





ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG FÜR ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER
IN GIESSEN

SIEBENUNDDREISSIGSTER BAND

MIT 38 TAFELN UND 79 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

205 (15)

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

3946

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 30. Dezember 1913.)

	Seite
ZIMMERMANN, KARL, Über die Facettenaugen der Libelluliden, Phasmiden und Mantiden. Mit Tafel 1—2 und 3 Abbildungen im Text	1
FABIAN, HEINRICH, Vergleichend anatomische Studien an Chelonierherzen (nebst Hauptgefäßen) und Versuch ihrer physiologischen Deutung. Mit Tafel 3—7	37
MÜLLER-CALÉ, KURT, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Thecaphoren. Mit Tafel 8—10 und 10 Abbildungen im Text . .	83
HILTON, WILLIAM A., The central nervous system of <i>Tunica nigra</i> . With 11 figures in the text	113

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 13. März 1914.)

SCHAXEL, JULIUS, Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. III. Mit Tafel 11—17 und 6 Abbildungen im Text	131
BURLEND, T. H., The pronephros of <i>Scyllium canicula</i> . With Plates 18—25 and 7 Figures in the text	223

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 25. März 1914.)

SCHWERMER, WILHELM, Beiträge zur Biologie und Anatomie von <i>Perla marginata</i> SCOPOLI. Mit 18 Abbildungen im Text . .	267
SCHLEIP, W., Die Furchung des Eies der Rüsselegel. Mit Tafel 26—30	313

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 8. Mai 1914.)

SCHEURING, LUDWIG, Die Augen der Arachnoideen. II. Mit Tafel 31 bis 34 und 14 Abbildungen im Text	369
v. WENCK, WANDA, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden (<i>Macrobotus lacustris</i> DUJ.). Mit Tafel 35—38 und 10 Abbildungen im Text	465
Titel und Inhalt zu Band 37.	

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Facettenaugen der Libelluliden, Phasmiden und Mantiden.

Von

Karl Zimmermann.

Mit Tafel 1-2 und 3 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einführung	1
Material und Untersuchungsmethoden	3
A. Eigene Untersuchungen	5
I. Libelluliden	5
II. Phasmiden	14
III. Mantiden	16
B. Vergleichender Teil	21
IV. Die Hauptpigmentzellen	21
V. Pigment und Tapetum	26
VI. Bau der Retinula. Die 8. Retinulazelle	28
VII. Allgemeines über Facettenaugen	31
VIII. Zusammenfassung	32

Einführung.

Verfolgt man die zoologische Literatur der letzten Jahre, so wird man überrascht sein über die große Anzahl von Arbeiten, die über das zusammengesetzte Auge der Arthropoden erschienen sind. Es sind interessante Probleme, die dieses Organ stellt.

Von den Insecten hat LEYDIG zuerst eine große Zahl auf ihre

Komplexaugen hin untersucht; späterhin erschienen die Untersuchungen von GRENACHER (1879), auf denen alle weiteren Forschungen fußen. Es ist das Verdienst GRENACHER's, daß er als erster den anatomischen Bau des Auges richtig deutete, indem er den dioptrischen Teil (Krystallkegel) und den recipierenden Teil (Rhabdom) unterschied. Dies ist für die physiologische Behandlung des Insectenauges, die 1891 von EXNER gegeben wurde, sehr wichtig.

Wenn wir uns den Arbeiten neueren Datums zuwenden, haben wir in erster Linie der Untersuchungen von HESSE zu gedenken, der unsere Kenntnisse vom Arthropodenaugc bedeutend vermehrt hat. Jetzt war die Zeit für Spezialarbeiten gekommen, in denen systematisch möglichst viele Gattungen der einzelnen Ordnungen auf den Bau ihrer Augen untersucht wurden, um Material zu Vergleichen zu erhalten. So erschienen in den beiden vergangenen Jahren die Arbeiten von OTTO KIRCHHOFFER über die Käferaugen und von DIETRICH über die Dipterenaugen, die wichtige Ergebnisse brachten.

Die vorliegende Untersuchung gründet sich auf Anregungen, die von HESSE gegeben worden sind. Er schreibt in seinen Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren im 7. Abschnitt, der von den Arthropodenaugen handelt, auf p. 426, nachdem er auf den vorhergehenden Seiten einen sehr eingehenden Vergleich der Komplexaugen der Insecten mit denen der Crustaceen gegeben hat: „Ich glaube getrost annehmen zu dürfen, dass bei den Insekten Corneazellen und Hauptpigmentzellen homolog sind, und da man die Corneazellen der Insekten mit denen der Crustaceen, bei der sonstigen Übereinstimmung der beiderseitigen Komplexaugen, doch wohl homolog setzen muss, dürfen wir auch die Hauptpigmentzellen der Insekten mit den Corneazellen der Crustaceen homologisieren.“ Für diese Ansicht von HESSE soll nun im folgenden Beweismaterial gesammelt werden, so daß sie von einer Vermutung von großer Wahrscheinlichkeit zu einer Tatsache wird. Der äußere Anlaß zu dieser Arbeit war ein Präparat, ein Längsschnitt durch das Auge von *Mantis religiosa* (s. HESSE 1908, p. 34). Dieses Auge weist überraschende Eigentümlichkeiten auf, und eine nähere Untersuchung schien angezeigt. So stellte ich mir, auf Vorschlag von Herrn Prof. HESSE, die Aufgabe, den Bau der Mantidenaugen zu erforschen und zog auch die Phasmiden- und Libellenaugen in den Kreis meiner Untersuchungen. Wie schon oben dargelegt, wurde das Hauptgewicht bei meiner Untersuchung auf die Erforschung des Verhaltens

der Hauptpigmentzellen gelegt; aber ich beschränkte mich keineswegs bloß darauf, sondern strebte darnach, eine möglichst genaue Kenntnis vom Bau der oben angeführten Augen zu erhalten, da eine eingehende Untersuchung noch nicht existiert.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material für die Untersuchung der Libellenaugen (Larven und Imagines) sammelte ich in der Umgegend von Tübingen. Teilweise verwandte ich auch das Material, das Herrn Dr. LANK bei seiner im Tübinger Institut ausgeführten Untersuchung der Stirn- und Augenaugen übrig blieb. *Mantis religiosa* ist durch Vermittlung des Zoologischen Instituts von der Station in Rovigno bezogen worden. *Bacillus rossi* wird im Institut gezüchtet. Die übrigen Mantiden und Phasmiden stammen aus Java und wurden auf den Wunsch des Herrn Prof. HESSE von Herrn Prof. FITTING (Straßburg) während eines Aufenthalts in Buitenzorg gesammelt und konserviert, wofür ich zu großem Dank verpflichtet bin.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Tübingen Herbst 1907 begonnen, im Sommer 1908 und 1909 aber aus persönlichen Gründen wenig gefördert, so daß der Abschluß der Arbeit solange hinausgezögert wurde. Meinem hochgeschätzten Lehrer Herrn Professor Dr. BLOCHMANN habe ich für seine ständige Teilnahme, mit der er mich bei meinen Untersuchungen unterstützte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. HESSE (Berlin) für seine wertvollen zahlreichen Ratschläge bei der Ausführung der Präparate und der Abbildungen sehr zu danken.

Die Libellen habe ich nach den Bestimmungstabellen in TÜMPEL: „Geradflügler Mitteleuropas“ bestimmt. Die Bestimmung der javanischen Mantiden verdanke ich der Liebenswürdigkeit von Herrn Dr. med. KRAUSS in Tübingen, dem ich hierfür verbindlich danke.

Als Konservierungsmittel benutzte ich hauptsächlich Sublimat-Essigsäure und ZENKER'sche Flüssigkeit, die beide gute Resultate lieferten. Um ein rasches Fixieren zu erzielen, das für die Erhaltung des feineren histologischen Baues Voraussetzung ist, schnitt ich zuerst den Tieren mit der Schere die Mundwerkzeuge ab, entfernte hierauf mit einem flachen Rasiermesserschnitt die zwischen den Komplexaugen liegende Stirn, dann wurde der Kopf des Tiers hinter den Augen durchgeschnitten. Bei solchen Formen, deren Komplex-

augen nicht zusammenstoßen, halbierte ich manchmal den Kopf vor der Konservierung, doch ist dadurch die Orientierung erschwert. Sehr hinderlich für die Anfertigung dünner und guter Schnitte ist die dicke, harte Cuticula. Bei Tieren mit großen Augen kann man sich leicht helfen, denn nach der Einbettung in Paraffin läßt sich nach einiger Übung die Cuticula mit einem Messerchen abheben, ohne das darunter liegende Gewebe zu verletzen. Sogar bei kleinen Augen habe ich auf diese Weise die Cornea entfernt, allerdings unter Anwendung des binokularen Präparationsmikroskops.

Bei den Libellen läßt sich das Absprennen der Cuticula vermeiden. Man sammelt eben der Larvenhaut entschlüpfte Imagines, deren Chitin noch nicht hart geworden ist. Wenn man im Monat Mai den Zeitpunkt richtig trifft, kann man solche Exemplare, die an einem Schilfstengel bewegungslos sitzen und sich trocknen lassen, mit den Händen fassen. Auf diese Weise kam ich in den Besitz von *Gomphus*-Material. Man kann auch ältere Libellenlarven fangen und sie im Aquarium züchten, bis sie ausschlüpfen. Dadurch wird auch die Bestimmung des Materials kontrolliert.

Bei kleineren Objekten ist es jedoch vollständig ausreichend, wenn man die kombinierte Einbettungsmethode in Celloidin-Paraffin von FIELD und MARTIN anwendet (B. LEE u. MAYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 1907, p. 116), wie sie von LINK in Tübingen bei seiner Untersuchung der Stirnagen angewandt und beschrieben worden ist. Dieses Verfahren ermöglicht ohne Absprennen ein dünnes Schneiden. Bei dieser doppelten Einbettung ist auch der Übelstand, daß von Querschnittserien bei gewöhnlicher Einbettung gerne die ersten Schnitte aus dem Paraffinband herausfallen, beseitigt. Neben Längsschnitten, auf denen ich möglichst viele Facetten auf ihrer ganzen Längenerstreckung von der Cornea bis zur Basalmembran zu treffen suchte und die ich meistens in dorsoventraler Richtung führte, gleichgültig, ob der Kopf des Tieres vertikal oder horizontal gestellt ist, waren zum Studium der Verhältnisse auch Querschnitte durch die Ommatidien nötig. Letztere treffen die einzelnen Facetten senkrecht, allerdings wegen der radienförmigen Anordnung immer nur eine kleine Anzahl; meistens fertigte ich Serien in querer Richtung; die ersten Schnitte einer solchen Serie kann man auch als Tangentialschnitte bezeichnen. Für Übersichtspräparate schnitt ich $7,5\mu$ und 10μ dick, zum sicheren Nachweis von histologischen Feinheiten 5μ und dünner.

Zur Färbung der Übersichtspräparate verwendete ich Eosin

und DELAFIELD'sches Hämatoxylin, für die dünnen Schnitte zur genaueren Untersuchung die Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN. Diese Färbung läßt die Einzelheiten scharf umrissen erkennen und liefert immer gute Resultate. Aus den mit Eisenhämatoxylin zu färbenden Präparaten entfernte ich vorher das Pigment. Als Depigmentierungsflüssigkeiten dienten mir die GRENACHER'sche und JANDER'sche Mischung (B. LEE u. MAYER, 1907, p. 278); bei sehr widerstandsfähigem, namentlich dunkelschwarzem Pigment, mußte immer die letztere angewendet werden, die sicher, wenn auch sehr langsam, wirkt. Während des Depigmentierungsprozesses, der 2 Tage und länger dauern kann, könnten sich unter Umständen die aufgeklebten Schnitte von der Unterlage loslösen, und es ist daher ein Photoxylinüberguß zu geben.

A. Eigene Untersuchungen.

Die von mir untersuchten Arten besitzen Augen, die ausschließlich dem euconen Typus angehören. Um die speziellen Eigentümlichkeiten des Orientierungsapparats der verschiedenen Formen verstehen zu können, muß auf ihre Lebensweise Bezug genommen werden.

I. Libelluliden.

Zur Untersuchung gelangten folgende Arten:

1. *Aeschna cyanea* MÜLL.
2. *Gomphus vulgatissimus* L.
3. *Cordulia metallica* LIND.
4. *Libellula flaveola* NEWM.
5. *Agrion puella* L.
6. *Anax formosus* LIND.

Die Larven von *Aeschna*, *Cordulia* und *Agrion* wurden auch untersucht.

Es ist nicht das erste Mal, daß die Augen dieser Tiere untersucht wurden. Daher ist es nicht zu umgehen, daß bei der Beschreibung der einzelnen Formen Bekanntes wiederholt werden muß; doch sollen die Augen vor allem vergleichend betrachtet werden.

1. *Aeschna cyanea*.

Diese Art ist überall sehr häufig, namentlich waren auch die Larven aus den Tümpeln der Umgebung Tübingens in allen Alters-

stadien leicht zu beschaffen. Diese Form soll als Beispiel für die Libellenaugen ausführlich beschrieben werden.

Zuerst soll das Auge der Larve betrachtet werden. Die seitlichen Partien des Auges sind halbkugelförmig gewölbt, dorsal schiebt sich das Auge keilförmig in die Stirn ein. Das rechte und linke Auge stoßen in der Mitte des Kopfes nicht zusammen. Der Kopf ist nicht frei beweglich.

In Fig. 1 ist ein Längsschnitt durch zwei Facetten aus dem dorsalen Teil des Auges abgebildet. Die Cornea besteht nicht aus einer homogenen Masse, sondern ist aus mehreren Schichten aufgebaut. Wir können nämlich auf Eosin-Hämatoxylin-Präparaten deutlich drei verschieden gefärbte Schichten unterscheiden. Die periphere Schicht färbt sich fleischrot und ist konvex-konkav; die mittlere karminrot gefärbte Schicht ist bikonvex; die innere und dickste Schicht färbt sich violett und ist konkav-konvex. Bei einem 15 mm langen Tier beträgt die Gesamtdicke der Cornea 20—25 μ . Der Krystallkegel mit seinen 4 am distalen Ende gelegenen Kernen stößt nicht direkt an die Cornea an, sondern ist von ihr durch sehr kleine dreieckige Schaltstücke getrennt (Fig. 2). Es war nicht leicht, festzustellen, wohin diese gehören. Ich fand auf Schnitten in tangentialer Richtung, namentlich auch durch Vergleichung mit anderen Libellenaugen, daß diese Schaltstücke zu den Hauptpigmentzellen gehören. Am deutlichsten fand ich diesen Zusammenhang im Auge von *Gomphus vulgatissimus* und von *Libellula flaveola*. Auf Fig. 2 ist zu sehen, daß von den beschriebenen Schaltstücken sehr schmale Fortsätze ausgehen, die sich dicht an den Krystallkegel anschmiegen und eine Verbindung zum Zelleib der Hauptpigmentzellen vermitteln. Auf Querschnitten in derselben Lage läßt sich bei starker Vergrößerung eine doppelte Kontur um den Krystallkegel nachweisen. Die äußere Kontur ist die Grenze der Hauptpigmentzellen, dieselben schmiegen sich manchmal so nahe dem Kegel an, daß ihre Grenze mit derjenigen des Kegels zusammenfällt. Die durch besondere Größe auffallenden Kerne der Hauptpigmentzellen liegen in halber Höhe des Kegels, und zwar genau einander gegenüber (Fig. 2a). Der zwischen den Kegelspitzen noch übrig bleibende Raum wird durch das Gewebe der Nebepigmentzellen ausgefüllt. Diese führen hellbraunes Pigment und sind fadenförmig ausgezogen. In ihrer Anordnung ist keine Regelmäßigkeit zu erkennen, auf Querschnitten liegen die Nebepigmentzellkerne unregelmäßig verteilt um den Kegel herum. Es ist ausschließlich in allen

Augenbezirken dunkles Pigment von brauner bis schwarzbrauner Färbung vorhanden, das Maximum der Pigmentanhäufung ist an der Kegelspitze. An den Krystallkegel schließt sich die Retinula an, die im Längsschnitt als schmales, langes Band erscheint, das sich nach der Basalmembran zu verschmälert. In der Achse der Retinula liegt das Rhabdom als ein einfacher Strang. Die feinere Struktur dieses Rhabdoms ist schon von HESSE untersucht und beschrieben worden. Auf meinen Präparaten war an besonders dünnen Stellen die feine Querstreifung zu sehen; nach der Ansicht von HESSE sind dies feine Neurofibrillen, die vom Rhabdom gegen den Zelleib der Retinulazellen ausgehen. Die Retinula wird von insgesamt 8 Zellen aufgebaut, die aber nicht alle in gleicher Höhe liegen. Auf Querschnitten durch den distalen Teil werden deutlich 5 rosettenartig um das Rhabdom herum gruppierte Zellen samt ihren Kernen getroffen. Das Chromatin dieser Kerne ist zusammengeballt (Fig. 2 b). Diese Figur zeigt auch sehr deutlich die vom Rhabdom ausstrahlenden Fibrillen. Im Zentrum der kleinsten Rosette ist der vierteilige Krystallkegel zu sehen. Bei Betrachtung des Längsschnitts (Fig. 1) erkennt man, daß damit noch nicht alle Retinulazellen aufgefunden sind, denn es liegen noch Kerne in zwei anderen Schichten der Retinula; es sind die in Fig. 1 mit *szk. 6* und *szk. 7—8* bezeichneten Kerne, die kleiner sind als die ersten 5 Retinulakerne. Der 6. Kern wechselt sehr in seiner Höhenlage. Die Retinula ist in ihrem proximalen Abschnitt nur noch zweiteilig, wie ich auf Querschnitten, die Biskuitform zeigen, feststellen konnte. Die Retinulakerne liegen also nicht in gleicher Höhe; daraus wird es sich erklären, daß sich in der Literatur (GRENACHER) die Angabe findet, die Retinula der Libellen bestehe aus 5 Zellen. Die früheren Forscher haben nur die distal gelegenen Kerne beschrieben. Man hat bis jetzt angenommen, daß bei den Libellen die Zahl der Retinulazellen reduziert ist. Nach dem oben Gesagten fügt sich jedoch das Auge der *Aeschna*-Larve in das gewöhnliche Schema ein. Das Pigment ist innerhalb der Retinula nicht gleichmäßig verteilt, relativ am meisten Pigment findet sich um die Retinulakerne herum (Fig. 1). Außerdem liegt hinter der Basalmembran dunkles Pigment.

Auf den Querschnitten durch die Retinula sind unregelmäßig verteilt kreisrunde Hohlräume angeschnitten; es sind dies feine Tracheenästchen, die in das Auge eindringen. Die Tracheen reichen

sehr weit ins Auge hinein: sie sind auf Längsschnitten bis über die Mitte der Retinula hinaus zu verfolgen.

Über die Anordnung der einzelnen Facetten im Gesamtauge soll uns die Textfig. A Aufschluß geben. Aus diesem Frontalschnitt ist ersichtlich, daß nicht alle Retinulae senkrecht auf der das Auge

dorsal

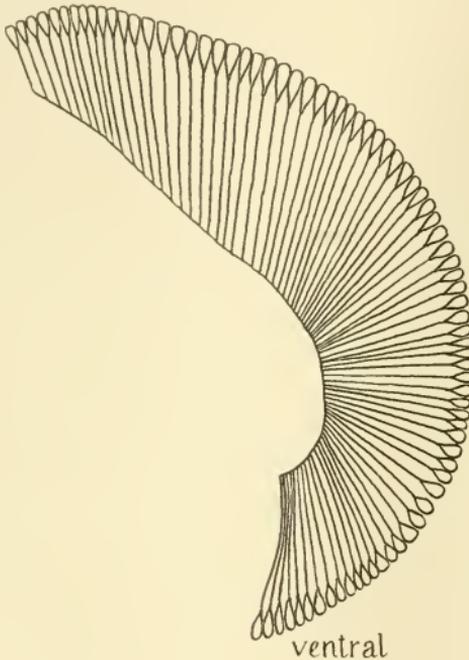


Fig. A.

nach innen abschließenden Basalmembran aufsitzen, sondern daß sie Retinulae in den dorsalen Partien des Auges gegen sie geneigt sind. In diesem Abschnitt des Auges bilden die Facetten miteinander den geringsten Divergenzwinkel: sie sind beinahe parallel gestellt. Hier sind die einzelnen Facettenglieder verlängert, verglichen mit den seitlichen Partien des Auges, in denen die Facetten am stärksten divergieren.

Ich habe mich der Aufgabe unterzogen, für verschieden alte Larven die Zahl der Facetten festzustellen. Die Zahl der Facetten nimmt mit dem Alter der Tiere zu. An den Rändern

des Auges, vor allem im dorsalen Teil, haben wir eine Knospungszone als ectodermale Wucherung; hier findet fortwährend eine Anlagerung neuer Facetten statt. Da die Größe der einzelnen Facetten in den verschiedenen Augenbezirken sehr rasch wechselt, geht es nicht an, nur einen einzelnen Bezirk zu zählen und dann die anderen Bezirke mathematisch, ihrer Fläche entsprechend, auszuwerten, wie es von LEINEMANN bei der Auszählung der Käferaugen geschehen ist. Ich wandte eine graphische Methode an. Die Isolierung der Cornea erreichte ich meistens ohne Anwendung von Kalilauge, es gelang mir nämlich an konserviertem Material das Auge in toto mit einer Pinzette von der Cornea zu trennen. Was an der Innenfläche der Cornea noch haftet, läßt sich mit einem Pinsel entfernen. Bei

dieser Methode wird eine zu starke Aufhellung, welche die Kalilauge mit sich bringt, vermieden, und die Corneafacetten grenzen sich scharf ab. Die Cornea wird nun in mehrere 3- oder 4eckige Stücke zerschnitten, was sich am besten mit der Augenschere unter der Präparierlupe ausführen läßt; auch wird die rings das Auge begrenzende Cuticula bis auf einen schmalen Saum entfernt. Die einzelnen Corneastücke werden nun in Damarharz eingeschlossen und mit Hilfe des Zeichenapparats ausgezählt. Jede Facette wird auf dem Zeichenblatt durch einen Punkt markiert, und beim Markieren wird sofort mitgezählt. Es empfiehlt sich, sehr stark abzublenden, die einzelnen Facetten erscheinen dann unter dem Mikroskop als erleuchtete Kreischen. Von angeschnittenen Facetten wird selbstverständlich nur die Hälfte gezählt. Diese graphische Methode gibt die zuverlässigsten Resultate. Dieselben sind auf etwa 3% genau, wie ich durch wiederholte Zählungen feststellte. Ich fand für ein 16 mm langes Tier rund 5900 Facetten, für ein 26 mm langes Tier rund 7600 Facetten und für ein 35 mm langes Tier 9000 Facetten. So sieht man also, daß die Facettenzahl durch das ganze Larvenleben hindurch allmählich zunimmt. Die zuletzt angegebene Zahl stimmt auch mit der Angabe bei LEINEMANN zusammen, daß die Imago 10 000 Facetten besitzt.

Nachdem der Bau des Larvenauges klargelegt ist, soll das Auge der Imago beschrieben werden. Die Augen nehmen den größten Teil des Kopfes ein und stoßen scheidelwärts zusammen. Die Facetten sind so groß, daß man sie bei günstiger Beleuchtung ohne Vergrößerung erkennen kann. Der Kopf, der auf einem dünnen Halse steht, kann nach allen Seiten hin frei bewegt werden. Das Tier hat davon den Vorteil, daß es sein Gesichtsfeld jederzeit ändern kann.

In Fig. 3 ist ein Längsschnitt durch den distalen Teil einer Facette abgebildet. Beim Vergleich dieser Figur mit Fig. 2 fällt vor allem die veränderte Lage der Kerne der Hauptpigmentzellen auf. Bei der Imago liegen diese beiden Kerne an der Grenze von Krystallkegel und Rhabdom; sie haben also eine Lageveränderung durchgemacht: sie sind im Lauf der Entwicklung des Tieres heruntergewandert an die Spitze des Kegels. Sehr deutlich zu sehen ist der schmale Fortsatz der Hauptpigmentzellen, der eine Verbindung zu den 3eckigen Schaltstücken zwischen Cornea und Kegel herstellt. Die Hauptpigmentzellen führen dunkelbraunes Pigment, das Maximum liegt an der Spitze des Kegels, der auf ungefärbten Paraffinschnitten

wie in einen Pigmentbecher eingesenkt erscheint. Den Raum zwischen den einzelnen Kegeln füllen die Nebenpigmentzellen aus, die hellbraunes Pigment führen.

Die Retinula ist aus 8 Zellen aufgebaut, wie die Zählung der Kerne ergibt, 5 davon liegen im distalen Teil in gleicher Höhe wie bei der Larve. Im proximalen Teil läßt sich der Retinulaumriß auf Querschnitten sehr schwer feststellen, weil hier ziemlich ansehnliche Tracheenäste vorhanden sind. Die Tracheen reichen weit ins Auge bis über die Mitte der Retinula hinein und sind mit einer Pimentkuppe abgeschlossen.

Die Anordnung der einzelnen Facetten ist bereits beschrieben (s. HESSE, 1908, p. 31).

2. *Gomphus vulgatissimus*.

Es sei eine Bemerkung vorausgeschickt, die sich sowohl auf *Gomphus* wie auf die nachfolgend beschriebenen Libellengattungen bezieht. Bei der Untersuchung dieser Libellen lag das Hauptgewicht auf der Erforschung des Verhaltens der Hauptpigmentzellen. Die Retinula habe ich nur bei *Aeschna* eingehend untersucht.

Der Bau der Hauptpigmentzellen läßt sich am *Gomphus*-Auge leicht überblicken. Wir wenden uns der Betrachtung von Fig. 4 zu, die einen Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommas wiedergibt. Es erscheinen hier wieder die dreieckigen Schaltstücke, die den Kegel haubenartig überdecken und eine Verbindung mit dem Zelleib der Hauptpigmentzellen haben. Namentlich auf der linken Seite des Kegels ist in der Abbildung diese Verbindung deutlich. Wenn nun die Behauptung über die Zugehörigkeit dieser Schaltstücke zu den Hauptpigmentzellen richtig ist, so muss auf Tangentialschnitten eine Zweiteiligkeit derselben nachgewiesen werden können. Und in der Tat zeigt der Tangentialschnitt (Fig. 4 a) diese Trennungslinie. Sie ist nur auf den ersten Tangentialschnitten zu sehen, auf den folgenden Schnitten füllen die 4 Kerne des Kegels den ganzen ringförmigen Raum aus. Diese ersten Tangentialschnitte bekommt man am sichersten, wenn man die Augen frisch geschlüpfter Tiere, deren Cornea noch weich ist, schneidet. Wenn die Cornea erhärtet ist, so wird beim Schneiden auf die darunter liegende Schicht ein Druck ausgeübt, wodurch die Erhaltung ihres feineren Baus leidet. Der Raum zwischen den einzelnen Kegeln wird von den Nebenpigmentzellen ausgefüllt. Ihre Kerne liegen in verschiedenen Schichten: es finden sich distal Kerne und wieder an der

Kegelspitze. Die Zellen reichen mit ihren fadenförmigen Fortsätzen bis direkt unter die Cornea (Fig. 4). Auf dem Querschnitt sehen wir, daß die Nebepigmentzellen um den Kegel herum in 2 konzentrischen Kränzen angeordnet sind. Es sind 2 Kränze notwendig, da die Zellen sehr klein sind. Die Zellen des inneren Kranzes sind kleiner als die des äußeren Kranzes. Daneben finden sich noch interstitielle Zellen. Auf tiefer gelegenen Querschnitten finden sich zwischen den Nebepigmentzellen Intercellularbrücken. Es sei darauf hingewiesen, daß das Querschnittsbild (Fig. 4 a) in keiner Weise schematisiert ist, sondern vollständig genau nach dem Präparat gezeichnet ist.

Der dorsale Teil des *Gomphus*-Auges führt hellbraunes, der ventrale dunkelbraunes Pigment.

3. *Cordulia metallica*.

Das Larvenauge dieser Form unterscheidet sich auffallend vom Imagoauge. Die Fig. 5 a zeigt uns den Kopf einer 20 mm langen Larve. Die Maske, welche die Front des Kopfes verdeckt, ist entfernt. Man findet auf Schnitten, daß nur der seitliche Teil des Auges, der in der Figur mit *i. F.* bezeichnet ist, in Funktion ist. Dieser höckerige Augenteil führt schwarzbraunes Pigment, die Facettenglieder divergieren außerordentlich stark, und die Cornea ist sehr stark gewölbt. Im übrigen Teil des Larvenauges läßt sich verfolgen, wie die Ommatidien sich bilden. Die Zellen, welche an der randlichen Zellenwucherung entstehen, ordnen sich in senkrechte Pfeiler an. Aus jedem derselben geht ein Facettenglied hervor. Es lagert sich nun gelbes Pigment ein, der Krystallkegel wird ausgeschieden, und am spätesten erfolgt die Ausbildung des Rhabdoms. Solche unfertigen Ommatidien können natürlich nicht funktionieren, auch schon deshalb nicht, weil dieser Augenteil von der Maske bedeckt ist. Wir können also annehmen, daß die Larve diesen Teil des Auges nicht gebraucht, daß er aber für die ausgebildete Libelle von Wichtigkeit ist, weil seine Ausbildung von der Natur so sorgsam während des Larvenlebens vorbereitet wird. Die Larve betreibt auf dem Grunde der Gewässer den Fang ihrer Beutetiere, es sind hauptsächlich andere Wasserinsecten, an welche sie sich kriechend heranschiebt, um sie hierauf mit den Chitinzähnen der hervorgeschleuderten Fangmaske zu fassen und dann zum Maule zu führen. Bei der Beobachtung gefangener Tiere hat sich mir noch ein anderer Gesichtspunkt aufgedrängt. Wenn man nämlich den

Larven ganz langsam ein Beutetier nähert, so reagieren sie nicht, während sie beunruhigt werden, wenn man auch nur wenig das Wasser bewegt, gleichgültig von welcher Seite aus die Bewegung erfolgt. Ich glaube, daß diese Fähigkeit, Bewegungen des Wassers wahrzunehmen, bei der Nahrungsaufnahme mitwirkt.

Es ist oben beschrieben worden, wie während des ganzen Larvenlebens hindurch die Entwicklung des gelbes Pigment führenden Augenabschnitts vor sich geht. Es bleibt noch die Frage zu beantworten nach dem Verhalten des Auges beim Ausschlüpfen der Imago. Darauf gibt die Abbildung Fig. 5b, die den Kopf einer eben ausschlüpfenden Larve darstellt, Antwort. Der dorsale Augenabschnitt ist kuglig aufgeblasen, das rechte und linke Auge stoßen in der Mitte des Kopfes zusammen. In einem späteren Stadium nimmt auch der seitliche Höcker kuglige Form an. Ich habe auf Schnitten durch das Auge festgestellt, daß Tracheen in die Augen einspringen. Es ist sicher anzunehmen, daß durch Einblasen von Luft die Formveränderung des Auges erzielt wird. Es werden dadurch die Facetten auseinandergetrieben und eine Vergrößerung des Auges erreicht. Die Imago ist also mit einem vollkommeneren Auge ausgestattet. Der dorsale Teil des Auges mit seinem hellen Pigment besitzt gute Sehschärfe und ein großes Gesichtsfeld.

Der histologische Aufbau eines Facettenglieds zeigt keine Besonderheiten. Es soll nur auf die Fig. 6 hingewiesen werden, die nach einem ungefärbten Schnitt gezeichnet ist. Es lassen sich hier die Nebepigmentzellen, die kranzförmig den Kegel umgeben, deutlich gegeneinander abgrenzen.

4. *Libellula flaveola*.

Geradezu auffallend ist die Ähnlichkeit dieses Auges mit dem von *Gomphus*. Ich habe die Abbildungen deshalb gegeben, um meiner Ansicht über die Hauptpigmentzellen eine weitere Stütze zu geben. Um den Kegel herum legen sich die Hauptpigmentzellen in derselben typischen Weise, wie es bei *Gomphus* beschrieben worden ist (Fig. 7). An diesem Auge ist schon vor mir von HESSE die Beobachtung gemacht worden, „daß die Hauptpigmentzellen bis unter die Cornea reichen und sich dort mit einer Verbreiterung zwischen diese und die Kegelzellen einschieben“ (HESSE, 1908, p. 27 Fußnote). Es ist aber an dieser Stelle keine Abbildung dieses Befunds gegeben. Die Kerne der Nebepigmentzelle liegen in 2 Schichten, und zwar ist um einen Kegel ein Kranz von Zellen konzentrisch angeordnet

(Fig. 7b). Eine doppelte Kontur um den Kegel ist auf dieser Figur deutlich sichtbar. Außerdem sind noch 3 weitere Schnitte abgebildet. Fig. 7a erinnert an die Fig. 3a. Sie zeigt, daß die Verbreiterung zwischen Kegel und Cornea zweiteilig ist. Die fadenförmigen Fortsätze der Nebenzellen umgeben diese Verbreiterung, nur ist die Größe und die Anordnung nicht so regelmäßig. Das Bild 7c zeigt uns die Hauptpigmentzellen mit ihren beiden großen Kernen im Schnitt. Man sieht, wie diese beiden Zellen die feine Spitze des Kegels, der sich auch hier als vierzellig erweist, umfassen. Die letzte Fig. 7d zeigt einen Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula. Hier ist dieselbe aus 5 Zellen aufgebaut, wie ich es auch für *Aeschna* festgestellt hatte.

Die Pigmentverteilung ist ähnlich wie bei *Gomphus*. Man kann den dorsalen Teil des Auges mit hellgelbem Pigment unterscheiden vom ventralen mit braunem bis schwarzem Pigment. Das meiste Pigment ist um die Kerne der Hauptpigmentzellen angehäuft. Das hellgelbe Pigment zeigt eine gewisse Übereinstimmung mit der Tapetumsubstanz, wie sie später von den Mantiden beschrieben wird. Untersucht man nämlich ungefärbte Schnitte im auffallenden Licht, so findet man, daß das Pigment das Licht bis zu einem gewissen Grad zurückwirft, ein Aufleuchten findet allerdings nicht statt.

5. *Agrion puella*.

Die nebenstehende Textfig. B zeigt uns die Anordnung der Facetten bei der Larve. Im Augenmittelfeld sind die Facetten am längsten. Die Zahlen an der Basalmembran geben die Winkel an, die von je 10 Facetten gebildet werden. Das Auge führt nur einerlei Pigment; eine Differenzierung wie bei *Gomphus* und *Libellula* ist nicht eingetreten.

Auch für dieses Auge gilt, daß sich die Hauptpigmentzellen bis unter die Cornea erstrecken. Fig. 8 ist nach einem Querschnitt durch das distale Ende des Kegels gezeichnet.

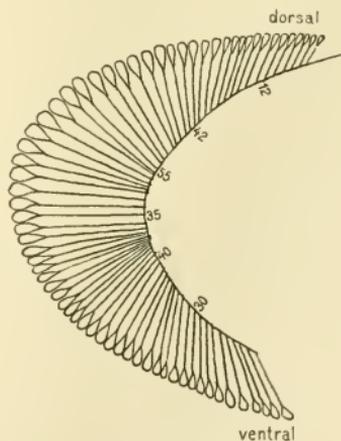


Fig. B.

6. *Anax formosus*.

Zum Schluß sei das Auge dieser großen Libelle beschrieben. Es hat verschiedene Eigentümlichkeiten. Die Cornea ist von auffallender Dicke und geschichtet (Fig. 9). Sie zeigt an ihrer Innenseite Einbuchtungen, in die Fortsätze der Pigmentzellen eindringen. Die Tracheen fallen durch ihre Größe auf. Es sind breite, sackartige Schläuche, die weit ins Auge hineinreichen. Das gewölbte Tracheenende ist von einer Pigmentkappe bedeckt.

Eine Vergleichung der Libellenaugen untereinander führt zu dem Ergebnis, daß ihr histologischer Bau in hohem Masse übereinstimmt. Nur in der Pigmentführung ergeben sich Unterschiede. Das Pigment der Larve ist durchgängig dunkelbraun bis tiefschwarz, während bei verschiedenen Imagines außerdem helles Pigment im dorsalen Abschnitt auftritt. Im allgemeinen haben schnell fliegende schwirrende Arten zweierlei Pigment. Die sicherfliegende *Aeschna* hat die größte Facettenzahl. Die verlängerten Facettenglieder, die am deutlichsten abbilden, sind nach oben gerichtet, die Libellen sehen also nach oben gut.

Im Zusammenhang sei noch einmal der Tracheen gedacht. Sie wurden zuerst von LEYDIG beobachtet. Die Tracheen glänzen an ihrer Oberfläche, was von einem optisch reflektierenden Stoff bewirkt wird. Für das Vorhandensein von Tracheen lassen sich verschiedene Gründe anführen:

1. Sie stehen im Dienste der optischen Isolierung der einzelnen Facettenglieder, sie unterstützen also das Pigment. Jeder Lichtstrahl, der in eine Trachee hineingelangt, ist darin gefangen.

2. Sie bedingen eine Vergrößerung des Auges und dessen Gesichtsfelds, ohne wesentliche Vergrößerung des Gewichts. Sie wirken bei der plötzlichen Volumzunahme des Auges beim Ausschlüpfen der Tiere mit.

3. Sie vermitteln den respiratorischen Gasaustausch. Da derselbe bei der Imago intensiver ist, hat dieselbe auch stärkere Tracheenäste als die Larve.

II. Phasmiden.

Die Phasmiden leben auf Sträuchern und Bäumen und nähren sich von Blättern, die sie nachts verzehren, während sie den Tag in träger Ruhe verbringen. Die Augen haben die Form eines Halb-

ellipsoids und springen zu beiden Seiten des Kopfes vor. Durch das Auge zieht sich horizontal eine Reflexlinie, wodurch der Eindruck einer Teilung des Auges entsteht. Das Auge ist im Vergleich zur Körpergröße verhältnismäßig klein, aber seine einzelnen Elemente sind noch genügend groß, so daß man übersichtliche Präparate erhält.

7. *Sipyloidea sipylus*.

Dieses Auge hat sich als ein dankbares Objekt bei der Untersuchung erwiesen. Es sind ein Längsschnitt durch zwei Facetten sowie 7 Querschnitte in verschiedenen Höhen abgebildet. Die Höhen sind auf dem Längsschnitt durch Pfeile mit den entsprechenden Buchstaben angegeben.

Die Fig. 10 zeigt uns, daß hier die Nebenzellen zu Tapetumzellen geworden sind. Die in schmutzig gelbem Ton wiedergegebene Schicht im Auge kann als Iristapetum bezeichnet werden. Die Reflexionskraft ist noch sehr gering, verglichen mit der Tapetumsubstanz der Mantiden. Die Retinula führt körniges, dunkelbraunes Pigment; am distalen Ende weichen die Retinulazellen becherförmig auseinander. In die so entstandene Höhlung senkt sich der hintere Teil des Kegels ein. Auf diese Weise umfassen die Retinulazellen die Kegelspitze. Durch Betrachtung der Querschnitte bekommen wir eine deutliche Vorstellung vom Aufbau eines Ommas. In der Fig. 10a erkennen wir die schon mehrmals beschriebene Figur des ersten Tangentialschnitts. Ein einziger Kranz von Nebenzellen (Tapetum) ist vorhanden. Ihre Kerne liegen alle auf derselben Höhe, wie der Schnitt 10b zeigt. Ein klein wenig tiefer liegt der Schnitt 10c; zwischen den Kegeln ist die Tapetumsubstanz verteilt. Bei starker Vergrößerung ist um die Kegel eine doppelte Kontur erkennbar, wie es für den zentralen Kegel eingezeichnet ist. Die Hauptpigmentzellen haben geringe Größe. Ihr Zelleib schmiegt sich dem Kegel an, es macht den Eindruck, als ob die Tapetumzellen, die eine starke Entwicklung erfahren, auf die Hauptpigmentzellen zusammendrückend wirken. Auch die Kerne der Hauptpigmentzellen sind nicht von der Größe wie bei andern Formen (Fig. 10b).

