieren miteinander, indem sie gleichzeitig etwas dorsalwärts ansteigen. Sie münden getrennt von rechts und links in den hintern Teil des Atrium genitale, etwas vor der Einmündung des Uterusstiels, ein (wie bei *Planaria polychroa* und *Planaria gonocephala*). Die cyanophilen Schalendrüsen münden daneben in den hintern Teil des Atriums.

Die Muscularis der Oviducte ist ziemlich schwach entwickelt. Ganz deutlich kann man eine innere Schicht von Ringmuskelfasern und eine äußere von Längsmuskeln unterscheiden. Eine Umkehrung der Anordnung der Muskelschichten in den Endabschnitten der Oviducte, wie es STOPPENBRINK für *Planaria polychroa* und *Planaria gonocephala* angegeben hat, konnte ich nicht bemerken.

3. Die Dotterstöcke. Die Dotterstöcke von *Planaria wytegrensis* bestehen aus länglichen Follikeln, welche meist quer zur Längsachse des Körpers liegen. Wie CURTIS (1902) und STOPPENBRINK (1905) finde auch ich, daß die Dotterstöcke aus Zellen von einer einzigen Art gebildet sind. An der Peripherie jedes Follikels befinden sich die jüngern Dotterzellen von verschiedenartiger Gestalt, was durch den Druck der benachbarten Elemente bedingt ist. Das Protoplasma der jüngern Dotterzellen ist feinkörnig und färbt sich ziemlich dunkel mit Borax-Karmin. Der Kern ist oval oder rundlich und stark tingierbar, indem er mit zahlreichen Chromatinschollen versehen ist. Die reifen Dotterzellen sind viel größer und polygonal; ihre Kerne färben sich schwächer. Das Protoplasma derselben ist mit kleinern oder größern Körnchen angefüllt, welche von Indigokarmin bläulich-grau werden und sehr stark glänzen. Diese Einschlüsse entsprechen den Dotterkugeln anderer Autoren. Außerdem kann man die Anwesenheit von vacuolenartigen Bläschen beobachten, welche in jeder Dotterzelle in geringerer Zahl vorhanden sind. Diese Einschlüsse entsprechen meiner Meinung nach den Fetttropfen, welche zuerst von MATTIESEN (1904) und STOPPENBRINK (1905) konstatiert wurden. Leider konnte ich die Präparate von *Planaria wytegrensis*, da ich die lebenden Tiere nicht hatte, nicht mehr mit Osmiumsäure behandeln.

4. Der Uterus. Der Uterus von *Planaria wytegrensis* stellt eine fast kugelförmige Blase von 0,4—0,5 mm Durchmesser) mit faltigen Wänden dar. Die Wand der Blase besteht aus auf einer von Indigokarmin blau gefärbten Basalmembran sitzenden, kolbenförmigen Drüsenzellen, welche in ihrem basalen Teile ein feinkörniges Protoplasma haben, während der distale, kolbenartig verdickte Teil von zahlreichen Secretvacuolen erfüllt ist. Das Secret ist teils in den Vacuolen angesammelt, teils geht es in den Uterusstiel über. Die Drüsenzellen sind ungleich hoch an den verschiedenen Seiten der Uterusblase. Sie sind am höchsten an der untern (ventralen) und hintern Wand der Blase (0,12 mm); an der dorsalen Wand erreicht die Höhe der Zellen nur 0,07 mm, während sie an der obern Wand am niedrigsten ist (0,05—0,06 mm). Der Uterusstiel oder Uterus-

gang entspringt an der hintern Seite des Uterus. Hier befindet sich zunächst eine trichterförmige Einbuchtung, welche in den Stiel oder Gang übergeht. Der Uterusstiel verläuft an der linken Seite des Tiers nach hinten und steigt allmählich dorsalwärts an. Die Dicke des Stiels erreicht 0,05 mm; die Dicke der Wände mißt 0,04 mm; die Breite des Durchlicht beträgt nur 0,01 mm. Die Wände bestehen aus einer dünnen faltigen Epithelplatte (0,004 mm) und einer mächtigen Muscularis von miteinander wechselnden Rings- und Längsmuskelfasern. Die Muskeln des Uterusgangs setzen sich auch auf die Blase fort, doch sind sie weniger zahlreich und mächtig. Die Kerne der Epithelzellen des Uterusstiels resp. -gangs sind alle unter die Muscularisschicht versunken: in der Epithelplatte kann man keinen Kern bemerken. Der Uterusstiel mündet in den hintern Abschnitt des Atrium genitale etwas hinter den Mündungen der Oviducte ein.

## B. Die männlichen Geschlechtsorgane.

Die männlichen Geschlechtsorgane bestehen aus Hoden, Vasa efferentia, Vasa deferentia und einem Copulationsorgan oder Penis, welcher in den vordern Abschnitt des Atrium genitale vorragt.

1. Die Hoden. Die schlauchförmigen Hodenfollikel beginnen bei *Planaria wytegrensis* auf dem Niveau der Ovarien (fast ebenso wie bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa*) und liegen vorzugsweise auf der dorsalen Seite des Körpers. Die Form der Hoden ist oval oder seltner kuglig. Der Bau der Hoden stimmt vollkommen mit demjenigen der entsprechenden Organe anderer Vertreter der Gattung *Planaria* überein. Ich möchte nur hervorheben, daß die Hoden von *Planaria wytegrensis* eine zellige dünne Hülle haben, welche eine direkte Fortsetzung der Wände der Vasa efferentia darstellt und der feinen Basalmembran innen anliegt, wie das von CHICHKOFF (1892) und v. GRAFF (1899) angegeben worden ist.

2. Die Samenleiter. Die Hoden entleeren ihre Spermatozoen durch dünne Vasa efferentia, deren Bau bei *Planaria wytegrensis* derselbe wie bei andern Süßwasserplanarien ist. Die Vasa deferentia verlaufen beiderseits von der Pharyngealtasche und werden erst an den hintern Pharynxteilen in der Nähe der Mundöffnung deutlich. Näher dem Vorderende konnte ich sie nicht bemerken, obgleich STOPPENBRINK (1905) angibt, daß er bei den untersuchten Arten die Vasa deferentia noch in der Gegend des Ovars angetroffen habe. Sie besitzen den typischen Bau. Im Innern sind die Vasa

deferentia von cilientragenden Epithelzellen ausgekleidet; von außen aber umgibt sie eine ziemlich mächtige Schicht von Ringfasern. Die Vasa deferentia gehen nach hinten beiderseits von der Uterusblase und münden in die Vesicula seminalis von verschiedenen Seiten (s. Fig. 14—16). Bei ihrer Mündung bilden die Vasa deferentia schleifenförmige Windungen.

3. Das Copulationsorgan (Penis). Der Penis von *Planaria wytegrensis* ist am meisten demjenigen von *Planaria polychroa* ähnlich. Wie bei letztgenannter Form besteht das Copulationsorgan aus 3 Abschnitten: 1. einem basalen Teil, welcher dorsalwärts gerichtet ist und eine Vesicula seminalis enthält; 2. einem mittlern angeschwollenen Teil, welcher der ventralen Seite genähert ist und auch eine Höhle enthält und 3. einem freien Teil, welcher einen eigentlichen Penis darstellt und vom vordern Abschnitt des Atrium genitale (Penistasche) umgeben ist. Der Unterschied von *Planaria polychroa* besteht darin, daß die verschiedenen Penisteile nicht hintereinander liegen und der Ductus ejaculatorius nach seinem Austritt aus der Vesicula seminalis eine rechtwinklige Umbiegung bildet.

Die innere Auskleidung der Vesicula seminalis (Fig. 14) besteht aus fast kubischen Epithelzellen, welche nur auf der ventralen Seite höher, resp. zylindrisch werden. Außen ist die Vesicula seminalis von zahlreichen Muskelfasern umhüllt, die in verschiedenen Richtungen, oft senkrecht zueinander, verlaufen. Der Ductus ejaculatorius ist auch von kubischen oder plattern Epithelzellen ausgekleidet und von Ringmuskelfasern umgeben. Die Höhle des mittlern, erweiterten Penisteils ist von einem höhern Epithel umgrenzt. Die stark entwickelte Muscularis dieses Teils ist auch aus einem Gewirr von Muskelfasern gebildet.

Was den Bau des freien Penisteils betrifft, so erinnert er an das Bild des entsprechenden Penisteils von *Planaria gonocephala* nach STOPPENBRINK (1905, p. 535). Das äußere Epithel ist kernlos und der Epithelplatte des Pharynx sehr ähnlich. Die Schicht von äußern Ringmuskeln ist ziemlich dick, dagegen sind die darauffolgenden Längsmuskeln sehr spärlich. Die eigentliche Mesenchymschicht ist, wie im Pharynx, von radialen Muskeln und Längsfasern durchsetzt und enthält auch die Myoblasten und die Gänge der erythrophilen Drüsen. Das innere deutlich Kerne enthaltende Plattenepithel ist wiederum von einer Ringmuskelschicht umgeben.

### C. Atrium genitale.

Das Atrium genitale von *Planaria wytegrensis* besteht, wie gesagt, aus einem vordern Abschnitt, der Penistasche, und einem hintern, in welchen die Oviducte und der Uterusstiel einmünden und welchen STOPPENBRINK nach dem Beispiel von KENNEL (1879), CHICHKOFF (1892) und CURTIS (1902) als eine Vagina bezeichnet. In seinem Bau ist das Atrium genitale demjenigen anderer Planarien ähnlich. Über den Charakter des Epithels der Geschlechtsöffnung und den aus Ringfasern gebildeten Sphincter ist schon oben das Nötige gesagt.

### Systematisches.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, steht *Planaria wytegrensis* der *Planaria gonocephala* am nächsten. Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale unseres Tiers von der letztgenannten Art sind folgende: 1. das Epithel enthält eigentümliche Sinneszellen; 2. die Sinnesgrübchen sind zahlreicher und befinden sich auf der Bauchfläche des Vorderendes; 3. der Uterusgang tritt aus der hintern Wand des Uterus aus; 4. das lappige oder faltige Aussehen dieses Organs; 5. die Eigentümlichkeiten im Bau des Copulationsorgans; a) größere Entwicklung der Muskulatur im mittlern Penisteil bei *Planaria wytegrensis*; b) die Abwesenheit des Zapfens in der Erweiterung des Ductus ejaculatorius; c) die blasige Form dieser Erweiterung; d) die Abwesenheit der dorsalwärts gerichteten Umbiegung der Penisspitze; e) die geringere Abgrenzung des hintern Abschnitts (Vagina) des Atrium genitale vom vordern (Penistasche).

Ich glaube, daß diese Merkmale genügend sind, um *Planaria wytegrensis* als eine selbständige Form zu betrachten. Ich nenne diese *Planaria*-Art nach dem Fundort *Planaria wytegrensis*.

Zum Schluß möchte ich noch Herrn Prof. ED. MEYER für die freundliche Durchsicht des Manuskripts meinen besten Dank aussprechen.

K a s a n, April 1906.

---

## Literaturverzeichnis.

- BERGENDAL, D., Studien über Turbellarien. I. Ueber die Vermehrung durch Quertheilung des Bipalium Kewense, Stockholm 1892.
- BRASIL, Appareil digestive des Polychètes, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 2, No. 1—2.
- BRAUN, M., Beiträge zur Kenntniss der Fauna baltica. I. Ueber Dorpater Brunnenplanarien (*Bothrioplana*, n. gen.), in: Arch. Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurland, Vol. 9, 1881.
- BÖHMIG, L., Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Turbellarien, in: Zool. Anz., Jg. 10, 1887.
- , Untersuchungen über rhabd. Turbellarien. II. Plagiostomina u. Cylindrostomina, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51, 1890.
- CHICHKOFF, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (*Tricladés*), in: Arch. Biol., Vol. 7, 1892.
- CURTIS, W., On the reproductive system of *Planaria simplicissima*, a new species, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat., 1898.
- , The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 30, No. 7, 1902.
- V. GRAFF, L., Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
- , Monographie der Turbellarien. II. *Tricladida terricola*. Leipzig 1899.
- GIRARD, C., Recherches sur les Planariés et les Némertines de l'Amérique du Nord, in: Ann. Sc. nat. Zool. (7), Vol. 15, 1893.
- GOLDSCHMIDT, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1904.
- HALLEZ, P., Sur la fonction de l'organe énigmatique et de l'uterus des Dendrocoeles d'eau douce, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 104, 1887.
- , Catalogue des Rhabdocoelides, *Tricladés* et *Polycladés* du Nord de la France, Lille, 2. éd., 1894.
- HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der *tricladés* Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, 1897.
- JÄNICHEN, Beiträge zur Kenntniss des Turbellarienauges, *ibid.*, Vol. 62, 1896.
- IJIMA, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Dendrocoelen (*Tricladés*), *ibid.*, Vol. 40, 1884.
- KELLER, J., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasserturbellarien, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 28, 1894.

- KENNEL, J., Die in Deutschland gefundenen Landplanarien *Rhynchodemus terrestris* O. F. MÜLLER und *Geodesmus bilineatus* METSCHN., in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Vol. 5, 1879.
- LANG, A., Untersuchungen zur vergl. Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. IV. Das Nervensystem der Tricladen, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 3, 1881.
- , Der Bau von *Gunda segmentata* etc., *ibid.*, Vol. 3, 1881.
- LIVANOW, N., Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. II., in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., 1904.
- LUTHER, A., Die Eumesostominen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 77, 1904.
- MATTIESEN, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserendocölen, *ibid.*, Vol. 77, 1904.
- MRÁZEK, A., Ueber eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (*Planaria montenegrina* n. sp.), in: SB. Ges. Wiss. Prag, Jg. 1903, 1904.
- PROWAZEK, S., Die Entwicklung von *Herpetomonas*, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, Vol. 20, 1904.
- , Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten, *ibid.*, Vol. 21 (zit. nach R. GOLDSCHMIDT).
- RACOVITZA, E., Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes (Anatomie, Morphologie, Histologie), in: Arch. Zool. expér., 1896.
- SCHAUDINN, F., Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, Vol. 19, 1903.
- , Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*, *ibid.*, Vol. 20 (zit. nach GOLDSCHMIDT), 1904.
- , Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. (Breslau), 1905.
- SEKERA, E., Příspevky ku známostem o turbellariích sladkovodních. Diss., Prag 1888.
- SIEDLECKI, M., Quelques observations sur le rôle des amibocytes dans le coelome d'un annélide, in: CR. Acad. Sc. Paris, 1905 (zit. nach Zool. Ctrbl., Vol. 12, p. 175, 1905).
- STOPPENBRINK, F., Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 79, 1905.
- VEJDOVSKÝ, F., Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien, *ibid.*, Vol. 60, 1895.
- WOODWORTH, W., Contributions to the morphology of the Turbellaria. I. On the structure of *Phagocata gracilis* LEIDY, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 21, No. 1. 1891.

## Erklärung der Abbildungen.

### Buchstabenerklärung.

<i>ag</i> Atrium genitale	<i>rb</i> Stäbchenbildungszellen
<i>alm</i> äußere Längsmuskelschicht	<i>rbr</i> Vacuolen der Epithelzellen nach Entleerung der Rhabditen
<i>chr</i> chromidienähnliche Bildungen	<i>rm</i> Ringmuskelschicht
<i>cl</i> steife Cilien der Sinneszellen	<i>rex</i> reife Eizellen
<i>cl<sub>1</sub></i> Cilien der Sinnesgrübchen	<i>sdr</i> Schalendrüsen
<i>drmszf</i> Darmzellenfortsätze	<i>se</i> Secret der Uterusdrüsenzellen
<i>dj</i> Ductus ejaculatorius	<i>sg</i> Sphincter beim Übergang des Receptaculum seminis ins Ovar
<i>edr</i> erythrophile Drüsen des Vorderendes	<i>sfp</i> Saftplasma der Mesenchymzellen
<i>go</i> Geschlechtsöffnung	<i>sz</i> Epithelsinneszellen
<i>iep</i> inneres Pharynxepithel	<i>sz<sub>1</sub></i> Sinneszellen der Sinnesgrübchen
<i>jex</i> junge Eizellen	<i>str</i> Stromazellen des Ovars
<i>kdr</i> Kantendrüsen	<i>t</i> „Tuba“ oder Receptaculum seminis des Oviducts
<i>mb</i> Myoblasten	<i>utb</i> Uterusblase
<i>mtp</i> mittlerer Penistiel	<i>uts</i> Uterusstiel
<i>muts</i> Mündung des Uterusstiels	<i>vcm</i> Bildung der Saftplasmavacuolen in Mesenchymzellen
<i>ndz</i> Nucleus der Deckzelle des Sinnesgrübchen	<i>vd</i> Vasa deferentia
<i>nex</i> Nuclei der jüngern Eizellen	<i>vs</i> Vesicula seminalis
<i>nmn</i> Nuclei der Mesenchymzellen	<i>v</i> versunkene Epithelzelle des Oviducts
<i>nsj</i> Nerv des Sinnesgrübchen	<i>wz</i> Wander- oder Stammzellen
<i>Nv</i> Nahrungsvacuolen in Darmzellen	
<i>ov</i> Oviducte	
<i>pg</i> Pigment	
<i>p</i> Penis	
<i>rb</i> Stäbchen	

## Tafel 39.

Fig. 1. Epithelsinneszellen der Rückenfläche (näher dem Hinterende).  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. ZEISS Oc. II.

Fig. 2. Epithelsinneszelle der Rückenfläche (vom Vorderende des Tiers).  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. ZEISS Oc. II.

Fig. 3. Epithelsinneszelle der Rückenfläche.  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. ZEISS Oc. II.

Fig. 4—5. Epithelsinneszellen der Bauchfläche.  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. ZEISS, Oc. II.

Fig. 6. Querschnitt durch das Vorderende des Tiers, welcher die Lage der Sinnesgrübchen zeigt. REICHERT, 4, IV.

Fig. 7. Sinnesgrübchen (am Sagittalschnitt). ZEISS  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. Oc. 2.

Fig. 8. Bau des Mesenchyms nahe der Uterusblase. REICHERT,  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. Oc. II.

Fig. 9. Vorderende des Tiers. Präpariermikroskop REICHERT. 18:1.

Fig. 10. Übergang des Pharynx in den Darm. REICHERT, 8a, 1.

Fig. 11. Bau des Ovariums. REICHERT, 8a, II.

Fig. 12. Einmündung der Oviducte ins Atrium genitale. REICHERT, 4, IV.

## Tafel 40.

Fig. 13. Uterusblase mit dem Anfang des Gangs. REICHERT, 4, IV.

Fig. 14. Querschnitt durch Vesicula seminalis und mittlern Penistheil. REICHERT, 4, IV.

Fig. 15. Die Copulationsorgane nach Präparat in toto. REICHERT, 4, I.

Fig. 16. Schema der Copulationsorgane. Rekonstruktion nach einer Sagittalschnittserie. REICHERT, 4, I.





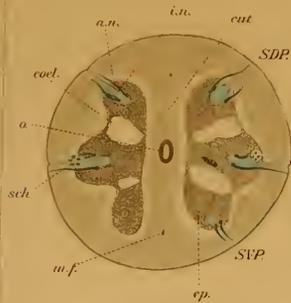


Fig. 1.

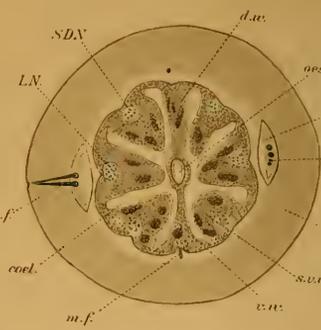


Fig. 2.

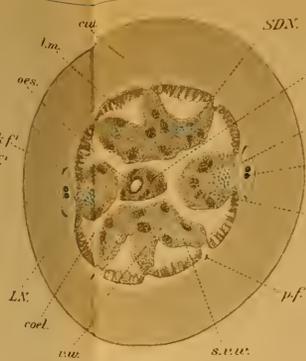


Fig. 3.