An diesem Auge läßt sich die Zahl der Retinulaelemente genau feststellen, so daß jeder Zweifel ausgeschlossen ist. Aus dem Längsschnitt ist ersichtlich, daß sich die Kerne nicht alle auf derselben Höhe finden. Auf dem Schnitt Fig. 10e sind 3 Kerne getroffen, das Rhabdom ist im distalen Teil siebenteilig. Ein klein wenig tiefer liegen 4 Kerne (Fig. 10f). In der Fig. 10e lagern sich die Zellen

rosettenartig um die Kegelspitze, auf dem tieferen Schnitt Fig. 10f ist bereits das Rhabdom getroffen. Untersucht man nun in der Serie die weiteren Querschnittsbilder, so findet man, daß sich immer an der gleichen Stelle eine schwächere 8. Zelle in den Verband der übrigen 7 Zellen einkeilt. Nach einigem Suchen entdeckt man ein klein wenig tiefer den Kern dieser 8. Zelle (Fig. 10g). Der Zelleib dieser 8. Zelle kann so zusammengedrängt sein, daß nur noch der Kern von ihrem Vorhandensein Zeugnis ablegt. Ein 8. Kern ist immer nachzuweisen, er ist auch auf dem Längsschnitt zu finden, wo er sich durch seine längliche Gestalt auszeichnet. Unter den Retinulazellen findet sich also eine rudimentäre Zelle, die immer an derselben Stelle im Verband der übrigen anzutreffen ist. Wir müssen also den Retinulazellen eine orientierte Lage zusprechen; es wird von dieser 8. Zelle im vergleichenden Teil ausführlich die Rede sein.

8. *Bacillus rossi*.

Bei dieser Form genügt eine kurze Beschreibung, sie zeigt die weitgehendste Übereinstimmung mit der eben beschriebenen javanischen Form.

Auf der Fig. 11 sehen wir zwei Facetten im Längsschnitt. Unter der geschichteten Cornea treffen wir wieder auf die dreieckigen Schaltstücke, die sich auf dem Querschnitt (Fig. 11a) als zweiteilig erweisen. Von der Pigmentführung ist zu sagen, daß sich in den Nebepigmentzellen ein zart graugrünes Pigment findet, das sich ähnlich verhält wie die Tapetumsubstanz der Mantiden. In den Retinulazellen ist braunes körniges Pigment vorhanden. Auffallend ist, daß Krystallkegel und Rhabdom etwa gleich lang sind. Die Kegelspitze steckt in einem Becher, der durch Auseinanderweichen der Retinulazellen zustande gekommen ist.

III. Mantiden.

Es standen mir zur Untersuchung *Mantis religiosa* sowie einige javanische Formen zur Verfügung. Da letztere die für *Mantis religiosa* eigentümlichen Besonderheiten in verstärktem Maße besitzen, soll mit ihrer Beschreibung begonnen werden.

Die Mantiden nähren sich ausschließlich von lebender Beute. Die recht ansehnlichen Augen sind zu beiden Seiten des herzförmigen Kopfes angebracht. Der Kopf ist wie bei den Schaben gewöhnlich senkrecht zur Körperachse gestellt. Er kann sich mittels des biegsamen Halses, welcher sich vom ersten Bruststück gut absetzt,

drehen, nach rechts und links wenden, höher und tiefer stellen, wodurch das Gesichtsfeld sich fortwährend ändern kann.

9. *Rhombadera laticollis*.

Die Figg. 12 und 13 sind Längsschnittbilder durch zwei Facetten im Augenmittelfelde. Fig. 12 ist nach einem depigmentierten, gefärbten Schnitt gezeichnet. Fig. 13 soll die Pigmentführung veranschaulichen. Im Augenmittelfeld sind die Kegel außerordentlich verlängert, direkt unter der Cornea liegen die sehr kleinen Kegelkerne (Fig. 12). An die fadenartig auslaufende Kegelspitze setzt sich das Rhabdom an. Bei einer solchen Kegelbeschaffenheit fällt dem schmalen, ungebrochen durchgehenden Achsenstrahl sicher die Hauptbedeutung zu. Die nur wenig schief zur Achse einfallenden Strahlen werden durch totale Reflexion an der Mantelfläche des Kegels bis an die Spitze fortgeleitet. Die Kegel stoßen an der Basis beinahe zusammen, es bleibt deshalb nur ein geringer Raum für das ausfüllende Gewebe übrig. Fig. 12a zeigt den Kegel umgeben von einem Zellenkranz, es sind dies Fortsätze der Nebenpigmentzellen. An diesem Auge konnte ich keine Fortsätze der Hauptpigmentzellen zur Cornea nachweisen, weil hier der ganze Raum zwischen den Kegeln von den Tapetumzellen eingenommen wird, die Hauptpigmentzellen sind so nahe an den Kegel gedrängt worden, daß ihre Grenze mit der Kegelgrenze zusammenfällt. Auch ihre Kerne, die dem Kegel rechts und links anliegen, sind klein geblieben. Um diese Kerne herum findet sich rotbraunes Pigment (Fig. 13).

An die Stelle des Pigments der Nebenpigmentzellen treten hier körnige Massen, die im durchgehenden Licht schmutzig gelb erscheinen. Ihre wahre Natur tritt sofort zutage, wenn man vollständig abblendet und bei auffallendem Licht beobachtet. Jetzt leuchten plötzlich diese Stellen hell auf und heben sich scharf von ihrer dunklen Umgebung ab. Wir haben also hier Tapetumsubstanz vor uns. Sie besteht aus einzelnen Krystalsplitterchen, die die auffallenden Lichtstrahlen reflektieren. Auf meinen verschiedenen Präparaten stimmt die Ausbreitung der Substanz nicht überein, ich glaube deshalb, daß sie keine fixierte Lage hat und daß vielleicht mit einer Änderung der Lichtintensität eine Lageveränderung Hand in Hand geht. Dieses Auge hat das bestentwickelte Iristapetum unter den von mir untersuchten Formen. Das Leuchten des Tapetums ist auf Präparaten, die mit Eosin gefärbt sind, erhalten. Die Tapetum-

kerne sind sehr klein und liegen zwischen den Kegeln oberhalb der Kerne der Hauptpigmentzellen. Die Tapetumzellen senden schmale Fortsätze zwischen die einzelnen Retinulae aus. Weiterhin ist noch zu bemerken, daß die in der Mitte des Auges liegenden Facettenglieder an der Basis der Retinulae in Tapetumsubstanz eingehüllt sind (Fig. 13).

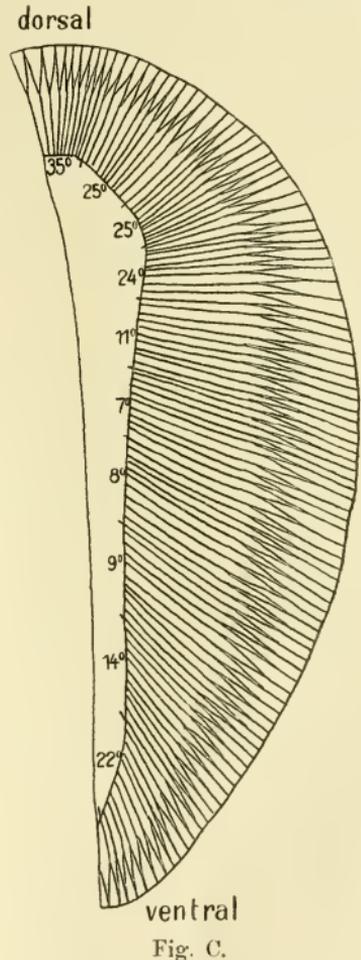
Über die Lage und Zahl der Retinulaelemente geben uns die drei Querschnitte 12b bis 12d Aufschluß. Es liegen 7 Retinulakerne im distalen Teil auf gleicher Höhe; sie sind im Längsschnitt mit *szk.* 1—7 bezeichnet. Auffallend ist, wie der Querschnitt 12b zeigt, daß von den 7 Retinulazellen eine viel kleiner ist und gar nicht die Peripherie der Rosette erreicht. Sie erscheint immer an derselben orientierten Stelle. Sieht man nun die folgenden Querschnitte durch, so trifft man ein klein wenig tiefer eine achtteilige Retinula an. Zwischen der ersten und siebten Sehzelle erscheint eine achte, die noch kleiner als die 7. ist. Die Lage ihres Kernes zeigt uns der Längsschnitt (*szk.* 8 Fig. 12). Auf Querschnitten, nahe der Basalmembran, kann man nur noch 6 Sehzellen erkennen, die zwei kleineren sind nicht mehr vorhanden; sie sind somit viel kürzer als die 6 normal ausgebildeten Zellen. Hinter der Basalmembran verläuft noch eine zweite Membran, wie es Textfig. C zeigt. Zwischen diesen beiden Membranen ist bei allen Mantiden dichtes Pigment eingelagert.

Aus der Tatsache, daß 2 Sehzellen rudimentär geworden sind, darf man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß auch die beiden entsprechenden Nervenfasern im Schwinden begriffen sind. Man findet in der Tat auf Querschnitten in der Höhe der Basalmembran (Fig. 12d) 6 starke Nervenfasern neben 2 bedeutend schwächeren. Es ist mir nicht gelungen, auf allen Querschnitten die 8. Nervenfaser aufzufinden, aber stets die 7. Bei diesem Auge sendet also die 8. Zelle nicht mehr regelmäßig eine Nervenfaser aus. Während wir bei andern Augen nur eine einzige rudimentär werdende Sehzelle finden, sind hier 2 vorhanden. Es liegt demnach eine Tendenz zur Verringerung der Sehzellen vor. Ein sicherer Grund für diese Tendenz läßt sich nicht angeben.

Die Ausbildung der Facetten in den verschiedenen Augenbezirken zeigt eine weitgehende Differenzierung. Diese erinnert an die ungleichmäßige Ausbildung des Libellenauges. Wie die Libellen sind die Mantiden an Lebensbedingungen gebunden, die ein rasches und

sicheres Erkennen von Bewegungen zur Voraussetzung haben. Die vorgeschrittene Differenzierung soll die Textfig. C veranschaulichen.

Zwecks Feststellung der Facettendivergenz zeichnet man nach einem Längsschnitt, der in dorsoventraler Richtung durch das Auge gelegt ist und der möglichst viele Ommatidien vollständig längs getroffen hat, die Krystallkegel und die Rhabdome ein. Bei nicht vollständig längs getroffenen Facetten läßt sich der Kegel zeichnen und daraus die Richtung des Facettengliedes gewinnen. Man verlängert hierauf das 1., 11., 21. Facettenglied und erhält nun durch Messung die Winkel, die von je 10 aufeinanderfolgenden Facettengliedern gebildet werden. Die geringsten Divergenzwinkel, die 7° und 8° betragen, finden sich im Augenmittelfeld. Die Divergenz steigt im ventralen Abschnitt bis auf 22° , im dorsalen Abschnitt bis auf 35° . Die dorsalen Facetten, die am stärksten divergieren, besitzen die kürzesten Kegel; dagegen besitzen die Facetten des Augenmittelfelds, die fast parallel gestellt sind, stark verlängerte Kegel. Das Verhältnis zwischen der Länge des Kegels und des Rhabdoms wechselt in den verschiedenen Augenbezirken.



10. *Hierodula hybrida*.

Es ist überflüssig, von dieser Form besondere Abbildungen zu geben. Die Bilder gleichen beinahe zum Verwechseln denen von *Rhombalera*. Der Kegel hat dieselbe zugespitzte Gestalt. Man kann auf einem ungefärbten Schnitt dreierlei Pigmentsorten unterscheiden: 1. die Tapetumsubstanz, 2. rotbraunes Pigment in den Hauptpigmentzellen, 3. dunkelbraunes Pigment in der Retinula und hinter der

Basalmembran. Das Tapetum besitzt eine ähnlich starke Reflexionskraft wie bei *Rhombodera*, es läßt sich in auffallendem Licht sehr scharf gegen die Umgebung abgrenzen. Von den Sehzellen sind nur 6 normal ausgebildet.

In der Ausbildung der Ommatidien besteht ein Unterschied in den verschiedenen Bezirken. Die Facettenglieder der mittleren Region sind länger als diejenigen am dorsalen und ventralen Rande.

11. *Mantis religiosa*.

Über dieses Auge hat schon HESSE (1908, p. 35) Mitteilungen veröffentlicht. Ich will mich auf die Beschreibung eines Ommas beschränken. Früher schon hat PATTEN (1886, p. 646) das *Mantis*-Auge beschrieben.

Die Cornea ist aus verschiedenen Schichten aufgebaut. Ihre Dicke wechselt zwischen 33 und 53 μ . Im dorsalen Teil ist sie am schwächsten, im ventralen am stärksten ausgebildet. PATTEN hat unter der Cornea liegende Corneazellen beschrieben. Ich vermute, daß er die dreieckigen Zellfortsätze, die zwischen Cornea und Kegel liegen, als Corneazellen angesehen hat. Dies sind Teile der Hauptpigmentzellen (Fig. 14a); die Beweisführung braucht nicht wiederholt zu werden. Zwischen den Kegeln findet sich wieder ein Iristapetum, welches im durchgehenden Licht schwach grünlich aussieht. Die Reflexionskraft ist schwächer als bei den javanischen Formen. Die Kerne der Nebenpigmentzellen liegen in einem Kranz um den Kegel herum, in diese ist Tapetumsubstanz eingelagert. Zwischen die Retinulae hinein setzt sich das Tapetum eine Strecke weit in sehr schmalen Streifen fort. Die äußerst dünne Spitze des Kegels wird von den beiden Hauptpigmentzellen umschlossen. Dieselben führen wie die Sehzellen schwarzbraunes Pigment. Ihre Kerne, die wie die Zellen bei dieser Form eine ansehnliche Größe haben, sind auf ungefärbten Schnitten als helle Aussparungen zu erkennen. Um die Kerne herum sind beide Zellen am breitesten und führen am meisten Pigment. Fig. 14b zeigt diese Stelle im Querschnitt. Nach der Cornea hin werden die Zellen schmaler, und auch die Pigmentführung nimmt ab.

Die Retinula zeigt auf Querschnitten an ihrem distalen Ende einen Aufbau aus 7 Zellen. 6 der dazu gehörigen Kerne liegen ziemlich in gleicher Höhe, der 7. liegt ein wenig tiefer. Der Zellleib, der zu diesem Kern gehört, nimmt auf den weiteren Schnitten der Serie immer mehr an Größe ab. Noch etwas tiefer schiebt sich

eine 8., rudimentäre Zelle in den Verband der anderen (Fig. 14c). Die beiden rudimentär werdenden Zellen sind hier anders orientiert als bei *Rhombadera*; sie liegen nicht nebeneinander, sondern sind durch eine normal ausgebildete Sehzelle voneinander getrennt. Der 8. Kern ist sehr klein; die platt gedrückte 8. Zelle konnte ich nur auf wenigen Querschnitten mit Sicherheit erkennen. Auf Querschnitten, die nahe der Basalmembran liegen, kann man nur noch 6 Zellen zählen, die sich um das Rhabdom herum gruppieren. Die 7. und 8. Sehzelle sind also kürzer als die übrigen. Die Retinula führt braunes Pigment; am dichtesten liegt es am distalen Ende, wo die Kerne liegen und die Retinula am breitesten ist. Es liegt in Gestalt einer kleinen Rosette um das Rhabdom.

Zum Schluß soll eine Würdigung der Mantidenaugen nach ihrer biologischen Bedeutung erfolgen. Die Tiere lauern im Hinterhalt auf Beute, regungslos harrend, bis die das Gesichtsfeld absuchenden Augen ein Beutetier entdeckt haben, das nun mit den Blicken verfolgt wird. Im richtig gewählten Zeitpunkt werden die zu Fangorganen umgestalteten Vorderbeine ausgestreckt und das Opfer damit festgeklemmt. Die randständigen Ommatidien dienen zur Wahrnehmung der herannahenden Beutetiere, auf die dann die Ommatidien des Augenmittelfeldes gerichtet werden. Das Augenmittelfeld mit seinen verlängerten Facettengliedern lokalisiert die Beute präzise, was für ein sicheres Zuschlagen unbedingt notwendig ist.

Bei der Beurteilung der Leistungsfähigkeit des Gesichtssinns von *Mantis* ist noch in Betracht zu ziehen, daß sie unter den Orthopteren die am besten ausgebildeten Ocellen hat.

B. Vergleichender Teil.

IV. Die Hauptpigmentzellen.

Zur Gewinnung eines einheitlichen Gesichtspunkts für die Beurteilung der Ausbildung der Hauptpigment- und Corneazellen wollen wir uns die Verhältnisse bei Apterygoten, bei hemimetabolen und bei holometabolen Insecten und bei den Krebsen vergegenwärtigen.

Die niedersten Insecten, die Apterygoten, zeichnen sich durch den Besitz besonderer corneagener Zellen aus, die sich stets in der Zweizahl für jedes Omma finden. Mit dieser Tatsache hat uns

HESSE bekannt gemacht, den ich im folgenden für mich sprechen lassen kann. Bei *Lepisma saccharinum* finden „wir seitlich von den Krystallzellen, ebenfalls der inneren Linsenoberfläche dicht anliegend, zwei andere Zellen mit großen, mehr oval gestreckten, einander entgegengesetzt liegenden Kernen. Sie schieben sich nur ganz wenig zwischen Linse und Krystallzellen ein: die Vergleichung mit Poduren und *Machilis* nöthigt uns, sie als Corneazellen anzusehen, die wir eigentlich zwischen Cornealinse und Krystallzellen erwarten sollten. Hier haben sich also Corneazellen und Krystallzellen in die Absonderung der Cornealinse getheilt“ (p. 411).

Ziemlich ähnlich ist das Verhalten der Corneazellen bei *Machilis*, wo sie sich proximal von der Linse befinden. „Sie sind von etwa bohnenförmiger Gestalt und kehren sich die konkave Kante zu. Sie grenzen in der Mitte nicht immer genau an einander; es bleibt daher dort eine geringe Strecke, auf welcher die unter ihnen liegenden Krystallkegelzellen direkt an die Linse grenzen.“ Sowohl bei *Lepisma* als bei *Machilis* kommen keine Hauptpigmentzellen vor, auch die seitlich des Krystallkegels liegenden Zellen bei *Lepisma* sind nicht pigmentführend.

Wenden wir uns nun den hemimetabolen Insecten zu. Durch die Untersuchungen der Ephemeridenaugen von ZIMMER (1897) ist mit Sicherheit im Frontauge von *Cloeon* das Vorkommen von zwei Corneazellen festgestellt, welcher Befund auch von HESSE bestätigt worden ist. Im Folgenden soll das Verhalten der Hauptpigmentzellen bei den Libellen nach meinen eigenen Untersuchungen zusammengestellt werden. Bei einer ganz jungen *Aeschna*-Larve finden wir, daß sich zu beiden Seiten des Krystallkegels zwei Zellen anlegen, die bis zur halben Länge des Krystallkegels herunterreichen. Sie haben dort ihre größte Breitenanschwellung, in welcher der Kern sitzt, und stehen durch Fortsätze in Verbindung mit den dreieckigen Schaltstücken, die sich zwischen den Krystallkegel und die Cornea einschieben. Daß diese Verbindung existiert, glaube ich auch für verschiedene andere Formen überzeugend gezeigt zu haben. In die beiden Zellen ist um den Kern herum Pigment eingelagert. Im Verlauf ihres Wachstums machen nun die Libellenlarven verschiedene Häutungen durch, die Cuticula wird mehreremal als zusammenhängende Haut abgeworfen. Diesen Prozeß macht natürlich die über dem Auge liegende Cornea mit, die bei dieser Gelegenheit daher auch neu gebildet werden muß. Da wir nun mit Recht annehmen dürfen, daß die Neubildung der Cuticula von den direkt anstoßenden

Gewebspartien geleistet wird, so würde die Cornea von den Fortsätzen der Hauptpigmentzellen, die den Kegel haubenartig bedecken, ausgeschieden. Diese beiden Zellen haben also jetzt zwei Funktionen, sie erneuern die Cornea und stehen gleichzeitig im Dienste der Lichtisolierung. Die Corneazellen sind also nicht nutzlos geworden, sondern haben eine andere für den Organismus wichtige Funktion übernommen. Die Häutungen erfolgen bei älteren Larven nur in sehr langen Zwischenräumen, die beiden Zellen werden also nur wenig zur Cornearneuerung in Anspruch genommen, dafür können sie um so vollständiger die zweite Aufgabe übernehmen. Sie wachsen bei älteren Larven immer mehr gegen die Spitze des Krystallkegels aus und umgeben dieselbe mit einem wirksamen Pigmentschutz. Sobald das Tier den Imagozustand erreicht hat, hören die Häutungen auf, und die Cornearneuerung fällt vollständig weg. Auf Schnitten durch das Imagoauge finden wir, daß die Kerne der Hauptpigmentzellen bis an die Spitze des Kegels herunter gewandert sind. So haben wir also schrittweise verfolgt, wie die Umwandlung der beiden Zellen vor sich geht. Sie sind in frühester Jugend corneabildend und erhalten dann durch Einlagerung von Pigment eine Funktionsvermehrung.

Für die Libellen ist also bewiesen, daß Corneazellen und Hauptpigmentzellen entwicklungsgeschichtlich genau dieselben Zellen sind; sie liegen ursprünglich distal und seitlich von den Kegelzellen und nehmen erst sekundär bei der Imago ihre Lage an der Spitze des Kegels ein. Diese Tatsache ist von großem Gewicht für die Annahme von HESSE, daß bei den Insecten Corneazellen und Hauptpigmentzellen homolog sind.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf die Verhältnisse, wie sie sich bei Phasmiden und Mantiden finden, einzugehen. Auch hier haben die Corneazellen eine Formveränderung erfahren, die bei den Libellen beschrieben worden ist. Wir finden ebenfalls zwischen Kegel und Cornea Zellfortsätze der Hauptpigmentzellen.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß zwischen der Ausbildung der Hauptpigmentzellen und dem Vorkommen von Häutungen ein Zusammenhang besteht. Bei den von mir untersuchten hemimetabolen Insecten sind die Hauptpigmentzellen mit Fortsätzen, die zur Cornea hinauflaufen, ausgestattet. So haben diese Zellen ihre eigene Geschichte aufgeschrieben; ihre Form bei der Imago läßt uns ihre Tätigkeit im Larvenleben erraten. Wir werden diese Zellfortsätze, mehr oder minder deutlich ausgeprägt, bei allen hemimetabolen

Insecten erwarten dürfen, denn alle hierher gehörigen Formen häuten sich im Jugendstadium und müssen für die Erneuerung ihrer Cornea Sorge tragen. Wie weit die Verlagerung der Corneazellen nach rückwärts erfolgt, hängt ab von dem Bedürfnis nach Lichtisolation und ist vielleicht auch eine Folge des engeren Zusammenrückens der Facetten. Bei den Ephemeriden z. B. hat sich ihre ursprüngliche Lage erhalten. Hier dauert der Larvenzustand etwa 2—3 Jahre, während welcher Zeit mehrere Häutungen vorkommen. In großem Mißverhältnis dazu besteht der Imagozustand nur kurze Zeit, während dessen die Augen nur im Dienste des Aufsuchens des Geschlechtsgenossen stehen, da wegen der verkümmerten Mundteile keine Nahrung aufgenommen werden kann.

Zur Vollständigkeit soll auch auf die Augen der holometabolen Insecten Bezug genommen werden. Als Beispiel diene das Auge der Schmetterlinge, worüber wir durch eine Arbeit von JOHANSEN unterrichtet sind, worin er die Entwicklung der beiden in Betracht kommenden Zellen bei *Vanessa urticae* schildert. Diese haben beim Schmetterling die Lage von Hauptpigmentzellen, der ausgebildete Schmetterling braucht keine Corneazellen. Aber die Kerne dieser beiden Zellen liegen in früheren Stadien der Entwicklung in der distalen Region des Auges, und die dazu gehörigen Zellen beteiligen sich an der Ausscheidung der die Augen überziehenden Puppenhülle. „Anstatt nun auch weiter in ihrer Lage an der Oberfläche der Augen zu verharren, treten in deutliche Beziehung zur Oberfläche des Auges Zellen, deren Kerne der mittlern Kernzone angehören, die aber im Laufe der Entwicklung vollständig in die distale Zone übergehen, während andererseits die primär in der distalen Zone befindlichen Kerne hinunterrücken“ (p. 451). „Diese Zellen werden zu den Hauptpigmentzellen“ (p. 453). Hier haben also Zellen, die an der Ausscheidung der Puppenhülle mitgewirkt haben, bei der Imago eine andere physiologische Aufgabe übernommen. Sie unterstützen die Lichtisolierung, was für Tiere, die im grellen Sonnenlicht fliegen, sehr wichtig ist.

Wenn wir uns nun den Krebsen zuwenden, so müssen wir bei denselben, da sie ihren Panzer regelmäßig, in den jüngsten Stadien jährlich mehrere Male, später jährlich einmal abwerfen, Corneazellen vermuten. Diese Vermutung findet sich in Wirklichkeit bestätigt; zeitlebens besitzen die Krebse typische Corneazellen.

So läßt sich aus den geführten Betrachtungen folgender biologischer Gesichtspunkt gewinnen:

1. Die niedrigst stehenden Insecten (*Machilis*) haben Corneagenzellen und keine Hauptpigmentzellen.

2. Bei Tieren, die das ganze Leben hindurch regelmäßig Häutungen unterworfen sind (Krebse), sind Corneagenzellen vorhanden.

3. Bei hemimetabolen Insecten, die sich im Larvenleben häuten, ist die Umwandlung der Corneagenzellen zu Hauptpigmentzellen mehr oder minder vollständig vollzogen.

4. Bei holometabolen Insecten, die im Larvenzustand noch kein Facettenauge besitzen, lassen sich auch Fortsätze der Hauptpigmentzellen nachweisen. Doch wird hier meistens auf die Entwicklungsgeschichte zurückgegangen werden müssen.

Es wird fernerer Untersuchungen vorbehalten bleiben müssen, ob diese Schlüsse allgemeine Geltung haben. Der obige Gedankengang macht uns auch verständlich, warum in einem Auge entweder nur zwei Corneagen- oder nur zwei Hauptpigmentzellen vorkommen, aber nie beide Arten nebeneinander.

Zum Schluß dieses Abschnitts möchte ich noch einen Befund aus KIRCHHOFFER (1908) anführen, der sich für das Vorhergehende verwerten läßt. Er schreibt auf p. 246: „Bei *Scarabaeus variculosus* umschließen die Hauptpigmentzellen, welche sich distal an die Cornea ansetzen, den Krystallkegel vollständig und lassen nur an seinem proximalen Ende einen, dem Durchtritt des Lichts dienenden Spalt frei.“ Damit ist für einen Käfer festgestellt, daß die Hauptpigmentzellen mit Fortsätzen bis unter die Cornea heraufreichen.

Ferner glaube ich berechtigt zu sein, eine Deutung für einen dem Autor unerklärlichen Befund zu geben. Bei Schilderung des Auges von *Elater sanguineus* steht auf p. 266: „Die SEMPER'schen Kerne sind von einem hellen Hof umgeben, der mit einer lichtbrechenden Substanz (x) erfüllt ist. Durch zarte Linien wird sie in zwei Hälften geteilt, was aus tiefer gelegenen Querschnitten noch deutlicher zum Ausdruck kommt. Auf diesem Schnitte sind die SEMPER'schen Zellen, infolge ihres stark granulierten Plasmas nicht getrennt zu erkennen. Auf dem Medianschnitt sieht man, daß diese Zellen mit lichtbrechendem Inhalt die SEMPER'schen Zellen zwischen Corneafortsatz und Retinula einhüllen. Ich konnte in ihnen keine Kerne finden, und vermag auch keine Erklärung für ihre Funktion zu geben. Sie werden von den Nebenpigmentzellen, deren Kerne zwischen den Corneafortsätzen liegen, röhrenförmig umgeben. Die Kerne der Hauptpigmentzellen liegen zu Seiten der Spitze des

Corneafortsatzes und unterscheiden sich von den langen Kernen der Nebenzellen durch ihre rundliche Gestalt.“

Durch diese Beschreibung und bei Betrachtung der zwei dazu gehörigen Querschnittsbilder werde ich lebhaft an meine Querschnitte durch die Augen der Libellen erinnert. Dort gehört der zweitheilige Hof, der sich um die Kerne herumlegt, zu den Hauptzellen. Die überaus große Ähnlichkeit der Verhältnisse bei *Elatery* legt es nahe, diesen zweitheiligen Hof als Fortsätze der Hauptzellen zu deuten.

V. Pigment und Tapetum.

Die Einlagerung von Pigment ist physiologisch außerordentlich wichtig. Es lassen sich in jedem Facettenglied zwei Arten unterscheiden:

1. das Irispigment, das in die Hauptzellen und in die Nebenzellen eingelagert ist. Diese beiden Zellarten sind morphologisch immer unterscheidbar, schon durch die Größe und Ausbildung ihrer Kerne,

2. das Retinapigment in den Zellen der Retinula.

Dem Irispigment liegt vor allem die Aufgabe ob, die Lichtstrahlen, die aus dem Krystallkegel herausgebrochen werden, aufzufangen und für die Nachbarfacetten unschädlich zu machen. Namentlich das Pigment in den sehr zahlreich vorkommenden Nebenzellen ist dafür eingerichtet. Durch das Retinapigment wird der recipierende Abschnitt zu einer pigmentierten Röhre; das Rhabdom ist gegenüber seiner Umgebung von Strahlen, die bei der Entstehung der Bildpunkte stören könnten, abgeschlossen.

Sehr häufig findet man auch hinter der Basalmembran kleinere oder größere Mengen von Pigment eingelagert. Dies wird wohl den Zweck haben, daß solchen Strahlen, die durch die Körpercuticula, welche etwas lichtdurchlässig ist, hindurchdringen und durch die Gewebe bis zur Basalmembran gelangen, der weitere Weg in die recipierenden Abschnitte des Auges versperrt wird. Solche Strahlen würden sich, wenn sie recipiert würden, sehr störend bemerkbar machen.

Es ist unmöglich, eine bestimmte Regel für das Vorkommen von Pigment anzugeben. Das dunkle Pigment ist überall außerordentlich widerstandsfähig gegen Lösungsmittel, während sich helles, namentlich gelbes Pigment überaus rasch löst.

Bei einigen von mir untersuchten Formen habe ich in den

Nebenpigmentzellen kein Pigment, sondern Tapetumsubstanz gefunden. Das Vorkommen einer solchen Substanz im Facettenauge von hemimetabolen Insecten ist meines Wissens noch nirgends beschrieben worden. Im Auge von *Bacillus* finden wir eine Substanz, die lebhaft an ein Tapetum erinnert, bei *Mantis religiosa* ein deutliches Tapetum, und bei den javanischen Mantiden sind außerordentlich stark reflektierende Stoffe eingelagert. Bei den Wirbeltieren bezeichnet man als Tapetum die gefäßlose, spiegelnde Schicht der Chorioidea, die der inneren Augenwand einen meist farbigen Metallschimmer verleiht und die das Augenleuchten bewirkt. Nachdem man später auch bei niederen Tieren leuchtende Augen gefunden hatte, wurde der Begriff von den Augen der Wirbeltieren herübergenommen. Bei niederen Tieren entsteht das Leuchten der Augen auf andere Weise; Tapetum ist also kein morphologischer, sondern ein physiologischer Begriff. Ein Iristapetum wurde zum erstenmal von LEYDIG beobachtet und zwar am Flußkrebse. Er hat das Tapetum als „weißes Pigment“ bezeichnet. Der Name Iristapetum ist von GRENACHER vorgeschlagen worden, der ein solches bei verschiedenen Krebsen beobachtete. EXNER beschreibt diese reflektierenden körnigen Massen folgendermaßen:

„Im durchfallenden Lichte unter dem Mikroskop betrachtet, erscheinen sie fast so schwarz wie das Irispigment, und scheinen zu diesem zu gehören. Blendet man aber das durchfallende Licht ab, dann erkennt man, daß man es mit einer opaken, stark reflektierenden Masse zu tun hat.“

Dieses Verhalten bei auffallendem Licht stimmt vollständig überein mit meinen Befunden bei Mantiden, für welche somit der Besitz eines Iristapetums nachgewiesen ist, nur daß in diesem Auge das vorherrschende Pigment braun und nicht schwarz ist. In den Mantidenaugen verschwindet die Tapetumsubstanz ganz oder teilweise nach längerer Behandlung der Schnitte mit Iodkalium, in Alkohol und Xylol ist dieselbe unlöslich, bei *Rhombadera* ist dieselbe auch auf den mit Eosin gefärbten Schnitten erhalten geblieben.

Eine schwierige Frage ist die nach der Bedeutung und Funktion der Tapetumsubstanz. Da es in die sonst pigmentführenden Nebenpigmentzellen eingelagert ist, wird man annehmen dürfen, daß es in erster Linie auch lichtisolierend wirkt. Doch geschieht die Isolierung auf einem ganz anderen Wege: das Pigment resorbiert die Lichtstrahlen, während die Krystalle des Tapetums dieselben reflektieren. Das Tapetum befördert also die schieß in das Auge

fallenden Strahlen wieder unschädlich hinaus. Es können sich also Pigment und Tapetumsubstanz gegenseitig vertreten; in genügender Dichte gewährt diese Substanz Lichtschutz. So würde also für die Facettenaugen der Mantiden auch die Korrelation zwischen Pigment und Tapetum vorhanden sein, wie sie von LINK für die Stirn- und Augen der Mantiden und Acridier festgestellt worden ist.

VI. Bau der Retinula.

Die achte Retinulazelle.

Die Lichtreception findet in der Retinula statt, welche aus einer Anzahl der Länge nach aneinander liegenden Zellen besteht. Diese Sehzellen sind primäre Sinneszellen. Jede Sehzelle scheidet an ihrem zentralen Teil ein Rhabdomer aus.

Bei *Lepisma* finden wir zwei Lagen von Retinulazellen, eine mehr distale und eine mehr proximale. Wir dürfen wohl annehmen, daß eine Zweischichtigkeit der Retinula das Ursprünglichste ist. Ueber den feineren histologischen Bau der Rhabdomere hat HESSE sich auf viele Arten erstreckende Untersuchungen angestellt. Nach ihm sind die recipierenden Endorgane der Sehzellen stets nach demselben Plan gebaut: „Es sind Stiftchensäume, deren einzelne Stiftchen das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bilden, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Centralorgan (Ganglion opticum oder Gehirn) geht. So wäre also jedes Stiftchen durch eine kontinuierliche Leitung mit einer centralen Zelle verbunden. Die Stiftchensäume selbst sind in verschiedener Weise modificirt. In vollkommenster Ausbildung zeigt jedes Stiftchen an seiner Basis eine rundliche oder längliche Verdickung, ein Knöpfchen, an welches sich dann die Fibrille anschließt; zwischen der Lage der Knöpfchen und dem granulirten Zellplasma liegt eine helle Zone, die Schaltzone, in der die Fibrillen am deutlichsten zu Tage treten, während sie zwischen den Granulationen des Zellplasmas oft ganz verschwinden“ (p. 462). Für das Studium dieser Verhältnisse sind die von mir untersuchten Formen nicht besonders günstig. Die Streifung der Rhabdomere habe ich sicher gesehen auf Querschnitten durch das Auge der *Aeschna*-Larve. Ebenso konnte die Streifung bei *Sipylloidea* deutlich wahrgenommen und die Fibrillen bis zur proximalen Umbiegungsstelle verfolgt werden. Die Libellen

zeichnen sich durch eine große Konzentration der recipierenden Elemente aus; die Verschmelzung der Rhabdomere ist soweit fortgeschritten, daß sie den Eindruck einer anscheinend einheitlichen Bildung machen.

Ueber die Anzahl der in einem Facettenglied vorkommenden Retinulazellen haben sich seit GRENACHER die Ansichten geändert. Derselbe schreibt: „daß die typische Zahl 7 als Ausgangspunkt angesehen werden muß.“ Es war GRENACHER auch schon bekannt, daß bei Hymenopteren und Cicaden 8 Retinulazellen vorkommen, und er erklärt dies durch eine Vermehrung der Elemente auf 8. Dieser Erklärungsversuch ist heute nicht mehr aufrecht zu erhalten. Das Vorkommen von 8 Retinulazellen ist neuerdings auch für andere Insectenordnungen festgestellt worden. Die Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer von KIRCHHOFFER haben ergeben: „die Retinula besteht aus 8 Sehzellen, von den dazu gehörigen Kernen liegen 7 im distalen Teil der Retinula, während die 8. in die Tiefe gesunken ist.“ Ferner hat DIETRICH für die Dipteren eine rudimentäre 8. Sehzelle nachgewiesen, von der mindestens immer der Kern vorhanden war.

Durch meine Untersuchungen wird die ursprüngliche Achtzahl für weitere Formen festgestellt. Einen 8. Kern konnte ich nachweisen bei der *Aeschna*-Larve, ebenso bei den Mantiden. Bei *Sipphloidea* fand ich eine deutlich 8. Retinulazelle und einen dazu gehörigen Kern; das Querschnittsbild erinnert sehr lebhaft an die Verhältnisse bei den Hymenopteren, bei welchen sich ebenfalls 8 Retinulazellen um das Rhabdom herum gruppieren.

Es ist in der Arbeit von DIETRICH versucht worden, eine Erklärung für die Reduktion der Retinulazellen von 8 auf 7 zu geben, deren Gedankengang ich wiedergeben will. Er geht zunächst von der von HESSE (1908) ausgesprochenen Annahme aus: „daß die Sehzellen nicht alle die gleiche spezifische Energie besitzen, sondern auf Licht von verschiedener Wellenlänge abgestimmt sind“. Weiterhin benutzt er seinen eigenen Befund: „die rudimentär gewordene 8. Zelle ist innerhalb der gesamten Dipterenreihe immer dieselbe. Morphologisch erweist sich also jede Retinulazelle nach ihrer Orientierung wie in bezug auf den ihr entsprechenden Nerv als ein Individuum. Der Schluß liegt nahe, daß sie es auch physiologisch ist. Es gerät also ein spezifisch wirkendes Individuum in Verlust“.

Ferner postuliert er, „daß Organismen, die unter denselben Lichtverhältnissen leben wie wir, das Licht auch in ungefähr den-

selben Grenzen der Wellenlänge wahrnehmen und innerhalb dieses Spektrums auch annähernd dieselbe Zahl differenter Lichtfarben unterscheiden. Diese Erwägungen mögen es rechtfertigen, die weitverbreitete Siebenzahl der Rhabdomere dahin zu deuten, daß jedes Rhabdomer eine besondere Lichtart, ein Ommatidium alle 7 Farben wahrnimmt. Es mag in diesen Fällen der Besitz einer 8. Sehzelle ohne positiven Nutzen gewesen sein, sich auf die Wahrnehmung einer noch weiteren Lichtqualität zu spezialisieren, als die Zahl der funktionierenden Rhabdomere angibt. Daß aber unter den Arthropoden, die eine gleichmäßige Ausbildung der 8 Sehzellen aufweisen, die Schmetterlinge und Bienen sich befinden, bei denen das Farbenunterscheidungsvermögen ausschlaggebend für die Existenz des Tieres werden kann, dürfte vielleicht kein Zufall sein.“ Weiter unten faßt er zusammen: „Es gerät also nicht ein Photorezeptor in Verlust, sondern nur dies eine spezifisch wirkende Individuum.“

Dieser Erklärungsversuch ist zunächst sehr überzeugend, aber bei näherer Prüfung der Voraussetzungen, auf welchen er beruht, stellen sich Zweifel ein. Ich kann zunächst bestätigen, daß die rudimentär werdende 8. Zelle nach ihrer Orientierung in bezug auf die anderen Zellen immer genau dieselbe ist. Man empfindet dies als sehr angenehm beim Durchsuchen der Querschnittserien nach dieser Zelle oder nach ihrem Kern, es bedeutet dies eine große Erleichterung für die Untersuchung. Ich möchte aber nicht aussprechen, daß wir deshalb berechtigt sind, auf eine spezifische Natur dieser Zelle den verschiedenen Lichtsorten gegenüber zu schließen. Vielleicht läßt sich die Tatsache der Orientierung der verschwindenden 8. Zelle auch bloß aus Gründen der Kongruenz und Symmetrie erklären. Aber auch die damit in Zusammenhang stehende Folgerung, daß die Insecten genau wie die Menschen 7 Lichtsorten wahrnehmen können, hat für mich nur den Charakter einer gewagten Hypothese. Und selbst wenn man der Hypothese zustimmen würde, so ließen sich jetzt schon Ausnahmen anführen. Es ist nämlich durch einwandfreie exakte Versuche festgestellt worden, daß die Ameisen auf ultraviolettes Licht, für welches die Menschen keine Empfindung haben, sehr lebhaft reagieren. Wenn man sie nämlich mit ultraviolettem Licht bestrahlt, so tragen sie ihre Puppen rasch aus diesem Bereich weg. Ebenfalls die Daphniden haben ein anderes Empfindungsvermögen am kurzwelligen Ende des Spektrums als andere Organismen. Mit dieser Theorie von der spezifischen Farbenabstimmung jeder Retinula ließe sich auch schwer

die Tatsache der Zweischichtigkeit der Retinula in Einklang bringen. Wie sollen z. B. die Libellen von einem entfernten Gegenstand, dessen Bild im distalen Teil der Retinula entsteht, alle Farben wahrnehmen, wenn nur 5 Retinulazellen zur Reception wie bei *Aeschna* vorhanden sind? Wie sollte man sich ferner erklären, daß bei den von mir untersuchten javanischen Mantiden neben der 8. auch die 7. Sehzelle rudimentär wird? Wir wären gezwungen anzunehmen, daß diese Tiere nur 6 Lichtsorten wahrnehmen. Überdies muß hier gesagt werden, daß die 7 Regenbogenfarben keine scharf abgegrenzten Qualitäten sind; man könnte auch mehr Farben unterscheiden. Man stößt hier auf große Schwierigkeit, wenn man die DIETRICH'schen Voraussetzungen annimmt. Auf dem Wege theoretischer Spekulation wird eine befriedigende Lösung der Frage der Farbenwahrnehmung durch Insecten kaum zu erwarten sein. Hier können uns nur Versuche mit lebenden Tieren die richtige Aufklärung verschaffen. Freilich ist es sehr schwer, solche Versuche so anzustellen, daß sich keine Fehler bei der Ausführung derselben einschleichen.

Da der Nachweis von ursprünglich 8 Retinulazellen für die oben angeführten Ordnungen geglückt ist, werden wir wohl nicht fehlgehen in der Annahme, daß die ursprüngliche Lage der Retinula auch bei den übrigen Insectenordnungen aus 8 Sehzellen bestanden habe. Die Anwesenheit von 8 Retinulazellen ist von BEDAU (1911) für die Wasserwanzen festgestellt worden. So hätten wir also im Insectenauge mathematisch sich steigernde Zahlenverhältnisse: 2 Corneagen- resp. Hauptpigmentzellen. 4 Krystallkegelzellen und 8 Retinulazellen.

VII. Allgemeines über Facettenaugen.

Die Facettenaugen demonstrieren in vorzüglicher Weise das überall in der Natur angewandte Gesetz, daß der unendliche Reichtum an Formen durch Anwendung einfacher Mittel hervorgebracht wird. Als wesentliche Bestandteile kehren in jedem Insectenauge wieder:

1. Der dioptrische Apparat gebildet von der Cornea und den 4 Kegelzellen.
2. Der recipierende Apparat, die Retinula mit Rhabdom, gebildet aus 8 Retinulazellen, wovon meistens eine, manchmal noch weitere rudimentär geworden sind.
3. Die pigmentführenden Zellen:

a) die regelmäßig in der Zweizahl vorkommenden Hauptpigmentzellen, resp. die denselben homologen Corneazellen;

b) die Nebenzellen, deren Zahl nicht bestimmt ist. Es sind dies indifferenten Zellen zur Ausfüllung der zwischen den Ommen verbleibenden Zwischenräumen.

Durch leichte Abänderungen der Gestalt dieser wenigen Bestandteile und damit einer etwas abgeänderten Anordnung zum Omma sind alle die vielen Abstufungen, die schon beschrieben worden sind, entstanden. In der Anordnung der einzelnen Facetten zum Gesamtauge herrscht wiederum die größte Mannigfaltigkeit, von fast regelmäßiger mathematischer Anordnung nach den Radien einer Kugel bis zu auffallender Unregelmäßigkeit. So ziemlich jede Gattung ist im Bau ihres Sehorganes durch Eigenheiten, die nur ihr zukommen, ausgezeichnet. Man findet immer, daß die Ausbildung des Auges abhängig ist von der Höhe der Gesamtorganisation und von der Lebensweise des Tieres; je schneller das Tier, um so leistungsfähiger und größer sein Auge, je langsamer, um so kleiner und weniger differenziert. Umgekehrt lassen sich durch Vergleichen der Lebensweise und des anatomischen Baues bei verschiedenen Formen Rückschlüsse auf die Leistungsfähigkeit der Augen gewinnen. Es gilt auch hier das von CHUN in seiner „Atlantis“ aufgestellte Gesetz: „Bau und Lebensverhältnisse verhalten sich wie die beiden Glieder einer Gleichung, welche beide nur äquivalente Änderungen zulassen“.

VIII. Zusammenfassung.

Zum Schluß sollen die Ergebnisse dieser Untersuchung zusammengestellt werden. Für die von mir untersuchten Augen gilt folgendes:

1. Hauptpigmentzellen und Corneazellen sind homologe Gebilde. Es finden sich Fortsätze der Hauptpigmentzellen bis herauf an die Cornea; die zwischen der Cornea und den Kernen der Kegelsellen sich findenden, kleinen dreieckigen Schaltstücke gehören zu den Hauptpigmentzellen.

2. Bei denjenigen Libellen, deren Auge durch verschiedenes Pigment in 2 Bezirke geteilt ist, funktioniert im Larvenzustand nur der seitliche ventrale Teil des Auges, der dunkles Pigment führt.

3. Die Retinula setzt sich ursprünglich aus 8 Zellen zusammen, wovon eine regelmäßig rudimentär wird. Meistens ist nur der Kern der 8. Zelle nachzuweisen, nur bei *Sipylodea* auch der Rest eines Zellkörpers.

4. Die Mantidenaugen besitzen ein Iristapetum.

Literaturverzeichnis.

1. BEDAU, K., 1911, Das Facettenauge der Wasserwanzen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 97, p. 417—454.
2. CARRIERE, J., 1885, Die Sehorgane der Thiere, München.
3. CHUN, K., 1896, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen, in: Biblioth. zool., Vol. 7, Heft 19, Stuttgart.
4. DIETRICH, WILH., 1909, Die Facettenaugen der Dipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, p. 465—539.
5. EXNER, S., 1891, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten, Wien.
6. GREINACHER, H., 1879, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen.
7. HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren.
 VII. 1901, Von den Arthropodenaugen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 347—473.
 VIII. 1902, Weitere Tatsachen. Allgemeines, *ibid.*, Vol. 72, p. 565—656.
8. —, 1908, Das Sehen der niederen Tiere, Jena.
9. JOHANSEN, H., 1893, Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L., in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Anat., p. 445—480.
10. KIRCHHOFFER, OTTO, 1908, Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer, in: Arch. Biontol., Vol. 2, p. 237—287.
11. KOLBE, H. J., 1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin.
12. KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1893, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Jena.
13. LEINEMANN, K., 1904, Ueber die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren, Dissertation. Hildesheim.

14. LEYDIG, F., 1864, Das Auge der Gliedertiere, Tübinger Universitäts-schrift.
 15. LINK, E., 1909, Ueber die Stirnagen der hemimetabolen Insecten, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., p. 281—376.
 16. —, Ueber die Stirnagen der Neuropteren und Lepidopteren, *ibid.*, Vol. 27, Anat., p. 171—200.
 17. PATTEN, W., 1886, Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12.
 18. TÜMPEL, R., 1901, Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach.
 19. ZIMMER, C., 1897, Die Facettenaugen der Ephemeren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, p. 236—262.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>bm</i> Basalmembran	<i>Pz</i> Hauptpigmentzelle
<i>co</i> Cornea	<i>pxk</i> Kern einer Nebepigmentzelle
<i>ip</i> Irispigment	<i>Pzk</i> Kern einer Hauptpigmentzelle
<i>ita</i> Iristapetum	<i>Rh</i> Rhabdom
<i>k</i> Krystallkegel	<i>stü</i> Stiftchensaum
<i>kk</i> Kern einer Krystallkegelzelle	<i>sz</i> Sehzelle der Retinula
<i>kx</i> Krystallkegelzelle	<i>szk</i> Kern einer Sehzelle
<i>n</i> Nerv	<i>tap</i> Tapetum
<i>nf</i> Nervenfasern	<i>tak</i> Kern einer Tapetum-(Nebenpigment)zelle
<i>nfi</i> Neurofibrille	<i>tra</i> Tracheen
<i>px</i> Nebepigmentzelle	

Sämtliche Figuren sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat entworfen, die Einzelheiten sind mit der Hand eingetragen.

Tafel 1.

Fig. 1. *Aeschna*-Larve. 2 Facetten längs. D. Ok. 2. 220:1.

Fig. 2. *Aeschna*-Larve. Krystallkegel und distaler Teil der Retinula längs. $\frac{1}{12}$ Imm., Ok. 1. 420:1.

Fig. 2a. Querschnitt in der Höhe der Hauptpigmentzellen. $\frac{1}{12}$, Ok. 2. 530:1.

Fig. 2b. Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula. $\frac{1}{12}$, Ok. 3. 770:1.

Fig. 3. *Aeschna cyanea*. Imago. Längsschnitt. $\frac{1}{12}$, Ok. 3. 770:1.

Fig. 4. *Gomphus vulgatissimus*. Längsschnitt. 335:1.

Fig. 4a. Tangentialschnitt. 530:1.

Fig. 5a. *Cordulia metallica*. Kopf einer 20 mm langen Larve. 8:1.

Fig. 5b. Kopf einer eben ausschlüpfenden Larve. 8:1.

Fig. 6. Dsgl. Krystallkegel und Nebenpigmentzellen quer. D. Ok. 2. 220 : 1.

Fig. 7. *Libellula flaveola*. Längsschnitt aus dem dorsalen Teil des Auges. $\frac{1}{12}$, Ok. 2. 530 : 1.

Fig. 7a. Dsgl. Tangentialschnitt direkt unter der Cornea. 530 : 1.

Fig. 7b. Dsgl. Querschnitt in der Höhe der Nebenpigmentzellen. 530 : 1.

Fig. 7c. Dsgl. die Hauptpigmentzellen quer. 340 : 1.

Fig. 7d. Dsgl. distaler Teil des Rhabdoms quer. 770 : 1.

Fig. 8. *Agrion*-Larve. Tangentialschnitt. 420 : 1.

Tafel 2.

Fig. 9. *Anax formosus*. Längsschnitt. 335 : 1.

Fig. 10. *Sipylodea sipylus*. 2 Facetten längs. 335 : 1.

Fig. 10a—g. Querschnitte in der Höhe der entsprechend bezeichneten Pfeile.

Fig. 11. *Bacillus rossi*. 2 Facetten längs. 530 : 1.

Fig. 11a. Dsgl. Tangentialschnitt. 420 : 1.

Fig. 12. *Rhombadera laticollis*. 2 Facetten längs. 60 : 1.

Fig. 12a. Dsgl. Querschnitt. 420 : 1.

Fig. 12b. Dsgl. Querschnitt. 530 : 1.

Fig. 12c. Dsgl. Querschnitt. 770 : 1.

Fig. 12d. Dsgl. Querschnitt. 770 : 1.

Fig. 13. Dsgl. 2 Facetten nach einem ungefärbten Präparat. 82 : 1.

Fig. 14a. *Mantis religiosa*. Tangentialschnitt. 420 : 1.

Fig. 14b. Hauptpigmentzellen quer. 420 : 1.

Fig. 14c. Retinula quer. 420 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Vergleichend anatomische Studien an Chelonierherzen (nebst Hauptgefäßen) und Versuch ihrer physiologischen Deutung.

Von

Heinrich Fabian.

Mit Tafel 3—7.

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung des Herrn Prof. Dr. STUDER ausgeführt. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. STUDER an dieser Stelle für das rege Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegengebracht hat, meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Dank schulde ich auch Herrn Privatdozenten Dr. BAUMANN, der mich in meiner Arbeit förderte.

Gleichzeitig sei es mir gestattet, auch Herrn Prof. SPENGLER in Gießen für die Überlassung eines sehr wertvollen *Dermochelys*-Herzens und einer *Chelone imbricata* verbindlichst zu danken. Herr Prof. SPENGLER stellte mir in liebenswürdiger Weise einen Platz im Präpariersaal des zoologischen Instituts für meine Untersuchungen zur Verfügung.

Einleitung.

Es dürfte im ersten Moment gewagt erscheinen, noch einmal über das Gefäßsystem der Chelonier zu schreiben, wo dieses Gebiet doch schon von mir vielfach und von angesehenen Autoren behandelt

worden ist. Bei genauerer Betrachtung erkennt man aber, daß eine an allen Unterordnungen der Schildkröten durchgeführte vergleichende Anatomie dieser Organe nicht existiert. Die bisher gemachten Untersuchungen erstrecken sich sehr oft nur auf einige wenige Exemplare, bei manchem Autor auf ein einzelnes Tier. Ferner fehlt es auch an einer einheitlich zusammengefaßten Übersicht, da die einzelnen Autoren oft verschieden Gewicht legen auf die zu behandelnden Punkte. Diese Lücken finden wohl zum großen Teil ihre Erklärung darin, daß man gewöhnlich das Herz und Gefäßsystem der Chelonier im Zusammenhang mit dem der übrigen Reptilien beschrieben hat. Die vorhandene Literatur werde ich im Laufe meiner Ausführungen berücksichtigen und jetzt nur in Kürze einiges darüber angeben.

BOJANUS hat sich schon im Jahre 1819 eingehend mit der Anatomie von *Testudo europaea* befaßt. Er gibt in seinem Werke sehr schöne Abbildungen. BRÜCKE beschreibt *Testudo graeca* und *Emys europaea*, JACQUART *Chelonia midas*. OWEN, der sich sehr auf BOJANUS stützt, bezieht sich auf *Emys europaea*, *Testudo graeca* und *Chelys fimbriata*. Am verdientesten hat sich entschieden GUSTAV FRITSCH gemacht, der sich wie u. a. auch BRÜCKE speziell dem Studium des Gefäßsystems gewidmet hat. Seinen Ausführungen liegen die meisten Untersuchungen an Schildkröten zugrunde. Es sind folgende Arten: *Testudo tabulata*, *Emys concentrica*, *E. irrigata*, *Chelydra serpentina*, *Macrolemmys temminckii*, *Chelonia midas* und *cauana*.

Die 5 Jahre später in den Abhandlungen der böhmischen Gesellschaft (Prag) 1874 erschienene „Anatomie der Elefantenschildkröte“ von ANTON FRITSCH stand mir leider nicht zur Verfügung, ich weiß daher nicht, ob das Herz darin erwähnt wird.

SABATIER hat nur die Vorhöfe zum Gegenstand einer Arbeit gemacht; er hat von Schildkröten *Cistudo europaea*, *Testudo ibera* und *Chelonia cauana* untersucht. GASCH hat Studien angestellt an *Emys europaea*, *Emysaurus serpentinus* und *Chelonia midas*, RÖSE an *Chelonia midas*, *Emys europaea* und *Terrapene clausa* (*Cistuda carolina*), DOGIEL schließlich an *Emys caspica*. HOFFMANN stützt sich in seinem anatomischen Teil vollkommen auf die Ausführungen von FRITSCH, während seine physiologischen Betrachtungen auf BRÜCKE zurückgehen. — Man ersieht, daß von den 4 Unterordnungen der Chelonier eigentlich nur Vertreter einer einzigen, allerdings auch der größten, nämlich die der „Cryptodira“ untersucht worden sind. OWEN bezieht sich zwar in einem kurzen Abschnitt auf *Chelys fimbriata*, und BURNE streift

in seiner Anatomie der Muskulatur von *Dermochelys coriacea* nur ganz flüchtig das Herz.

Es erscheint demnach der Wunsch berechtigt, einmal eine einheitliche Zusammenfassung der wichtigsten anatomischen Verhältnisse zu geben, auf Grund vergleichend anatomischer Studien.

Meine Bezeichnungsweise ist strenge nach einem Gesichtspunkte durchgeführt. In der Abbildung ist als „oben“ immer der dem Kopf am nächsten liegende Abschnitt gedacht, während die entgegengesetzte Partie mit „unten“ bezeichnet ist. Die Bezeichnungen „rechts“ und „links“ sind stets vom Rücken aus bestimmt worden.

Um nach Möglichkeit Lücken in der Untersuchungsreihe zu vermeiden, habe ich mich bemüht, Vertreter aller Unterordnungen zu erhalten. Es sind folgende (nach SIEBENROCK'S Systematik geordnet):

A. Cryptodira.

1. <i>Macrolemmys temminkii</i>	(1 Herz)	Familie	<i>Chelydridae</i>
2. <i>Cinosternum pennsylvanicum</i>	„	„	<i>Cinosternidae</i>
3. (2) <i>Emys europaea</i> , Panzerl. 10 cm	„	„	<i>Testudinidae</i>
4. <i>Cistudo carolina</i> (<i>Terrapene clausa</i>)	„	„	„
5. <i>Nicoria trijuga</i> var. <i>thermalis</i>	„	„	„
6. <i>Cyclemys amboinensis</i>	„	„	„
7. <i>Cinixys belliana</i> Panzerl. 20 cm	—	„	„
8. (2) <i>Testudo graeca</i> „ 13 „	„	„	„
9. <i>Testudo ibera</i> „ 20 „	—	„	„
10. (3) <i>Testudo tabulata</i> „ 25 u. 17 „	„	„	„

B. Cheloniidea („Pinnata“ nach BAUR, „Eretmopoda“ nach RABL).

11. <i>Chelone viridis</i>	(1 Herz)	Familie	<i>Cheloniidae</i>
12. <i>Chelone imbricata</i> , Panzerl. ca. 25 cm	„	„	„
13. (2) <i>Dermochelys coriacea</i> „ 10 „	„	„	<i>Dermochelyidae</i>

C. Pleurodira.

14. <i>Podocnemis expansa</i> Panzerl. 65 cm	—	Familie	<i>Pelomedusidae</i>
15. <i>Chelys fimbriata</i> (Matamata), „ 10 „	—	„	<i>Chelyidae</i>
16. <i>Chelodina longicollis</i> „ 20 „	—	„	„

D. Trionychoidea.

17. <i>Trionyx spinifer</i> Panzerl. 12 cm	—	Familie	<i>Trionychidae</i>
--	---	---------	---------------------

Unter diesen waren 12 vollständige Exemplare (ihre Panzerlänge ist angegeben), zum Teil lebend, zum Teil in Spiritus oder auf Eis konserviert. Von den übrigen verschaffte ich mir nur die

konservierten Herzen mit ihren Gefäßadnexen: es sind 10 Herzen. Ein kolossal großes Herz von *Dermochelys coriacea*, das einem $1\frac{1}{2}$ m großen Tier entnommen war und sich im Zusammenhang mit den übrigen Eingeweiden befand, wurde mir, wie schon eingangs erwähnt, von Herrn Prof. SPENGLER in Gießen zur Untersuchung überlassen. Das war für mich um so wertvoller, als ich eine an meiner kleinen *Dermochelys* gefundene Abweichung im Gefäßsystem am ausgewachsenen Exemplar nachprüfen konnte. Das Herz der Gießener *Dermochelys* hatte folgende Maße: die größte Breite des Herzens (an den Vorhöfen gemessen) betrug 20 cm, die größte Länge 19 cm. Der Ventrikel allein war an seiner breitesten Stelle gut $14\frac{1}{2}$ cm breit, während seine Längsausdehnung (gemessen von der Spitze bis an den Anfang des Truncus arteriosus, ohne Muskelstreifen) $9\frac{1}{2}$ cm betrug. — Von den übrigen Herzen, soweit sie gezeichnet worden sind, ergeben sich die Größenverhältnisse aus den beigegebenen Zeichnungen.

Die Präparation des kleinen *Dermochelys*-Herzens mußte zum Teil unter der Lupe vorgenommen werden. Nach erfolgter äußerer Präparation habe ich dieses Herz sowie das von *Trionyx spinifer* der Kleinheit wegen in Schnittserien zerlegen müssen, um über die inneren Verhältnisse Aufschluß zu erhalten.

Ausführung.

Lage des Herzens.

Das ganz nahe am Plastron gelegene Herz der Chelonier hat im allgemeinen eine mediane Lage zur Längsachse des Körpers. Nur in 2 Fällen der von mir untersuchten Exemplare lag Dextrocardie vor, nämlich bei einer *Testudo tabulata* und bei *Trionyx spinifer* (siehe Fig. 1 u. 14). Wie wenig Gesetzmäßigkeit diesem Punkte zukommt, ersieht man daraus, daß bei einer kleineren *Testudo tabulata*, also derselben Art, das Herz eine mediane Lage zum Körper aufwies. Inwieweit die allerdings sehr starke Dextrocardie der *Trionyx spinifer* zu tieferen Schlüssen in bezug auf die Trionychoidea überhaupt berechtigt, vermag ich nicht zu sagen, da ich nur dieses eine Exemplar untersucht habe. OGUSHI möchte auf diese Dextrocardie ein „Hauptgewicht“ legen bei Erörterung der Frage nach dem systematischen Verhalten der Trionychoidea zu den übrigen Schildkröten (s. seine Einleitung). Übrigens zeigt auch das Herz der *Cinixys belliana* eine ganz leichte Wendung nach rechts.

Bei allen Schildkröten ist das Herz und ein Teil der abgehenden Gefäßstämme (Truncus) in gleicher Weise vom Pericardium umschlossen. Ein Blick auf Fig. 1 gibt Aufschluß über die Lage des Herzens im geöffneten Herzbeutel und zum Körper. Auffällig ist bei *Trionyx spinifer* (Fig. 14) der sehr geräumige Herzbeutel, in dem ein zweites Herz von gleicher Größe Platz haben würde.

In der Mehrzahl der Fälle ist die Herzspitze durch einen mehr oder minder langen und kräftigen ligamentösen Strang an die Innenwand des Herzbeutels geheftet. G. FRITSCH nennt diesen „Gubernaculum cordis“, weil er der Meinung ist, daß er dazu bestimmt ist, die Spitze des Ventrikels in ihrer Lage zu fixieren. Ich konnte in sehr vielen Fällen dem Ligament keinen oder doch nur geringen Einfluß auf die „Steuerung“ des Herzens zuschreiben. HOFFMANN, der, wie schon einleitend erwähnt, sich sehr auf FRITSCH stützt, schreibt u. a. über das Ligament: „es erscheint bei den Cheloniern zwar nicht durchgängig, aber doch in den einzelnen Species so regelmäßig und ist meist so kräftig entwickelt, daß es besondere Beachtung verdient“. Ich habe das nicht bestätigt gefunden. Es herrscht bei den Cheloniern im allgemeinen bezüglich des Auftretens dieses ligamentösen Stranges eine große Regellosigkeit. So habe ich zum Beispiel bei der zu den Pleurodiren gehörenden *Chelodina longicollis* diesen Strang wohl ausgebildet gefunden, während die der gleichen Unterordnung angehörende *Podocnemis expansa* überhaupt keinen aufwies, obwohl dieses Herz eine viel bedeutendere Größe hatte. Bei meiner kleinen *Dermochelys coriacea* war die Herzspitze durch ein kurzes kräftiges Band mit dem Pericardium verbunden; dasselbe muß bei dem großen *Dermochelys*-Herzen (im Besitze des Herrn Prof. SPENGLER in Gießen) der Fall gewesen sein, wie mir die Schnittflächen des abgetragenen Ligaments beweisen. Die von mir untersuchte *Trionyx spinifer* war ohne Anheftungsband. — Auch die Stärke und Länge dieses Ligaments scheint keiner Gesetzmäßigkeit unterworfen zu sein und in keinem Verhältnis zur Größe des Herzens zu stehen. In einigen Fällen ist es so lang, daß von einem Fixieren des Herzens wohl kaum die Rede sein kann, da die Länge des Bandes kein Hindernis abgibt für die Bewegung des Herzens in dem ihm im Herzbeutel zur Verfügung stehenden Raum. Bei *Dermochelys* kann das sehr kurze und kräftige Band in der Tat den Ventrikel fixieren, es setzt direkt an der Herzspitze an und verschmilzt fast gerade gegenüber mit dem Pericardium. Meistens erfolgt die Anheftung jedoch nicht direkt an der Herzspitze, sondern etwas dorsal und

links von ihr. Auch verschmilzt das Ligament in der Regel nicht gerade gegenüber, sondern seitlich, es nimmt gewöhnlich einen schrägen Verlauf von links unten (Pericard) nach rechts oben (Apex). *Chelone viridis* ist mit einem unverhältnismäßig kräftigen Band versehen, das sich fast direkt an der Herzspitze (etwas links von ihr) und merkwürdigerweise ventral befestigt; ebenso bei *Chelone imbricata*. Einige Züge greifen weit auf die ventrale Fläche über (Fig. 25). *Macroclermys temmincki* ist wiederum nur mit einem ganz schwach ausgebildeten Ligament versehen, das auch in gar keinem Verhältnis steht zum großen Ventrikel. Die an den angeführten Beispielen gezeigte Regellosigkeit weist auf eine nicht allzu große Bedeutung dieses Ligaments hin. Eine gewisse Fixierung (in allen Fällen) des Herzens bewirkt auch schon eine ligamentöse Verbindung des Sinus venosus durch die dorsale Wandung des Herzbeutels hindurch mit der Ventrikelbasis, welche auch die in den Sinus mündende Herzvene umkleidet. Übrigens will G. FRITSCH in seinem „Gubernaculum“ bei *Macroclermys temmincki* ein Gefäß beobachtet haben, BOJANUS schon vor ihm bei EMYS. GEGENBAUR ist der Ansicht, daß im Ligament ein Rest des sog. Mesocardiums erhalten geblieben ist.

Die Form des Ventrikels.

Die dem Plastron zugewandte, also ventrale Fläche des Ventrikels ist im allgemeinen schwach gewölbt. Es fehlt jedoch nicht an Beispielen, wo eine stärkere Wölbung auftritt. So zeigen *Chelone viridis* und *Chelone imbricata* auf der Ventralseite einen stark hervortretenden Sattel, der von der Herzspitze nach dem Truncus arteriosus zu verläuft und von dem aus die beiden Seitenflächen nach den Rändern zu abfallen. Ähnlich, nur etwas weniger stark ausgeprägt, fand ich das bei *Podocnemis expansa* und *Dermochelys* (in Gießen). HOFFMANN sagt, die ventrale Fläche, „die der fast ebenen Wand des Plastron anlagert“, sei flacher als die „dem gewölbten Rücken zugekehrte“. Mir scheint das Gegenteil der Fall zu sein, denn ich fand in allen Fällen eine dorsale Fläche vor, die entschieden flacher war als die ventrale. Bei *Podocnemis* und *Dermochelys* bot der Ventrikel dorsal sogar eine konkave Ansicht.

Der Ventrikel ist breiter als lang, das Verhältnis der Breite zur Länge dürfte, wie schon G. FRITSCH angegeben, etwa sich wie 3 : 2 verhalten. Um eine einheitliche Beschreibung des Ventrikels geben zu können, dürfte es vielleicht ganz praktisch sein, ihm die Form eines Dreiecks zugrunde zu legen, wengleich manchmal ein Viereck

passender wäre. Die Spitze des Dreiecks würde dann mit der Spitze des Herzens und seine Basis mit der Basis des Ventrikels zusammenfallen. Die Basis des Ventrikels ist mehr oder minder nach oben vorgebuchtet und entläßt an seinem am weitesten nach rechts gelegenen Drittel den Truncus arteriosus. Die Dreiecksseiten müssen als nach außen vorgewölbt und die Ecken stark abgerundet gedacht werden. Der Winkel an der Spitze dürfte ungefähr einem Rechten gleichkommen (*Testudo*), er ist abhängig von der Breite des Ventrikels. Die breitesten Ventrikel fand ich bei *Podocnemis expansa*, *Chelodina longicollis*, *Trionyx spinifer*, *Thalassochelys caretta* und *Macrolemmys temminckii*. Bei diesen überschreitet der Winkel an der Spitze einen Rechten bedeutend, so daß sehr stumpfe Winkel gebildet werden. Die Zunahme des Winkels an der Spitze geschieht auf Kosten der Basiswinkel, welche, wenn der erstere 90° beträgt, je 45 ausmachen. *Chelone viridis* steht mit ihrem Verhalten einzig da, bei ihr ist nämlich der Ventrikel länger als breit. Die Folge ist, daß der Winkel an der Spitze nur ca. 45 beträgt, während der rechte Basiswinkel einem Rechten und der linke etwa 45 gleichkommt. Die linke Ecke der Basis liegt daher weiter nach oben als die rechte, die Basis hat demnach eine Richtung von rechts unten nach links oben. Das mehr langgestreckte Aussehen des Ventrikels wird noch verstärkt, wenn, wie in Fig. 25, die Vorhöfe sich daran anschließen. *Chelone imbricata* hatte ähnliche Form. Die Herzspitze gehört durchwegs der rechten Hälfte des Ventrikels an.

Die Vorhöfe.

Es ist schwer, von der Form der Vorhöfe eine allgemein gültige Beschreibung zu geben, da infolge ihrer Dünnwandigkeit ihre Gestalt vollkommen davon abhängig ist, in welchem Stadium sie sich befinden, ob in der Systole oder in der Diastole und in welchem Maße. G. FRITSCH hat eine genauere Beschreibung zu geben versucht, er legt ihr prall mit Talg injizierte Herzen zugrunde. Ich möchte mich darauf beschränken, die Form der beiden Vorhöfe mit HOFFMANN als unregelmäßig polyedrisch zu bezeichnen oder nach CUVIER: „leur forme est irrégulièrement arrondie“. — Der rechte Vorhof liegt etwas mehr nach ventral und überlagert öfter mit einem kleinen Teil den Ventrikel. Der linke liegt etwas mehr dorsal und schließt im allgemeinen an der Ventrikelbasis ab. Der zwischen beiden Vorhöfen befindliche Zwischenraum wird durch den aufsteigenden Truncus arteriosus ausgefüllt. Bei *Trionyx* fand ich die Atrien in ihrer

Hauptmasse merkwürdig weit dorsal vom Ventrikel. Die Lage des rechten Vorhofes weiter nach ventral wird wohl in ursächlichem Zusammenhang stehen mit dem in ihn von dorsal einmündenden Sinus venosus. Der linke Vorhof empfängt ja zwar auch von hinten den gemeinsamen Stamm der Venae pulmonales, es ist jedoch ohne weiteres einleuchtend, daß der viel voluminösere Sinus venosus mit seiner großen Blutmenge einen ungleich größeren Einfluß auf die Lage seines Vorhofes ausüben muß.

Der rechte Vorhof ist bei allen Schildkröten größer als der linke, und zwar scheint er bei den wasserbewohnenden Arten besonders stark entwickelt zu sein. Bei *Podocnemis expansa* (Fig. 2) ist der rechte Vorhof so kolossal, daß er den linken sicher um das 4—5fache an Größe übertrifft. Einen solchen enormen Größenunterschied der Vorhöfe habe ich sonst nirgends beobachten können. Meine kleine *Dermochelys coriacea* hat im Vergleich zum Ventrikel auffällig große Vorhöfe, von denen der rechte wiederum den linken an Größe übertrifft. Der rechte Vorhof nimmt hier einen größeren, zum mindesten aber gleich großen Raum ein wie der Ventrikel (Fig. 12). Auch die Gießener *Dermochelys* hatte sehr große Atrien.

Injiziert man, wie G. FRITSCH es getan hat, von den Venen aus geschmolzenes Talg (HUNTER'Sche Methode), so sieht man, welcher Ausdehnung die Vorhöfe vermöge ihrer dünnen elastischen Wandung fähig sind. Auch CUVIER sind die verhältnismäßig großen Vorhöfe der Chelonier aufgefallen, er schreibt: „Les deux oreillettes sont beaucoup plus grandes, proportion gardée, que dans aucun des animaux des deux classes précédentes, et la capacité de chacune est au moins aussi considérable que celle du ventricule“. Wenn das nun auch nicht für jeden Fall zutrifft — ich denke an den linken Vorhof —, so möchte ich mich doch CUVIER'S Ansicht im allgemeinen anschließen. — Es ist mir unverständlich, wie RICHARD OWEN sagen kann, die beiden Vorhöfe seien von nahezu gleicher Größe; er stützt sich allerdings nur auf 3 Schildkröten.

Der Sinus venosus.

Die Größe und das regelmäßige Vorkommen dieses Organes gestatten schon einen Rückschluß auf seine Bedeutung im Blutgefäßsystem der Chelonier. Der Sinus venosus mündet, wie bekannt, in den rechten Vorhof, mit dessen dorsaler Wandung er verschmolzen ist. Außerdem besteht eine ligamentöse Verbindung des Sinus mit dem Ventrikel, und zwar etwa unterhalb der Mitte des dorsalen

Randes der Basis. Dieses Ligament umhüllt auch die in den Sinus zur Ausmündung gelangende Herzvene. Der dem Herzen am nächsten gelegene Teil des Sinus wird vom Herzbeutel umschlossen, während der größere Teil desselben unterhalb des Pericards zu liegen kommt. Seine Lage ist dorsal vom Herzen und immer mehr oder weniger rechts von der Längsachse des letzteren. Am wenigsten rechts gelegen und von geringerer Größe fand ich den Sinus venosus bei *Testudo*. Bei der verwandten *Cinixys belliana* ist der Sinus schon deutlicher rechts zu finden. Die wasserbewohnenden Arten zeigen diese Rechtslagerung in sehr ausgeprägtem Maße, der Sinus kommt hier zum allergrößten Teil ganz außerhalb (dorsal rechts) vom Ventrikel zu liegen (*Macrolemmys* und *Pleurodiren*). In diesen Fällen ist er dann sehr oft schon von ventral neben dem Herzen sichtbar (z. B. *Podocnemis* Fig. 2). *Dermochelys coriacea* bildet eine Ausnahme: bei ihr hat der nur kleine Sinus seine Hauptausdehnung hinter dem Herzen, aber auch hier ist die Rechtslagerung zur Längsachse deutlich. Den größten Sinus venosus fand ich bei *Podocnemis* und, wie G. FRITSCH, bei *Macrolemmys temmincki*; Fig. 3 und 20 geben Zeugnis von der kolossalen Ausdehnung dieses Organes. *Trionyx spinifer* besitzt nur einen sehr kleinen Sinus, er stellt fast nicht mehr als die Vereinigung der Venen dar (Fig. 15).

Der Sinus venosus erhält sein Blut einesteils aus der Leber, mit welcher er an seinem unteren Rande eng verbunden ist, anderenteils aus den beiderseitigen Ductus Cuvieri, welche ihm aus den oberen Körperpartien Blut zuführen. Die Zuführung des venösen Blutes aus der unteren Körperhälfte geschieht, wie schon gesagt, durch die Leber direkt. Durch diese direkte Beziehung der Leber zum Sinus kommt eine isolierte Mündung der Vena cava inferior bei den Cheloniern nicht zustande. Dieses Verhalten, das ich bei allen meinen Untersuchungen vorfand, ist von den Autoren nicht oder doch nur ungenügend zum Ausdruck gebracht worden. Es ist eigentlich nur STANNIUS, der Hinweise darauf gibt, indem er sagt: „Die verhältnismässig wenig umfängliche Vena cava tritt in die Leber und wird durch Aufnahme mehrerer Lebervenen verstärkt. Einige Lebervenen treten einzeln in den Sinus venosus des Herzens.“ Der Sinus ist an seinem unteren Rande so innig mit der Leber verbunden, daß es einer gewaltsamen Trennung bedarf, wenn man sie scheiden will. Sind mehrere kommunizierende Gefäße vorhanden, so kann bei der Trennung ein fast siebartiges Aussehen des Sinusrandes zustande kommen. Bei *Testudo tabulata* war etwa in der

Mitte des unteren Sinusrandes eine Trennung von der Leber möglich, ohne den Sinus zu verletzen. Die Zufuhr des venösen Blutes wird hier von unten durch zwei sehr voluminöse Kommunikationen vermittelt, und zwar führt die eine in die linke untere Ecke des Sinus, die andere in die rechte. Im allgemeinen sind nicht mehr als 3 Kommunikationen vorhanden, 2 oder 3 bilden die Regel. Mit der Lage des Sinus weiter nach rechts erfährt auch der untere Rand desselben eine Lageveränderung, er empfängt dann mehr oder weniger das Lebervenenblut von der Seite. In starkem Masse ist das bei den Pleurodiren der Fall (Fig. 3), auch bei *Trionyx* und *Macroclermys temmincki*, während bei *Testudo*, *Cinixys belliana* und *Dermochelys coriacea* der Sinus nach unten mit der Leber in Kommunikation steht.

An seinem oberen Abschnitt erhält der Sinus, wie schon erwähnt, die beiderseitigen Ductus Cuvieri, welche sich vorher durch Vereinigung der Vena jugularis, subclavia etc. gebildet haben. Nach STANNIUS sollen die Ductus Cuvieri außer den eben genannten noch durch Zusammenfluß der Vena vertebralis anterior und Vena vertebralis posterior (Ven. cardinalis) entstanden sein. RÖSE hat die Ven. vertebralis ant. als selbständigen Stamm nicht konstant angetroffen. Die Vereinigung der verschiedenen Venen zum Ductus Cuvieri geht schon früh vor der Mündung des letzteren vor sich. Bei *Trionyx spinifer* erfolgt die Vereinigung der Ven. jugul. und subclavia ausnahmsweise erst unmittelbar am Sinus venosus (Fig. 15). Bei den *Testudo*-Arten, die nur einen relativ kleinen Sinus besitzen, liegen die Mündungen der Ductus Cuvieri denen der Lebervenen fast benachbart (Fig. 7, 9, 11) und sich gegenüber. Wo der Sinus nur wenig rechts von der Mittelachse liegt, verlaufen die beiden Ductus Cuvieri in gleicher Richtung und zwar vom Sinus weg nach oben und etwas auswärts (Fig. 7 u. 9). Sobald aber der Sinus mit seiner unteren Hauptmasse dem Bereiche des Ventrikels entrückt ist, also nach rechts sich wendet, muß der linke Ductus Cuv. einen längeren Weg zurücklegen als der rechte, bis er mit dem oberen Sinusteil verschmelzen kann. Oft ist es dann nur noch der linke Ductus Cuv., der, mit seiner nach dem Sinus zu trichterförmigen Erweiterung hinter dem Herzen und zwar hinter dem unteren Teil der Vorhöfe und über die Ventrikelsbasis verläuft, während der Sinus selbst rechts vom Herzen lagert (s. Fig. 3). In allen Fällen nimmt der linke Ductus Cuv. seinen Weg schräge von rechts unten (Sinus) nach links oben in einem nach rechts offenen Bogen dorsal

über den linken Vorhof, diesen also kreuzend. Da mit der rechtsseitigen Wendung des Sinus auch eine höhere Lage verbunden ist, kann der rechte Duct. Cuv. schon früh, d. h. weiter oben und ohne Umwege, zur Mündung gelangen. Auch dieser Ductus paßt sein Volumen dem des Sinus an, indem er trichterförmig in diesen übergeht. Sein Verlauf ist unmittelbar am rechten Vorhofsrande entlang direkt nach oben, wo er sich in die Venen teilt.