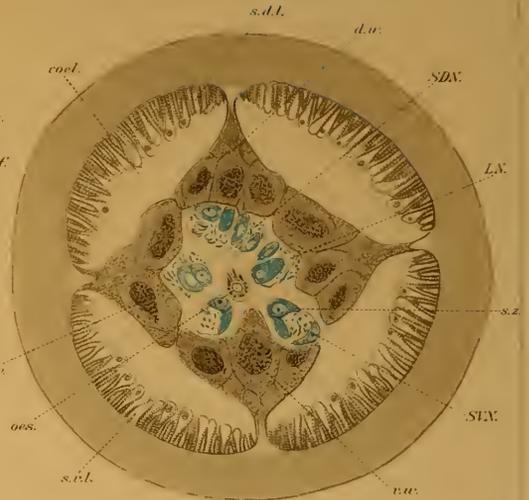


Fig. 4.

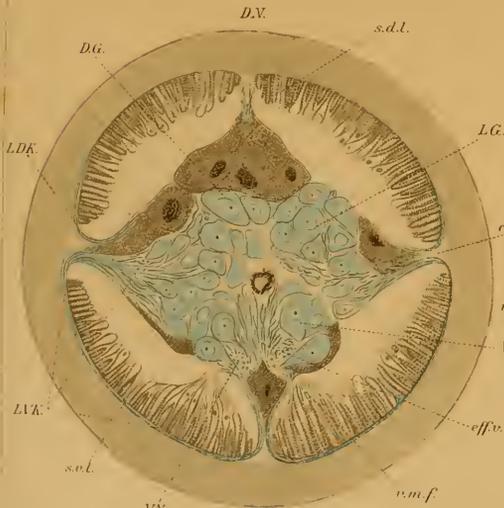


Fig. 5.

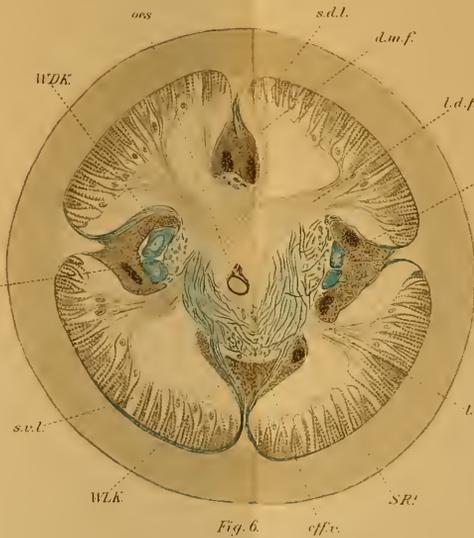


Fig. 6.

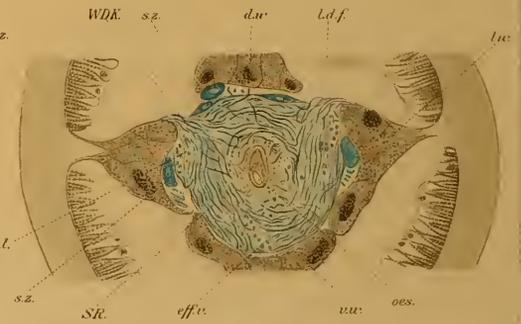


Fig. 7.







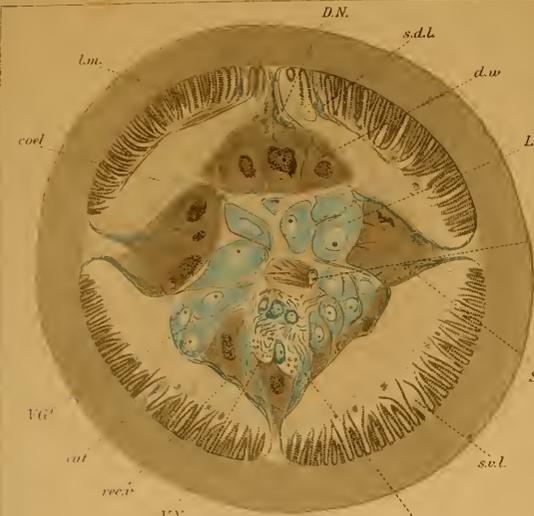


Fig. 8.

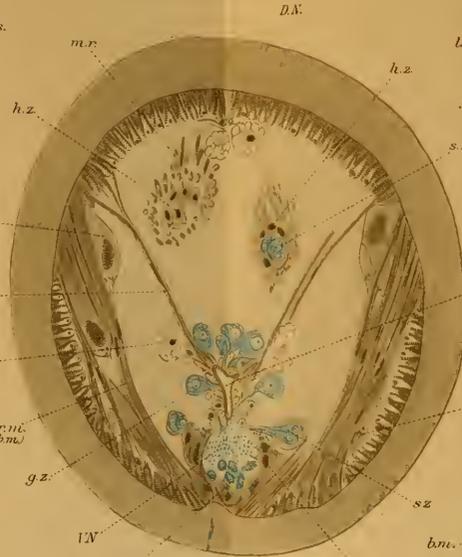


Fig. 10.

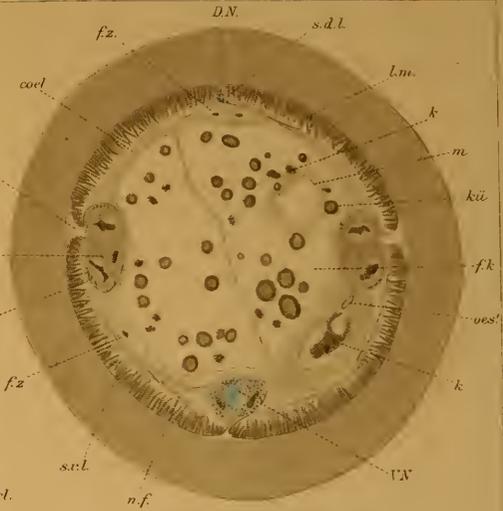


Fig. 9.

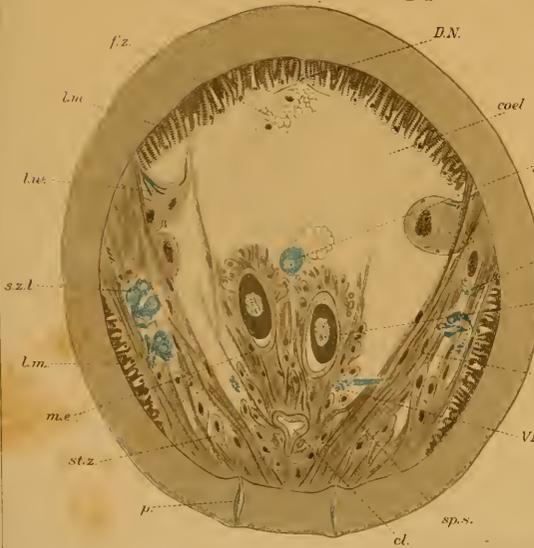


Fig. 11.



Fig. 12.







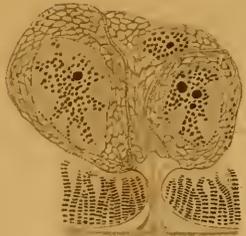


Fig. 13.

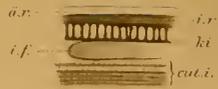


Fig. 14a.

Fig. 14b.

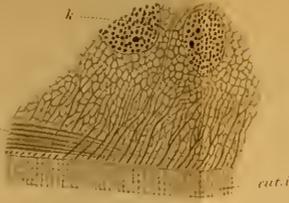


Fig. 15.

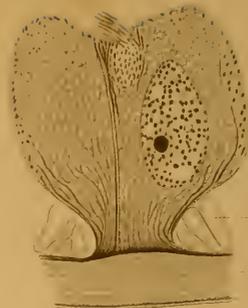


Fig. 16.



Fig. 19.



Fig. 17.

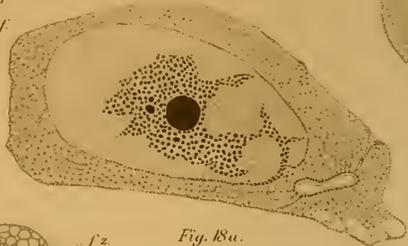


Fig. 18a.



Fig. 18b.



Fig. 20.



Fig. 21.

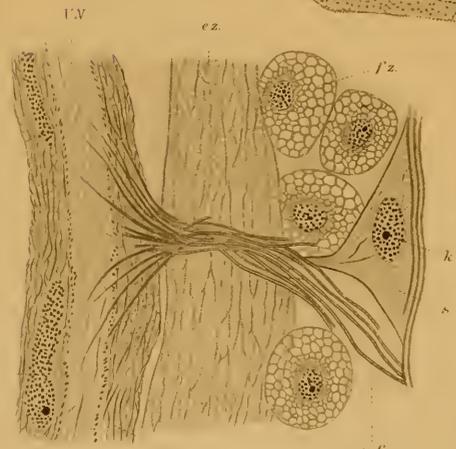


Fig. 17.

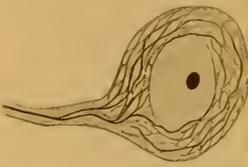


Fig. 22.



Fig. 24.



Fig. 23.



Fig. 25.

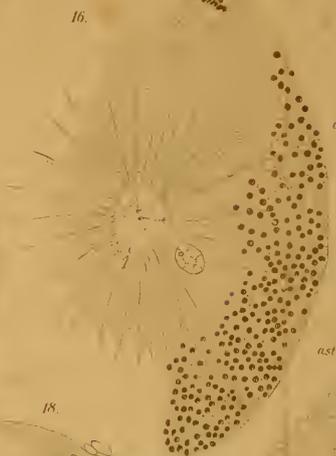
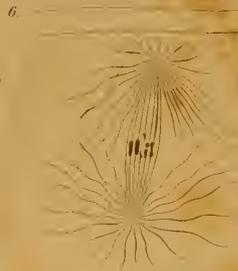


Fig. 26.





Handwritten notes in Arabic script, including the word "مخروط" (Marph) and other illegible characters.



14.

15.

16.

10.

19.

17.

11.

12.

18.