Außer durch die eben beschriebenen Venen erhält der Sinus noch eine geringere Blutzufuhr aus dem Herzen selbst durch die Herzvene, welche, von der dorsalen Seite des Ventrikels nahe der Basis entspringend, durch die ventrale Wand des Sinus unterhalb der Mündung und rechts vom linken Duct. Cuv. zur Ausmündung gelangt (Fig. 16).

Venae pulmonales.

Der Verlauf der Venae pulmonales zum linken Vorhof ist überall der gleiche. Etwas unterhalb des linken Vorhofes vereinigen sich die aus der entsprechenden Lunge kommende Vena pulmonalis dextra und sin. zu einem gemeinsamen aber nur sehr kurzen Stamm. Dieser steigt in schräger Richtung von rechts unten nach links oben, wo er in der rechten unteren Ecke mit der dorsalen Vorhofswand verschmilzt. Die Vereinigung der Venae pulmonales geschieht entweder oberhalb oder unterhalb von dem Übergang des linken Duct. Cuv. in den Sinus. Das letztere ist der Fall, wenn der Sinus noch nicht so sehr rechts gelagert ist (Fig. 9). Auf ihrem Wege zur linken Lunge läuft die Vena pulmonalis sin. zunächst ein Stück parallel (rechts) mit dem linken Duct. Cuv., während die rechte Pulmonalvene sich in entgegengesetzter Richtung quer über den Sinus und etwas schräg nach unten rechts zu ihrem Bestimmungsort begibt. Im allgemeinen sind die Pulmonalvenen nur sehr wenig voluminös im Verhältnis zu den übrigen Gefäßen. Bei *Cinixys belliana* übertrifft die rechte Pulmonalvene die linke an Volumen (Fig. 11); als Regel darf das aber nicht betrachtet werden.

Die arteriellen Gefäßstämme.

Es ist schon erwähnt worden, daß der Ventrikel an seinem am weitesten nach rechts gelegenen Drittel der Basis den Truncus arteriosus entläßt. Dieser setzt sich bekanntlich zusammen aus 3 Gefäßstämmen, dem gemeinsamen Stamm der Arteriae pulmonales, dem linken und dem rechten Aortenbogen. Die innerlich vollkommene

Trennung der 3 Stämme ist schon äußerlich mehr oder weniger erkenntlich, sei es, daß die benachbarten Wände der genannten Gefäße bis nahe an ihren Ursprung getrennt sind, sei es, daß die immer vorhandenen deutlichen Längsfurchen die verschiedenen Blutbahnen gegeneinander abgrenzen. Unmittelbar am Ventrikel sind die Gefäßwände immer am innigsten verschmolzen, so daß die Trennungsspuren sich an dieser Stelle oft ganz verwischen. Am weitesten war eine Trennung möglich bei *Trionyx* (Fig. 14), woselbst ich die Gefäße (besonders den rechten Aortenbogen) bis nahe an den Ventrikelrand trennen konnte.

Vergleicht man die verschiedenen Trunci, so erkennt man ohne weiteres die Tendenz, daß dieselben an ihrem Ursprung einen möglichst kleinen Raum einnehmen sollen, d. h. also sich am Ventrikel zu verengern, während etwas von der Ventrikelbasis entfernt eine oft flaschenförmige Erweiterung erfolgt. An *Podocnemis* (Fig. 2) ist dieses Verhalten sehr ersichtlich und tritt um so mehr in die Erscheinung, als an diesem großen Herzen der schon von BRÜCKE beschriebene Muskelstreifen am Ursprung des Truncus sehr gut ausgebildet ist. So gewinnt man fast den Eindruck, als sei der sich oberhalb sehr bauchig erweiternde Truncus an seinem Ursprung durch den hier verlaufenden Muskelzug eingeschnürt worden oder als ob er verhindert werden solle, sich auch an dieser Stelle auszudehnen, was ja nicht zweckdienlich wäre. G. FRITSCH kommt bei seiner Definition von Truncus und Bulbus arteriosus (der Amphibien) p. 671 zu dem Schluß, daß beide als homologe Organe aufzufassen sind und daß in dem oben erwähnten Muskelstreifen (besonders um den Ursprung der Pulmonalis) der Rest der Bulbusmuskulatur zu erblicken ist. Die Gießener *Dermochelys* hatte einen $2\frac{1}{4}$ cm breiten Muskelstreifen. Der Truncus arteriosus nimmt im allgemeinen einen schrägen Verlauf von rechts unten nach links oben. Am weitesten nach ventral entspringt der Stamm der Arteriae pulmonales, der übrigens die beiden anderen Stämme an Volumen übertrifft, ihm rechts und etwas mehr dorsal benachbart der linke Aortenbogen. Der rechte Aortenbogen nimmt dorsal von dem linken seinen Ursprung, er entsendet gleich nach seinem Austritt aus dem Ventrikel nach ventral den kurzen aber kräftigen Truncus anonymus. Der letztere kommt rechts und etwas dorsal von dem linken Aortenbogen zum Vorschein und läuft mit diesem ein Stückchen parallel bis zu seiner Verzweigung in die Arteria subclavia dextra und sinistra. Die Arteriae subclaviae geben wiederum die beiderseitigen Carotiden ab und die Art.

oesophageae. Die Carotiden entspringen bald mehr bald weniger nahe der Vereinigungsstelle der Subclavien zum Truncus anonymus. Bei *Podocnemis* sind sie an ihrem Ursprung außerordentlich voluminös, verjüngen sich aber sehr bald (Fig. 2). Da die Carotiden zu jeder Seite des Halses an diesem zum Kopfe emporsteigen, müssen sie gleich nach ihrem Ursprung divergieren. Bei *Trionyx* hat die linke Carotis infolge der starken Dextrocardie einen viel längeren Weg zurückzulegen als die rechte. Sie ist auch bedeutend schwächer als die Car. dextra, wohl deshalb, weil sie den beschwerlicheren Weg quer über den Hals nehmen muß (Fig. 14). Die rechte Carotis braucht diesen Umweg nicht zu machen, sie geht von ihrem Ursprung, der ja sowieso ganz rechts liegt, direkt aufwärts, der rechten Halsseite folgend. Die rechte Subclavia hat aus demselben Grunde einen kürzeren Weg zum Ziele zurückzulegen als die linke.

Bei *Dermochelys coriacea* (Gießen) war sehr auffällig, das sich die Carotiden nach ca. 9—10 cm Verlauf plötzlich zwiebelartig erweiterten und sich dann wieder allmählich verjüngten. BURNE weist ebenfalls auf diese Tatsache hin.

Die Pulmonalarterie verzweigt sich auch sehr bald nach ihrem Ursprung in einen rechten und linken Ast. Die Art. pulm. dextra verläßt den Stamm dorsal und begibt sich, den linken und rechten Aortenbogen von hinten kreuzend, dann aber ein Stückchen mit dem letzteren parallel laufend, zur rechten Lunge. Die linke Pulmonalarterie stellt die gerade Fortsetzung des Stammes dar und verläuft, die Richtung des letzteren beibehaltend, parallel mit dem linken Aortenbogen schräge von ventral rechts unten nach dorsal links oben, wo sie dann beide an der linken Seite des Halses ziemlich plötzlich nach unten umbiegen. Die Art. pulm. sin. schlägt nun einen anderen Weg ein: sie kreuzt den linken Aortenbogen (ventral) und begibt sich nach unten links zur linken Lunge, während der linke Aortenbogen weiter nach unten dorsal in den Körper geht. Der Verlauf des rechten Aortenbogens ist zum Teil schon mit dem der rechten Pulmonalarterie beschrieben worden. Nach Abgabe des Truncus anonymus nimmt er eine Richtung von links unten nach rechts oben und dorsal parallel mit der rechten Pulmonalarterie. Letztere ist, um sie in den Zeichnungen zur Ansicht zu bringen, etwas hervorgeholt worden, in Wirklichkeit liegt sie aber in diesem Teil ihres Verlaufes direkt hinter dem rechten Aortenbogen. An der rechten Seite des Halses biegt der rechte Aortenbogen ähnlich wie der linke plötzlich um und begibt sich, die Art. pulm. d. dorsal

kreuzend, nach unten in den dorsalen Teil des Körpers. Hier setzt er sich, nach Aufnahme des linken Aortenbogens, unverjüngt in die Aorta descendens fort.

Unmittelbar an der Basis des Ventrikels kommt es durch die eigenartige Lage der Ursprünge zu einer Kreuzung der beiden Aortenbogen. Fig. 18 läßt das auch erkennen. Es entspricht bei den Cheloniern also der rechte Aortenbogen der linken Aorta der übrigen Reptilien und der linke Aortenbogen der rechten Aorta.

Es lohnt sich, die Vereinigung der Aortenwurzeln zur Aorta communis descendens in einem besonderen Abschnitt ausführlicher zu behandeln, weist sie doch interessante Merkmale und Verschiedenheiten auf. Die Vereinigung der Aortenwurzeln tritt in allen Fällen (*Dermochelys* und *Chelone imbricata* ausgenommen) unterhalb des Herzens an der Dorsalseite und medial zur Längsachse des Körpers ein. Der Abstand von der Ventrikelspitze unterliegt natürlich Schwankungen, aber stets beginnt die Aorta descendens in einiger Entfernung von ihr. Bei der kleinen *Dermochelys coriacea* fand ich diese Vereinigung auffälligerweise schon hinter dem Herzen, etwa in der Höhe der Ventrikelsbasis (Fig. 13). Dasselbe war bei der Gießener *Dermochelys* der Fall, wo die Vereinigung der Aortenwurzeln etwas oberhalb der Ventrikelsbasis erfolgte. Es handelt sich also nicht um ein Jugendstadium, sondern um eine für *Dermochelys* typische Erscheinung im Gefäßsystem. Bei *Chelone imbricata* trat die Vereinigung der Aortenwurzeln ein wenig oberhalb der Herzspitze, also noch eben hinter dem Herzen, ein.

Den Hauptanteil an der Bildung der Aorta descendens hat die rechte Aortenwurzel, die sich in ihrem ganzen Umfange in dieselbe fortsetzt. Die linke Aortenwurzel schwächt sich oft dadurch, daß sie sich kurz vor ihrer Vereinigung in die sehr kräftigen Eingeweidearterien verzweigt. Sie kann dann nur noch durch einen mehr oder weniger dünnen und langen Ast, den Ramus anastomoticus, die Verbindung mit dem rechten Aortenbogen herstellen. Immer aber steht dieser Ramus dem eigentlichen linken Aortenbogen an Volumen nach. Es ist durchaus nicht immer nötig, daß ein Ramus anastomoticus die Vermittlung zwischen dem linken und rechten Aortenbogen übernimmt. In 4 Fällen der von mir untersuchten Arten (*Podocnemis expansa*, *Chelys fimbriata* und den beiden *Dermochelys coriacea*) vereinigt sich der linke Bogen direkt und ohne Abnahme seines Volumens mit dem rechten Aortenbogen, so daß beide Gefäßstämme in gleichem Maße an der Bildung der Aorta communis

descendens beteiligt waren. Die Eingeweidearterien gingen in diesen Fällen von der Verschmelzungsstelle, also gleich zu Anfang der Aorta descendens, ab und zwar an der linken Seite derselben (Fig. 3 und 13). Bei *Chelone imbricata* vermittelte ein ganz kurzer Ramus anastomoticus die Verbindung. Ich will nicht unerwähnt lassen, daß sich bei der Präparation der *Chelodina longicollis* von ventral her eine scheinbare direkte Verbindung der Aortenwurzeln zeigte. Es gelang mir aber eine Trennung vorzunehmen, ohne die Gefäße zu verletzen. Dadurch kam dann die wahre Kommunikation — ein dünner Ramus anastomoticus — dorsal zum Vorschein. Ich bin der Meinung, daß dieser Befund das Vorstadium einer späteren direkten Verschmelzung des linken Aortenbogens mit dem rechten darstellt. Diese unvollkommene Verwachsung dürfte in der weiteren Entwicklung so weit führen, daß keine Trennung mehr möglich ist und allmählich infolge des Blutdruckes eine offene direkte Kommunikation der beiden Gefäße zustande kommt. Das Blut würde dann den bequemeren und geräumigeren Weg vorziehen, der Ramus anastomoticus immer mehr verkümmern und schließlich verschwinden.

G. FRITSCH behauptet, daß zwischen den Land- und Wassertieren bezüglich des Abganges der Arterien des chylopoetischen Systemes ein bedeutungsvoller Unterschied bestände. Zu den ersteren rechnet er die Schlangen, die Landeidechsen usw. und sagt, die Eingeweidearterien kämen bei diesen aus dem gemeinsamen Stamm der Aorta descendens, während sie bei den Wassertieren (Crocodilen, Schildkröten, Varanen) die Hauptfortsetzung der linken Aorta darstellten. Ich wundere mich, daß FRITSCH die Schildkröten so schlechtweg zu den Wassertieren rechnet, wo doch eine große Anzahl derselben ausgesprochen Landtiere sind. Spaltet man die Schildkröten in Land- und Wasserbewohner, so findet man keine Bestätigung für die FRITSCH'sche Behauptung, im Gegenteil. Ich brauche nur noch einmal zu wiederholen, daß bei den ausgesprochen im Wasser lebenden Arten, *Podocnemis expansa*, *Chelys fimbriata* und den beiden *Dermochelys coriacea*, die in Frage stehenden Gefäße aus dem gemeinsamen Stamm der Aortenwurzeln, der Aorta descendens, hervorgehen. *Chelodina longicollis* zeigte eine Anbahnung zu gleichem Verhalten. Bei allen übrigen von mir untersuchten wasserbewohnenden Arten und ebenfalls bei den Landschildkröten bildeten die Eingeweidearterien die Hauptfortsetzung des linken Aortenbogens. — Diese Ausführungen dürften genügen, wenn auch nicht das Gegenteil der

von FRITSCH aufgestellten Behauptung, so doch die Unmöglichkeit ihrer Anwendung auf die Schildkröten im allgemeinen zu beweisen.

Bezüglich der Eingeweidearterien wäre noch zu erwähnen, daß sie bei *Dermochelys* infolge der sehr frühzeitigen Vereinigung der Aortenwurzeln hinter dem Herzen gezwungen sind, einen viel längeren Weg bis zu ihrem Ziele zurückzulegen, sie sind demnach bedeutend länger, als es sonst der Fall ist.

Am arteriellen Gefäßsystem meiner kleinen *Dermochelys coriacea* ist noch sehr bemerkenswert, daß eine Kommunikation besteht zwischen den Aortenwurzeln einerseits und den Lungenarterien andererseits, also zwischen dem rechten Aortenbogen und der Art. pulm. dextra sowie dem linken Aortenbogen und der A. pulm. sin. Diese gut ausgebildete Kommunikation entspricht dem Ductus Botalli der Autoren (Fig. 13). Die Betrachtung der Serienabschnitte ergab, daß dieser Ductus Botalli in seiner ganzen Ausdehnung ein Lumen aufwies und also keinen verkümmerten Strang, sondern ein funktionsfähiges Gefäß darstellte (Fig. 19). Interessant war es nachzuprüfen, wie und ob sich dieses Gefäß bei der großen *Dermochelys* (Gießen) zeigen würde. Ich fand an derselben Stelle zwar kein durchgängig freies Gefäß, aber ein äußerst kräftiges Band, einen verkümmerten Ductus Botalli, der wohl schon seit langer Zeit keine Funktion mehr hat ausüben können. Bei einer *Chelys fimbriata*, welche die gleiche Größe hatte wie die kleine *Dermochelys*, fand ich an derselben Stelle einen ganz belanglosen, haardünnen Strang vor, der wohl als verkümmertes Ductus Botalli angesehen werden muß; dasselbe gilt auch für *Chelone imbricata*. Sonst habe ich das eben genannte Gefäß nirgends auftreten sehen, auch findet man keine Erwähnung eines solchen bei den Autoren, die sich eingehend mit dem Gefäßsystem speziell der Chelonier befaßt haben. In einigen Lehrbüchern (HERTWIG und GEGENBAUR) findet man einen ganz allgemein gehaltenen Passus, in dem von der Möglichkeit des Vorkommens seines Ductus Botalli bei Schildkröten gesprochen wird, ohne daß jedoch konkrete Fälle genannt werden.

Inneres.

Nachdem die äußeren anatomischen Verhältnisse geschildert worden sind, sollen nun die inneren folgen und zwar zunächst der Sinus venosus, die Vorhöfe und dann der Ventrikel mit den Gefäßzugängen.

Sinus venosus.

Die Mündung des Sinus in den rechten Vorhof geschieht durch eine geräumige, spaltförmige Öffnung in der dorsalen Wand, die fast der Breite des Sinus ven. gleichkommt und von 2 segelförmigen Klappen umstellt ist. Die Sinusklappen sollen bei Besprechung des rechten Vorhofes einer näheren Betrachtung unterworfen werden. Die Sinusmündung nimmt in der Regel eine bald mehr bald weniger schräge Richtung von rechts oben nach links unten. HOFFMANN, RÖSE und GEGENBAUR sprechen von einer unvollkommenen Teilung des Sinus in eine linke und rechte Hälfte. HOFFMANN spricht nur von einem äußerlichen seichten Eindruck hinter der Mündung der Vena hepatica, der schräg zur Längsachse des Sinus diesen in eine linke und rechte Abteilung scheidet. Dieser Eindruck deutet nach dem eben genannten Autor die Grenze an, welche das Gebiet der Vena cava sup. sinistra von dem der Vena cava inf. und sup. dextra trennt. Ebenfalls eine anfängliche Scheidung dieser Venengebiete, aber im Innern des Sinus venosus, beschreiben RÖSE und GEGENBAUR bei Reptilien im allgemeinen, ferner SABATIER und GASCH, und zwar lassen sie diese unvollkommene Scheidung eintreten in Form einer zur Längsachse der Sinusmündung fast senkrecht stehenden Leiste. Diese Leiste entspringt nach RÖSE von der Valvula dextra und läuft nach oben und links in die linke Klappe aus, er nennt sie „Septum sinus venosi“. Dadurch soll eine von hinten nach vorn fortschreitende Scheidung des Sinus in zwei ungleiche Hälften bewirkt werden; der linke kleinere Abschnitt soll für die Mündung des linken Ductus Cuvieri, der rechte größere für die der Vena cava inf. und des rechten Duc. Cuv. bestimmt sein. Diese Verhältnisse speziell auf die Schildkröten anwendend, sagt RÖSE, daß bei diesen der Sinus sehr einheitlich und das trennende Septum hier nur andeutungsweise, wie bei *Emys*, *Testudo*, oder etwas stärker vorspringend, wie bei *Chelonia*, vorhanden sei. GEGENBAUR ist derselben Ansicht. Auch SABATIER hat, wenn ich ihn recht verstehe, bei *Cistudo europaea* dieses Septum gefunden, er schreibt: „L'orifice de la veine cave sup. gauche est séparé du sinus commun des deux autres orifices par un éperon membraneux saillant en forme de croissant, dont la concavité regarde en bas.“ GASCH (p. 150) hat diese unvollkommene Scheidewand, er bezeichnet sie als „Klappe“, bei *Chelonia* gefunden, dagegen nicht bei *Emys* und *Emysaurus*. Auffälligerweise widerspricht derselbe Autor sich, indem er im folgenden Absatz, sich auf *Chelonia*

beziehend, folgendes ausführt: „Die Vena cava sup. sin. mündet ganz im Gegensatze zu ihrem sonstigen Verhalten, hier klappenlos in das dorsale Ende des Vestibulum.“

Mir war es nicht möglich, eine äußere Abgrenzung der einzelnen Venengebiete vorzunehmen, da Trennungsfurchen nicht scharf genug vorhanden waren. Bei dem großen Sinus und den weit auseinander liegenden Venenmündungen ist es aber nicht schwer, eine ungefähre ideelle Grenze zu ziehen. Der größte Raum fällt dann entschieden den Lebervenen zu. Spuren einer inneren Scheidung fand ich in der von RÖSE beschriebenen Weise rechts vom linken Duct. Cuv. bei *Podocnemis expansa* (Fig. 16 u. 18) und bei *Chelodina longicollis*.

GASCH will bei *Chelonia* auch noch an der Vena cava inf. eine Klappe und an der V. cava sup. dextra eine Doppelklappe gefunden haben. Das klingt doch ziemlich unwahrscheinlich. RÖSE hat diesen komplizierten Klappenapparat auch nicht entdecken können, er hält die Vermutung für naheliegend, daß GASCH jedes Endocardtädtchen für eine Klappe anspricht.

Am geöffneten Sinus (Fig. 16) ist noch die Mündung der Herzvene bemerkenswert. Sie befindet sich unterhalb und rechts von der des linken Duct. cuv. und wird von einem Band in Form einer Brücke überspannt. Bei der Gießener *Dermochelys* war die Herzvenenmündung ebenso, nur war die Brücke nicht mehr frei, sondern nach der einen (rechten) Seite zu verwachsen, so daß das venöse Blut nur noch links passieren kann.

Die Vorhöfe.

SABATIER, auf dessen gründliche Arbeit ich mich im folgenden noch öfter berufen werde, widmet sich in seinen: „Études sur le coeur et la circulation centrale dans la série des Vertébrés“ nur den Vorhöfen der Reptilien. Ich werde mich möglichst auf das wesentlichste beschränken. Das, was bei der äußeren Beschreibung über die Größenverhältnisse der Vorhöfe gesagt wurde, trifft auch für das Innere zu, da es in allen Fällen im Gegensatz zum Ventrikel von Muskulatur unbesetzt bleibt und sich diese nur in den Wandungen vorfindet. Am stärksten ist die Wandung der Vorhöfe allemal am freien ventralen und oberen Teil derselben, während sie überall dort, wo ein benachbartes Organ an die Vorhöfe stößt, aus leicht erklärlichen Gründen am schwächsten ausgebildet ist. Das ist namentlich am unteren Teil (Boden) der Fall, wo sich die Atrien dem Ventrikel

anschiessen, ferner an der Berührungsstelle mit dem Truncus arteriosus und dorsal an der Mündung des Sinus venosus und der Venae pulmonales. Die Vorhöfe erfahren an der Stelle, wo sie gezwungen sind, sich in ihrer Gestaltung dem Truncus arteriosus, und zwar namentlich dem am weitesten dorsal gelegenen rechten Aortenbogen, anzupassen, eine als „Limbus Vieussenii“ bekannte Einbuchtung (Fig. 18 u. 22).

Das Septum atriorum.

Das Lumen der Vorhöfe wird durch die Scheidewand in zwei vollkommen voneinander getrennte Abschnitte geteilt, in den größeren rechten und den kleineren linken. Das Septum, das von ventral (links vom Limbus Vieussenii) in schräger Richtung nach dorsal rechts verläuft, ist immer mehr oder weniger in den linken Vorhof vorgebuchtet. Dadurch gewinnt der rechte Vorhof auf Kosten des so schon kleineren linken bedeutend an Raum. Der Grad der Vorbuchtung des Septums in den linken Vorhof scheint nicht ganz unabhängig zu sein von der Größe des Sinus venosus. Am weitesten vorgebuchtet fand ich die Scheidewand bei *Podocnemis expansa* und *Macrolemmys temminckii* (Fig. 18. u. 20), bei diesen waren ja auch kolossal entwickelte Sinus venosi vorhanden. Aber auch *Testudo tab.* zeigte ein weit nach links vorgebuchtetes Septum, obwohl der Sinus nur mittelgroß war. Die Vorhofsscheidewand habe ich in ihrer ganzen Ausdehnung einheitlich und undurchbrochen gefunden. Die von TREVIRANUS und MUNNICKS gemachten Angaben über durchbrochene Scheidewände bei *Terrapene clausa* und *tricarinata* hat RÖSE durch eigene Untersuchungen an *Terrapene clausa* nachgeprüft. Danach hat er diese Angaben nicht bestätigt gefunden, glaubt sie vielmehr irrtümlicherweise entstanden. Diesen Irrtum erklärt RÖSE sich durch die Tatsache, daß die Muskelamellen des Septums spaltförmige Zwischenräume aufweisen, die von einem dünnen und durchscheinenden Endocard ausgefüllt sind und so den Eindruck einer Unterbrechung erwecken können. Trotzdem RÖSE die Angaben der eben genannten Autoren eingehend kritisiert und verworfen hat, schreibt DOGIEL 17 Jahre später kritiklos: „Übrigens soll die Vorhofsscheidewand einiger Chelonier (*Terrapena tricarinata*, *Terrap. clausa*) nach TREVIRANUS ein Loch besitzen.“ Das Septum ist im allgemeinen sehr dünnwandig, bei *Chelone viridis* fand ich es dickwandiger. GASCH sagt das auch von *Cheloniamidas*.

Bevor ich dazu übergehe, die Mündungen der Venen in den Vor-

höfen zu charakterisieren, will ich in Kürze die Ansicht SABATIER's über den Werdegang des Sinus venosus in seiner Beziehung zum Vorhofe wiedergeben. Er kommt nach seinen Untersuchungen zu der Auffassung, daß es hauptsächlich der untere Teil des Sinus der Batrachier ist, welcher sich dem Vorhof der Reptilien einverleibt hat, während der obere Teil hinter den Klappen geblieben ist und allein seine Unabhängigkeit bewahrt hat. Die Vorhöfe der Reptilien setzen sich nach SABATIER entwicklungsgeschichtlich aus mehreren Elementen zusammen, nämlich aus den eigentlichen Vorhöfen der Batrachier und Fische und einem Teil des Sinus venosus. Dieser Teil des Sinus ist aber sehr ungleich unter die beiden Vorhöfe aufgeteilt. Ein nur sehr kleiner Abschnitt gehört als Sinus pulmonalis dem linken Vorhof an, während ein viel beträchtlicherer Teil sich dem rechten Vorhof als „arrière-cavité“ anfügt. Diese ungleiche Aufteilung des Sinus an die Vorhöfe ist (immer nach SABATIER) bedingt durch die Lage der Vorhofsscheidewand stark nach links vom Mittelpunkt der gemeinsamen Sinusöffnung. SABATIER sagt dann zusammenfassend: „Par suite de ses transformations, l'ancien sinus veineux se trouve donc en rapport à la fois avec l'oreillette droite, et beaucoup plus avec cette dernière.“

Die Mündung des Sinus venosus im rechten Vorhof.

Der dorsale untere, vorhin als „arrière-cavité“ bezeichnete Abschnitt des rechten Vorhofes findet nach ventral durch zwei segelförmige Klappen seine Begrenzung. Diese Klappen, welche in der Regel einen mehr oder weniger schrägen Verlauf von rechts oben dorsal nach links unten ventral nehmen (quer zum Vorhof), umfassen die Sinusmündung und können diese durch ihre besondere Anordnung verschließen. Man kann eine rechte und eine linke Sinusklappe unterscheiden, RÖSE bezeichnet sie in einigen Fällen als untere und obere. Meiner Meinung nach dürfte man noch besser und für alle Fälle zutreffend von einer ventralen und einer dorsalen Klappe sprechen, weil die rechte immer mehr ventral und die linke mehr dorsal zu finden ist. Die freie Fläche des dorsalen Segels wird immer zu einem Teile vom ventralen freien Segelrand bedeckt. Die obere Anheftung der Klappen kann, wie z. B. bei *Test. tub.* (Fig. 17) und *Macroclenmys*, in der Mitte der dorsalen Wand etwa stattfinden, oder aber, wie z. B. bei *Podocnemis* (Fig. 18) und *Cinixys belliana*, weiter nach rechts und unten in die rechte Ecke der dorsalen Vorhofswand verlegt werden. Im ersteren Falle stehen die freien

Klappenränder dann sehr steil, während sie mit zunehmender Verlagerung ihres oberen Ansatzes nach rechts und unten immer sanfter absteigen. An ihrem oberen Ende vereinigen sich die freien Segelränder, sie gehen in die Spannmuskeln über (*Musculi pectinati*), welche sie durch ihre Kontraktion zur Annäherung bringen können (Fig. 17). Manchmal greift die obere Anheftung des dorsalen Segels etwas über die des ventralen hinweg (*Chelodina longicollis* und bei einer *Test. tab.*), jedoch ist das nicht die Regel. Die Spannmuskeln sind meist sehr kräftig entwickelt, sie gewinnen durch ihre oft strahlenförmig sich ansetzenden Muskelzüge (Fig. 17) eine bedeutende Kontraktionsfähigkeit. An ihrem unteren Ende gehen die freien Segelränder in die Vorhofsscheidewand über, und zwar heftet sich das dorsale (linke) Segel weiter nach ventral und unten an, während das ventrale (rechte) schon früher seinen Abschluß findet. In den meisten Fällen wird so die untere Anheftung des ventralen Segels von dem noch freien dorsalen verdeckt. Das dorsale Segel überragt immer das ventrale auf dem ganzen Verlaufe, ohne indessen breiter zu sein (Fig. 17). Durch diese Anordnung der Klappen wird ein Verschluß gegen den Sinus ermöglicht. Die Sinusmündung resp. der Spalt, den die Sinusklappen in nicht zusammengeschlagenem Zustand frei lassen, zeigt immer nach links gegen das Septum und etwas nach vorne; es hängt von der oberen Anheftung der Klappen ab, in welchem Maße der Spalt auch nach oben schaut.

Die Mündung der Vena pulmonalis im linken Vorhof.

Wie schon der äußere Verlauf der Venae pulmonales und ihre unmittelbar vor der dorsalen Vorhofswand erfolgende Vereinigung vermuten ließen, kommt der gemeinsame Stamm in der rechten unteren dorsalen Ecke des linken Atriums zur Ausmündung. Die Mündung ist bald mehr bald weniger trichterförmig ausgeweitet und erfolgt stets unmittelbar am Septum, welches an dieser Stelle dem linken Vorhof am meisten Platz einräumt, indem es mit seiner dorsalen unteren Fläche sich weiter nach rechts in den rechten Vorhof zurückzieht. Auf diese Weise wird die Mündung der Pulmonalvene vom Septum je nach dem Grade seiner Vorbuchtung überdacht. Bei den von mir untersuchten Schildkröten war die Mündung des in Frage stehenden Gefäßes absolut klappenlos. Auf die Möglichkeiten des Verschlusses werde ich im physiologischen Teil zu sprechen kommen. Die trichterförmige Verschmelzung der Vena pulmonalis mit der dorsalen (rechten unteren) Vorhofswand bildet den von

SABATIER als „Sinus pulmonalis“ bezeichneten, nicht immer sehr deutlichen, Abschnitt des linken Vorhofes. Die Wandung dieses Abschnitts ist sehr dünn und entspricht demselben Bau wie die des Sinus venosus. RÖSE behauptet, daß der Lungenvenenstamm bei allen Reptilien in der hinteren oberen Ecke des linken Vorhofes mündet. Ich habe schon erwähnt, daß bei den Schildkröten diese Mündung immer in der hinteren unteren Ecke zu finden ist, höchstens aber einmal bis zu mittlerer Höhe. Einige Autoren wollen an der Mündung der Pulmonalvene eine Klappe gesehen haben. CUVIER spricht von 2 Klappen, hinterher aber nur von einer. DOGIEL beschreibt seine bei *Emys caspica* gefundene Klappe als von sphincterartigem Aussehen. SABATIER, auf den ich noch im physiologischen Teil zurückkommen werde, beschreibt ebenfalls eine Klappe, die er sehr augenscheinlich bei einer *Chelonia caucana* gesehen haben will, er sagt: „il se détache un voile membraneux très-étroit, tendu de la face interne à la face postérieure de l'oreillette“. Unter „face interne“ meint SABATIER die Vorhofsscheidewand. GASCH hat die Pulmonalismündung bei *Emys europaea* und *Chelonia* klappenlos gefunden, während er für *Emysaurus serpentinus* eine doppelte Klappenvorrichtung angibt. Diese Klappen, welche er in eine ventrale und dorsale unterscheidet, verbinden nach ihm das Septum mit der dorsalen Wand des Vorhofes. Die ventrale „dachartige“ Klappe soll der dorsalen an Größe bedeutend überlegen sein.

Ich kann mir eigentlich nicht denken, daß die Angaben der eben genannten Autoren auf Richtigkeit beruhen, möchte vielmehr glauben, daß man sich öfter hat täuschen lassen durch die gerade hier leicht entstehenden zufälligen Falten. Besonders bei frischen Präparaten kommt es infolge der sehr elastischen dünnen Wandung in der Nähe der Mündung sehr leicht zu willkürlichen Faltenbildungen, die sich aber immer wegglätten lassen. G. FRITSCH, der doch sehr viele Schildkröten untersucht hat, und RÖSE haben auch keine Klappen an der Pulmonalismündung im linken Vorhof finden können.

Die Atrioventricularklappen.

Das Septum atriorum trennt nicht nur die beiden Vorhöfe voneinander, sondern es setzt sich auch in ihren Zugang zum Ventrikel nach unten hin fort, so daß die Ostia atrioventricularia eine Scheidung erfahren. Diese Scheidung der Ostia von Seiten des Septums geht in der Regel ziemlich tief vor sich, besonders war das bei

Macrocllemmys (Fig. 20) der Fall, am wenigsten bei *Dermochelys* (Fig. 22) und *Chelone viridis* (Fig. 21), wo das Septum mit der unteren Vorhofsgrenze fast sein Ende erreicht. An ihrem unteren Ende geht die Vorhofsscheidewand in die Atrioventricularklappen über, welche, median zur Längsachse des Herzens gelegen, in eine rechte und linke geschieden werden können. Außer dieser mittleren Anheftung am Septum gehen die Klappen noch eine sehr breite Verbindung mit der dorsalen und ventralen Wandung des oberen Ventrikelabschnittes ein (Fig. 20, 21, 23). Ihre freien Ränder begrenzen eine halbmondförmige Öffnung; die der rechten Klappe schaut nach rechts, die der linken nach links. Nach oben gegen die Vorhöfe sind die Klappen geschlossen und zeigen, wenn sie aufgebläht sind, ein kuppelförmiges Aussehen. Sie sind in gespanntem Zustande außerordentlich voluminös, das größte Volumen weist immer die rechte Klappe auf, entsprechend ihrer Zugehörigkeit zum größeren rechten Vorhof. Die freien Ränder weisen einen etwas verdickten Saum auf, der, wie JACQUART auch meint, wohl dazu bestimmt ist, den Klappen etwas mehr inneren Halt zu geben. Ich fand diese Verdickung eigentlich nur immer an der rechten Klappe in ausgeprägtem Maße, während der linke Klappenrand in der Regel dünner auslief. In allen Fällen liegt die rechte Atrioventricularklappe höher als die linke.

Dem freien Rande der rechten Klappe liegt ein Wulst gegenüber, der unmittelbar (links) neben dem Zugang zum rechten Aortenbogen sich befindet. Dieser Wulst ist so gelegen, daß bei Kontraktion des Ventrikels die sich aufblähende Klappe mit ihrem freien Rande gegen ihn anschlagen muß (Fig. 23). Der linken Klappe liegt ein freier Endocardrand gegenüber, der einfach die Fortsetzung der inneren Auskleidung des linken Vorhofes bildet und sich nach unten zu an die ventrale und dorsale Ventrikelwandung anheftet (Fig. 23). Auch hier ist klar ersichtlich, daß der linke Klappenrand, wenn er aufgebläht ist, gegen den ebenfalls gehobenen freien Endocardrand anschlagen muß. Am besten dürften diese Verhältnisse an der Fig. 23 zu ersehen sein, weniger gut an Fig. 21, wo das Herz der *Chelone viridis* von dorsal eröffnet worden ist. In Wirklichkeit ist aber der Zweck dieser Anordnung so klar ersichtlich und bei sämtlichen von mir auf diesen Punkt hin untersuchten Schildkröten so regelmäßig und gleichartig vorhanden, daß man sie unmöglich übersehen kann. Um so mehr wundert es mich, daß man noch so wenig auf diese Verhältnisse in klarer Weise eingegangen ist. Es ist

eigentlich nur JACQUART, der sich etwas bestimmter darüber äußert, indem er sagt: „il existe un rudiment de repli valvulaire festonné, assez épais, qui garnit l'entrée de chaque orifice auriculoventriculaire, et qui semble destiné à séparer par une occlusion plus complète l'oreillette du ventricule correspondant quand les valvules se relèvent vers celle-ci.“ OWEN spricht von einer der rechten Klappe gegenüber liegenden rudimentären Klappe: „Opposite to the right valve a semilunar ridge projects, in *Testudo indica*, which is the rudiment of the second auriculo-ventricular valve in the Crocodile, and of the fleshy valve of that orifice in the right ventricle of Birds.“ HUXLEY äußert sich in einem Abschnitt, der sich auf die Chelonier, Lacertilier und Ophidier bezieht (p. 264), folgendermaßen: „Ihr ventricularer Rand (nämlich der Vorhofsscheidewand) geht beiderseits in eine breite häutige Klappe über, die sich bei der Systole gegen einen Kamm oder Falte legt, welche an einer oder an beiden Seiten vom Rand der Vorhof-Kammeröffnung entwickelt ist und das Rudiment einer zweiten Klappe darstellt.“ BRÜCKE und G. FRITSCH lassen die beim Verschuß der Ostia atrioventricularia unterstützend wirkenden Vorrichtungen gänzlich unerwähnt, ebenfalls RÜSE, der noch hervorhebt, daß bei allen Reptilien mit Ausnahme der Crocodile in jedem Ostium atrioventriculare nur eine medial befestigte Taschenklappe vorhanden sei, welche zum Verschlusse des Ostiums völlig ausreichend zu sein scheine.

Die soeben gemachten Literaturangaben, die sich nur zum Teil ganz speziell auf Schildkröten beziehen (JACQUART: *Chelonia midas*, OWEN: *Testudo indica*), mögen zur Genüge gezeigt haben, daß dieser Punkt bisher sehr wenig Berücksichtigung gefunden hat und der Aufklärung bedurfte.

Nach RÜSE sind die beiden Atrioventricularklappen der Reptilien aus den beiden primären Taschenklappen des Ostium venosum commune der Amphibien entstanden durch Verwachsung der primären vorderen und hinteren Taschenklappe. Verwachsungsspuren, welche RÜSE in Form von zwei quer verlaufenden erhabenen Leisten auf der unteren Fläche der Klappen überall mehr oder minder deutlich festgestellt hat (besonders bei *Chelonia midas*), dienen dieser Genese zum Beweise. Auch ich habe mich in verschiedenen Fällen vom Vorhandensein solcher Spuren überzeugen können. In sehr starkem Maße sah ich diese beiden Leisten bei *Chelone viridis* hervortreten.

Das Innere des Ventrikels.

Die ebenfalls hierher gehörenden Atrioventricularklappen sind bereits im Anschluß an die Vorhöfe beschrieben worden.

Das Innere der Kammer ist in der Regel mehr oder weniger dicht mit Trabekelzügen besetzt, so daß der Ventrikel im Gegensatz zu den Vorhöfen sehr oft ein schwammiges Aussehen erhält und sein Lumen eine starke Einschränkung erfährt. Am wenigsten dicht von Muskelmassen ausgefüllt fand ich die Ventrikel von *Macrolemmys temminckii* und *Chelone viridis*, wo größere Hohlräume auftraten (Fig. 20, 21). Sehr dicht war der Ventrikel u. a. bei *Testudo* und *Podocnemis*. In allen Fällen aber ist ein Hohlraum im Bereiche der Atrioventricularklappen und vor den Zugängen zu den arteriellen Gefäßstämmen vorhanden.

Bevor ich zur Einteilung des Herzinnern übergehe, ist es nötig, daß ich das wesentliche der sich hierauf beziehenden Literatur skizziere. BRÜCKE teilt den Ventrikel in drei Abschnitte und bezeichnet den am weitesten links gelegenen als „Cavum arteriosum“, den am weitesten nach rechts als „Cavum venosum“. An diesem Cavum venosum unterscheidet BRÜCKE alsdann eine obere und eine untere Hälfte, welche voneinander durch eine Muskelleiste getrennt sind. Als ungefähre Grenze zwischen Cavum arteriosum und venosum denkt er sich die Verlängerung des Septum atriorum. STANNIUS gibt dieselbe Einteilung. JACQUART unterscheidet statt dessen eine rechte und eine linke Kammer, die untereinander kommunizieren und von denen die linke zwei Höhlen aufweist: „c'est à dire d'un droit ou pulmonaire et d'un gauche bilobé, séparés l'un de l'autre incomplètement par une cloison, dont le bord supérieur n'est pas soudé aux parois du coeur.“ G. FRITSCH will von einem rechten und linken Ventrikel nichts wissen, er spricht vielmehr von einem ventralen und dorsalen Raum, die sich aber beide sehr wohl, wie GASCH meint, mit der rechten und linken Herzkammer der Crocodile und Vögel vergleichen lassen. HUXLEY gebraucht für die rechte Kammer JACQUART's (ventraler Raum nach FRITSCH) die Bezeichnung „Cavum pulmonale“. Auch er vermeidet die Ausdrücke „rechte und linke Kammer“, spricht vielmehr von einer kleineren rechten und einer größeren linken Hälfte des gemeinsamen Kammerraumes, die durch eine teils muskulöse teils knorpelige Scheidewand voneinander unvollständig getrennt sind. Den linken größeren Teil des gemeinsamen Kammerraumes, der das Blut der Vorhöfe einnimmt, teilt

HUXLEY in zwei Regionen. Den linken Abschnitt, der das arterielle Blut des linken Vorhofes erhält, bezeichnet er als „Cavum arteriosum“, den rechten, der zunächst das venöse Blut des rechten Vorhofes empfangen muß, als „Cavum venosum“. HUXLEY belegt also diese Abschnitte mit den BRÜCKE'schen Namen, versteht aber, wie aus meinen Ausführungen hervorgeht, unter dem „Cavum venosum“ nicht dasselbe wie BRÜCKE. BRÜCKE's „Cavum venosum“ umfaßt HUXLEY's gleichnamigen Abschnitt plus Cavum pulmonale.

Auch ich möchte mit FRITSCH und GASCH nicht von einer rechten und linken Kammer reden, weil sich an eine solche Bezeichnung Vorstellungen knüpfen, die beim Schildkrötenherz nicht angebracht sind. Dagegen halte ich es für das Richtigeste wie FRITSCH von einem ventralen kleineren und einem dorsalen größeren Abschnitt des gemeinsamen Kammerraumes zu sprechen. Diese Bezeichnungen entsprechen am besten den Lageverhältnissen und lassen sich auf jedes Herz der Chelonier mit Klarheit anwenden. Nichtsdestoweniger sehe ich nicht ein, warum man nicht mit HUXLEY der Einfachheit halber diesen ventralen kleineren Abschnitt mit dem Namen „Cavum pulmonale“ belegen soll, da doch die Pulmonalarterie aus ihm ihren Ursprung nimmt. Eine weitere Einteilung des dorsalen Abschnittes erübrigt sich in der Regel trotz seiner Größe, da er sehr oft dicht besetzt ist von Muskelbalken und dann kaum besondere Differenzierungen aufweist. In den Fällen aber, wo wie bei *Macrocllemmys* und *Chelone viridis* z. B. größere Hohlräume und an der dorsalen Wand ein kompakterer Muskelzug auftreten, dürften Unterabteilungen, etwa wie HUXLEY sie macht, in ganz unscharfem Sinne ganz praktisch sein.

Die Scheidewand, welche den gemeinsamen Kammerraum in einen ventralen und dorsalen Teil unvollkommen trennt, bildet eigentlich nichts anderes als ein Stück von der rechten oberen ventralen Wandung des hinteren Kammerabschnittes. Anstatt wie an ihrem linken und mittleren oberen Teil mit der ventralen Vorhofswandung zu verschmelzen, hört sie hier unvermittelt auf und endet ventralwärts unterhalb des Zuganges zur Pulmonalarterie. Auf diese Weise wird ein besonderer Raum für die Art. pulm. gebildet, das Cavum pulmonale oder die ventrale Kammerabteilung. Der spaltförmige Zugang zum Cavum pulmonale wird noch dadurch erweitert, daß die als „Muskelleiste“ bekannte Scheidewand („Conus pulmonalis“ nach FRITSCH) an ihrem freien Rande einen konkaven, der rechten Ventrikelsbasis zugekehrten Ausschnitt aufweist. Der freie Rand nimmt eine

Richtung von rechts unten dorsal nach links oben ventral. Ihm gegenüber befindet sich eine schon öfter als „Muskelpolster“ beschriebene stärkere Muskulatur der ventralen Ventrikelwandung. GASCH will an diesem Muskelpolster bei *Emys europaea* eine kleine Knorpelplatte gefunden haben; ich habe an dieser Stelle nirgends eine Knorpelplatte entdecken können. An ihrem unteren und linken Teil verschmilzt die Muskelleiste mit der ventralen Ventrikelwand, während sie oben an dem von BOJANUS entdeckten Knorpel und, wie schon gesagt, an der Pulmonalarterie ihren Abschluß findet (Fig. 24 u. 25). Außer durch den regelrechten Zugang steht das Cavum pulmonale noch durch kleinere Lücken in der Muskelleiste mit dem dorsalen Kammerabschnitt in Verbindung, sie sind jedoch nicht immer deutlich. Der Zugang zum Cavum pulmonale hat von dorsal die Gestalt einer Rinne, die einerseits begrenzt wird durch die Muskelleiste und andererseits durch die beim Übergang des rechten Vorhofes in die Ventrikelbasis vorspringende Falte (Fig. 21).

Bezüglich des BOJANUS'schen Knorpels, der bekanntlich zwischen den Mündungen der arteriellen Gefäßstämme liegt, ist noch zu sagen, daß er sich mit zunehmendem Alter des Tieres vergrößert und immer härtere Konsistenz annimmt, ja verknöchern kann, bei jungen Tieren dagegen öfter ganz fehlt (*Chelodina longicollis*, kleine *Dermochelys*). *Chelonia* scheint eine Ausnahme zu bilden. *Chelone viridis* wies trotz des doch immerhin etwa 6 cm langen Herzens keine Spur eines Knorpels auf. Dasselbe war nach GASCH auch bei *Chelonia midas* der Fall. Ob die Gießener *Dermochelys* einen Knorpel besitzt, weiß ich nicht, da ich nur eine äußere Präparation vorgenommen habe.

Über den dorsalen Kammerabschnitt bleibt nur noch wenig zu sagen übrig. Er nimmt einen ungleich größeren Raum ein als der ventrale, ist allerdings sehr oft in seinem Lumen stark beeinträchtigt durch das ihn mehr oder minder geordnet durchquerende Muskelwerk. In einigen Fällen ist, wie schon erwähnt, ein kompakterer Muskelzug an der dorsalen Wandung zu bemerken, der unten links beginnend schräg nach rechts oben verläuft, wo er den Atrioventricularklappen dorsal zum Ansatz dient. Von diesem dorsalen Muskelzug gingen besonders bei *Chelone viridis* eine Unmenge feiner Sehnenfädchen unterhalb der Atrioventricularklappen nach der ventralen Wandung hinüber, wo sie sehr weit nach rechts und zum Teil an die Endocardbedeckung der Muskelleiste sich ansetzten (Fig. 21). Am dichtesten war das Sehnenetz im unteren Teil des dorsalen

Kammerabschnittes, während es nach oben zu immer lockerer wurde. An die Atrioventricularklappen reicht das Sehnennetz aber nicht heran, auch nicht, wenn man sie nach unten zieht.

In einem solchen Fall läßt sich in der Tat der dorsale Kammerabschnitt ganz gut in zwei Zonen unterscheiden. Links von dem oben beschriebenen Muskelzug würde sich dann der von HUXLEY als „Cavum arteriosum“ bezeichnete Raum befinden, der hauptsächlich dem linken Vorhof zugehört, während rechts davon das „Cavum venosum“ nach HUXLEY zu suchen ist, seiner Lage nach dem rechten Vorhof zugehörig. Das Cavum venosum ist größer als das Cav. arteriosum.

Die Ursprünge der arteriellen Gefäßstämme.

Bei Beschreibung der Zugänge zu den 3 Arterienstämmen werde ich mich vornehmlich an die Fig. 18 halten, welche die Verhältnisse typisch wiedergibt.

Am meisten ventral in der Kammer, dem Cavum pulmonale zugehörig, liegt der Zugang zur Art. pulmonalis. Er stellt, wie auch bei den anderen Gefäßen, eine längliche Öffnung dar und hat eine fast seitliche Richtung von links nach rechts, jedoch mit einer Neigung von dorsal nach ventral. Durch den BOJANUS'schen Knorpel von der Pulmonalarterie getrennt und gewissermaßen verdrängt, liegt der benachbarte Zugang zum linken Aortenbogen mehr nach dorsal. Er nimmt eine Richtung von links hinten nach rechts vorn und bildet so einen Winkel von etwa 50° zur Mündung der Pulmonalis. Eine ähnliche Richtung hat auch der Zugang des rechten Aortenbogens, er liegt am weitesten nach dorsal und am wenigsten tief in der Kammer drin, unmittelbar hinter dem des linken Aortenbogens. Ich erwähnte bereits, daß die 3 Gefäßstämme eine längliche Form ihrer Mündung erkennen lassen. Diese weist bei allen dreien ihren größten Durchmesser an dem am weitesten nach dorsal gelegenen Ende auf, während sie sich nach ventral, also immer dort, wo die Gefäßwände aneinander stoßen, verengert. Der rechte Aortenbogen stößt naturgemäß mit dem engen Teil seines Zuganges gegen den weiteren des linken Aortenbogens. Durch dieses Verhalten wird der Gesamtumfang, den die 3 Gefäßursprünge am Ventrikel einnehmen, auf einen verhältnismäßig kleinen Raum beschränkt. Das durch die Kontraktion des Ventrikels hinaus zu befördernde Blut findet durch diese Anordnung an einer Stelle lokalisierte Ausgänge. Die Möglichkeiten der Blutverteilung auf

die verschiedenen Bahnen werde ich im physiologischen Teil dieser Arbeit zu untersuchen haben. Alle 3 Gefäßstämme entspringen dem rechten oberen Teil des Ventrikels, und zwar gehört die Mündung der Art. pulmonalis dem ventralen, die der beiden Aortenbogen dem dorsalen Kammerabschnitt an. Die Angabe von GASCH (p. 136), daß bei *Chelonia* die linke Aorta ventraler als gewöhnlich und rechts neben der Pulmonalarterie liege, habe ich an *Chelone viridis* nicht bestätigt gefunden. Das Fehlen des Knorpels bei dieser Schildkröte ändert an der Lage der Gefäßmündungen nichts.

GASCH glaubt, daß BRÜCKE zu Unrecht CUVIER den Vorwurf gemacht habe, für die Landschildkröten nur einen Zugang zu sämtlichen Körperarterien angenommen zu haben. Zum Beweise dafür zitiert GASCH eine Stelle aus CUVIER's Werk, 2. Ausgabe aus dem Jahre 1839, wo allerdings von 3 getrennten Mündungen die Rede ist. BRÜCKE hat sich nun aber nicht auf das Werk vom Jahre 1839 bezogen, sondern auf ein früheres aus dem Jahre 1805: „Leçons d'anatomie comparée“, Vol. 4, wo CUVIER wörtlich als Gegensatz zu den Meerschilddröten sagt: „mais dans les tortues de terre, il n'y avait qu'une seule embouchure pour toutes les artères du corps.“ CUVIER hat sich also in seinem späteren Werke berichtigt. — Irrtümliche Angaben von TREVIRANUS aus dem Jahre 1839 hat BRÜCKE schon zurückgewiesen, ich brauche deshalb nicht darauf einzugehen.

Am Eingang der 3 genannten Gefäßstämme befinden sich je 2 Klappen, ihr Volumen entspricht in der Regel dem ihres Gefäßes. Entsprechend den vorhin beschriebenen Mündungen, die sie umrahmen, nehmen die Klappen mehr oder weniger eine schräge Richtung von links hinten nach rechts vorn. Die beiden einem Gefäßstamme zugehörigen Klappen vereinigen sich an ihrem oberen Rande an der dorsalen und ventralen Wandung zu einer gemeinsamen erhabenen Leiste, die oft ziemlich hoch hinauf geht und sich dann verliert. Der Verlauf der freien Klappenränder von der ventralen zur dorsalen Wandung des Gefäßes vollzieht sich in einem schön geschwungenen Bogen, dessen Konkavität nach oben schaut. Die rechte Klappe der Aorta dextra, d. h. ihr freier Rand, liegt höher als der der linken, auch ist die erstere voluminöser. Bei der linken Aorta ist dasselbe der Fall. Bei der Pulmonalarterie liegt der freie Rand der linken (ventralen) Klappe höher als der der rechten (dorsalen). Es liegen demnach die freien oberen Ränder derjenigen Klappen am höchsten, welche an der Außenwandung der Gefäßstämme sich befinden, auch

scheinen diese Klappen das größere Volumen zu besitzen. Dieses Verhalten dürfte ohne Zweifel auch dem erwähnten Bestreben dienen, dem Ursprung der Stämme am Ventrikel einen möglichst kleinen Raum zu gewähren. Oder umgekehrt: weil die Gefäßsprünge auf einen kleinen Raum beschränkt sind, ist für die nach innen zu am Zusammenstoß der Gefäße gelegenen Klappen kein allzu großes Volumen möglich. Dagegen können die an der Außenwandung gelegenen Klappen sich besser entfalten, zumal sie mit ihrem oberen Teil schon außerhalb des Ventrikels liegen. Bezüglich der Klappen des Pulmonalisstammes möchte ich noch darauf hinweisen, daß die linke (ventrale) Klappe der weiter oben gelegenen Mündung der Art. pulm. sin., die rechte (dorsale) derjenigen der Art. pulm. dextra entspricht.

STANNIUS behauptet, daß jedes Ostium mit 3 halbmondförmigen Klappen versehen sei; ich brauche wohl kaum erst betonen, daß das in keinem Fall zutrifft.

Allgemeine Betrachtung.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, an meine vergleichend anatomischen Ausführungen noch einiges anzuknüpfen, was vielleicht für die Systematik von Interesse sein könnte. Ich möchte noch einmal auf die unter den Schildkröten so fremdartig anmutende *Dermochelys coriacea* zu sprechen kommen. Über die systematische Stellung der *Dermochelys* war man sich lange uneinig, und noch heute ist die Entscheidung nicht gefallen. Während BOULENGER *Dermochelys* in Gegensatz zu allen übrigen Schildkröten bringt, indem er diese in die Athecae und Thecaphora teilt (wobei *Dermochelys* der alleinige Vertreter der Athecae ist), ist BAUR der Ansicht, daß *Dermochelys* von wahren „Thecophoren und zwar von den Pinnaten“ abstammt. Er ist der Meinung, daß *Dermochelys* die am meisten spezialisierte Form der *Cheloniidae* ist. SIEBENROCK, dessen Einleitung zur Synopsis ich diese Angaben entnehme, schließt sich BAUR an. Dementsprechend bringt er denn auch die Familie *Dermochelyidae* mit der Familie *Cheloniidae* in einer Unterordnung (Superfamilie), nämlich *Cheloniidea*, zusammen. NICK, auf dessen Literaturangaben ich verweise, kommt in seiner umfangreichen Arbeit über das Kopfskelet von *Dermochelys* zu dem Schluß, daß sie der *Chelonia* am nächsten steht, daß aber eine frühe Trennung der beiden Gattungen im Laufe der Stammesentwicklung stattgefunden habe. NICK empfiehlt daher, *Dermochelys* und *Chelonia*

zu einer Gruppe zusammenzufassen, aber unter einem Namen, der nicht eine von ihnen als Typ hinstellt.

Was nun das Gefäßsystem der *Dermochelys* betrifft, so habe ich daran, um noch einmal zu wiederholen, u. a. folgendes auffällig gefunden (es liegen diesem Punkt zum Vergleiche die Untersuchungen von 12 Arten zugrunde):

1. Im Gegensatz zu allen übrigen von mir untersuchten Arten (von *Chelonia* abgesehen) trat die Vereinigung der Aortenwurzeln bereits hinter dem Herzen und zwar in der Höhe der Ventrikelbasis ein.

2. Infolge der frühzeitigen Vereinigung müssen die Eingeweidearterien einen viel längeren Weg zum Ziele zurücklegen.

3. Bei der kleinen *Dermochelys* war ein funktionsfähiger Ductus Botalli, bei der Gießener *Dermochelys* an derselben Stelle ein nicht mehr durchgängiges, aber sehr kräftiges Band vorhanden (rudimentärer Ductus Botalli).

Bei *Chelone imbricata*, die mir Herr Prof. SPENGLER zum Vergleich überließ, trat die Vereinigung der Aortenwurzeln auch hinter dem Herzen, aber nur eben oberhalb der Ventrikelspitze ein. Das ist sehr bemerkenswert. Weniger wichtig scheint es mir zu sein, daß *Chelone imbricata* einen ganz feinen rudimentären Duct. Bot. aufwies, da ich bei *Chelys fimbriata* ebenfalls einen solchen haarfeinen Strang fand.

Wenn ich also zu den bisher gemachten Angaben, welche auf eine Verwandtschaft der *Dermochelys* zu *Chelonia* hinweisen, noch etwas beitragen darf, so hätte ich vor allen Dingen die frühzeitige Vereinigung der Aortenwurzeln zu nennen. Für eine Verwandtschaft der beiden Gattungen ließe sich eventuell noch anführen, daß bei ihnen das Septum atriorum nur verhältnismäßig wenig tief gegen den Ventrikel zu hinabreicht. Die Gießener *Dermochelys* ist jedoch auf diesen Punkt hin nicht untersucht worden.

Die bedeutend frühere Verschmelzung der beiden Aortenbogen bei *Dermochelys* sowie die kräftige Ausbildung des Ductus Botalli würden dann den Beweisen zuzuzählen sein, welche besagen, daß *Dermochelys* im Verlaufe der Entwicklung auf einer primitiveren Stufe zurückgeblieben sei als die *Cheloniidae*.

Physiologisches.

Die im anatomischen Teil gemachten Angaben erleichtern mir wesentlich die Aufgabe, die Funktion des Herzens einer Betrachtung

zu unterziehen. Ich bin mit G. FRITSCH der Meinung, daß man nur auf anatomischer Grundlage berechtigt ist, Schlüsse auf die Tätigkeit des Organes zu ziehen, wobei allerdings äußere Beobachtungen des pulsierenden Herzens eine ergänzende Rolle spielen können.

Im folgenden will ich zunächst auf die Wirksamkeit der Einrichtungen zu sprechen kommen, die dem Blute während seiner Bahn durch das Herz eingeschaltet sind, die ihm hindernd oder richtunggebend entgegentreten. In allen meinen Ausführungen über die Funktion der einzelnen Teile werde ich mich an die Fälle halten, wo die Verhältnisse am klarsten ausgeprägt waren.

Im Sinus venosus kommt außer den später zu besprechenden Sinuskappen nur noch die eigenartige Mündung der Herzvene in Betracht. Durch diese gelangt das venöse Blut des Herzens in den Sinus, indem es das brückenförmige Band emporhebt und so rechts und besonders links von diesem sich Austritt verschafft. Diese Brücke verhindert, daß Blut aus dem Sinus in die Herzvene gelangt, indem sie sich infolge des auf ihr lastenden Blutdruckes der unteren Sinuswandung anschmiegt und damit auch den Zugang zur Herzvene verschließt (Fig. 16). Die rudimentäre Scheidewand rechts von der Mündung des linken Ductus Cuvieri hat, wenn sie überhaupt vorhanden ist, wohl keinen Einfluß auf die Blutbahn, höchstens kann sie den absteigenden venösen Blutstrom des linken Duct. Cuv. etwas von der Sinusmündung (im rechten Vorhof) ablenken.

Im rechten Vorhof kommt natürlich den Sinuskappen eine große funktionelle Bedeutung zu. Einmal sind ihre großen segelförmigen Flächen dazu bestimmt, einen Rückfluß des aus dem Sinus in den rechten Vorhof gelangten venösen Blutes zu verhindern. Dann aber vermögen auch die freien Segelränder das hineinströmende Blut in seiner Richtung zu beeinflussen. Ein Rückfluß des Blutes wird durch die Anlagerung der freien Segelränder unmöglich gemacht. Dieser Verschuß wird erzielt einerseits durch die besondere Anheftung der Klappen und andererseits durch die Kontraktion der kräftigen Muskelansätze an dem oberen Ende derselben. Dabei wird das dorsale Segel den ventralen Segelrand etwas überlagern und so einen vollkommenen Abschluß zustande bringen. In nicht angelagertem Zustande sind die freien Segel so gestellt, daß das durch sie hereinströmende Blut nach vorn und links geleitet wird, und zwar gegen das Ostium atrioventriculare dextrum und gegen das Septum atriorum. Bei *Testudo tab.* reichte die untere Anheftung des dorsalen Segels bis ans rechte Ost. atrioventr. heran (Fig. 17).

Es ist auffällig, wie wenig Aufmerksamkeit man bisher der Mündung der Vena pulmonalis im linken Vorhof geschenkt hat, besonders in Hinsicht auf die Möglichkeit ihres Verschlusses. Es ist eigentlich nur SABATIER, der sich in längerer Ausführung diesem Gegenstand widmet, während z. B. bei BRÜCKE und FRITSCH nichts darüber zu finden ist. Die Lage der Pulmonalismündung habe ich gekennzeichnet, es handelt sich nun um ihre Verschlussmöglichkeiten, die nicht ohne weiteres zutage treten. SABATIER will, wie erwähnt, an der Pulmonalismündung ein membranöses Segel gefunden haben, das zwischen Septum und der dorsalen Vorhofswand gespannt sein soll. Dieses membranöse Segel nun läßt SABATIER an dem Verschuß mitwirken und zwar im Zusammenhang mit einem gleich zu beschreibenden Mechanismus, da er diese Segel nicht für ausreichend hält, den während der Vorhofdiastole sehr erweiterten Pulmonaliszugang zu verschließen. Wie er sich das denkt, lasse ich wörtlich folgen: „Mais il est facile de comprendre que, dès que les faisceaux musculaires de l'oreillette, qui enlacent les deux extrémités et le bord externe de l'orifice veineux et lui forment comme un sphincter allongé, ont commencé à se contracter, cet orifice est rétréci, et le voile membraneux, pressé par le sang, vient s'appliquer dans l'angle rentrant formé par les parois interne [gemeint ist das Septum] et postérieure de l'oreillette. et aide à fermer complètement l'orifice pulmonaire. C'est ainsi que peu après le début de la systole auriculaire, il y a obstacle au reflux du sang dans les veines pulmonaires.“ In seinen weiteren Ausführungen bekämpft SABATIER, wie mir scheint mit Recht, den von CORTI für *Psammosaurus griseus* zum Verschuß der Pulmonalismündung angenommenen sehr komplizierten Mechanismus, hervorgerufen durch den Blutstoß aus der Vena pulmonalis gegen das Septum atriorum. Dabei würde nach CORTI das nach rechts zurückweichende Septum einen Zug ausüben auf seinen oberen Teil und dadurch eine Verengung des Pulmonaliszuges herbeiführen, wobei zu gleicher Zeit eine vorübergehende Falte gebildet würde. Andererseits soll durch die zeitweise Verdrängung des Septums nach rechts ein Zug auf die untere Partie desselben ausgeübt und dadurch die Atrioventricularklappe gehoben werden. SABATIER'S Einwand, daß der Blutstrom der im allgemeinen schwachen V. pulmonalis wohl schwerlich eine solche Stoßkraft besitzt, um die Ursache eines so komplizierten Mechanismus zu sein, scheint auch mir sehr berechtigt. Außerdem ist die CORTI'sche Annahme schon deshalb nicht auf die Verhältnisse bei Schildkröten anzuwenden,

weil bei diesen in den meisten Fällen das Vorhofsseptum mehr oder weniger stark nach dem linken Vorhof vorgebuchtet ist. Nun zur Annahme SABATIER'S. Angenommen, SABATIER hätte sich nicht geirrt, wenn er von einem membranösen Segel an der Pulmonalismündung spricht, und auch die Möglichkeit einer Verengung der Mündung bei Kontraktion des Vorhofes zugegeben. Wie würde nun aber der Verschuß in den Fällen zustande kommen, wo, wie absolut feststeht, keine Spur einer Klappe oder Falte vorhanden ist? SABATIER'S Ansicht, die sich nur auf die Untersuchung einer einzigen Art stützt, kann unmöglich verallgemeinert werden. Nochmal in Kürze der anatomische Befund: der gemeinsame Stamm der Venae pulmonales nimmt einen Verlauf von rechts unten nach links oben, wo er in der rechten unteren dorsalen Vorhofsecke trichterförmig unmittelbar am Septum atriorum zur Ausmündung gelangt. Diese Stelle ist aber die am weitesten nach rechts gelegene des linken Vorhofes, und sie wird, da das Septum sich mit seinem unteren dorsalen Rande ebenfalls weit nach rechts zu anheftet, von diesem förmlich überdacht. Am schönsten fand ich das bei *Podocnemis* ausgeprägt.

Wenn nun schon am geöffneten blutleeren Herzen eine Vorgebuchtung des Septums in den linken Vorhof besteht, wird das um so mehr der Fall sein bei Blutfülle der Atrien. Ich gehe aus von dem Stadium, in welchem die beiden Vorhöfe mit Blut gefüllt sind, also von ihrer Diastole. Es muß dann das größere Volumen Blut des rechten Vorhofes einen größeren Druck auf die Vorhofsscheidewand ausüben als die kleinere Blutmasse des linken. Dadurch wird das so schon von Natur nach links vorgebuchtete Septum in noch stärkerem Maße nach dieser Richtung gedrängt, zum mindesten aber in seiner Lage bestärkt und damit auch die Pulmonalismündung noch mehr verdeckt. Tritt nun die Systole der Vorhöfe ein, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß bei der allgemeinen Kontraktion der Vorhofswandungen auch die Mündung der Venae pulmonales eine Verengung erfahren wird. Ferner scheint es mir unausbleiblich, daß bei dem Bestreben der Vorhofswandungen, sich in der Systole dem Innern zu nähern, die dorsale Wandung und damit auch die in Frage stehende Mündung dem Septum näher rückt, das um so mehr, als bei Annäherung der ventralen und dorsalen Vorhofswandungen das Septum noch weiter nach links sich vorgebuchtet muß, um auszuweichen. Auf diese Weise bewirkt das Septum einen Verschuß der Pulmonalismündung und verhindert so ein Rückfließen des arteriellen Blutes. Bei eintretender Diastole geht das Septum wieder in seine

natürliche Lage zurück, die Pulmonalismündung erweitert sich wieder, und es kann von neuem arterielles Blut in den linken Vorhof gelangen. Die Vorhofsscheidewand bildet dabei kein Hindernis, denn einmal findet sie zunächst noch keine Unterstützung durch den Blutdruck des rechten Vorhofes, und dann wird auch das elastische dünne Septum schon infolge der eigenen Schwere sich mit seinem vorgebuchteten Teil etwas von der Pulmonalismündung entfernen. Außerdem sichert der etwas seitlich kommende Blutstrom sich schon leichter eine freie Bahn.

GASCH ist der einzige, der, wenn auch nur ganz flüchtig, in diesem Sinne auf die Bedeutung des Septums hinweist. Er bezieht sich auf die Reptilien im allgemeinen, bei denen, wie er meint, die Pulmonalisklappen zwar selten sind, aber nicht geleugnet werden können. GASCH sagt dann, sich auf diese beziehend, wörtlich: „Sie ergänzen überhaupt nur die Funktion des Septum atriorum, das bei den Reptilien ebenso wie bei den Vögeln, den Eingang zur Pulmonalvene überlagert und in diesem Sinne gewissermassen selbst als eine Klappe der Vena pulmonalis betrachtet werden kann.“

Den Atrioventricularklappen fällt die Aufgabe zu, einmal das in den Ventrikel fließende Blut in seiner Richtung zu beeinflussen und dann natürlich vor allen Dingen die Kammer gegen die Ostia atrioventricularia zu verschließen. Wie schon von G. FRITSCH u. A. vor mir betont worden ist, bewirkt die linke Klappe eine Ablenkung des arteriellen Blutstromes in den am weitesten nach links gelegenen Teil des dorsalen Kammerraumes (Cavum arteriosum nach HUXLEY), während die rechte Klappe das venöse Blut nach rechts, also in entgegengesetzte Richtung, lenkt. Das aus dem rechten Vorhof herabströmende venöse Blut erhält aber außer durch die Klappe noch durch die sogenannte Muskelleiste einerseits und durch die Falte andererseits eine Führung (Fig. 21 u. 23). Es wird nämlich eine regelrechte Rinne gebildet, die zum Cavum pulmonale führt. In diese Rinne nun leitet die rechte Atrioventricularklappe das Blut. Auf diese Weise wird dafür gesorgt, daß das venöse Blut nach Möglichkeit direkt ins Cavum pulmonale gelangt. Die durchwegs höhere Lage der rechten Atrioventricularklappe und der ebenfalls weit oben nahe gegen die Ventrikelbasis gelegene Zugang zum Cavum pulmonale lassen dieses Bestreben auch erkennen.

Der Hauptzweck der Atrioventricularklappen ist, einen Verschuß herzustellen zwischen Kammerraum und Vorhöfen. Bei eintretender Kontraktion des Ventrikels werden dieselben durch den

gegen sie gerichteten Blutdruck gehoben und ihre Spannfläche so vergrößert, daß sie die Ostia atrioventricularia versperren. Unterstützend wirken hierbei die im anatomischen Teil beschriebenen Hilfseinrichtungen. Der der linken Klappe gegenüber liegende freie Endocardrand wird sich ebenfalls bei Kontraktion des Ventrikels etwas heben und dem freien Rande der linken Klappe zum Anlehnen dienen. Die rechte Klappe erhält dadurch bessere Verschluffähigkeit, daß ihr freier Rand gegen den ihr gegenüber liegenden Wulst anschlägt. Der Bedeutung und Wirksamkeit nach wären die Klappen einer Tür, der freie Endocardrand und der Wulst einer Leiste am Türrahmen vergleichbar. Es wird durch diese Einrichtung ein vollkommener Abschluß gegen die Vorhöfe ermöglicht.

JACQUART ist der Meinung, daß die beiden Atrioventricularklappen in der Diastole des Ventrikels so weit nach unten zusammenschlagen, daß sie jede Kommunikation zwischen den beiden Abteilungen seines linken Ventrikels (also zwischen Cavum art. und Cav. ven.) schließen. Bei meiner *Chelone viridis*, wo eine Trennung der eben genannten Abteilungen am leichtesten vorzunehmen war, reichten die gewaltsam nach unten gezogenen Klappenränder noch nicht einmal an die obersten Sehnenfädchen. Und selbst wenn das möglich wäre, würden noch genug Lücken übrig bleiben, besonders im oberen Teil des sehr weitmaschigen Sehnennetzes. Ich möchte mit G. FRITSCH bezweifeln, ob überhaupt während der Tätigkeit des Herzens ein Zusammenschlagen der beiderseitigen Klappen nach unten möglich ist.

Die Klappen an den Zugängen der arteriellen Gefäßstämme haben keinen Einfluß auf die Blutrichtung, sondern sind lediglich dazu da, einen Rückfluß des einmal aufgenommenen Blutes zu verhindern. Die taschenförmigen Klappen werden mit Blut gefüllt und die freien Ränder somit zur Anlagerung gebracht.

Im Folgenden will ich nun versuchen, einen Gesamtüberblick über die Funktion des Herzens zu geben. Zuvor werde ich die Ansichten der Autoren charakterisieren, die sich um die Aufklärung der Herzfunktion bei den Cheloniern verdient gemacht haben. BRÜCKE ist der Erste, welcher dieser Frage näher getreten ist und sich durch zahlreiche Experimente am lebenden Tier bemüht hat, Aufklärung zu schaffen. Leider hat dieser Autor sich zuviel auf seine äußeren Beobachtungen gestützt, anstatt sich mehr an den anatomischen Befund zu halten. Das Resultat von BRÜCKE's Beobachtungen ist kurz dieses: nicht alle Teile des Ventrikels ziehen

sich gleichmäßig zusammen, sondern zuerst vorherrschend die schwächere rechte Herzhälfte, zuletzt vorherrschend die muskulösere linke. Infolge davon zuerst Ausleerung des venösen Blutes, dann des arteriellen. Die Verteilung des Blutes auf die Gefäßstämme: das venöse Blut fließt in die Lungen- und Körperarterien zugleich, das arterielle aber ausschließlich in die Körperschlagadern. Zum Beweise führt BRÜCKE an, daß der Eingang in die Lungenschlagader während der Kammerystole durch Muskelkontraktion und mit Hilfe eines an demselben befindlichen Knorpelplättchens verschlossen werde. BRÜCKE ist der Meinung, daß der an der Wurzel der Art. pulm. gelegene Muskelstreifen sich gegen die Mitte der Kammerystole so stark zusammenziehe, daß dadurch eine tiefe Einschnürung gerade am Eingang des Gefäßes gebildet werde. Diese Einschnürung, verbunden mit einer Wendung des Knorpels nach links, bewirke einen Verschuß des Pulmonaliszuganges. „Erleichtert und gesichert wird dieser noch dadurch, daß zugleich die Muskelleiste, welche von dem Knorpel entspringt, gegen die untere (der Bauchseite zugewendete) Herzwand gedrückt wird.“ Daß gegen Ende der Kammerystole kein Blut mehr in die Pulmonalarterie strömt, will BRÜCKE auch durch die Beobachtung ihres Pulses erfahren haben. Dann hat er auf eine eigentümliche Art zu berechnen versucht, wieviel vom venösen Blute in die Pulmonalis getrieben wird. Zu diesem Zwecke hat er die beiden Vorhöfe mit Talg injiziert, sie voneinander und vom Ventrikel getrennt, dann das Talg ausgezogen und als Gewichtsunterschied das Zahlenverhältnis 19:11 erhalten. Daraus zieht BRÜCKE den Schluß, daß von 19 Teilen venösen Blutes, welche in den Ventrikel gelangen, 11 Teile in die Lungenschlagader gehen und 8 Teile in den Körperkreislauf zurückfließen.

G. FRITSCH, der sich scharf gegen die BRÜCKE'schen Ausführungen wendet, legt seinen Betrachtungen hauptsächlich die anatomischen Verhältnisse zugrunde. Der arterielle Blutstrom erfährt nach ihm in der sehr vielfach durch quere Trabekeln geteilten linken Seite bedeutende Verzögerungen, während der venöse Blutstrom „durch die nach hinten und links(?) sehende Wand des Conus pulmonalis (die Muskelleiste der Autoren) an dem Erreichen des rechten Ventrikelrandes gehindert werden muss und so abwärts in den für ihn bestimmten Kanal geführt werden“. Bei Kontraktion des Ventrikels soll dann das sich in der unteren Ventrikelhälfte befindende venöse Blut den Pulmonalkanal gewinnen und zwar durch die Kommunikationen in der Tiefe sowie der Bauchseite. Er gelangt so zur

Pulmonalis „und bei starker Ausdehnung des rechten Herzens zur linken Aorta. Das Eintreten von venösem Blut in den Conus der rechten Aorta wird im Beginn der Diastole durch die noch andauernde Verengerung dieses Teiles ebenso wie durch seine Lagerung nach vorn und oben von dem abwärts gerichteten Strom zwar nicht verhindert, aber jedenfalls erschwert, im weiteren Verlauf derselben verengt die Ausdehnung des Pulmonalkanals den Zugang, bis das andrängende arterielle Blut die Verhältnisse wesentlich beeinflusst.“ Das arterielle Blut hat einen viel beschwerlicheren Lauf, es muß von den „äussersten linksseitigen Höhlen des Ventrikels seinen Weg durch den vielfach von Trabekeln durchzogenen Raum des Ventrikels bahnen, bis er den als schiefe Ebene zur rechten Aorta ansteigenden Conus erreicht. Diese Ableitung und Verzögerung muss bewirken, dass der venöse Strom schon grösstenteils seine Bahn im Ventrikel vollendet hat, wenn der arterielle erst in voller Bewegung ist; der letztere kann dann allerdings den Conus pulm. gegen die rechte Wand hin zurückdrängen, und es wird nun auf den Grad der Spannung im Pulmonalkreislauf ankommen, welcher Teil des arteriellen Blutes seinen Weg in die benachbarte linke Aorta findet. Je straffer der Pulmonalkanal gefüllt bleibt, um so weniger frei wird das Ostium der linken Aorta für den aufsteigenden arteriellen Strom. Dass ein muskulöses, parallel der Gefässachse angespanntes Organ wie der Conus pulm. ein solches darstellt, bei noch bestehender Contraction sich als Klappe vor die Pulmonalöffnung legen sollte, mag BRÜCKE wohl an aufgeschnittenen Herzen demonstrieren, an normalen dürfte ein solches Verhalten zu den Unmöglichkeiten gehören.“

HUXLEY streift entsprechend dem Zwecke seines Buches nur ganz kurz diese Fragen. „Wenn die Systole des Ventrikels eintritt, so ist das praktische Resultat dieser Anordnung, dass Lungenarterie und Aortenbogen zuerst vollständig venöses Blut aus dem Cavum venosum und Cav. pulm. empfangen. Aber wenn das arterielle Blut des Cav. arter. in das Cav. ven. getrieben wird, so entsteht die Tendenz, das venöse Blut des letzteren von den Mündungen der Aortenbögen auszuschliessen und dasselbe in das Cav. pulm. zu treiben, während die Aortenbögen arterielles Blut erhalten. Der linke Bogen erhält einen grösseren Anteil venösen Blutes als der rechte. Zieht sich der Ventrikel zusammen, so nähert sich der freie Rand der muskulösen Scheidewand der Rückenwand des Ventrikels und schliesst allmählich den Zugang zum Cav. pulmonale, welcher so endlich das vom Cav. venosum empfangene Blut austreibt, aber

kein arterielles Blut einlässt, folglich erreicht nichts von diesem letzteren die Lungen.“

Man ersieht aus diesem Überblick, daß die Ansichten über die Funktion des Herzens sich keineswegs decken. Ich werde mich im Folgenden der besseren Übersicht wegen der HUXLEY'schen Bezeichnungen für die Ventrikelzonen bedienen.