Handwritten notes in Arabic script, including the word "مخروط" (Marph) and other illegible characters.



ast

nu

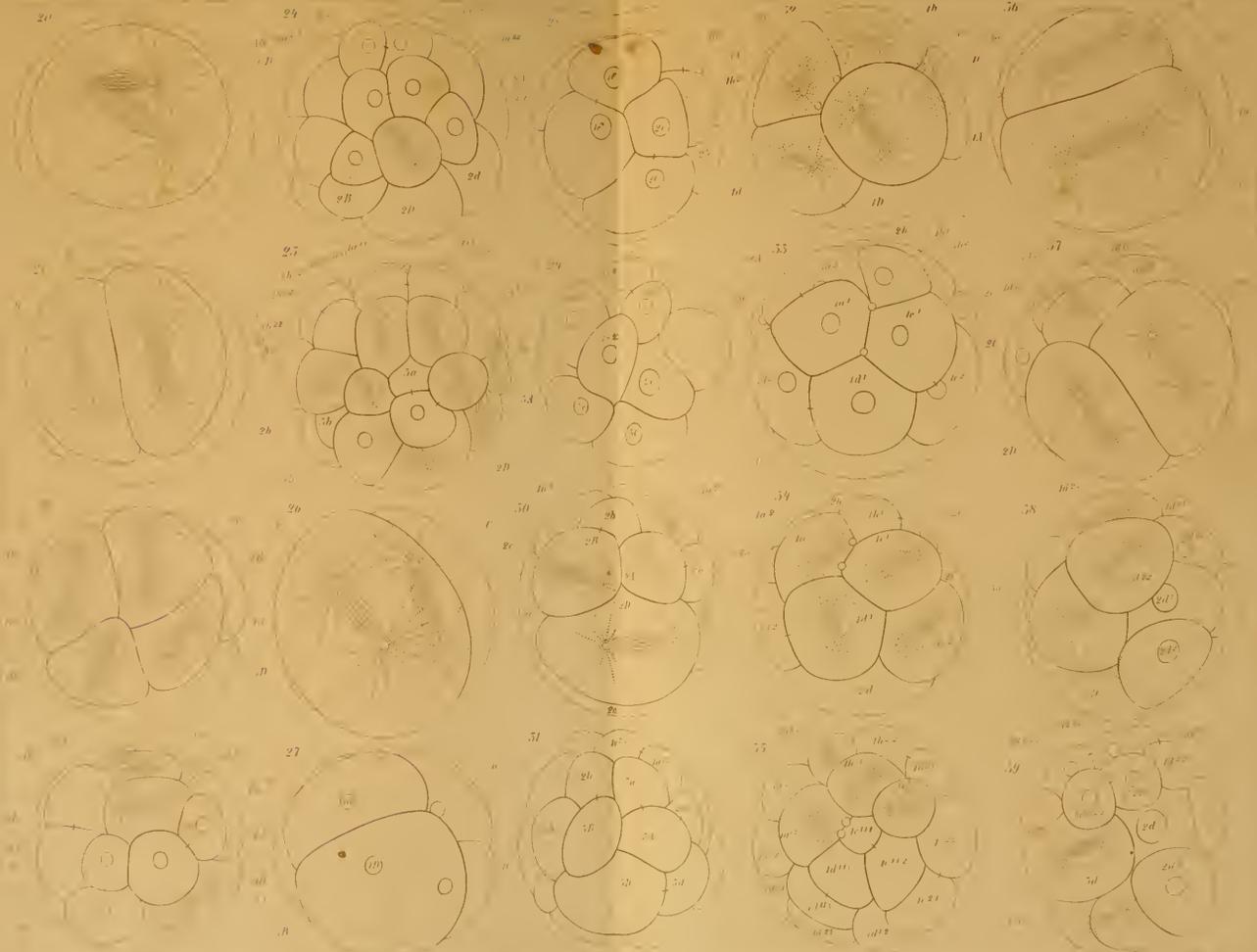
ast

ast





































7











pe  
stind



pe  
ma  
st  
ma



pe  
enel



pe  
enel



ma  
st



ma  
st



ma  
st



ma  
st















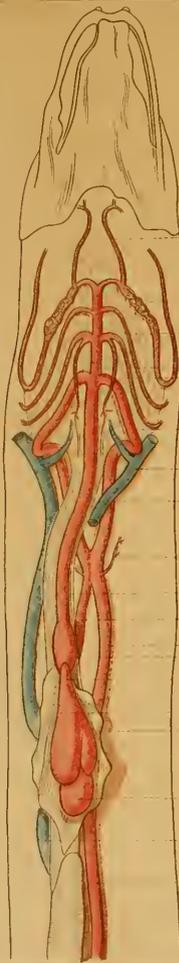


Fig. 1.

- I
- II
- III
- IV
- V
- VI
- VII
- VIII
- IX
- X
- XI
- XII



Fig. 2.

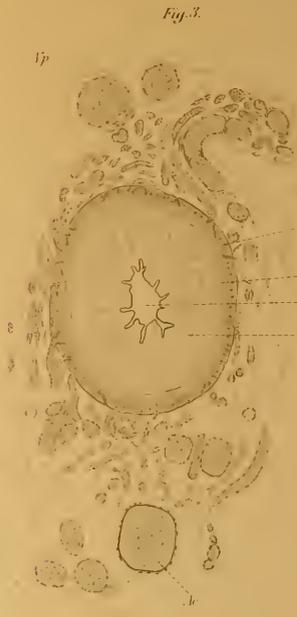


Fig. 3.

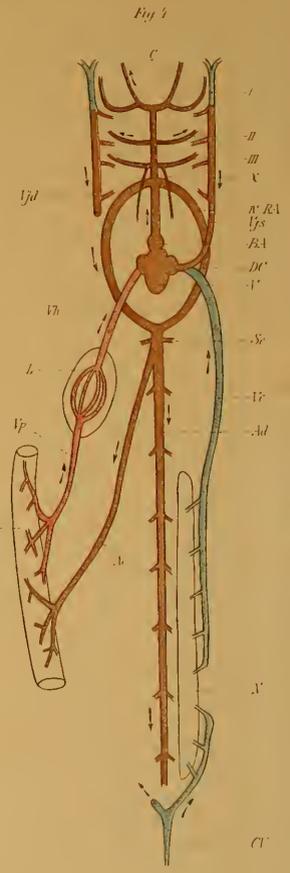


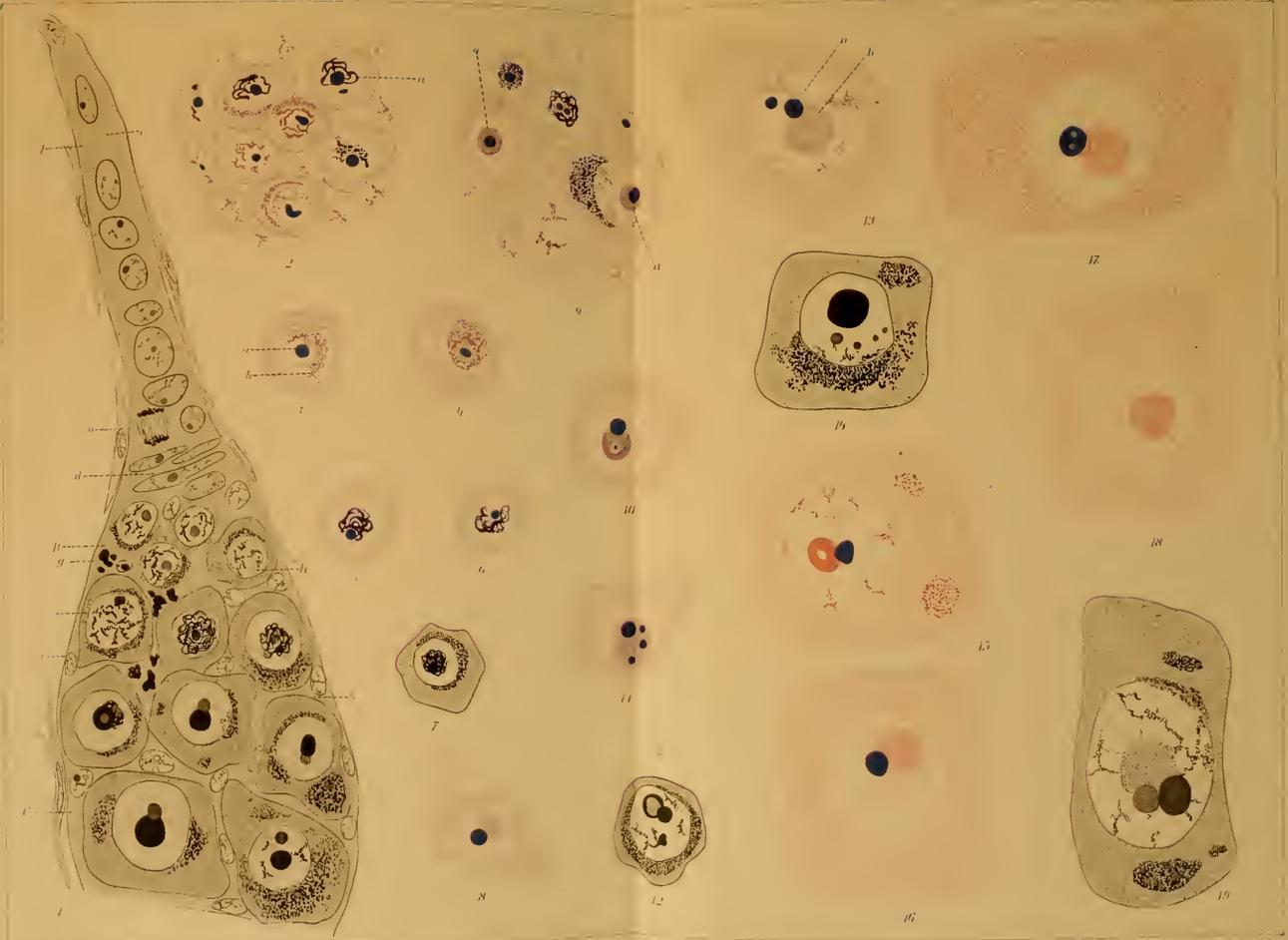
Fig. 4.

- I
- II
- III
- IV
- V
- VI
- VII
- VIII
- IX
- X
- XI
- XII





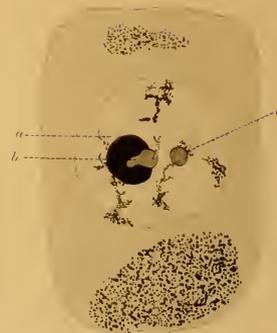
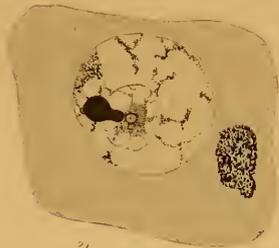
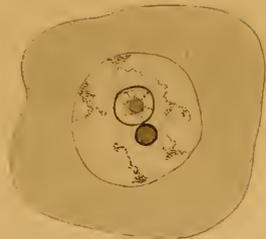












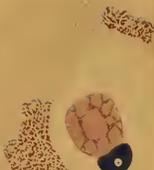








11



19



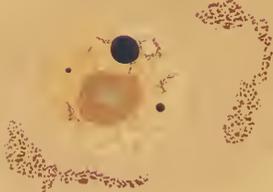
37



12



26



22

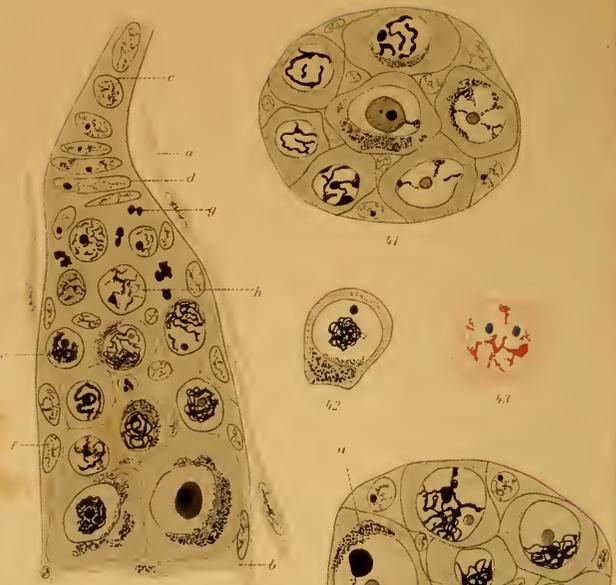


38





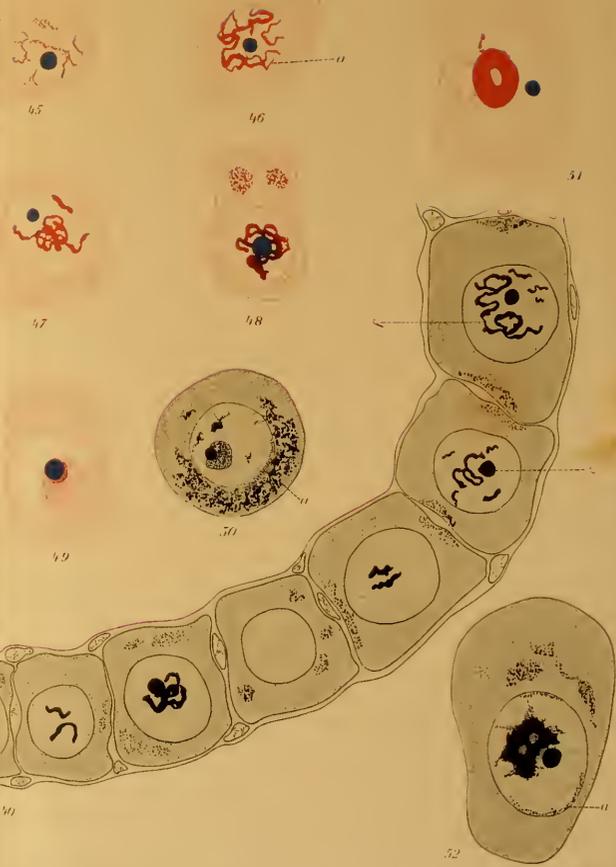




39

41

42



43

46

51

47

48

49

50

52









55



56



61



62



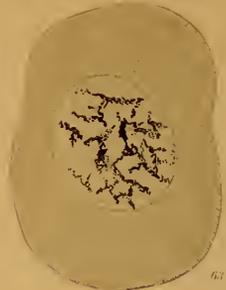