Bei der Kontraktion der Vorhöfe wird das arterielle Blut des linken und das venöse des rechten Atriums in den erschlaffenden Ventrikelraum getrieben. Das arterielle Blut muß, entsprechend den anatomischen Verhältnissen, in den äußersten linken Teil des dorsalen Ventrikelabschnitts strömen, in das Cav. arteriosum. Das venöse Blut wird bei beginnender Diastole des Ventrikels zunächst in das Cavum venosum geführt werden. Bei zunehmender Diastole des Ventrikels wird auch der Zugang zum Cav. pulm. sich erweitern, wenigstens scheint mir das unausbleiblich, da die dorsale und ventrale Wandung sich doch bei der Diastole voneinander entfernen müssen. Die Folge ist, daß das venöse Blut, welches sowieso in der oft engmaschigen dorsalen Ventrikelabteilung keinen rechten Platz findet, nach dem Cav. pulmonale zu ausweichen wird. Das venöse Blut wird dann gegen Ende der Erschlaffung das Cav. pulm. ganz anfüllen und mit seinem eventuell übrig bleibenden Teil im Cav. venosum verbleiben. Wenn nun die Systole des Ventrikels eintritt, muß bei dem allseitigen Bestreben der Wandungen, sich zu nähern, auch das Cav. pulmonale eine Volumenverminderung erfahren. Es wird sich schließen und das in ihm enthaltene venöse Blut in die geräumige Art. pulmonalis treiben. Der Teil des venösen Blutes, der nicht Platz gefunden hat im Cav. pulmonale, wird, soweit er nicht noch durch den Druck des sich allgemein verengernden Ventrikels nachfolgt, in die beiden Aortenbogen gelangen. Man darf wohl mit Sicherheit annehmen, daß der linke Aortenbogen mehr venöses Blut erhält als der rechte, da er der Pulmonalis am nächsten liegt. Den Verschluß des Cav. pulmonale stelle ich mir so vor, daß sich im Laufe der Kontraktion die ventrale Ventrikelwandung (rechte obere Partie) mit ihrem fleischigen Polster der „Muskelleiste“ anlagert, und so den nur flachen Pulmonalraum verschließt. Vielleicht kommt die Muskelleiste sogar der ventralen Wandung entgegen, wenn sie von dorsal einem zu starken Blutdruck ausgesetzt ist, zum mindesten kann sie aber nicht nach dorsal ausweichen, da ihr von dieser Seite der Druck des venösen resp. arteriellen Blutes entgegensteht.

Das inzwischen herangerückte arterielle Blut findet, da das Cavum pulmonale verschlossen ist, seinen Ausweg in die Aortenbogen. Ich bin mit FRITSCH der Meinung, daß es von dem Grade der Spannung im Pulmonalkreislauf abhängen wird, wieviel arterielles Blut in den linken Aortenbogen gelangt, die Hauptmasse wird jedenfalls in den freier zugänglichen rechten Aortenbogen treten. Auf diese Weise kommt es einigermaßen zu einer Trennung der beiden Blutarten. Der viel längere und oft auch beschwerlichere Weg, den der arterielle Blutstrom bis zu den Gefäßzugängen zurücklegen muß, wirkt auch in diesem Sinne. Der venöse Blutstrom kann auf dem denkbar kürzesten Wege sein Ziel erreichen, — die anatomischen Verhältnisse weisen darauf hin. Die Folge ist, daß das venöse Blut in seiner Hauptmasse früher zur Entleerung kommt als das arterielle und so die Möglichkeit einer Vermischung geringer wird.

BRÜCKE'S Annahme, daß in der Mitte der Kammersystole eine Kontraktion des am Ursprung des Truncus arteriosus gelegenen Muskelstreifens eine Einschnürung hervorrufe und so zum Verschlusse der Pulmonalarterie beitrage, darf wohl als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Dieses Überbleibsel des einst pulsierenden Bulbus, das außerdem, wenn auch in geringerem Maße, die linke und rechte Aorta umfaßt, dürfte unmöglich funktionsfähig sein. Der BOJANUSsche Knorpel, den BRÜCKE ebenfalls am Verschuß der Pulmonalis mitwirken läßt, kann meiner Meinung nach höchstens im passiven Sinne etwas dazu beitragen. Es wäre denkbar, daß nach Verschuß des Cav. pulmonale der in die Aortenbogen tretende Blutstrom die Lage des Knorpels etwas beeinflussen kann, indem er ihn vielleicht nach links und ventral drückt und so den Pulmonaliszugang vollends erschwert. Unverständlich ist es mir, auf welche Weise sich FRITSCH die Verteilung des venösen und arteriellen Blutes auf die Gefäßstämme denkt. Wenn FRITSCH annimmt, daß erst bei Kontraktion des Ventrikels das venöse Blut in das Cavum pulmonale getrieben wird und von da namentlich in die Pulmonalarterie, so liegt doch eigentlich kein Grund vor, für den arteriellen Blutstrom eine wesentlich andere Bahn anzunehmen. Anders ist es aber, wenn man, wie ich ausgeführt habe, annimmt, daß sich das Cav. pulmonale schon während der Diastole des Ventrikels mit venösem Blut anfüllt und es bei erfolglicher Systole gleich an die Pulmonalarterie weiter gibt. Das folgende arterielle Blut hat dann angesichts des verschlossenen Cav. pulm. nur die Wahl zwischen linkem und rechtem Aortenbogen. HUXLEY läßt den Verschuß des Cav. pulm. dadurch zustande kommen,

daß der freie Rand der muskulösen Scheidewand (Muskelleiste) sich während der Kontraktion des Ventrikels der Rückenwand des letzteren nähert. Wie HUXLEY sich das denkt, ist mir unklar.

Unter normalen Verhältnissen ist eine leidliche Trennung der beiden Blutarten wohl denkbar. Bei Unterbrechung der Atmung, wie das bei den im Wasser lebenden Arten nötig ist, wird sich diese Trennung immer mehr verwischen. Nach FRITSCH tritt als Folge der unterbrochenen Atmung zunächst Stauung des aus dem Körper zurückkehrenden venösen Blutes im Lungenkreislauf ein, dann straffe Anfüllung der Sinus venosi mit venösem Blut. Wenn diese ausgedehnt sind, soll sich ein Teil des Blutes, welches sonst den Weg durch die Lungen nimmt, durch die Kommunikationen der beiden Bahnen in den Körper verbreiten. Um nun die Kopfpattie möglichst lange von einer venösen Blutüberfüllung zu verschonen, läßt FRITSCH das venöse Blut zunächst durch den linken Aortenbogen den Eingeweidegefäßen zuführen und, nach Füllung des mesenterischen Gefäßsystems, durch die Rücken Anastomose in die Aorta descendens ausweichen. Erst wenn das vorhandene arterielle Blut und der Luftvorrat der Lungen verbraucht sind, soll der linke Ventrikel ebenfalls venöses Blut dem rechten Aortenbogen und damit der oberen Körperpartie zuführen. Wenn dieses Stadium eingetreten ist, muß das Tier, wie FRITSCH meint, aufs neue Luft holen. Zur Bestärkung seiner Hypothese beruft FRITSCH sich auf den anatomischen Befund. Er weist mit Recht auf die bei den Tauchschildkröten im Gegensatz zu den Landschildkröten kolossal entwickelten Sinus venosi hin. *Chelonia* bildet nach ihm in dieser Beziehung eine auffallende Ausnahme, doch hält er es nicht für unwahrscheinlich, daß die den Sinus venosi fehlende Ausdehnung ersetzt wird durch die bei diesem Genus beobachteten (LEYDIG) cavernösen Hohlräume in der Wandung der Pulmonalis und Aorta, welchen er eine verzögernde Wirkung zuschreibt. Bei meiner *Chelone viridis* war leider der Sinus venosus nicht mehr erhalten, von cavernösen Hohlräumen in der Wandung der oben genannten Gefäße konnte aber nicht die Rede sein, sie zeigten keine Abweichung. Eine wesentliche Stütze für seine Hypothese erblickt FRITSCH in der Art des Abganges der Arterien des chylopoetischen Systems. Im anatomischen Teil habe ich schon die bezügliche FRITSCH'sche Behauptung zu widerlegen

versucht, ich kann deshalb darauf verweisen. Bei den Wassertieren, zu denen er schlechtweg u. a. die Schildkröten rechnet, sollen die Eingeweidearterien die Hauptfortsetzung des linken Aortenbogens darstellen, während sie bei den Landtieren aus dem gemeinsamen Stamm der Aorta descendens ihren Ursprung nehmen sollen. Ich habe das, wie ich schon sagte, nicht bestätigt gefunden.

Literaturverzeichnis.

1. CUVIER, G., *Leçons d'anatomie comparée*, Vol. 4, Paris 1805.
2. BOJANUS, *Anatome testudinis europaeae*, 1819.
3. RATHKE, HEINR., *Ueber die Entwicklung der Schildkröten*, 1848.
4. BRÜCKE, E., *Ueber die Mechanik des Kreislaufes bei den Schildkröten*, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, Vol. 5, Jg. 1850.
5. —, *Beiträge zur vergl. Anatomie und Physiologie des Gefässsystemes*, in: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, Vol. 3, 1852.
6. STANNIUS, HERM., *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere*, 2. Aufl., Berlin 1854.
7. JACQUART, HENRI, *Mémoire sur le coeur de la tortue franche*, in: *Ann. Sc. nat. (4), Zool.*, Vol. 16, 1861.
8. OWEN, RICHARD, *On the anatomy of Vertebrates*, Vol. 1, 1866.
9. FRITSCH, GUST., *Zur vergl. Anatomie der Amphibienherzen*, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Jg. 1869.
10. SABATIER, AD., *Études sur le coeur et la circulation centrale dans la série des Vertébrés*, in: *Ann. Sc. nat. (5), Zool.*, Vol. 18, 1873.
11. HUXLEY, T. H., *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere*. Uebersetzt von F. RATZEL, Breslau 1873.
12. GASCH, F. RUDOLF, *Beiträge zur vergl. Anatomie des Herzens der Vögel und Reptilien*, in: *Arch. Naturgesch.*, Jg. 54, Bd. 1, Berlin 1888.
13. HOFFMANN, C. K., *Reptilien*, in: *BRONN Klass. Ordn. Thier-Reich*, Vol. 6, Abt. 3, Leipzig 1890.
14. RÖSE, CARL, *Beiträge zur vergl. Anatomie des Herzens der Wirbelthiere*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 16, 1890.
15. GEGENBAUR, C., *Vergl. Anatomie der Wirbeltiere*, Vol. 2, Leipzig 1901.

16. DOGIEL, J., Einige Daten der Anatomie des Frosch- und Schildkrötenherzens, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 70, 1907.
17. OGUSHI, K., Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (*Trionyx japonicus*), in: Morphol. Jahrb., Vol. 43, 1911.
18. LANGER, A., Ueber die Entwicklungsgeschichte des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien, *ibid.*, Vol. 21, 1894.
19. BURNE, R. H., Notes on the muscular and visceral anatomy of the Leathery Turtle (*Dermochelys coriacea*), in: Proc. zool. Soc. London, Vol. 1, 1905.
20. NICK, L., Das Kopfskelet von *Dermochelys coriacea*, in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Anat., 1912.
21. F. SIEBENROCK, Synopsis der rezenten Schildkröten, in: Zool. Jahrb., Suppl. 10, 1909.

Erklärung der Abbildungen.

<i>A. co</i> Art. coronaria cordis	<i>n</i> Schnennetz
<i>Ao. c. desc</i> Aorta communis descendens	<i>Ost. atr. ventr</i> Ostium atrioventriculare
<i>Ao. d (s)</i> rechter (linker) Aortenbogen	<i>r rudiment.</i> Septum sinus venosi
<i>A. ocs. d (s)</i> rechte (linke) Art. oesophagea	<i>R. anast</i> Ramus anastomoticus
<i>A. p. d (s)</i> rechte (linke) Arteria pulmonalis	<i>s</i> Sinusmündung im rechten Vorhof
<i>A. subcl. d (s)</i> rechte (linke) Art. subclavia	<i>Sept. atr</i> Septum atriorum
<i>Atr. d (s)</i> rechtes (linkes) Atrium	<i>Sin. v</i> Sinus venosus
<i>e</i> Zugang zum Cavum pulmonale	<i>Tr. anon</i> Truncus anonymus
<i>Ca. d (s)</i> rechte (linke) Carotis	<i>Tr. art</i> Truncus arteriosus
<i>Car. p</i> Cavum pulmonale	<i>V</i> Ventrikel
<i>D. Bot</i> Ductus Botalli	<i>V. co</i> Vena coronaria cordis
<i>D. Cuv. d (s)</i> rechter (linker) Ductus Cuvieri	<i>V. jug. d (s)</i> rechte (linke) Vena jugularis
<i>F</i> Fleischpolster	<i>V. p. d (s)</i> rechte (linke) Vena pulmonalis
<i>f. E</i> freier Endocardrand	<i>V. subcl. d (s)</i> rechte (linke) Vena subclavia
<i>K</i> BOJANUS'scher Knorpel	<i>Vc. atr. v. d (s)</i> rechte (linke) Valvula atrioventricularis
<i>L. V</i> Limbus Vieusseni	<i>Vv. d (s)</i> rechte (linke) Klappe
<i>M</i> Muskelleiste	<i>W</i> Wulst
<i>m</i> das brückenf. Verschlussband an der Mündung der <i>V. co</i>	<i>X</i> Muskelstreifen
<i>Mm. p</i> Musculi pectinati	<i>Y</i> Eingeweidearterien
	<i>Z</i> Lebermündungen

Tafel 3.

Fig. 1. *Testudo tabulata*. Ventral. Das Plastron ist abgetragen worden, um das Lageverhältnis des Herzens zum Körper und im geöffneten Herzbeutel zur Anschauung zu bringen.

Fig. 2. *Podocnemis expansa*. Der Herzbeutel, Muskelmassen etc. sind entfernt worden, um den Verlauf der Gefäße, soweit es von ventral möglich ist, frei zu legen. Die Herzen und Gefäße sind noch im Zusammenhang mit dem Körper.

Tafel 4.

Fig. 3. *Podocnemis expansa*. Die Rückseite des Herzens. Das Herz mit dem Sinus und einem Teil der Gefäße ist aus dem Körper entfernt worden. Die Aortenwurzeln sind in ihrer ganzen Länge mit einem Stück der Aorta communis descendens erhalten.

Fig. 4. *Chelodina longicollis*, wie Fig. 2.

Fig. 5. Dsgl., wie Fig. 3.

Fig. 6. *Testudo graeca*, wie Fig. 2.

Fig. 7. Dsgl., wie Fig. 3.

Fig. 8. *Testudo tabulata*, wie Fig. 2.

Fig. 9. Dsgl., wie Fig. 3.

Tafel 5.

Fig. 10. *Cimixys belliana*, wie Fig. 2.

Fig. 11. Dsgl., wie Fig. 3.

Fig. 12. *Dermochelys coriacea*, wie Fig. 2.

Fig. 13. Dsgl., wie Fig. 3.

Fig. 14. *Trionyx spinifer*, wie Fig. 2.

Fig. 15. Dsgl., wie Fig. 3.

Fig. 16. *Podocnemis expansa*. Dorsal. Vom Sinus ven. ist die dorsale Wand heraus geschnitten worden, um u. a. die Mündung der Herzvene zur Ansicht zu bringen.

Tafel 6.

Fig. 17. *Testudo tabulata*. Der rechte Vorhof ist halbiert. Die Figur zeigt die dorsale Wandung mit den Sinusklappen.

Fig. 18. *Podocnemis expansa*. Ventral. Die ventrale Wandung der beiden Vorhöfe ist entfernt, das Innere derselben ersichtlich. Um das Lageverhältnis der Mündungen der Arterienstämme zueinander und zum Ventrikel zu zeigen, habe ich die 3 Gefäße nahe an der Ventrikelbasis quer durchschnitten. Außerdem habe ich durch einen Längsschnitt an der Vereinigungsstelle der Art. pulm. und Aorta sin. die ventrale Wandung der beiden letzteren auseinander klappen können.

Fig. 19. *Dermochelys coriacea*. Längsschnitt, der das Herz ziemlich weit dorsal getroffen hat. Man erkennt u. a. den Sin. ven., eine Klappe von ihr und das Septum atriorum.

Fig. 20. *Macroclennys temminckii*. Dorsal. Aus der dorsalen Wandung der Vorhöfe und des Ventrikels sind Teile herausgeschnitten. Die Sonden demonstrieren die ungefähre Richtung der Blutbahn.

Fig. 21. *Chelone viridis*. Dorsal. Die dorsale Wandung fehlt vollständig bis auf den besonderen Muskelzug. Der Zugang zum Cavum pulmonale ist schön ersichtlich.

Fig. 22. *Dermochelys coriacea*. Längsschnitt, der das Herz mehr ventral getroffen hat.

Tafel 7.

Fig. 23. *Test. tabulata*. Der Ventrikel ist von unten her halbiert worden. Man schaut auf die untere Fläche der Atrioventricularklappen. Diese Figur soll namentlich den der rechten Klappe gegenüber liegenden Wulst und den freien Endocardrand, den die linke Klappe zum Anschlagen benutzt, veranschaulichen. Die Klappenränder sind der besseren Übersicht wegen einander künstlich genähert worden.

Fig. 24, 25. *Macrocl. temminckii* und *Chelone viridis*. Ventral. Das Cav. pulmonale (vorderer Ventrikelabschnitt). Die linke Aortenmündung ist infolge der Anheftung weiter nach ventral gerückt. Die natürliche Lage gibt Fig. 18 wieder.

Fig. 26 u. 27. *Dermochelys* und *Trionyx spinifer*. Längsschnitte, die das Herz sehr ventral getroffen haben. Die Gefäßmündungen sind zum Teil getroffen.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Entwicklungsgeschichte einiger Thecaphoren.

Von

Dr. Kurt Müller-Calé.

Mit Tafel 8–10 und 10 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Hauptteil.

I. *Laomedea flexuosa*.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.
2. Embryonalentwicklung.
 - a) Furchung.
 - b) Entodermbildung.
 - c) Ausbildung der Planula.

II. Plumulariidae.

A. *Plumularia echinulata*.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.
2. Embryonalentwicklung.

B. *Aglaophenia helleri* und *Aglaophenia pluma*.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.
2. Embryonalentwicklung.
 - a) Furchung.
 - b) Sonderung der Keimblätter.

C. *Thecocarpus myriophyllum*.

III. *Sertularella polyzonias*.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.
2. Embryonalentwicklung.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Einleitung.

In der Entwicklung der Hydroiden vollzieht sich die Sonderung der Keimblätter in ganz verschiedener Weise. Es lassen sich 4 Typen unterscheiden, denen jedoch nicht etwa eine systematische Einteilung der Hydroiden entspricht. Vielmehr wurde in den verschiedensten Familien parallel zur Rückbildung bzw. Umbildung der Gonophoren die ursprüngliche Bildungsweise des Entoderms, wie sie sich noch heute bei den Eiern der freien Medusen findet, abgeändert. Die Entwicklungstypen sind folgende:

1. Entodermbildung durch polare Einwucherung. Sie ist einer großen Zahl von Anthomedusen und Leptomedusen eigen.

2. Entodermbildung durch multipolare Einwucherung. Hierhin gehören *Hydra* und *Tubularia mesembryanthemum* (BRAUER, 1891 a u. b), ferner unter den Claviden *Cordylophora lacustris* (MORGENSTERN, 1901), aus der Familie der Bougainvilliiden *Hydractinia echinata* (BUNTING, 1894) und unter den Thecaphoren nach HAMANN'S (1882) Angaben wahrscheinlich *Halecium tenellum*.

3. Keimblätterbildung durch Moruladelamination. Diesen Typus kennen wir von *Clava squamata* (HARM, 1902) und *Turritopsis nutricula* (BROOKS u. RITTENHOUSE, 1907). Bei *Gonothyraea loveni* (WULFERT, 1902) hat die Furchung einen sehr variablen Charakter: je nach den Raumverhältnissen, unter denen die Embryonen im Gonophor stehen, können zwei Möglichkeiten verwirklicht sein: Keimblätterbildung durch multipolare Einwucherung oder Moruladelamination. So stellt diese Form einen Übergang vom 2. zum 3. Typus dar. Bei der Moruladelamination wird entweder (*Clava*) die oberflächlichste Zellschicht des soliden Keimes zum Ectoderm, während die inneren Zellen das Entoderm liefern, oder aber (*Turritopsis*) die Furchungszellen verschmelzen späterhin zu einem Syncytium, aus dem sich Ectoderm und Entoderm herausdifferenzieren.

Ein 4. Typus, zu dem *Turritopsis* schon hinüberleitet, findet sich bei *Eudendrium* nach HARGITT (1904). Hier trägt die Entwicklung bereits von Anfang an einen syncytialen Charakter (syncytiale Furchung und Delamination).

Während somit die verschiedensten Typen der Entwicklung bei athecaten Formen gut bekannt sind, läßt sich dasselbe von Thecaphoren durchaus nicht behaupten. Hier sind ganze Familien, wie Sertulariidae und Plumulariidae, hinsichtlich ihrer Embryologie noch fast gänzlich unerforscht. Durch METSCHNIKOFF (1886), CLAUS (1883) u. a. sind einige Fälle von Entodermbildung durch polare Einwucherung bei Formen beschrieben worden, bei denen Blastularven aus den Eiern freier Medusen hervorgehen. Wenn wir von einigen älteren unsicheren Angaben absehen, sind wir eingehend nur noch über die von WULFERT (1902) dargestellte Entwicklung von *Gonothyraca* unterrichtet.

Findet sich nun bei den Thecaphorenformen mit ihrer verschiedenartigen Gonophorenausbildung ebenfalls eine solche Mannigfaltigkeit von Typen der Keimblätterbildung? Diese Frage versucht die vorliegende Arbeit zu beantworten. Bei dieser Gelegenheit wurde auch auf einige Tatsachen der Gonophorenentwicklung eingegangen.

Zur schnellen und eingehenden Orientierung über alle Fragen, die die Verwandtschaft und die Entwicklungsgeschichte der Hydroiden betreffen, möchte ich hier besonders auf das zusammenfassende Referat von KÜHN (1913) verweisen.

Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich auf Vertreter von 3 verschiedenen Familien: Campanulariidae (*Laomedea flexuosa* HINCKS), Sertulariidae (*Sertularella polyzonias* L. und Plumulariidae (*Plumularia echinulata* LAM.), *Aglaophenia helleri* (MARKT-TURN.), *Aglaophenia pluma* (LAMOUR.) und *Thecocarpus* (*Aglaophenia*) *myriophyllum* (L.). Herr Dr. KÜHN hatte die Freundlichkeit mir *Laomedea flexuosa* zur Verfügung zu stellen. Das andere Material sammelte und fixierte ich während eines Studienaufenthaltes an der Neapler Zoologischen Station im Frühjahr 1913. Zur Fixierung benutzte ich neben anderen Fixierungsmitteln hauptsächlich das Sublimatgemisch nach KAISER. Zur Färbung der Schnitte verwandte ich die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinmethode unter Nachfärbung mit Eosin, Lichtgrün oder Pikrokarmen, häufig auch die einfache Doppelfärbung mit Hämatoxylin (DELAFIELD) und Eosin oder Pikrokarmen. Schnitte wurden nach Einbettung in Paraffin je nach dem Objekt und der angewandten Färbung in der Dicke von 6, 8, 10 und 12 μ angefertigt.

Die Anregung zu dieser Arbeit stammt von Herrn Dr. KÜHN, dem ich hierfür sowie für sein stets gleichbleibendes Interesse und seine Unterstützung außerordentlich verpflichtet bin. Ihm an dieser Stelle zu danken ist mir eine gern erfüllte Pflicht.

Hauptteil.

I. *Laomedea flexuosa*.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.

Die Entwicklung der Gonophoren von *Laomedea flexuosa* haben GOETTE, 1907 (p. 204—210, tab. 12) und KÜHN, 1910 (p. 133—138, fig. 78—88) eingehend beschrieben. Nach der Terminologie KÜHN's handelt es sich um ein heteromedusoides Gonophor, da es ein Innenectoderm (Glockenkernhomologon) besitzt, dagegen einer Entoderm lamelle entbehrt. Jenes ist bei jüngeren Knospen ohne Schwierigkeit nachzuweisen; in späteren Stadien wird indes das Innenectoderm wieder zurückgebildet.

Die Einwanderung der Eizellen aus dem Cönosark ist bereits von WEISMANN u. a. eingehend beschrieben worden. Im Gonophor wächst das Ei allmählich zu seiner endgültigen Größe heran, und zwar ist es nur das Eiplasma, das eine bedeutende Zunahme erfährt, während die Kerngröße verhältnismäßig wenig zunimmt. Das Gastralepithel des Gonophors enthält zahlreiche stark färbbare Einschlüsse, offenbar Speicherungssubstanzen. Das in der Gastralhöhle zirkulierende Nährmaterial wird von den Entodermzellen des Entoderm schlauches des Gonophors augenscheinlich in erhöhtem Maße aufgenommen und dann an die Eizelle weitergegeben. Hier bilden sich aus dem zuerst feinkörnigen Material die Dotterschollen. Diese erfüllen späterhin als ellipsoide Körper den ganzen Zelleib. Das Protoplasma des Eies wird zu einem wabenartigen Gerüstwerk, in dem die Dotterschollen eingebettet sind.

Der Kern der Eizelle hat bläschenförmiges Aussehen und besitzt eine deutlich erkennbare Zellmembran. Seine Gestalt ist kuglig, oval oder ellipsoid. Bei ganz jungen Eiern findet sich im Kern ein großer kugliger Nucleolus, der bei Eisenfärbung homogen und tief schwarz erscheint. Sein Durchmesser beträgt durchschnittlich $7,5 \mu$. Chromatinstränge lassen sich in diesem Stadium nur schwer nach-

weisen. Während der vorhin beschriebenen Wachstumsperiode des Eies nimmt der Nucleolus strangförmige, häufig auch hantelförmige Gestalt an und zerfällt allmählich in eine große Zahl von immer kleiner werdenden Bruchstücken. Der ursprünglich meist zentral gelegene Kern wandert, nachdem das Wachstum des Eies beendet ist, an die Peripherie, indem sein Volumen gleichzeitig zunimmt. Hier zerfällt der Nucleolus in eine Unzahl kleinster Kügelchen, die sich gleichmäßig im Kernraum zerstreuen.

Das jüngste in einem Gonophor liegende Ei, das ich fand, hatte einen durchschnittlichen Durchmesser von 45μ , während der Kerndurchmesser 25μ betrug. Am Ende der Wachstumsperiode läßt sich an den Eiern eine Längs- und eine Querachse unterscheiden. Die Gestalt ist meist oval oder ellipsoid, häufig jedoch unregelmäßig, indem das Ei gezwungen ist, sich den Platzverhältnissen anzupassen. Die Längsachse ist $0,25$ — $0,3$ mm lang, während die Ausdehnung der Querachse $0,15$ — $0,2$ mm beträgt. Der Kerndurchmesser ist auf 40μ gewachsen. Der Entodermis Schlauch, in dem das Ei wie in einem Sattel geborgen lag, beginnt bereits am Ende der Wachstumsperiode sich zurückzubilden, so daß späterhin nur noch ein kleiner Teil der Eioberfläche mit der Stützelamelle des Entodermis Schlauches in Berührung ist.

Häufig trifft man in einem Gonangium alle Übergänge von der jungen Eizelle und den ersten Furchungsstadien an bis zur fertigen Planula. Die ältesten Stadien liegen immer apical, in der Spitze des Gonangiums (vgl. KÜHN, 1910, tab. 11 fig. 85). Jedes Gonophor beherbergt nur 1 Eizelle, indes kann es auch ganz selten vorkommen, daß 2 in eine Geschlechtsknospe einwandern.

Über die Vorgänge beim Eindringen des Spermiums und über die Richtungsteilungen habe ich keine Beobachtungen machen können. Es scheint indes kein Teil der Eioberfläche für den Ablauf der Richtungsteilungen besonders bevorzugt zu sein. Ich fand die Richtungskörper in keinem bestimmten Verhältnis zur längsten und kürzesten Achse des Eies gelagert.

2. Embryonalentwicklung.

a) Furchung.

Der Furchungskern (Fig. 1) bildet sich zur I. Furchungsspindel um. Diese stellt sich tangential zur Eioberfläche ein und liegt stets

in der Nähe des Richtungskörperpols (Fig. 2). Während der Telo-
phase schneidet von diesem Pol her eine Furche allmählich ein und
trennt die beiden rekonstruierten Tochterkerne des 2-Zellenstadiums
voneinander (Fig. 2). Die Furche sinkt immer mehr in die Tiefe,
das Ei nach unten durchschneidend. Schließlich trennt sie 2 Blastomeren
von gleichen Volumen voneinander. Die Blastomeren bleiben
am längsten durch eine Plasmabrücke am vegetativen Pol in Ver-
bindung und liegen von Anfang an mit ihrer ganzen Innenfläche fest
aneinander. Entsprechend der unregelmäßigen Lage der Richtungs-
körper ist auch die Richtung der I. Furchungsebene in bezug auf
die Längsachse des Eies durchaus verschieden. Sie kann in der
Richtung dieser Längsachse verlaufen oder senkrecht zu ihr oder
unter irgendeinem Winkel.

Die Richtungskörper scheinen frühzeitig zugrunde zu gehen.
Jedenfalls habe ich sie in späteren Furchungsstadien nie mehr fest-
stellen können.

Nachdem die Ruheperiode des 2-Zellenstadiums abgelaufen ist,
geht der II. Teilungsschritt vor sich. Die Spindeln sind wiederum
dem animalen Pol genähert, liegen dicht zusammen und haben
parallele Lage zueinander. Auch die II. Furche ist entsprechend
der Spindelstellung meridional; an den Polen entstehen Brechungs-
furchen. Die 4 Blastomeren sind ziemlich gleichgroß; ihre Lage ist
aber variabel, da die Gestalt des Eies in Anpassung an die Raum-
verhältnisse unregelmäßig ist.

Beim Übergang vom 4- zum 8-Zellenstadium scheinen die Mitosen
nicht mehr immer ganz gleichzeitig abzulaufen, sondern es finden
sich Phasendifferenzen. Infolge der unregelmäßigen Lage und Ge-
stalt der Blastomeren dürfte es schwierig sein, die Nachkommen
einer bestimmten Zelle weiter zu verfolgen und damit zu unter-
suchen, ob sich in der Phasendifferenz eine bestimmte Gesetzmäßig-
keit zeigt. Auch die Spindelstellung scheint ziemlich unregelmäßig
zu sein, so daß die III. Furche sich nicht als gleichmäßige äquatoriale
Furche ausbildet. Im 8-Zellenstadium stoßen die Blastomeren
alle in der Mitte zusammen, ohne daß ein Spaltraum, etwa der Be-
ginn einer sich ausbildenden Blastulahöhle, zwischen ihnen wahrzu-
nehmen wäre (Fig. 4). Auch hier ist entsprechend den gegebenen
Raumverhältnissen die äußere Begrenzung und die gegenseitige An-
ordnung der Blastomeren durchaus unregelmäßig.

Auf das 8-Zellenstadium folgt ein Stadium von 16 Zellen. Auch
hier ist keine Andeutung einer Blastulahöhle vorhanden. Die Stellung

der IV. Furchungsspindeln scheint sich im einzelnen Blastomer nach dessen Form zu richten, die stark von den Raumverhältnissen beeinflusst wird. Jedoch stehen alle Spindeln tangential, so daß die Teilungswände der Zellen auch im 16-Zellenstadium noch gleichmäßig nach innen strahlen.

Auch während des V. Teilungsschrittes treten die Kerne des 16-Zellenstadiums nicht gleichmäßig in Mitose ein, sondern nacheinander, mit recht erheblichen Phasendifferenzen. Während in den vorhergehenden Stadien die Spindelstellung stets tangential war, sind jetzt neben tangentialen Teilungen auch schiefe und radial gestellte Mitosen erkennbar (Fig. 5). Somit finden wir nach Abschluß des V. Teilungsschrittes bereits Zellen im Innern des Keimes vor. Das 32-Zellenstadium stellt also bereits einen mehrschichtigen soliden Keim dar. Die Furchung von *Laomedea flexuosa* schließt sich somit völlig an den von HARM (1902) bei *Clava* beschriebenen Typus an. Auch hier wird der Keim im 32-Zellenstadium mehrschichtig. Man könnte auch späterhin die Beschreibung der Furchung fast wortgetreu aus HARM'S Text übernehmen. Wesentliche Unterschiede in der Größe der inneren und äußeren Zellen sind nicht wahrzunehmen. Beide Zellarten sind von polyedrischer Gestalt. Wir haben eine echte Morula vor uns.

Durch fortdauernde Teilungen, die, wie es den Anschein hat, vollkommen unabhängig voneinander verlaufen, wird die Zahl der Blastomeren ständig weiter vermehrt. Die Spindelstellung kann radial, schief oder tangential sein (Fig. 6). In den Ruhekernen sind ein bis mehrere Nucleolen sichtbar. Schließlich erhalten wir einen soliden Keim von sehr vielen Zellen, die polyedrisch gegeneinander abgeflacht sind (Fig. 7). Unterschiede im Aussehen der Zellen und Zellkerne sind auch jetzt noch nicht wahrzunehmen.

b) Entodermbildung.

Allmählich beginnt eine Differenzierung sich bemerkbar zu machen, indem die Zellen der Oberflächenschicht in prismatische Gestalt übergehen, wobei sie sich hauptsächlich durch radiale Ebenen teilen. Gleichzeitig grenzen sie sich von den darunter liegenden Zellen ab, mit denen sie vorher mannigfach verkeilt waren. Es erfolgt nun allmählich die Herausbildung einer Stützlamelle (*st*) in Gestalt einer feinen Membran, die ectodermales und entodermales Zellmaterial voneinander trennt. Indes wird hierbei nicht nur die oberste Zellschicht abgegrenzt, sondern auch einige tiefer liegende

(interstitielle) Zellen (Fig. 8 *is*). Die Stützlamelle, die die beiden primären Keimblätter voneinander trennt, zeigt zunächst noch keinen glatten Verlauf. Dieser bildet sich erst später beim Übergang zur Planula heraus. Der Vorgang der Keimblätterbildung besteht also in einer Moruladelamination oder sekundären Delamination (METSCHNIKOFF). Eine Entwicklungsweise, die bei der nahverwandten *Gonothyraea loveni* gelegentlich vorkommt, ist also bei *Laomedea flexuosa*, deren Gonophoren weit mehr rückgebildet sind, die einzig mögliche geworden.

c) Ausbildung der Planula.

Der Embryo nimmt allmählich ovoide Gestalt an. Wir können an ihm einen breiten Sinnes- und einen spitzen Mundpol unterscheiden. Im Ectoderm wird durch Umlagerung, vielleicht auch durch schräg verlaufende Teilungen die Schicht von interstitiellen Zellen wesentlich verstärkt, die unter dem eigentlichen Ectodermepithel der Stützlamelle aufliegt. Die Epithelzellen haben die Gestalt schlanker prismatischer Säulen, ihre Kerne liegen peripher. Eine Ausnahme macht der Sinnespol, indem hier die Kerne sich in vielen Zellen mehr nach innen zu finden, in der Nähe der Stützlamelle. Der Zelleib dieser Zellen liegt der Stützlamelle mit breiter Basis auf und reicht mit einem dünnen Fortsatz an die Oberfläche heran. Vielleicht haben wir hier primäre Sinneszellen vor uns. Von den interstitiellen Zellen wandeln sich viele in Nesselzellen um und schieben sich aus ihrer tieferen Lage zwischen das Ectodermepithel ein. Die Dotterschollen in den Ectodermzellen werden an ihr zentrales Ende verlgert und dort allmählich aufgelöst.

Ursprünglich ist die Verteilung der Entodermzellen gleichmäßig. Dann geben die im Innern des Keimes gelegenen Entodermelemente den größten Teil ihres Dotters nach innen zu ab, wobei sich ihre zentralen Zellwände auflösen müssen. Dann drängen sie sich peripher zwischen die anderen Entodermzellen ein. Auf diese Weise entsteht ähnlich, wie es HARM (1902) für *Clava* angibt, ein zentraler kernleerer Dotterraum und eine zunächst noch mehrschichtige ungeordnete Lage von Entodermzellen. Auch hier können wie bei *Clava* und *Cordylophora lacustris* (MORGENSTERN, 1901) Nesselkapseln entstehen. Die Gastralhöhle entsteht durch Resorption der zentralen Dottersäule, die am Sinnespol beginnt.

Die fertige Planula, die zum Ausschlüpfen reif ist, hat einen Längendurchmesser von 0,3 mm, während ihre Querachse etwa 0,15 mm

oder etwas mehr mißt. Ihr Sinnespol ist verbreitert und abgerundet, während der Mundpol spitz zuläuft. Während sich vorher kein Unterschied zwischen den Kernen des Ectoderms und Entoderms feststellen ließ, finden wir in der fertigen Planula die Kerne des Ectoderms kleiner als die des Entoderms. Außerdem ist der Nucleolus der Entodermkerne auffallend viel größer als der in den Ectodermkernen.

Über die freie Planula und ihre Festsetzung liegen Beobachtungen noch nicht vor. Doch dürfte die Umwandlung in das Polypenstadium ähnlich verlaufen wie bei der nahe verwandten *Gonothyraca*, für die sie WULFERT (1902) geschildert hat.

II. *Plumulariidae*.

A) *Plumularia echinulata*.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.

Die Entwicklung der Gonangien von *Plumularia echinulata* ist bereits von WEISMANN (1883) zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht worden. Besonders über die ersten Anfänge der Ausbildung von männlichen und weiblichen Gonangienknospen gibt er ausgezeichnete Bilder (vgl. seine tab. 7—9). WEISMANN glaubte bei *Plumularia* einen medusoiden Bau nachweisen zu können. GOETTE (1907) ist durchaus gegenteiliger Ansicht (vgl. seine Darlegungen p. 144—149 und tab. XII). Ich kann GOETTE'S Angaben in den wesentlichen Punkten durchaus zustimmen. Die Entwicklung der Gonophoren geht in folgender Weise vor sich. Bald nach Einwanderung der Keimzellen in das Blastostyl läßt sich die Stelle erkennen, wo die Gonophorenknospe ihre Entstehung nehmen wird; denn während das Ectoderm stets an allen anderen Stellen einschichtig ist, beginnt es hier durch unregelmäßige Zellteilungen mehrschichtig zu werden. Noch bevor eine Ausstülpung vorhanden ist, blättert von der Oberfläche die dünne „Mantellamelle“ ab, und darunter spaltet sich das mehrschichtige „Innenectoderm“ über den Eizellen von dem „Außenectoderm“ ab. Während sich dann die Gonophorenknospe vorbuchtet, erfolgt die Verwandlung des Innenectoderms in ein Füllgewebe, das die Eizellen völlig umhüllt. So

muß man *Plumularia fraglos* dem von KÜHN aufgestellten Typus der heteromedusoiden Gonophoren zurechnen.

Nicht selten habe ich außer Gonangien, die männliche oder weibliche Keimzellen allein enthalten, auch zwittrige Gonophoren gefunden. Fig. 9 zeigt einen Schnitt durch ein solches Gonangium auf sehr frühem Stadium. An der Stelle, wo später das Gonophor hervortritt, liegen die Keimzellen. Diese Stelle ist dadurch gekennzeichnet, daß das Ectoderm (*ekt'*) darüber bereits mehrschichtig ist. Zwei junge Eizellen (*ei*) liegen im Entoderm (*ent*) an der Stützlammelle (*st*); sie sind umgeben von Spermatoblasten (*spb*), die in lebhafter Vermehrung begriffen sind. Diese liegen größtenteils noch im Entoderm. Ein Teil von ihnen ist aber bereits aus dem entodermalen Gewebeverband herausgetreten und hat sich dem Ectoderm (*ekt'*) angelagert (Fig. 9, rechts). Über die Frage der Entstehung der Spermatoblasten und der Wanderung von ihrem Ursprungsort muß ich hier noch einige Bemerkungen hinzufügen. Nach WEISMANN (1883) sollen sowohl die männlichen wie die weiblichen Keimzellen im Entoderm des Stammes entstehen und dann in das Entoderm des Blastostyls einwandern. GOETTE gibt an, daß die Einwanderung der Spermatoblasten auch nach der fertigen Ausbildung der Gonophoren noch längere Zeit hindurch andauert. Nach meinen Präparaten können Spermatoblasten auch aus dem Entoderm des Blastostyls selbst hervorgehen, wie dies in ähnlicher Weise GOETTE für die weiblichen Keimzellen von *Sertularella polyzonias* beschreibt. In Fig. 9 sehen wir die Spermatoblasten (*spb*) direkt an die Gastralhöhle (*bls*) anstoßen. Eine ausgedehnte Stelle in der Wand des Entodermeschlauches wandelt sich demnach hier in männliche Keimzellen um. Die Stützlammelle (*st*) trennt sonst beide Körperschichten deutlich und scharf voneinander. Nur oberhalb der Eizellen und Spermatoblasten verschwindet sie, um sich unterhalb von ihnen später neu zu bilden. Auf diese Weise kommt die Verlagerung der Keimzellen in das Ectoderm zustande. Ähnlich beschreibt GOETTE diesen Vorgang bei *Plumularia setacea*.

Fig. 10 zeigt ein fertig ausgebildetes zwittriges Gonophor, das sich an seinem Grunde durch einen dünnen Stiel vom Blastostyl abgesetzt hat. Das Entoderm des Gonophors zeigt mannigfache Ausbuchtungen und Nischen. Sein oberer Teil wird umschlossen von einer Kuppe männlicher Keimzellen, die man als Spermatoocyten (*spz*) ansprechen kann. Sie werden von einer einfachen Ectodermsschicht (*ae*) überzogen. Auf der anderen Seite des Gono-

phors liegt ein Ei (*ei*). Zwischen dieses und das Entoderm ist eine Schicht von Innenectoderm (*ie*) hineingewachsen, das auch die Oberfläche des Eies überzieht, so daß das Ei auf der Außenseite von zwei Ectodermsschichten (*ae* und *ie*) umhüllt ist. Unterhalb der Eizelle liegt in unmittelbarer Nähe wieder ein Haufen von Spermatozyten (*spz*). Auffallend sind die zahlreichen von BILLARD (1904) zuerst beschriebenen Drüsenzellen (*drz*). Man findet sie äußerst zahlreich in dem mehrschichtigen Ectoderm des Stammes. Von hier aus gelangen sie natürlich auch ohne weiteres in den ectodermalen Überzug der Gonangien. Wir finden sie dort überall, im Ectoderm des Gonophors sowohl wie im Innenectoderm; auch zwischen den männlichen Keimzellen liegen sie zerstreut, wohin sie wohl vom Innenectoderm aus gekommen sind. Ihr Inhalt macht ganz den Eindruck von einem Haufen dicht zusammengedrängter Dotterkugeln, dem der Kern meist peripher aufsitzt.

Die einwandernden Eizellen machen wie bei *Laomedea* einen großen Teil ihres Wachstums schon während ihrer Wanderzeit durch. Die jüngsten unter ihnen haben ein dunkel gefärbtes Plasma und sind von den Spermatoblasten nicht zu unterscheiden. Aber später wachsen sie im Gegensatz zu diesen schnell heran und lagern große Dottermassen in ihren Zelleib ein. Das Ei hat im ausgewachsenen Zustand einen Längsdurchmesser von 0,16 mm, während die Querachse 0,12 mm lang ist. Der Kern hat bei jungen Eiern genau dasselbe Aussehen wie bei den Spermatoblasten. Er ist bläschenförmig und rund. In der Mitte liegt ein Nucleolus, während die Chromosomen peripher angeordnet sind. Kernbläschen und Nucleolus wachsen weiter heran. Der zuerst tief schwarze Nucleolus erhält später in der Mitte eine hellere, von einem dunklen Ring umgrenzte Partie. Nicht selten finden wir außerdem noch mehrere Vacuolen in ihm. Im ausgewachsenen Ei lassen sich häufig gut die Chromosomen erkennen, die eine zackige aufgeraute Oberfläche besitzen (Fig. 11).

Das Eindringen des Spermiums und Richtungsteilungen habe ich nicht beobachten können.

2. Embryonalentwicklung.

Die I. Furchungsspindel stellt sich tangential dicht unter der Eioberfläche am animalen Pol ein. Dieser ist häufig noch durch die Richtungskörper kenntlich. Die Zellteilung folgt der Kernteilung

recht verspätet. Erst nachdem die Tochterzellen des 2-Zellenstadiums rekonstruiert sind (Fig. 12), beginnt vom animalen Pol her eine Furche einzuschneiden, die sich allmählich in die Tiefe senkt und 2 fast gleichgroße Blastomeren voneinander trennt. Es kann unter Umständen vorkommen, daß die Zellteilung nicht durchgeführt wird. Ich habe Embryonen mit 2 Ruhekernen und Übergänge zu einem 4kernigen Stadium gesehen, bei denen die I. Furche nur wenig eingesenkt war.

Beim II. Teilungsschritt stellen sich die Spindeln in der Nähe des animalen Poles senkrecht zur vorhergehenden Spindelstellung ein. Sie liegen annähernd in parallelen Ebenen und können im Gegensatz zu *Laomedea* bereits eine Phasendifferenz aufweisen. Die II. Furche tritt zuerst an der Oberfläche des Eies auf und schneidet dann nach der inneren Berührungsfläche der beiden ersten Blastomeren durch; sie ist zentripetal im Sinne METSCHNIKOFF'S (1886). Den Abschluß dieses Teilungsschrittes bildet für gewöhnlich ein Stadium von 4 Blastomeren, die keine Größenunterschiede aufweisen und an den Polen in Brechungsfurchen zusammenstoßen (Fig. 13). Ich beobachtete jedoch auch 4kernige Stadien, in denen sowohl die I. wie die II. Furche nur oberflächlich eingeschnitten und keine Sonderung des Eies in 4 Blastomeren erfolgt war. Ein ähnliches Verhalten, das an superficielle Furchung gemahnt, findet mehrfach in der Literatur für andere Arten Erwähnung. BRAUER (1891a) beschreibt bei *Tubularia mesembryanthemum* einen Modus der Furchung, bei dem sich zuerst die Kerne vermehren, dagegen die Zellteilung anfangs unterbleibt; WULFERT (1902) hat bei *Gonothyraca loveni* Ähnliches beobachtet. Der Furchungskern zerfiel hier in 4 Teile, ohne daß das Eioplasma eine Abfurchung zeigte (vgl. seine figg. 25 u. 26. tab. 17).

Im III. und IV. Teilungsschritt haben in der Regel noch alle Spindeln eine ausgesprochene tangentielle Stellung. Es kann indes vorkommen, daß bereits im IV. Teilungsschritt die eine oder andere Spindel radial gerichtet ist und daß somit schon das 16-Zellenstadium einen mehrschichtigen Keim darstellt (Fig. 14). Fig. 15 zeigt einen Embryo, in dem nur 6 Blastomeren, 5 kleinere und 1 größeres vorhanden sind. Das größere Blastomer enthält 3 Spindeln, von denen 2 tangential, 1 radial gerichtet ist, während die übrigen Blastomeren jede nur 1 Spindel in tangentialer Stellung enthalten. Also kann die Verspätung der Plasmateilungen auch noch in höhere Furchungsstadien hineinreichen. Im allgemeinen stellt das 16-Zellenstadium

einen einschichtigen Keim dar. Die einzelnen Blastomeren haben polygonale Außenflächen. Diese Vielecke, deren Umrißgestalt unregelmäßig ist, bilden die Grundflächen von Zellpyramiden, die mit ihrer Spitze nach innen zu konvergieren. Meist schließen sich die Blastomeren lückenlos aneinander. In einzelnen Fällen jedoch sind die nach innen gewandten Enden ein wenig abgerundet, so daß im Zentrum des Eies ein kleiner Zwischenraum entsteht, den man als Andeutung einer Furchungshöhle betrachten kann.

Den V. Teilungsschritt kann man ebenso wie bei *Clava* und *Laomedea* als denjenigen bezeichnen, der den einschichtigen soliden Keim in einen mehrschichtigen verwandelt; denn hier finden wir regelmäßig neben tangentialer Spindelstellung auch Spindeln in radialer Lage. Fig. 16 zeigt einen derartigen Schnitt, der 2 radial und 3 tangential gestellte Spindeln enthält. Die Phasendifferenzen zwischen den einzelnen Blastomeren sind hier schon erheblicher geworden, Ruhekerne, Spiremstadien und Spindeln kommen nebeneinander im selben Ei vor. Fig. 17 zeigt die Morula von 32 Zellen. In ihr vermehrt sich weiterhin die Zellenzahl durch Teilungen nach allen Richtungen des Raumes wie bei *Laomedea*.

In dem soliden Keim grenzt sich allmählich das Ectoderm ab (Fig. 18); und in ganz ähnlicher Weise, wie bei *Laomedea*, entsteht auch die Planula. Nur finden sich im Gegensatz zu dieser bei der *Plumularia*-Larve reichlich Drüsenzellen mit körnigem Inhalt unregelmäßig über den ganzen Körper verstreut.

Die freie Planula von *Plumularia echinulata*, ihre Festsetzung und Entwicklung zu einem Hydroidenstöckchen ist 1909 eingehend von KÜHN beschrieben worden.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.

Aglaophenia helleri und *Aglaophenia pluma*.

Da die beiden mir vorliegenden *Aglaophenia*-Arten nur geringfügige Unterschiede aufweisen, beschränke ich mich darauf, Angaben über *Aglaophenia helleri* zu machen.

Aglaophenia pluma unterscheidet sich von der vorigen Form nur durch den völligen Mangel an Xanthellen und die geringe Größe des Keimes. Das ausgewachsene Ei besitzt einen Längsdurchmesser von etwa 0,5 mm bei einem Querdurchmesser von 0,2 mm.

Über Bau und Entwicklung der Corbulen von *Aglaophenia* liegen die Untersuchungen von ALLMAN (1871), WEISMANN (1883) und NUTTING (1900) vor. Über die Entwicklung der Gonangien hat GOETTE (1907) eingehende Untersuchungen angestellt (vgl. seine fig. 270, tab. 13). Ich kann seine Feststellungen über die Gonangienontogenese bestätigen; dagegen kann ich mich mit seiner Deutung der Tatsachen (p. 164) durchaus nicht einverstanden erklären. Ich bin der Meinung, daß man die Zellschicht, die er als „Innerectoderm“ bezeichnet, als eigentliches Ectoderm des Gonangiums ansehen muß und sein sogenanntes „Außerectoderm“ als Mantelschicht. Nach GOETTE handelt es sich bei *Aglaophenia* um einen „inneren Keimsack“ eines primitiven polypoiden Gonanthen. Diese Deutung erscheint nur durch seine Auffassung der Phylogenese der Gonophoren gerechtfertigt. Da jedoch gegen diese so zahlreiche Gründe sprechen, daß sie sicher abgelehnt werden muß, so muß man annehmen, daß wir hier ein weit reduziertes Gonophor vor uns haben, das von medusoiden Vorfahren abstammt. Es handelt sich um ein „Styloid“ ähnlich wie bei *Halecium tenellum* [vgl. KÜHN (1913)].

Die Einwanderung der Eizellen aus dem Entoderm des Stammes ist bereits von WEISMANN (1883) nachgewiesen worden.

2. Embryonalentwicklung.

a) Furchung.

Die Furchung ist meistens total und adäqual, doch kann sie häufig auch inäqual sein. Die Größenunterschiede der Blastomeren beruhen indes nicht etwa auf regelmäßigen Verschiedenheiten. Sie gleichen sich im Laufe der Entwicklung wieder aus. Das ausgewachsene Ei hat eine Längsachse von 0,7—1,9 mm, während der Querdurchmesser 0,3 mm beträgt. Die I. Furche verläuft in der Richtung der Längsachse und teilt das Ei in 2 gleichgroße Blastomeren (Textfig. A).

Die II. Furche schneidet ebenfalls in der Längsrichtung des Eies durch (Textfig. C). Die Zellen werden nur durch Kontakt, nicht durch eine Eimembran zusammengehalten. Sie haben weit mehr als bei *Laomedea* das Bestreben sich abzukugeln. Infolge des geringen Zusammenhaltes kommen gegenseitige Verschiebungen sehr häufig vor. Manchmal folgt auf das 2-Zellenstadium erst ein 3-Zellenstadium, indem das eine Blastomer sich erst später weiter teilt (Textfig. B).

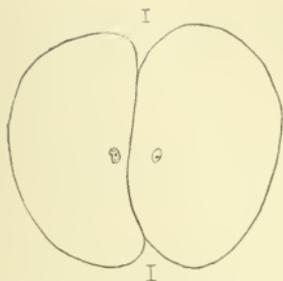


Fig. A. 2-Zellenstadium, quer.

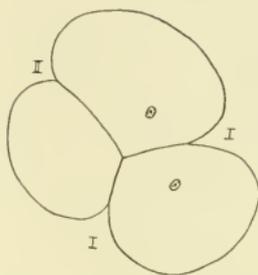


Fig. B. 3-Zellenstadium, quer.

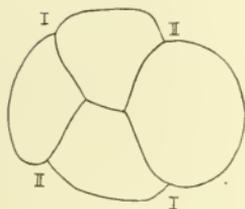


Fig. C. 4-Zellenstadium, quer.

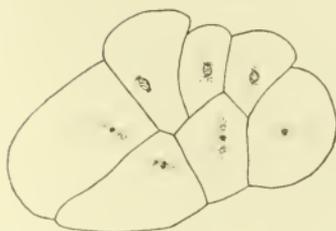


Fig. D. 16—32-Zellenstadium, längs.

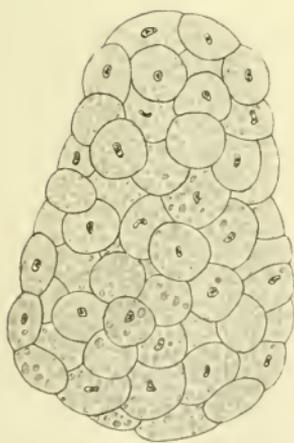


Fig. E.
Solider vielzelliger Keim,
Morula.

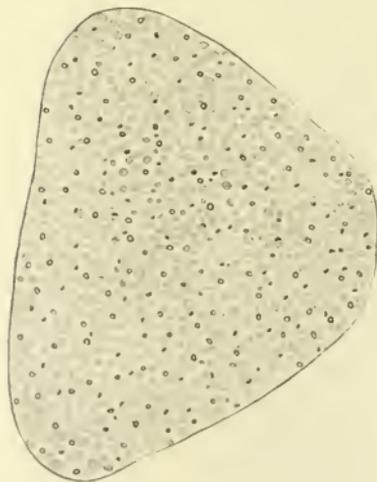


Fig. F.
Syncytiales Stadium.

Die Furchung zeigt weiter nichts Auffallendes. Bis zum 16-Zellenstadium ist der Keim einschichtig. Eine Furchungshöhle ist nicht ausgebildet. Infolge der Verschiebung der Zellen gegeneinander stoßen nicht alle Zellen in der Mitte des Keimes zusammen, sondern sind unregelmäßig verteilt; doch reichen alle an die Oberfläche. Textfig. D führt uns den Übergang vom 16- zum 32-Zellenstadium vor Augen. Es finden sich erhebliche, jedoch im einzelnen unregelmäßige Phasendifferenzen. Die Spindelstellung ist teils tangential, teils radial; so stellt das nunmehr folgende Ruhestadium einen mehrschichtigen Keim dar. Also auch hier wird mit dem V. Teilungsschritt der vorher einschichtige solide Keim zur mehrschichtigen Morula.

Während der nun folgenden Zeit starker Zellvermehrung tritt zunächst das Abrundungsbestreben der Blastomeren stark hervor und läßt sie sich über die Oberfläche des Keimes heraus wölben (Fig. 19 und Textfig. E). Die Blastomeren sind von gleicher Größe, ebenso die Kerne, die häufig unregelmäßige Formen und amöboides Aussehen zeigen.

Indem die Zahl der Furchungszellen immer größer wird, lagern sich diese immer dichter zusammen. Die Oberfläche des Keimes wird glatt, und die Zellgrenzen verschwinden. Ganz ähnlich haben BROOKS u. RITTEHOUSE (1907) den Entwicklungsvorgang bei *Turritopsis* beschrieben. Der Unterschied beruht nur darauf, daß die Blastomeren bei *Aglaophenia* zuvor eine etwas größere Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung und dauernd einen Zusammenhang erkennen lassen. Bei *Turritopsis* dagegen ist der Zusammenhalt der Blastomeren in den mittleren Furchungsstadien nur so locker, daß völlig unregelmäßig gestaltete Blastomerenaggregate entstehen. Hier wie dort kommt am Ende der Furchung ein Syncytium zustande (Textfig. F), wie es bei *Eudendrium* nach HARGITT (1904) aus einer von Anfang an „syncytialen Furchung“ hervorgeht. Zuerst kann man an den dichter zusammenliegenden Dotterschollen noch den kugligen Plasmabereich erkennen, den jeder Kern ursprünglich beherrschte; aber in späteren Stadien ist keine Spur der Zellgrenzen mehr zu bemerken. Fig. 20 gibt bei stärkerer Vergrößerung ein Bild vom syncytialen Aussehen des Keimes. Die Kerne sind unregelmäßig im Eiraum verstreut. Sie haben meist bläschenförmiges Aussehen, einen großen Nucleolus und scharf färbbare Chromatinbrocken, die periphere Lage haben. Allmählich machen sich Unterschiede in der Größe und dem Aussehen der Kerne geltend. Viele

werden augenscheinlich dazu bestimmt, bei der Auflösung des Deutoplasmas eine Rolle zu spielen. Fig. 20—23 zeigen alle Übergänge zwischen gewöhnlichen Furchungskernen und „Dotterkernen“ (d , d_1 — d_5). Die typischen Furchungskerne sind groß, bläschenförmig und hell, da sie viel Kernsaft enthalten; sie liegen zwischen den Dotterschollen an Knotenpunkten des protoplasmatischen Netzwerkes. Gewisse Kerne legen sich nun an Dotterschollen dicht an (Fig. 20 d_1). Ihre Gestalt wird kappenförmig, sonst unterscheiden sie sich noch kaum von den anderen Kernen. Doch allmählich verlieren sie an Kernsaft, sie werden kleiner und dunkler (Fig. 21 d_2 , 22, 23 d_3 — d_4), und schließlich gehen sie bei der Erfüllung ihrer Aufgabe, den Dotter aufzulösen, selbst zugrunde. Wir finden sie in späteren Embryonalstadien als sichelförmige dunkle Körper den Dotterschollen anliegend (Fig. 23 d_5). Ein protoplasmatisches Netzwerk verbindet die Kerne miteinander und umhüllt die Dotterschollen. Häufig kann man in späteren Furchungsstadien an diesen bei Hämatoxylin-Eosinfärbung drei konzentrische Schichten unterscheiden: eine äußere helle, bläulich-violette, augenscheinlich bereits verflüssigtes Eiweiß, dann eine scharf nach außen begrenzte rosafarbene Schicht, und schließlich eine innere Masse, die gelblich-weiße Färbung zeigt und ein körniges Aussehen hat. Die Größe der Dotterschollen ist außerordentlich verschieden; die kleineren haben die Neigung miteinander zu größeren zu verschmelzen oder sich zu kugligen Haufen zu agglutinieren. Der Beginn der Auflösung des Deutoplasmas erfolgt bei *Aglaophenia* somit schon in sehr frühen Embryonalstadien. Zwischen den Dotterschollen verteilt findet man einzellige Braunalgen, Xanthellen (a). Ihre Natur und Übertragung auf den Keim wurde von mir und Frl. E. KRÜGER (1913b) beschrieben.

b) Sonderung der Keimblätter.

Allmählich bildet sich in einem gewissen Abstand von der Keimesoberfläche eine dünne plasmatische Scheidewand aus, welche den ganzen Umfang des Keimes umzieht und eine syncytiale Oberflächenschicht von einer Innenmasse trennt. In beiden liegen Kerne und Dotterschollen unregelmäßig in einem Plasmanetzwerk verteilt (Fig. 21). Die Außenschicht stellt die Anlage des Ectoderms, die Innenmasse die des Entoderms dar. Ganz ähnlich wird der Vorgang der Keimblätterbildung bei *Eudendrium* von HARGITT (1904) beschrieben. Auch dort werden die oberflächlich gelagerten Kerne dem Ectoderm, die im Innern liegenden dem Entoderm zugeteilt;

die äußere anfänglich noch syncytiale Schicht grenzt sich gegen das Innere des Keimes durch eine Stützlamelle ab.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erhalten wir bei *Aglaophenia* durch rascher verlaufende Teilungen eine mehrschichtige Lage von Ectodermkernen, die meist kleiner als die im Entoderm sind. Im Ectodernsyncytium werden die Dotterschollen in schnellem Tempo aufgebraucht; dabei sieht man auch hier, wie im Entoderm, zahlreiche Kerne sich in Dotterkerne umwandeln (Fig. 22, 23 d). Mit dem Schwund der Dotterschollen wird in der Außenschicht das weite Plasmanetz zu einem feinen Waben- oder Gerüstwerk. Die Ectoderm-schicht hebt sich nun deutlich durch ihre dunklere Färbung vom Entoderm ab. Die Reste der Dotterschollen sind meist von einer helleren Flüssigkeitsvacuole umgeben. Im Entoderm geht die Verflüssigung des Deutoplasmas bedeutend langsamer vor sich (Fig. 22).

Die Stützlamelle grenzt sich allmählich immer schärfer ab und tritt besonders bei Pikrokarminfärbung deutlich hervor. Im Ectoderm beginnt sich aus dem protoplasmatischen Wabenwerk heraus ein prismatisches Cylinderepithel auszubilden (Fig. 23). Die Wände zwischen den einzelnen Zellbezirken schneiden von außen nach innen ein. In der Nähe der Stützlamelle erhält sich die syncytiale Natur des äußeren Blattes am längsten; hier liegen auch noch die letzten Reste der Dotterschollen des Ectoderms. Wenn das Epithel völlig ausgebildet ist, stellt es nicht nur eine einzige Zellschicht dar; an der Stützlamelle liegen interstitielle Zellen, die nicht zur Oberfläche hinaufreichen.

Im Entoderm sondert sich ein zentraler kernleerer von Dotterschollen erfüllter Raum von einer kernhaltigen peripheren Schicht ähnlich wie bei *Eudendrium*, wo die Kerne auch nach außen wandern und sich in der Nähe der Stützlamelle anhäufen. Die Gastralhöhle entsteht durch Verflüssigung der zentralen Dottermasse.

Erst nach dem Ausschwärmen der Planula wird aus der syncytialen Schicht, die unter der Stützlamelle gelagert ist, das Gastral-epithel fertiggestellt. Die Differenzierungen des Larvenectoderms stimmen im wesentlichen mit den für andere Plumulariiden geschilderten Verhältnissen überein (vgl. *Plum. echinulata*, S. 95). Über die freie Planula findet sich Ausführliches in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 21, (1913 a).

C. *Thecocarpus myriophyllum*.

Die Gonangienentwicklung und die Einwanderung der Keimzellen entspricht bei *Thecocarpus myriophyllum* ganz den Verhältnissen bei den beiden vorerwähnten *Aglaophenia*-Arten.

Die Furchung ist total und in der Regel stark inäqual. Das Ei ist sehr langgestreckt und brotleibartig abgeplattet. Der animale Pol scheint stets an einem spitzen Ende zu liegen; hier finden sich die ersten Furchungskerne, und von hier aus schneiden die Furchen ein, die sich ganz allmählich über den Meridian ausbreiten

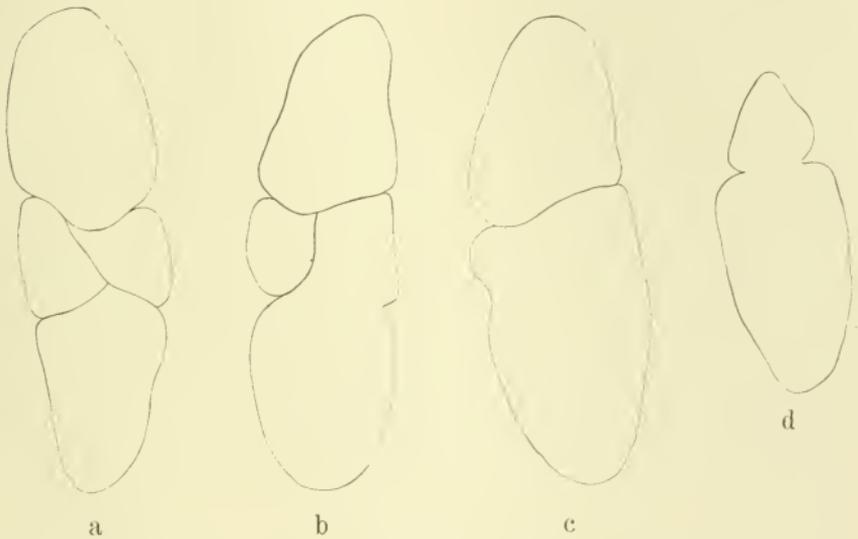


Fig. G.

Thecocarpus myriophyllum. 4-Zellenstadium.

a, b, c, d 4 hintereinander folgende Querschnitte.

und nach innen dringen. Die I. Furche verläuft nicht der ganzen Eilänge nach, sondern schneidet seitlich ein viel kleineres Stück von einem größeren ab. Fig. 24 zeigt die beiden sehr ungleich großen Blastomeren eines 2-Zellenstadiums im Querschnitt in der Gegend des animalen Pols. In der Nähe der I. Furche liegen die auffallend kleineren Kerne. Häufig kann man bemerken, daß ein Keim am einen Eipol schon durch mehrere Furchen tief eingeschnitten ist, während sich am entgegengesetzten Eipol kaum eine leichte Einfaltung der Eioberfläche bemerkbar macht. Ähnlich wie bei einer discoidalen Furchung gehen also hier die sehr in der

Richtung der Plasmaachse gestreckten Blastomeren nach dem vegetativen Eipol zu in eine einheitliche Plasmamasse über. Textfig. Ga—d stellt 4 Schnitte aus einer Querschnittserie durch ein 4-Zellenstadium dar. Nahe dem einen Ende sind 4 Blastomerenbezirke durch die I. und II. Furche völlig voneinander geschieden (Fig. Fa). Wenn man die Serie weiter nach unten verfolgt, so bemerkt man, daß die Furchen immer weniger tief einschneiden (Fb), zu leichten Einfaltungen der Oberfläche werden (Fc) und schließlich ganz verstreichen (Fd). Später findet jedoch stets noch eine totale Durchfurchung statt. Von den 4 ersten Blastomeren scheinen im allgemeinen 2 größer und 2 kleiner zu sein (Textfig. G). Die Art ihrer gegenseitigen Anordnung ist sehr verschieden, ebenso die Lage der entstehenden Brechungsfurchen, die bei dem späteren Durchgreifen der Teilungsebenen zuerst nur am animalen Pol zu sehen sind.

Die Furchung findet ihren Abschluß mit einer vielzelligen Morula mit Zellen ohne hervortretende Größenunterschiede (Fig. 25). Angesehentlich teilen sich die größeren Zellen öfters, so daß im Verlauf der Entwicklung allmählich die Unterschiede ausgeglichen werden. Die weitere Entwicklung bis zur Sonderung der Keimblätter stimmt völlig mit der Gattung *Aglaophenia* überein. Auch hier tritt vor der Sonderung der Keimblätter ein syncytiales Stadium ein. Ohne daß eine Gastralhöhle gebildet wäre, verläßt die Planula das Gonangium, indem sie sich durch einen Riß der Gonothecca hindurchdrängt. Über die freie Planula liegen noch keine Angaben in der Literatur vor.

III. *Sertularella polyzonias*.

1. Die Entwicklung der Gonangien und die Entstehung der Geschlechtszellen.

Die Entwicklung der Gonangien haben WEISMANN (1883) und GOETTE (1907, p. 135—144, fig. 230 u. 231, tab. 11) geschildert. Die Keimzellen wandern im Entoderm aus dem Cönosark in die Gonangienknospe ein. Nach GOETTE können weibliche Keimzellen nur im Entoderm des Stammes, sondern auch in dem des Blastostyls ihren Ursprung nehmen. „Fertile Blastostyle“ (vgl. KÜHN, 1913) bringen in ihrem Innern die Keimzellen zur Reife, die den Entodermschlauch des Blastostyls mantelartig rings umhüllen. Keine Spur weist mehr auf die verloren gegangene Bildung von Gonophorenknospen hin.

Das Ectoderm bleibt dauernd einfach. Die Keimzellen werden von einem entodermalen Füllgewebe (Parentoderm) umhüllt, dessen Entstehung GOETTE beschrieben hat.

Die Embryonen machen ihre Entwicklung bis zur Planula in einer Acrocyste durch, die an der Mündung der Gonangien hängt. Genauere Untersuchungen über die Entstehung dieser Bildung liegen nicht vor. Man vermutete, nach Analogie mit anderen, ähnlich aussehenden Brutsäcken, daß es sich um eine Ausscheidung des Ectoderms, hier der Endplatte des Blastostyls, handle. Ich möchte noch einige Beobachtungen hierüber mitteilen, da mir ein reichliches Material zeigte, daß diese Vermutung irrig war und die Acrocystenmasse einen sehr eigenartigen Ursprung hat. Die vorhandenen reiferen Eier liegen unter der Endplatte des Gonophors, von dem erwähnten Parentoderm umhüllt (vgl. fig. 231 bei GOETTE); jüngere Keimzellen wandern von unten her nach. Es entstehen in zeitlicher Folge mehrere Keimzellenmäntel („Ovarien“) im Leibe des Blastostyls übereinander. Unter dem obersten Ovarium (Fig. 28 *km*) schnürt sich das Blastostyl durch eine ringförmige Furche (*rf*) merklich ab gegen den unteren Teil mit den jüngeren Keimzellen (*km'*), die ebenfalls ihr Parentoderm erhalten. Somit können wir jetzt einen ersten und zweiten Keimzellenmantel voneinander unterscheiden (Fig. 27 u. 28). Aus dem Parentoderm (*pe*) des obersten Keimzellenmantels entwickelt sich ein eigentümliches wabiges Füllgewebe („Stroma“ WEISMANN), wobei die Hauptmasse der parentodermalen Zellen zugrunde geht. Fig. 26 zeigt die Umwandlung von Zellkörpern des Parentoderms in eine gallertartige Masse. Noch eine Zeitlang sieht man in ihrem Strangwerk Kerne mit Resten von Plasmakörpern erhalten; schließlich gehen sie aber völlig zugrunde. Die reifen Eier sind gänzlich eingehüllt von diesem maschigen Gewebewerk (Fig. 27). Vereinzelt finden sich im Stroma die von E. KRÜGER und mir (1913) erwähnten Algenzellen, Chlorellen, während sie gleichzeitig massenhaft das Ectoderm des Gonanthen, hauptsächlich in der Region der Endplatte (*ep*), erfüllen. Besonders deutlich treten in dem oberen Keimzellenmantel (*km*) die beiden Stützlamellen hervor, von denen die eine das Ectoderm vom Parentoderm, die andere dieses vom eigentlichen Entoderm trennt. Bemerkenswert ist, daß nicht selten vom Ectoderm des Blastostyls eine oberflächliche Schicht abblättert (*m*), die eine analoge Bildung zum Mantel der Gonophoren darstellt (Fig. 27 *m*).

Noch vor dem Eintritt der Richtungsteilungen entsteht eine

Öffnung (σ) in der Spitze der Gonotheca (*gth*) und in der Endplatte des Blastostyls (*ep*), durch die die Eier nach außen treten, umhüllt von dem Füllgewebe, das unter dem Einfluß des Seewassers aufquillt und an seiner Oberfläche erhärtet und so die sackförmige Acrocyste bildet (Fig. 28). Beim Austritt der Eier müssen also 3 Schichten durchbrochen werden: die Gonotheca, die ectodermale Schicht der Endplatte und die äußere Stützlamele. Ein Teil des Parentoderms bleibt zwischen den beiden oben erwähnten Stützlamelelln zurück. Manchmal treten die Eier schon im Innern des Gonangiums in die Furchung ein. Das Ende der Embryonalentwicklung wird aber stets in der Acrocyste durchlaufen.

Die ectodermale Endplatte zieht sich nach dem Austritt der Eier wieder zusammen, und auch am Gonothekenende und der Kuppe der Stützlamele schließt sich nach einiger Zeit die Durchtrittsstelle wieder. Ebenso wird der Spaltraum, der zwischen den beiden Stützlamelelln durch den Austritt von Parentoderm entstand, wieder ausgefüllt (Fig. 28). Die Acrocyste bleibt an der Spitze der Gonotheca hängen und löst sich erst ab, nachdem die Planularlarven ausgeschlüpft sind.

Nachdem dies geschehen ist, rücken die Eier des unteren Keimzellenmantels an das Ende des Gonangiums. Es erscheint mir wahrscheinlich, daß die Eier einfach nachrücken und in das alte unterdessen wieder herausgewachsene Parentoderm eintreten und nicht jedesmal nach Erfüllung seiner Funktion der Endabschnitt des Blastostyls zugrunde geht und durch den emporwachsenden basalen Abschnitt ersetzt wird. Jedenfalls habe ich in meinen Präparaten nie etwas von einer Degeneration des Endabschnitts des Blastostyls gesehen, vielmehr scheint gleich nach dem Austritt der Acrocystengallerte eine Regeneration des Parentoderms einzusetzen (Fig. 28). Unter dem zweiten Keimzellenmantel ist bereits im Entoderm das Eimaterial für einen nächsten vorhanden, der nach einem gewissen Zeitabschnitt nachrücken wird. So wiederholt sich der ganze Vorgang des Heranwachsens, Reifens, Austretens und der Embryonalentwicklung der Eier von einem Gonangium periodisch mehrmals.

Auch die männlichen Gonangien sind nicht selten in 2 Abschnitte gegliedert. Im oberen Teile des Blastostyls sammeln sich die Spermien an, wobei aus dem Parentoderm, in das sie eingelagert sind, ein weitmaschiges Füllgewebe entsteht, in dem sich zerstreute Kerne nachweisen lassen. Im unteren Teil des Blastostyls dagegen liegen die Spermatoblasten. So ist es wahrscheinlich, daß auch

mehrere „Hoden“ nacheinander reifen. Das Austreten der Spermien wurde in der schon mehrfach zitierten Arbeit (1913a) beschrieben.

2. Embryonalentwicklung.

In der Acrocyste liegen die Eier häufig so dicht, daß sie polygonal gegeneinander abgeplattet sind. Die innerhalb eines Ovars oder einer Acrocyste liegenden Eier befinden sich alle in demselben Stadium der Reife oder Embryonalentwicklung, so daß auch die Planularlarven fast gleichzeitig ausschlüpfen.

Diese Periodizität in der Entwicklung ist die Veranlassung dafür, daß ich nur wenig über die Furchung mitteilen kann. Ich hatte zwar viel Material gesammelt und geschnitten, aber leider fanden sich hierunter nur Eier während des Wachstumsstadiums und in den späteren Stadien der Furchung. Daher muß die Frage, ob es sich hier wie bei den früher beschriebenen Formen um eine Furchung handelt, die nach dem Typus von *Clava* verläuft, unentschieden bleiben. Ich möchte allerdings von vornherein glauben, daß auch bei *Sertularella polyzonias* der Keim stets solide ist. Jedenfalls lassen die Stadien, die mir zur Untersuchung vorlagen, niemals auch nur eine Spur von einem Blastocöl erkennen. Fig. 29 zeigt einen soliden Keim von etwa 32 ungefähr gleichgroßen Zellen. Das Furchungsbild ist dem früher beschriebenen durchaus ähnlich (vgl. z. B. Fig. 17). Auch in späteren Stadien ist die Ähnlichkeit mit *Laomedea* groß. Fig. 30 stellt einen vielzelligen soliden mehrschichtigen Keim vor der Sonderung der Keimblätter dar. Radiäre und tangentielle Teilungen finden sich zerstreut sowohl an der Oberfläche wie im Innern des Embryos. Schon jetzt beginnt sich eine äußere Zellschicht ein wenig von den mehr zentral gelegenen Zellen abzuheben, indem die Zellen der Oberflächenschicht durch häufige Teilungen allmählich prismatische Gestalt annehmen. Auch für den Vorgang der sekundären Delamination standen mir leider keine Präparate zur Verfügung. Ich glaube aber annehmen zu dürfen, daß sie im wesentlichen ähnlich wie bei *Laomedea flexuosa* verläuft.

Die ausgebildete Planula weist schlanke prismatische Ectodermzellen auf, zwischen denen zahlreiche interstitielle Zellen liegen, von denen viele zu Nesselzellen werden. Daneben finden wir auch Drüsenzellen. Das Ectoderm ist am Sinnespol auffallend hoch. Die Zellgrenzen bleiben im Gegensatz zu den weit dotterreicheren Eiern der Aglaopheniinen im Ectoderm dauernd erhalten, im Entoderm werden sie bei der Ausbildung der Gastralhöhle unscharf. Diese

entsteht wie bei den meisten anderen Formen durch Verflüssigung einer zentralen Dottersäule. Die in der Mitte gelegenen Zellen lösen sich hierbei auf, und ihre Kerne gehen zugrunde. Die Begrenzung des Entoderms gegen die Gastralhöhle ist daher zunächst ganz unscharf. In der fertig ausgebildeten Planula sind die Ectodermzellen fast völlig frei von Dottermaterial, während die Entodermzellen nur wenig von dem bei *Sertularella* sehr feinkörnigen Dotter verbraucht haben. Über die freie Planula und ihre Fortsetzung wurde bereits berichtet (1913a).

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Der bei *Clava* (HARM, 1902) beschriebene Typus der Furchung und Keimblätterbildung findet sich auch bei einer großen Zahl von Thecaphoren. Ich wies ihn nach bei *Laomedea flexuosa*, *Plumularia echinulata*, *Sertularella polyzonias*. Die Embryonalentwicklung beginnt mit einer totalen adäqualen Furchung. Der von Anfang an solide Keim verwandelt sich mit dem V. Teilungsschritt in eine echte mehrschichtige Morula. Aus dieser entsteht durch sekundäre Delamination eine Planula, die sich ebenfalls nicht wesentlich von *Clava* unterscheidet.

Bei den sehr dotterreichen Eiern von *Aglaophenia* und *Thecocarpus*, gelegentlich auch *Plumularia* besteht zu Beginn der Furchung eine Neigung zu inäqualer Teilung und Verzögerung der Durchtrennung des Plasmas gegenüber der Kernteilung. Der weitere Furchungsverlauf führt aber stets zu einer Morula, die der der erst-erwähnten Formen ganz entspricht. Dann aber sehen wir *Aglaophenia* und *Thecocarpus* einen anderen Weg der Entwicklung einschlagen. Sie führt zu einem syncytialen Stadium, wie wir es unter den Athecaten bei *Turritopsis* (BROOKS u. RITTENHOUSE, 1907) auch auf eine totale Furchung folgen sehen. Die Keimblätter entstehen dadurch, daß sich in dem Syncytium eine oberflächliche Schicht durch eine Grenzmembran als Ectoderm absondert. Erst später treten im Ectoderm und Entoderm wieder einzelne Zellbezirke auf. Eine von den Athecaten nicht beschriebene Eigentümlichkeit der Aglaopheniinen liegt darin, daß lange nicht alle Furchungskerne auf den Aufbau der Embryonalzellen verwandt werden, sondern in dem Syncytium, sowohl an der Oberfläche, die zum Ectoderm wird, als im Innern zahlreiche Kerne zur Verflüssigung der Dotterschollen

in engere Beziehung treten und dabei als Dotterkerne zugrunde gehen.

Wenn man somit die jetzt bekannten Furchungstypen bei den Thecaphoren überblickt, so zeigt sich, daß auch in dieser Gruppe, ausgehend von der Entwicklungsweise der Eier freier Medusen, alle Abänderungen des Furchungsverlaufes und der Keimblättersonderung verwirklicht sind, die bei den Athecaten vorkommen. Unter den Campanulariiden wechselt mit der Ausbildung der Gonophoren und dem Ort, an dem sich die Embryonalentwicklung abspielt, die Entwicklungsweise zwischen polarer Einwucherung (Meduseneier), multipolarer Einwucherung (*Gonothyraca*-Eier wenig reduzierter Medusoide) und Moruladelamination (Eier der styloiden Gonophoren von *Laomedea flexuosa*). Unter den abgeleiteteren Plumulariiden, die überhaupt keine freien Medusen mehr besitzen, kennen wir jetzt nur Moruladelamination und syncytiale Delamination. Und zwar sind gerade die Aglaopheniinen, ihrem Trophosom und Gonosom nach, die höchstentwickelten Thecaphorenformen, zu dem am weitesten abgeleiteten Entwicklungstypus der syncytialen Delamination fortgeschritten.