54



57



60



63



58



59



64



65





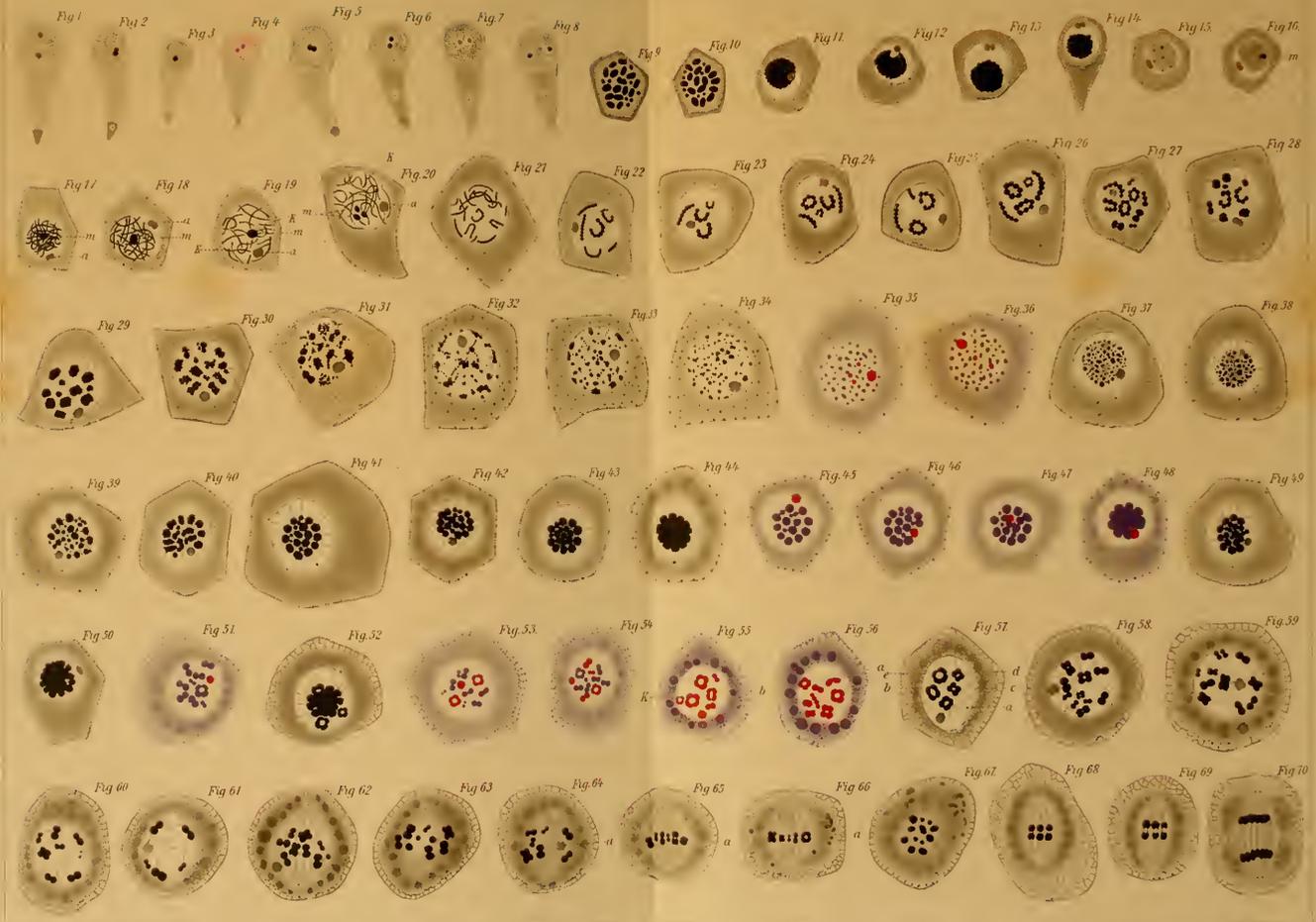
















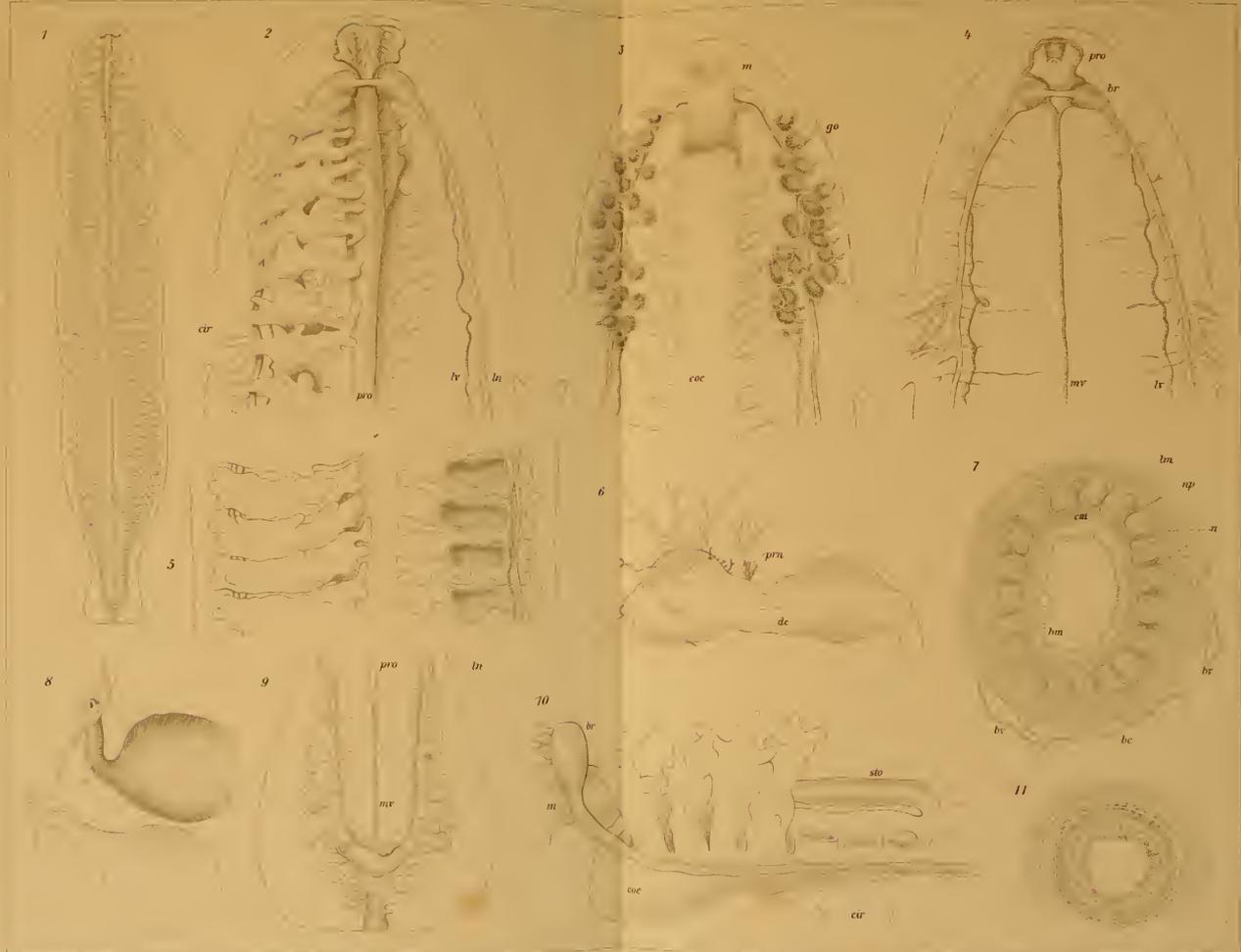














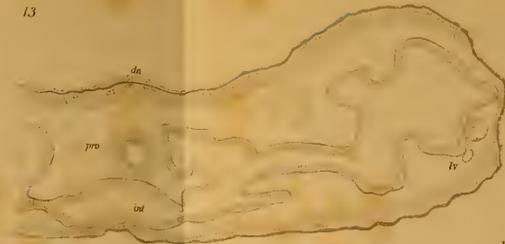




12



13



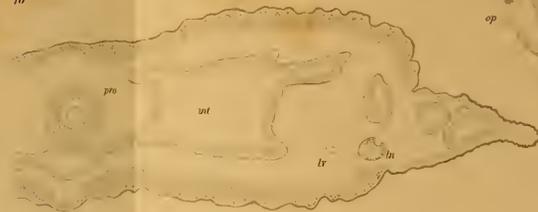
14



15



16



17



18



19



20













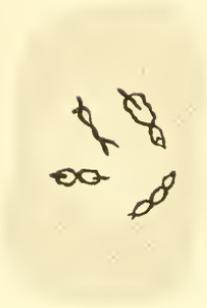
25.



26.



27.



29.



30.



28.



31.



32.



33.



34.



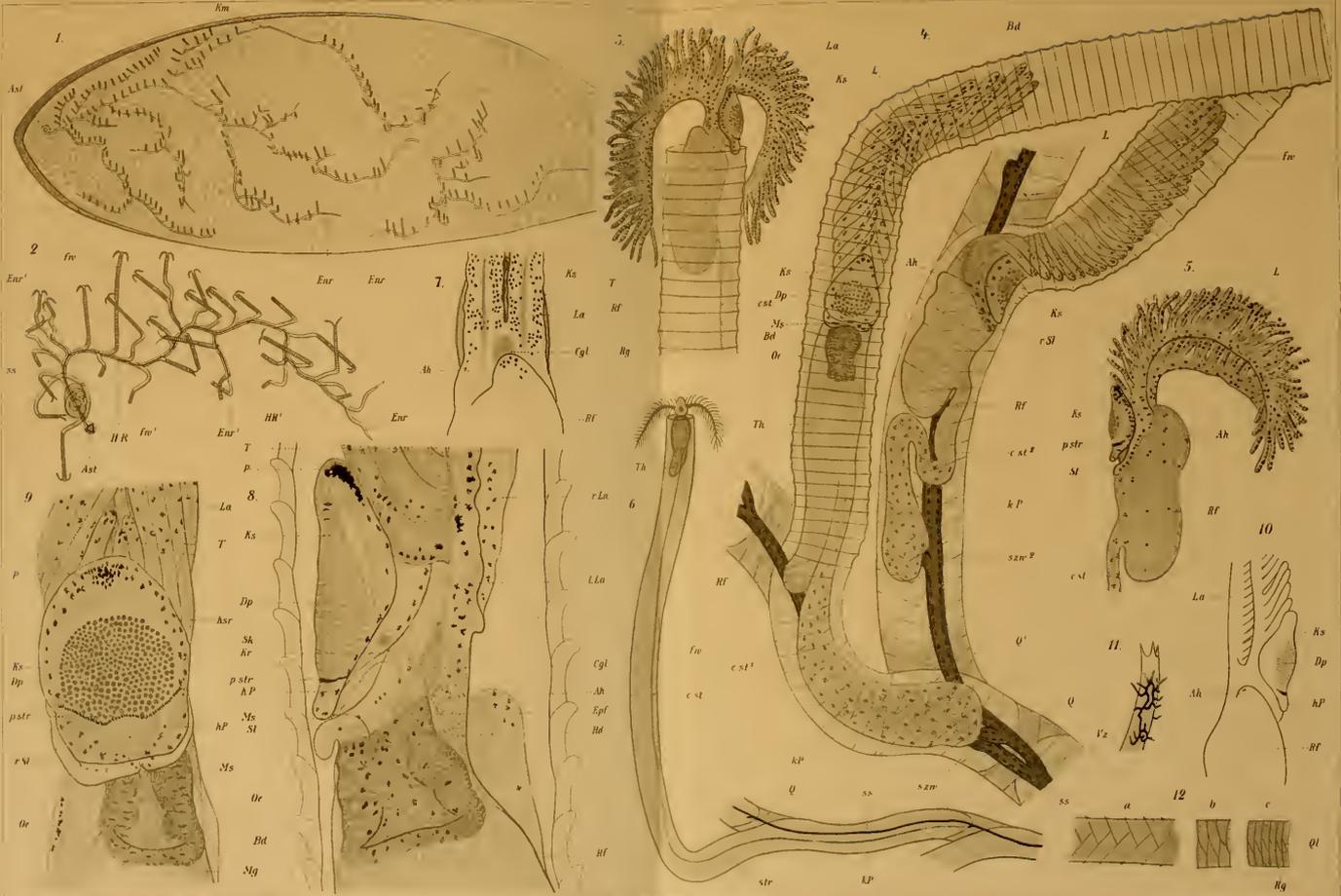
35.















































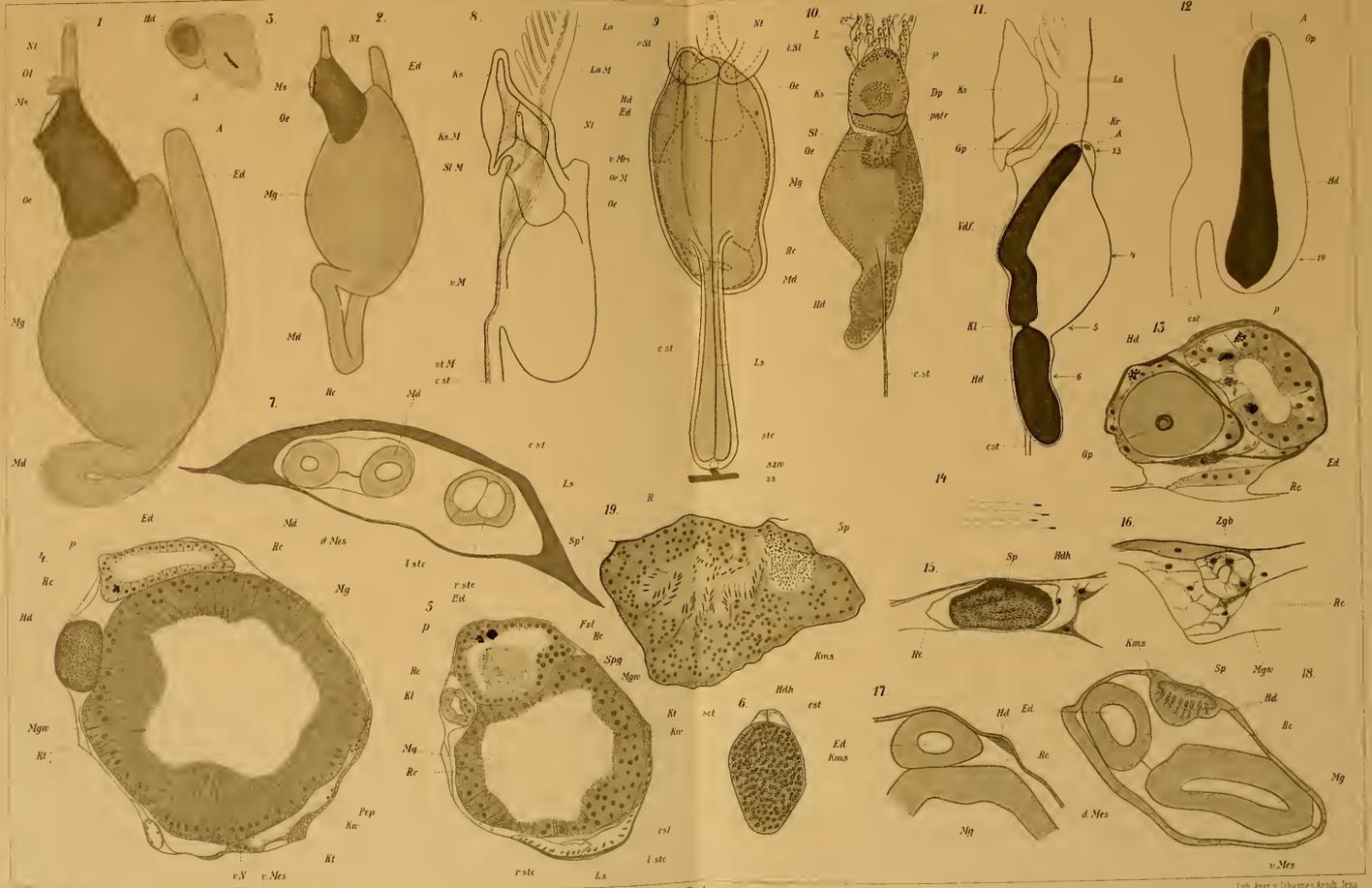
















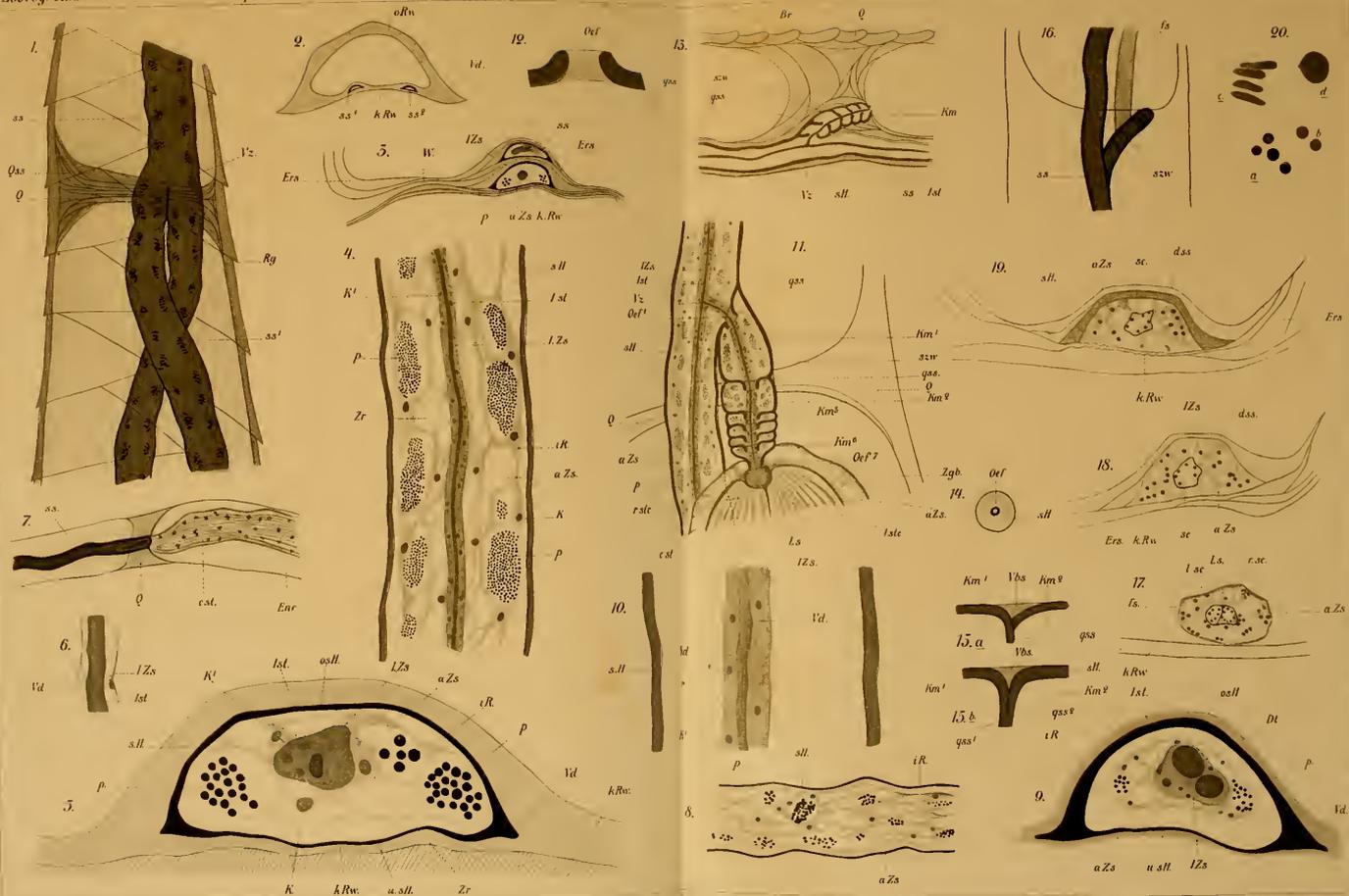


























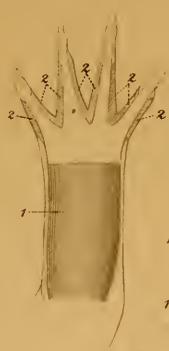


Fig. 1.

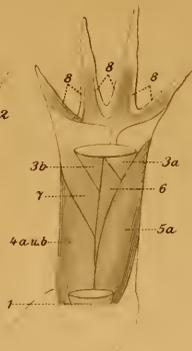


Fig. 2.

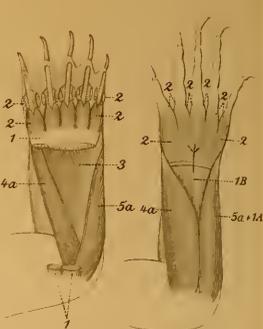


Fig. 3.



Fig. 4.

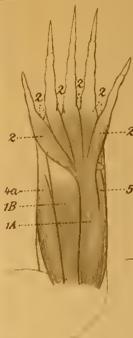


Fig. 5.

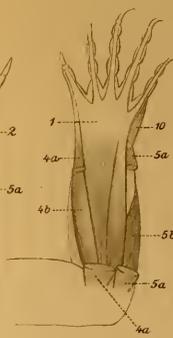


Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.

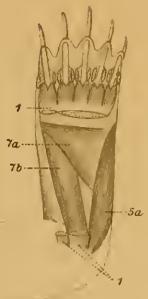


Fig. 9.

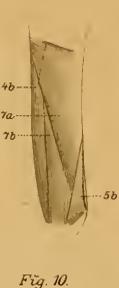


Fig. 10.



Fig. 11.

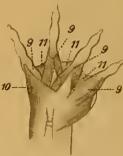


Fig. 12.



Fig. 13.

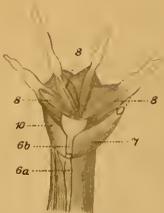


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.

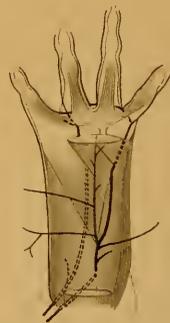


Fig. 17.



Fig. 18.







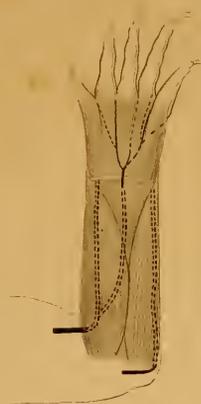


Fig. 19.

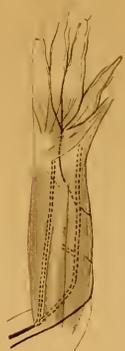


Fig. 20.

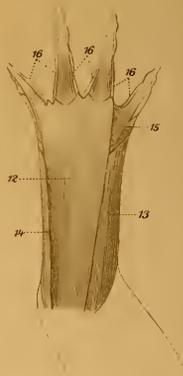


Fig. 21.

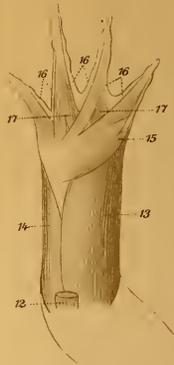


Fig. 22.

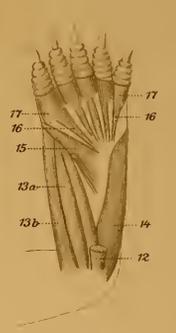


Fig. 23.

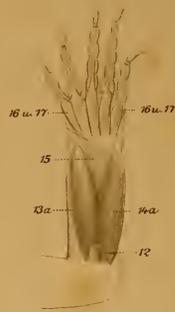


Fig. 24.

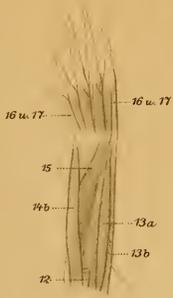


Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.







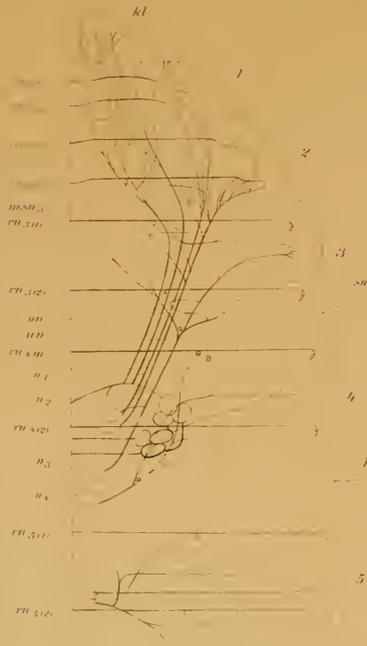


Fig. 1.

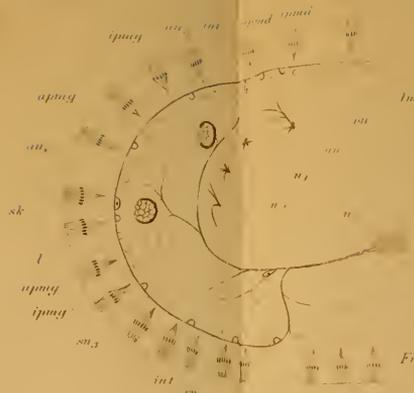


Fig. 2.



Fig. 3.

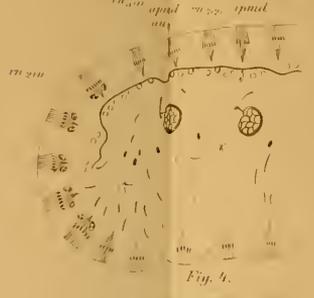


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

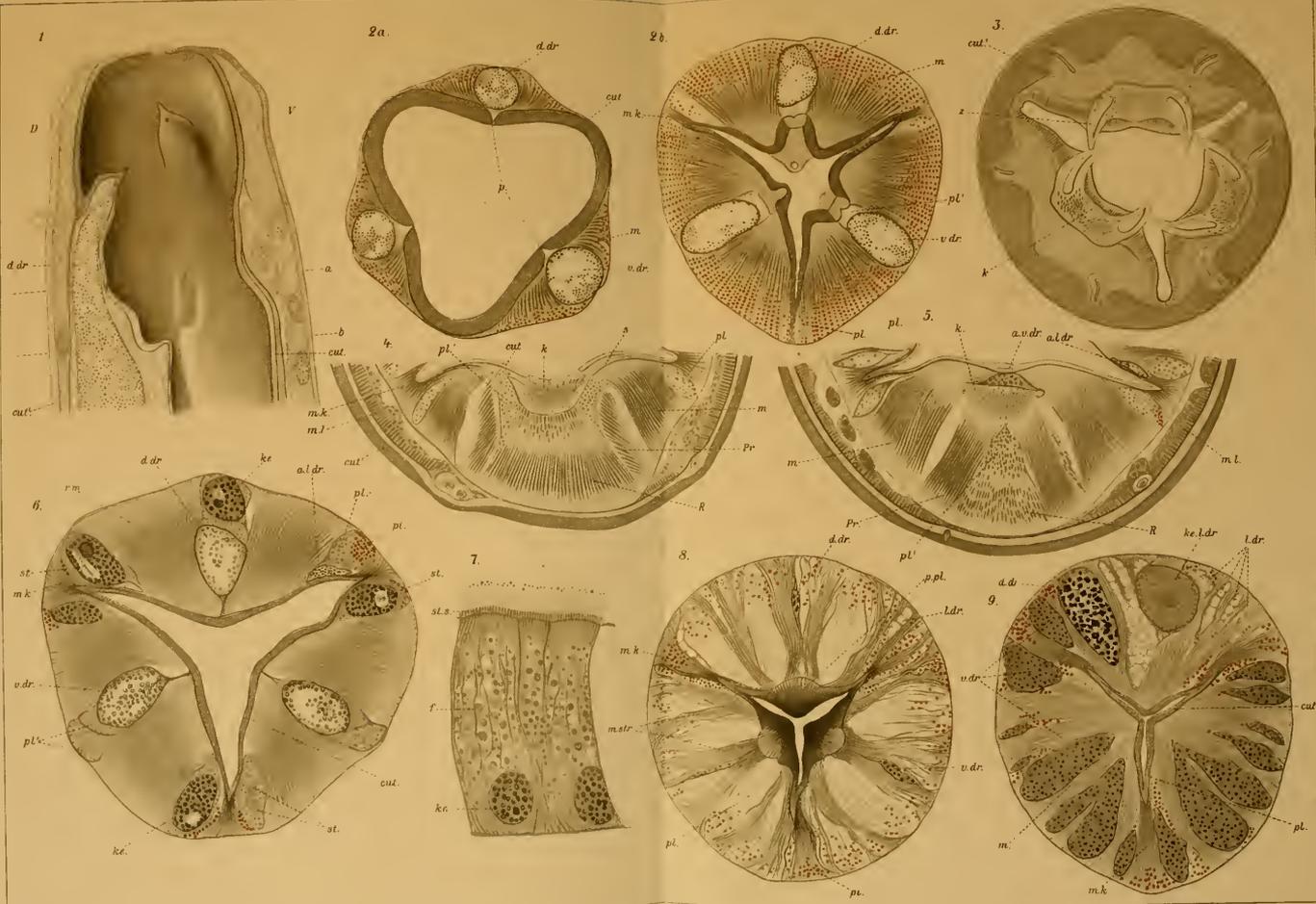


Fig. 7.





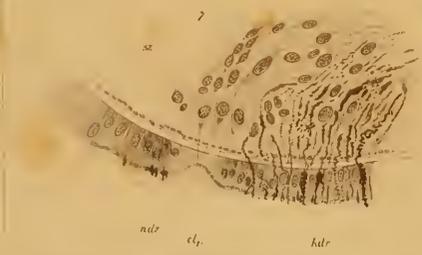
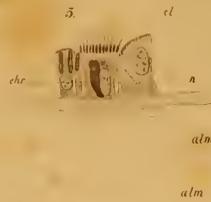
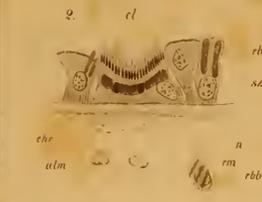










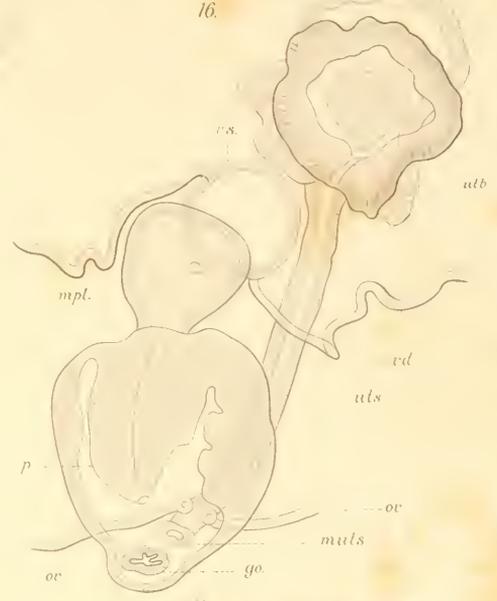




13.



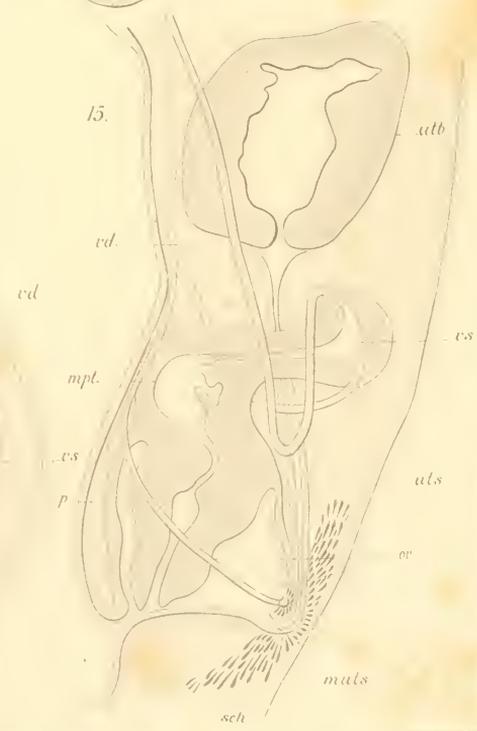
16.

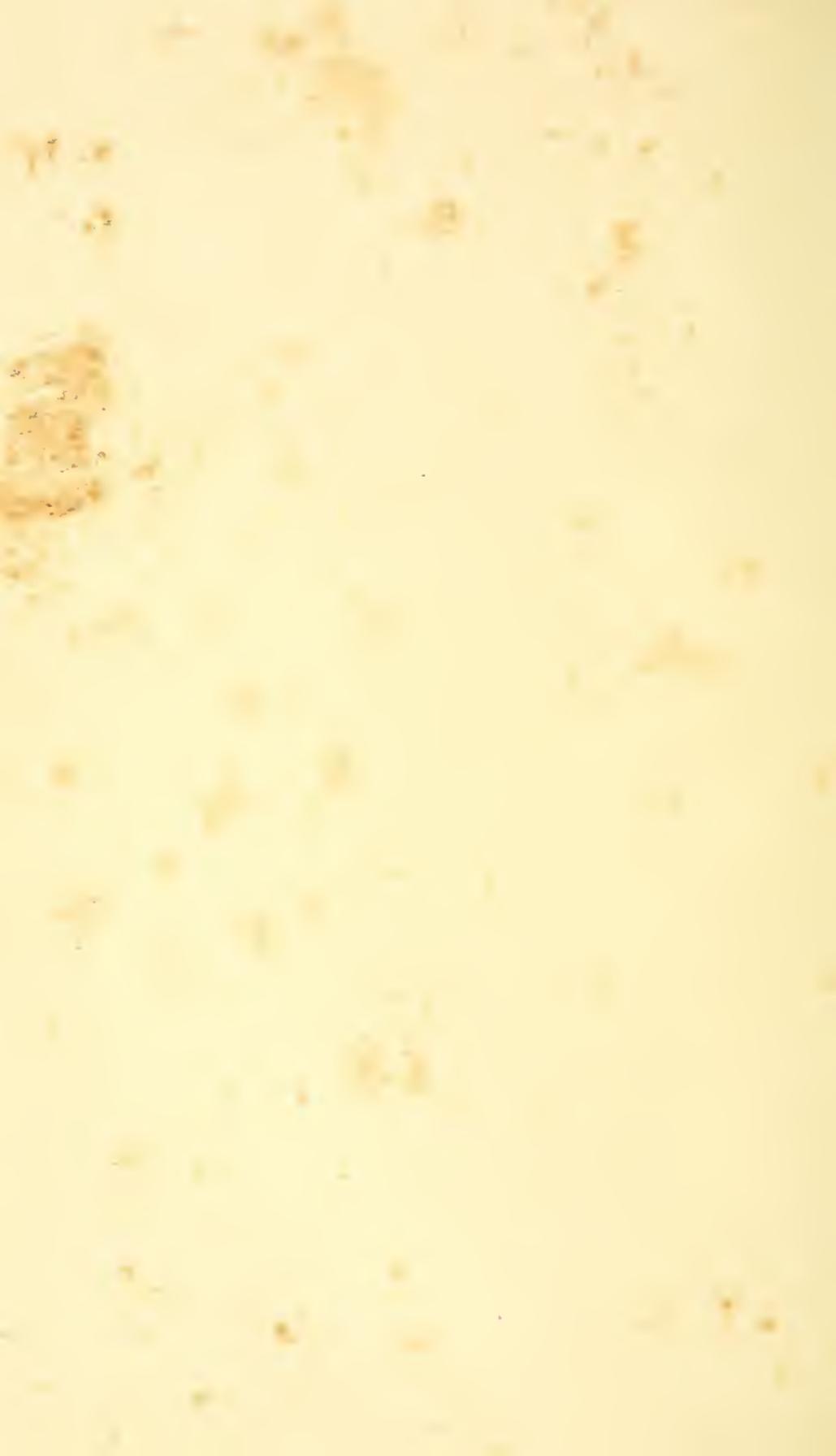


14.



15.













MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04953

1610