Freiburg i. Br., Juli 1913.

Literaturverzeichnis.

- ALLMAN, G. J., 1871—1872, A monograph of the Gymnoblatic or Tubularian Hydroids, London, Ray Soc.
- BILLARD, A., 1904, Contribution à l'étude des Hydroides, in: Ann. Sc. nat. (8), Vol. 20, Zool.
- BRAUER, A., 1891a, Über die Entwicklung von Hydra, in: Z. wiss. Zool., Vol. 52.
- , 1891b, Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum, *ibid.*, Vol. 52.
- BROOKS, W. K. and S. RITTENHOUSE, 1907, On Turritopsis nutricola (McCREADY), in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 33.
- BUNTING, M., 1894, The origin of the sex-cells in Hydractinia and Podocoryne; and the development of Hydractinia, in: Journ. Morphol., Vol. 9.
- CLAUS, C., 1883, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen, Prag u. Leipzig.
- GOETTE, A., 1907, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 87 (auch separat, Leipzig).
- HAMANN, O., 1882, Der Organismus der Hydroidpolypen, in: Jena. Ztschr. Nat., Vol. 15.
- HARGITT, C. W., 1904, The early development of Eudendrium, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.
- HARM, K., 1902, Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata, in: Z. wiss. Zool., Vol. 73.
- HINCKS, A., 1868, A history of the British Hydroid Zoophytes, London.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1909, 1910, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgemeiner Teil, 3. u. 4. Lief., Jena.

- KÜHN, A., 1909, Sproßwachstum und Polypknospung bei den Thecaphoren, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat.
- , 1910, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen, *ibid.*, Vol. 30.
- , 1913, Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydroiden, in: *Ergebn. Fortschr. Zool.*, Vol. 4, Heft 1.
- METSCHNIKOFF, E., 1886, Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane, Wien.
- MORGENSTERN, P., 1901, Untersuchungen über die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 70.
- MÜLLER-CALÉ, K. und E. KRÜGER, 1913a, Einige biologische Beobachtungen über die Entwicklung von *Aglaophenia helleri*, *Aglaophenia pluma* und *Sertularella polyzonias*, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 21.
- , 1913b, Symbiontische Algen bei *Aglaophenia helleri* und *Sertularella polyzonias*, *ibid.*, Vol. 21.
- WEISMANN, A., 1883, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, Jena.
- WULFERT, J., 1902, Die Embryonalentwicklung von *Gonothyraea loveni* ALLM., in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 71.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Schnitte sind mit dem kleinen ZEISS'schen Zeichenapparat auf Objektischhöhe gezeichnet, und zwar, wo nicht anders bemerkt, mit Obj. C und HUGGENS'schem Ok. 4 von ZEISS.

Tafel 8.

Fig. 1—8. *Laomedea flexuosa*.

Fig. 1. Querschnitt. I. Furchungsspindel in Metaphase.

Fig. 2. Querschnitt. I. Furchungsspindel in Telophase. Richtungskörper aus höherem Schnitt projiziert.

R. K Richtungskörper.

Fig. 3. Etwas quer gedrehter Sagittalschnitt. 2—4-Zellenstadium. Beide Spindeln in Metaphase, leicht gedreht gegeneinander. Aus 2 Schnitten kombiniert.

Fig. 4. Quer gedrehter Sagittalschnitt. 8-Zellenstadium.

Fig. 5. Querschnitt. 16—32-Zellenstadium. Radiale, schiefe und tangentielle Spindelstellung.

Fig. 6. Sagittalschnitt. Morula von über 64 Zellen.

Fig. 7. Sagittalschnitt. Mehrschichtiger solider Keim.

Fig. 8. Sagittalschnitt. Bildung der Stützlamele. Gezeichnet mit Apoehr. Imm. 1,5 und Ok. 0, Tubuslänge 160 mm.

ekt Ectoderm. *ent* Entoderm. *iz* interstitielle Zellen. *st* Stützlamele.

Fig. 9 u. 10. *Plumularia echinulata*.

Fig. 9. Querschnitt durch ein zwittriges Gonangium vor Abschnürung des Keimsackes. Gezeichnet mit Apoehr. Imm. 1,5 und Ok. 0, Tubuslänge 150 mm.

Fig. 10. Zwitteriges Gonangium nach Abschnürung des Keimsackes, Längsschnitt. Gezeichnet mit Obj. C und Ok. 4, Tubuslänge 150 mm.

Zu Fig. 9 u. 10. *ae* Außenectoderm. *hls* Hohlraum des Blastostyls (Gastralhöhle). *dr*: Drüsenzelle des Ectoderms. *ei* Eizelle. *ekt* Ectoderm (einschichtig). *ekt'* Ectoderm (mehrschichtig). *ep* Endplatte. *gth* Gonothecca. *ie* Innenectoderm. *iu* Mantel. *spb* Spermatoblasten. *sp*: Spermatoocyten. *st* Stützlamelle.

Tafel 9.

Fig. 11—18. *Plumularia echinulata*.

Fig. 11. Junges Ei, Keimbläschen vor der Richtungsteilung. Gezeichnet mit Apochr. Imm. 1,5 und Komp.-Ok. 4, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 12. I. Furchungsspindel in Telophase. Ein Richtungskörper (*R. K*) an der Oberfläche sichtbar. Gezeichnet mit Apochr. Imm. 1,5 und Komp.-Ok. 4, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 13. Querschnitt. 4-Zellenstadium.

Fig. 14. Querschnitt. 8—16-Zelleustadium. 2 Spindeln radial, 1 tangential. Kombiniert aus 3 Schnitten.

Fig. 15. Sagittalschnitt. 8—16-Kernstadium. Das größere Blastomer enthält 3 Spindeln, wovon 1 radial ist. Kombiniert aus 4 Schnitten.

Fig. 16. Querschnitt. 16—32-Zellenstadium. 2 Spindeln radial, 3 tangential. Kombiniert.

Fig. 17. Querschnitt. 32-Zellenstadium.

Fig. 18. Querschnitt. Mehrschichtiger solider Keim.

Fig. 19—22. *Aglaophenia helleri*. Gezeichnet mit Apochr. Imm. 1,5 und Komp.-Ok. 4, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 19. Solider vielzelliger Keim. Morula.

Fig. 20. Solider Keim. Zellgrenzen nicht mehr wahrnehmbar.

Fig. 21. Bildung der Stützlamelle. Syncytiale Delamination.

Fig. 22. Keim nach der Bildung der Stützlamelle. Im ectodermalen Syncytium nur noch wenige Dotterschollen, wabenartiges Gerüstwerk von Protoplasma.

Zu Fig. 19—22. *a* Algenzellen. d_1 — d_4 Entodermkerne, die sich in Dotterkerne umwandeln. *st* Stützlamelle.

Tafel 10.

Fig. 23. *Aglaophenia helleri*. Embryo im Übergang zur Planula. Aus dem protoplasmatischen Wabenwerk des Ectoderms differenziert sich das Ectodermepithel heraus. *d* Dotterkerne. d_3 letzte Reste von Dotterkernen, sonst Figurenerklärung wie in Fig. 19—22.

Fig. 24 u. 25. *Thecocarpus myriophyllum*. Gezeichnet mit Obj. C und Ok. 0, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 24. Querschnitt. 2-Zellenstadium. Kerne aus 3 Schnitten eingezeichnet.

Fig. 25. Querschnitt. Vielzelliger solider Keim.

Fig. 26—30. *Sertularella polyzonias*.

Fig. 26. Ausschnitt aus einem Gonangium. Bildung des Gallertgewebes. Gezeichnet mit Obj. C, Komp.-Ok. 6, Tubuslänge 200 mm.

Fig. 27. Längsschnitt durch einen oberen Keimsack vor Austritt der Eier in die Acrocyste. Gezeichnet mit Obj. C, Komp.-Ok., Tubuslänge 160 mm.

Fig. 28. Längsschnitt. Älteres weibliches Gonangium mit Acrocyste, ersten und zweiten Keimzellenmantel. Gezeichnet mit Obj. A und Ok. 2, Tubuslänge 160 mm.

Zu Fig. 26—28. Ectoderm ist dunkler getönt. *a* Algen. *acr* Acrocyste. *ekt* Ectoderm. *emb* Embryonen. *ep* Endplatte. *gg* Gallertgewebe. *gth* Gonotheca. *km* oberer, *km'* unterer Keimzellenmantel (Ovar). *ö* Öffnung in der Endplatte und der Spitze der Gonotheca. *rf* Ringfurchen. *pe* Parentoderm.

Fig. 29. Etwas quer gedrehter Sagittalschnitt. Stadium von etwa 32 Zellen. Gezeichnet mit Obj. C und Ok. 5, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 30. Etwas quer gedrehter Sagittalschnitt. Mehrschichtiger solider Keim mit Ruhekernen und Spindeln. Gezeichnet mit Obj. C und Ok. 5, Tubuslänge 160 mm.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

The central nervous system of *Tunica nigra*.¹⁾

By

William A. Hilton.

With 11 figures in the text.

Contents.

	Page
Introduction	113
General form of the ganglion	114
The structure of the ganglion	118
The relation of cells to each other	123
Structure of the cells	124
Summary	126

Introduction.

While enjoying the advantages offered by the Bermuda Marine Biological Station, through the kindness of Prof. E. L. MARK, the director, I was able to obtain a large number of specimens of *Tunica nigra*. This form is very abundant on Agar's Island and out on the nearer reefs. Specimens were studied by several methods; some were examined in the fresh condition, while the ganglia of others were dissected out and fixed in various ways for sectioning. CARNOY'S fluids were largely used for fixation, and were followed by staining

1) Contributions from the Bermuda Biological Station for Research, No. 29.

in methylen blue and eosin. Another most serviceable method was to fix with FLEMMING'S fluid and after sectioning to stain with iron- or copper-hematoxylin.

General form of the ganglion.

The ganglion is roughly cylindrical. It is imbedded in the mantle between the oral and atrial siphons. A long neural gland, found on its ventral side (Figs. A, D, E), is more or less closely applied to the nerve center and usually extends its whole length or even farther in the direction of the animal's oral end. It is from this end that a duct of greater or less extent may be followed to such a ciliated funnel as has been described and figured by JULIN (1881), METCALF (1900), and others. The length of this duct from the end of the ganglion to the funnel differs considerably in the various specimens examined. There is also some variation in the position and extent of the duct in the region of the gland. In some individuals this tube, or branches from it, may be traced from the wall of the ganglion itself. That is, it has communication with the nervous tissue similar to that described and figured by SHELDON (1887) in *Clavellina*. This author suggests that the ciliated pit and duct are for the purpose of aerating the brain. METCALF (1899 and 1900) calls attention to the close relationship between gland and ganglion in tunicates, and in some of his figures shows relations which might be regarded as histological connections between this duct and the brain.

The chief branches of the ganglion run off from its two ends and take a rather dorsal direction. The usual figures of the ganglion in simple tunicates show only such branches. In some specimens of *T. nigra*, in which the stain was not differential, only these larger,

Fig. A. Drawing of the ganglion and gland of *Tunica nigra*, from a reconstruction. The oral end is up, the ganglion is turned slightly to one side, so that more of the gland, on the ventral side, is seen than would be shown in a strictly lateral view. A duct from the gland shows at the oral end. At various places at the end of the ganglion the stumps of nerve trunks are seen. 17:1.

Fig. B. Drawing from a reconstruction of a ganglion of *Tunica nigra*, looking down upon the dorsal surface. Several of the chief nerve trunks are shown, some being a little exaggerated in the drawing, especially the median ones at the lower or atrial end. 17:1.

Fig. C. Drawing from a model of a portion of the atrial end of a ganglion in ventral aspect. To facilitate comparison with Fig. B, the atrial end is down, though the shading of the figure is thereby reversed. The cut surface shows a small dorsal median branch cut lengthwise. Other branches are also shown. A ventral view of this part of the ganglion is given to show especially a small lateral fold which extends toward the median plane. 17:1.

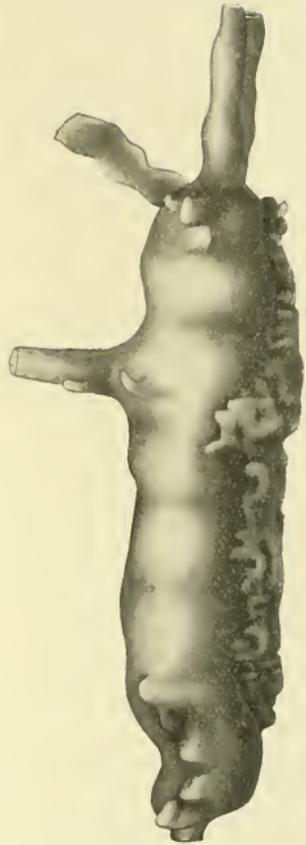


Fig. A.

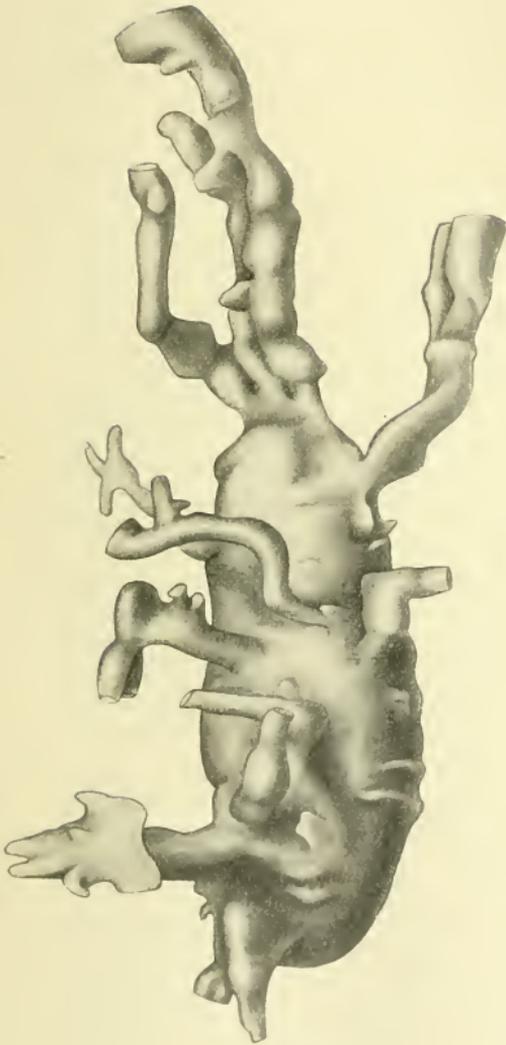


Fig. B.

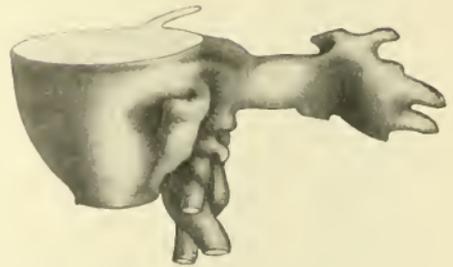


Fig. C.

more or less terminal, trunks were well seen. Fig. A shows a reconstruction from such a specimen; not all of the branches are shown. In preparations stained with hematoxylin and picro-fuchsin, there was a good differentiation of the nerve strands running to the surrounding muscle fibers and connective tissue. In such specimens the nerve trunks could be traced for long distances from the ganglion out to muscles and to the surfaces of the mantle. In favorable specimens of this sort numerous nerves of moderate and small size were also seen coming off from the body of the ganglion.

In the model represented in Fig. B there are three rather large branches shown at the oral end (up in the figure). All of these run up towards this part of the animal between muscle fibers, often crossing from side to side through the thickness of the mantle. They all undoubtedly supply the muscle fibers with which they are closely associated, and also send fibers to the surfaces of the mantle. The central branch, for a time at least, runs along the gland duct. In Fig. A the duct is shown, but no demarcation is shown between the two branches, since they run close together. A more lateral and a more caudal branch, shown in Fig. B, are represented by stubs only in Fig. A. The three terminal branches shown in Fig. B are close together for quite a distance as they leave the ganglion, for a longer distance, in fact, than is to be inferred from the drawing, since their basal portions are represented as one mass, while from sections it is seen that they are distinct down almost as far as the first pair of lateral branches. The larger trunks of the ganglion are often much changed in shape at various parts of their course, as they mould themselves about muscle bands.

In a specimen of a nearly related species, all the branches at the oral end were followed in dissections out to the bases of the oral tentacles. In the specimen modeled, the branches were cut off at that end; but if these branches correspond to those of the other species, then we might expect that they also terminate in the region of the oral tentacles. At least they probably contain both afferent and efferent fibers. The several larger nerves at the atrial end also contain fibers supplying muscles and from their position and general distribution seem to contain afferent fibers also. In the specimen shown in Fig. B there were found in the middle part of the ganglion three large nerves, four slightly smaller ones, and about as many very short and rather minute nerves. Most of these trunk

nerves arise from the median plane, but several, such as the small one near the oral end, are more lateral. Just how many very small nerves arise from the ganglion, it is hard to decide, because some nerves are composed of only a few fibers. The two central nerves at the atrial end are somewhat exaggerated in size in the drawing.

There were few cases of anastomosis, at least between the larger trunks. Some of the branches when followed to the periphery were found greatly to change their shapes owing to the position of muscle fibers; and not infrequently the peripheral part of the nerve becomes swollen to a larger mass than the proximal end.

The end nerves usually do not come off from the terminal portion of the ganglion, but instead, at one side of the tip. Generally the terminal nerves and most of those from the middle of the ganglion come off ventrally. The number and distribution of the larger nerves seem to be fairly constant in different individuals, but the smaller ones vary considerably.

METCALF (1899 and 1900) speaks of the continuation of ganglion cells along the peripheral nerve trunks of tunicates, sometimes in connection with the larger branches, but more often along the rapheal nerve. In none of my sections of this species have I seen nerve cells continued out far from the central mass along the nerves.

As mentioned before, there is considerable variation in the smaller nerve trunks. The rapheal nerve, which METCALF describes and figures, was recognized in a number of specimens, and near it, for a variable distance, a process extending out from the neural gland was considered to be the rapheal duct. The rapheal nerve was small and contained no nerve cells. In some specimens it was short and arose by itself near the atrial end of the ganglion. In another specimen three minute nerves, each with a separate origin, but from the same general region of the ganglion and close to one another, were considered as representing together the rapheal nerve. Some of the strands of these were found supplying muscles.

Aside from these small branches, which were considered to be rapheal nerves, a rather thick mass of nervous matter (a lateral fold) is shown on the ventral side at the atrial end of the ganglion in Fig. C. This body runs out ventrally and ends abruptly, being inclosed in connective tissue. In cross section it looks like the little dorsal projection shown by METCALF (1900) in his figure of *Phalusia* and labeled „ganglionic cord“; or like the figures in his 1899 publication, his Figs. 2, 3, 4 and 5 showing the conditions in

Distaplia, *Amaroecium*, *Ascidia* and *Phallusia*, respectively. I did not find this projection in all the specimens, nor did I find nerve cells in it. Possibly it represents a part of the rapheal nerve cord.

The structure of the ganglion.

The nerve cells are arranged chiefly about the periphery of the ganglion, in cross sections of which they appear as a deeply staining border around the central fibrous core (Figs. D, E). The thickness of this peripheral mass of cells varies considerably in different regions. At various places, where the nerve trunks come off, especially in the region of the larger trunks, the cells of the border become much reduced in number or disappear in large part as the fibers sweep into or from the more central portion of the ganglion (Figs. E, F). Some of the cells are large, others are small, many of the larger ones being located at the outer surface of the ganglion.

Blood is abundant in the gland and is present to some degree also in the peripheral layer of cells in the ganglion.

The central, more fibrous mass of the ganglion is not without cells, but they are widely scattered. Many of these are very small and apparently are not functional nerve cells. The central area contains cells which not only as a whole but as individuals stain less deeply than the peripheral ones (Figs. F, G).

The ganglion is enclosed in a rather dense connective-tissue sheath, which stains pink with fuchsin. In this sheath, and sometimes outside of it, a variable number of scattered nerve cells are found, which seem to be a part of the central system. I found no nerve cells in the gland, but in almost every specimen at some point in the series, gland cells and ganglion cells seemed so completely mingled that it was hard to separate the two areas, a condition such as that described for other tunicates by METCALF (1899 and 1900).

The cells which compose the ganglion are of various sizes from very small ones with almost no cytoplasm to rather large ones 10 or 20 μ in diameter. Small and large sorts are found together both in the center of the ganglion and in the dense masses near the surface. With methylen-blue and eosin stains, the cells appear mostly unipolar, and spherical or pear-shaped; but there are certainly many cells with several processes, although very often one of these is much longer than the others. Very probably the cells which

seem to have but one process may have other smaller ones which were not detected. A few cells, especially in the central portion of the ganglion, were found to have several processes of about equal

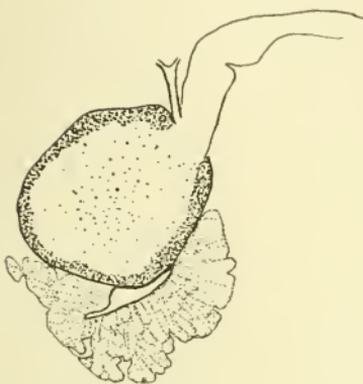


Fig. D.

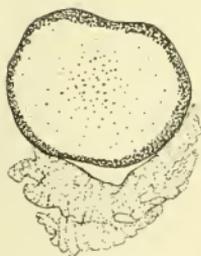


Fig. E.



Fig. F.

Fig. D. Drawing of a cross section of the ganglion and gland of *Tunica nigra* passing through the origin of a large and a small nerve. 67:1.

Fig. E. Drawing of a cross section through the centre of the ganglion and gland, the gland on the ventral side. 67:1.

Fig. F. Camera-lucida sketch from a cross section of a ganglion. The part reproduced extends from the connective-tissue sheath to the center of the ganglion. 450:1.

size. Something could be learned about the shape of the neurons and the general direction of their larger branches from methylen-blue preparations obtained in section, but the most perfect cells were obtained from specimens fixed in FLEMMING'S fluid and stained

in iron-hematoxylin. A few cells, already mentioned, were found outside the connective-tissue mass, and some were found imbedded in it. The thickness of the outer layer of nerve cells in the ganglion differed considerably in various parts of the same specimen. Some of this difference was due to differences in the plane of sectioning. In places the cells became reduced to a single irregular layer, but in most regions more were seen (Figs. F, G). The average number of



Fig. G. Diagram of the ganglion of *Tunica nigra* as seen in a cross section which passes through a large and a small branch. Drawings of actual cells from various regions are placed in this diagram. Some of the longer processes from nerve cells into the nerve trunk are represented quite diagrammatically, because, so far as could be determined, most peripheral cells send fibers for longer or shorter distances along the axis of the ganglion before entering the nerve trunks. 250:1.

cell layers might be said to be three; in some places there were many more than this. Some of the larger elements were often found at the outer edge of the ganglion, many of these were seen to send a large process in towards the center. I am inclined to think that most of the larger ones at the outer edge are of this sort. The branches often run in straight towards the center and are easily followed for some distance.

Other cells send their processes to the central area, but not straight in.

The direction in which these run is variable; at the same level the process of one cell may be sent obliquely in one direction part way to the center, and near this another cell may send its process obliquely in the opposite direction, but not necessarily at the same angle. Cells of smaller size in the other layers at the periphery were

also seen sending branches to various parts of the central fibrous portion of the ganglion (Figs. G, H). A few of the larger more superficial cells of the ganglion were seen to send their processes out into the connective tissue and in some cases apparently beyond this, rather directly into nearby muscle fibers; some of these were undoubtedly the fibers indicated in the model by the smaller median dorsal branches, but it seems probable that some cells as individuals send fibers directly to muscles.

Some of the cells of the peripheral zone could be seen sending processes in among others of this denser mass and in exceptional places a few fibers of this sort were seen inside the general mass of the ganglion. Association cells of large and small size were seen in the midst of the thickened mass. Branches were also seen coming from cells of various levels and running just inside the cortex. Some of these, of course, may have had some efferent fibers as well as association branches. Fibers, apparently for associating various parts of the denser mass at the periphery, were seen to come from cells of all sizes and from all levels, but chiefly from those near the middle of the ganglion. The fibers of these cells at the point of their passage from the peripheral to the deeper layer turn rather abruptly to run for longer or shorter distances along the inner boundary of the peripheral area. Cells of the superficial layers and those farther in towards the center, such as have already been mentioned, usually have one process considerably larger than the others, and in some cases no other processes were seen. Such cells have this portion running in towards the center of the ganglion, sometimes straight, sometimes twisted either near its origin or along its course. Another type of cell was found located at the edge of the ganglion with one large process extending in towards the center of the fibrous mass and with a large branch from this main one running back to another part of the dense cell area (Figs. G, H).

Just inside the denser mass of cells a few scattering ones are often evident. These are much like those of the peripheral thicker mass. The larger nerve branches point in various directions, in some they extend out towards or into the peripheral cell layer; some cells send processes along the inner side of this region as association fibers, possibly in some cases as efferent fibers, while others send their main processes in toward the central part of the ganglion. Some cells of this inner portion of the peripheral mass

are very small, often with very little cytoplasm surrounding the nucleus, and exhibit a fine process extending from one end of the cell in towards the central portion of the ganglion and one from the other end extending out towards the periphery. Whether these small cells are functional nerve cells or not, I do not know. At least one of them was found closely applied to the surface of a process from another larger cell (Figs. G, J).

In the more central portions of the ganglion no definite arrangement of neurons was evident. They were irregularly scattered or grouped, sometimes they were very abundant, at other times only a few cells were found. None of them were as large as the largest

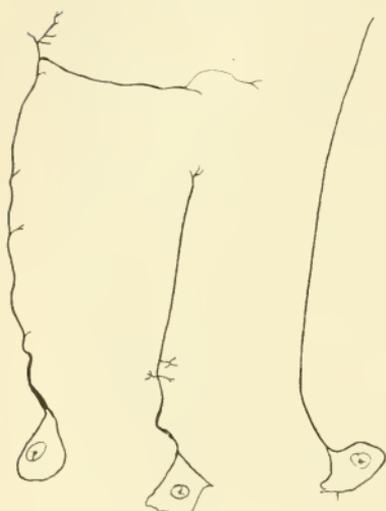


Fig. H.

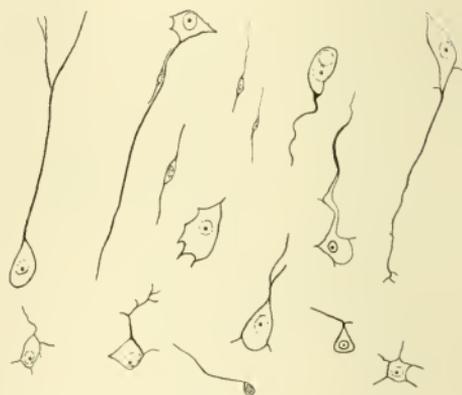


Fig. J.

Fig. H. Four large cells from the peripheral region of the ganglion of *Tunica nigra*. 450:1.

Fig. J. Cells from the central region of the ganglion of *Tunica nigra*. 450:1.

found at the periphery of the nerve center, and there were many nuclei the processes of whose cells, if they had any, were not found. This was similar to the condition of things found at the periphery of the ganglion. The cells of the central area, because of their isolation, could be studied in some ways better than the others, because all sides of them could be seen. They were found to have a number of processes. Some of the processes from the cells seemed to be confined to the central area, probably for associations in this region, others ran to the edges of the deeper masses at various

places, while still others penetrated more or less into the cortex of the ganglion (Figs. G, J, K).

Apparently the central cells are chiefly for association. The fibers from the ones on the surface are undoubtedly to a large degree efferent, the processes for the most part passing through the center of the ganglion on their way to the larger nerve branches. A few large cells, however, at the periphery, as stated, appear to send their fibers out more directly to muscles. Cells at the edge of, as well as just inside, the more compact mass bring various levels of the ganglion into relation with each other. (Fig. G is a somewhat diagrammatic plan of the ganglion as seen in cross section.) The cells shown are in the actual relations as found in different sections, but the efferent and afferent fibers are represented as though prolonged into the nerve trunk, in the plane of a single section, which is a condition not generally realized. Not so many direct communications were found between cells and the nerve trunks, although many individual neurons could be seen to send their strands in towards the center of the ganglion and in some cases direct communications were found. In other words, efferent fibers usually run first to the center of the ganglion and then, after a longer or shorter longitudinal course take exit through the nerve trunks. Receptive cells at the surface of the body, possibly similar to those described by HUNTER (1898a), probably send their processes into the ganglion and may be in some degree related to the central cells. I think it probable that there are not many of these processes as compared with the efferent fibers.

The relations of cells to each other.

In a few rather doubtful cases larger processes of neurons were seen to join with other nerve cells (Fig. K). With specimens stained in iron-hematoxylin after fixation in FLEMMING'S fluid, as well as with some of the other material, it was often possible to trace the branches from cortical nerve cells for considerable distances into the depths of the ganglion. In favorable localities these processes were seen to branch and the delicate branches were followed sometimes as far as, and apparently became continuous with, similar delicate fibers of other cells. The minute twigs were often as fine as the fibrillae which were made out in some of the larger neurons, and seemed to be continuous with the fibrillae within the larger processes

and cells. In places minute branches from the body of the cell continuous with the fibrillae within it were traced out some distance. These fine processes from cells and from larger fibers were seen in many places and appear to form a delicate network of the more peripheral branches. Such a network of fibrillae was evident in all central portions of the ganglion, but it was only in favorable localities that this meshwork was found to be continuous with the processes of the cells and apparently with those of more than one neuron. This fine network shows to best advantage only in perfectly preserved specimens. The fibrillae may not actually fuse



Fig. K. Cells from *Tunica nigra*, chiefly from the central parts of a ganglion. 450:1.

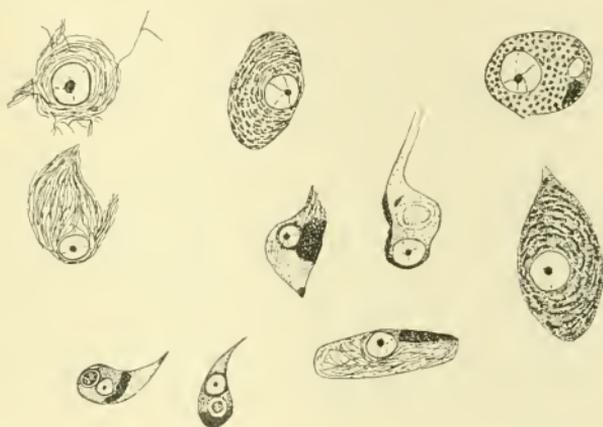
with each other, but the best ZEISS apochromatic oil-immersion lenses gave no evidence of a different condition. No hint was gained by the use of the highest powers as to where the fibrillae of one cell left off and those of another began. A number of the larger processes of cells could be followed some distance into the ganglion with their numerous apparently anastomosing side branches, until they broke up into minute meshworks and could not be followed farther (Fig. K).

Structure of the cells.

Many cells (Fig. L) were found to contain minute fibrillae. These were best shown by hematoxylin methods. Cells stained by

erythrosin or eosin and methylen blue gave in varying degrees the appearance of tigroid-like material. In most cells, the deeply staining substance was concentrated into one part of the cytoplasm and not sub-divided into smaller masses; this was especially true of the central cells. In some of the more peripheral neurons the tigroid-like material was not so densely massed and appeared like flakes or dots, but there were few cells of this kind. In many neurons the whole cytoplasm was stained a uniform blue with no indication of darker masses. In cells of medium or large size there was a large clear nucleus with a large spherical deeply staining

Fig. L. Cells of various sorts from several ganglia of *Tunica nigra*. Fibrillae are shown in two cortical cells, at the left in the figure. Tigroid-like material is shown in the larger cells (which are from the periphery) in the form of numerous evenly distributed, sometimes concentrically arranged, masses or flakes; in the smaller cells (which are from the center), as larger continuous patches. Some of these central cells show in a vacuole a paranuclear mass of yellowish pigment, indicated in the figures as a dotted area surrounded by a clear space. 900:1.



nucleolus. In some of the ganglia, there were numerous cells having vacuoles of various sizes, usually only one to a cell; these might be as large as, or even larger than, the nucleus. In a number of specimens these vacuoles were completely filled with a yellowish pigment, which seemed to be best preserved in formalin or FLEMING'S fluid, but often appeared partially dissolved out even in these fixatives; this gave the appearance of a large vacuole in the cell with a mass of light yellow substance in the center of the clear area (Fig. L).

METCALF (1900) has shown similar "paranuclear" bodies in the nerve and gland cells in tunicates, which he says may be the same as the centrosome structures described in this group. HUNTER (1898b)

describes in *Cynthia* centrosomes which have about the position in the cells that these pigment bodies do; but I found no indication of centrosomes in *Tunica nigra*.

Summary.

1. The ganglion of *Tunica nigra* possesses more branches than have been described for related forms. Many of these are quite small. The larger nerves seem to contain both afferent and efferent fibers. The smallest branches seem to supply nearby muscles. Some few muscles are evidently supplied rather directly by cells lying at the periphery of the ganglion.

2. The neural gland on the ventral side of the ganglion is in places almost fused with the nerve center, but free nerve cells were not found among the gland cells.

3. The duct from the gland to the ciliated funnel was much like what has been described by METCALF and many others.

4. Small, somewhat variable strands were recognized in some specimens as rapheal nerves. Another rather thicker mass of nervous substance was found ending abruptly in the connective tissue. This was on the ventral side near the atrial end and was apparently a vestigial structure. Not any of these peripheral nervous structures contained nerve cells.

5. The nerve cells of the ganglion were densely crowded into a cortical layer, the central core being composed chiefly of nerve fibers. There were a few scattered cells located in the central part of this mass of fibers.

6. A large proportion of the cells of the periphery evidently supply muscles. A few cells of the peripheral portion of the ganglion and many of the scattered central cells serve apparently for various sorts of association.

In all parts of the ganglion are cells which are apparently connective rather than nervous in function. These are usually smaller than the nerve cells and have very little cytoplasm.

7. In the central portions of the ganglion is an intricate mesh-work of fibrillae, which in places is seen to be continuous from cell to cell and with the fibrillae within the nerve cells.

8. Tigroid-like substance is found in the nerve cells, some-

times as dense masses, sometimes as flakes or dots. Vacuoles, often containing yellowish pigment, are frequently seen in the nerve cells.

9. LOEB (1892) and MAGNUS (1902) have performed experiments to determine the functions of the ganglion in tunicates. MAGNUS concludes that when purely local reactions are obtained from a small group of muscle fibers, the nervous system is not involved at all. The ganglion is the reflex center for the rather simple but general movements of the body. The simple structure with the relatively small number of association cells shows a very simple type of central nervous system.

Bibliography.

- BANCROFT, F. W., 1898, The anatomy of *Chelyosoma productum*, in: Proc. California Acad. Sc. (3), Zool., Vol. 1, p. 309—332, pl. 18.
- VAN BENEDEEN, E. et C. JULIN, 1884a, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles, in: Bull. Acad. Sc. Belgique (3), Vol. 8, p. 15—72, 4 pls.
- , 1884b, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles, in: Arch. Biol., Vol. 5, p. 317—367, pls. 16—19.
- , 1885, Recherches sur la morphologie des tuniciers, *ibid.*, Vol. 6, p. 239—476, pls. 7—16.
- BROOKS, W. K., 1893, The genus *Salpa*, in: Mem. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., Vol. 2, VII + 396 pp., 57 pls.
- CAULLERY, M., 1895, Contributions à l'étude des Ascidies composées, in: Bull. sc. France Belgique (4), Vol. 27, p. 1—158, pls. 1—7.
- DELLA VALLE, A., 1882, Recherches sur l'anatomie des Ascidies composées, in: Arch. Ital. Biol., Vol. 2, p. 9—49, pls. 1—3.
- FRÖHLICH, A., 1903, Beitrag zur Frage der Bedeutung des Centralganglions bei *Ciona intestinalis*, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 95, p. 609—615.
- GANIN, M., 1870, Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 20, p. 512—518.
- HERDMANN, W. A., 1882—1883, On the homology of the neural gland in the Tunicata with the hypophysis cerebri, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 12, p. 145—151.
- HJORT, J., 1892, Zum Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien, in: Zool. Anz., Jg. 15, p. 328—332.
- 1893, Same, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 10.

- HUNTER, G. W., 1898a, Notes on the peripheral nervous system of *Molgula manhattensis*, in: *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 8, p. 202—206.
- , 1898b, Notes on the finer structure of the nervous system of *Cynthia partita* (VERRILL), in: *Zool. Bull.*, Vol. 2, p. 99—115.
- JULIN, C., 1881, Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. — Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent, etc. in: *Arch. Biol.*, Vol. 2, p. 59—126, pls. 4—7; p. 211—232, pl. 14.
- KOWALEVSKY, A., 1871, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien, in: *Arch. mikr. Anat.*, Vol. 7, p. 101—130, tab. 10—13.
- KUPFFER, C., 1872, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien, *ibid.*, Vol. 8, p. 358—396, tab. 17.
- LOEB, J., 1892, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere, Theil 2, Organbildung und Wachstum, Würzburg, 1892, 82 pp., 2 pls.
- LORLEBERG, O., 1907, Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Ascidien, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 88, p. 212—248, tab. 14, 15.
- MAGNUS, R., 1902, Die Bedeutung des Ganglions bei *Ciona intestinalis*, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 15, p. 483—486.
- MARTINI, E., 1909, Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. *Oikopleura longicauda*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 92, Hft. 4, p. 563—626, tab. 28—30.
- METCALF, M., 1893, The eyes and subneural gland of *Salpa*, in: W. K. BROOKS, *The genus Salpa*, Part. 4, p. 307—371, pls. 47—57.
- , 1897, The neural gland in *Ascidia atra*, in: *Zool. Bull.*, Vol. 1, No. 3, p. 143—146.
- , 1898, The neural gland in *Cynthia papillosa*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 14, p. 467—470.
- , 1899, Some relations between nervous tissue and glandular tissue in *Tunicata*, in: *Biol. Bull.*, Vol. 1, No. 1, p. 1—6.
- , 1900, Notes on the morphology of *Tunicata*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 13, *Anat.*, p. 495—602, tab. 34—40.
- RITTER, W. E., 1896, Budding in compound ascidians, based on studies on *Goodsiria* and *Perophora*, in: *Journ. Morph.*, Vol. 12, No. 1, p. 149—238, pls. 12—17.
- SALENSKY, 1892, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen (Schluß), in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 5, *Anat.*, p. 1—98, tab. 1—8.
- , 1893, Morphologische Studien an *Tunicaten*. I. Ueber das Nervensystem der Larven und Embryonen von *Distaplia magnilarva*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 20, Hft. 1, p. 48—74, tab. 4, 5.
- SCHULTZE, L. S., 1899, Die Regeneration des Ganglions von *Ciona intestinalis* L. und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung

- zur Keimblätterlehre, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 33, p. 263—344, tab. 12, 13 (vgl. unter MARTINI in: *Z. wiss. Zool.*).
- SEELIGER, O. und R. HARTMEYER, 1893—1911, *Tunicata* (Manteltiere), in: BRONN, *Klass. Ordn. Thier-Reich*, Vol. 3, Supplement, Abt. 1, XI+1773 pp., 41 tab.
- SHELDON, L., 1887, Note on the ciliated pit of ascidians and its relation to the nerve-ganglion and so-called hypophysial gland; and an account of the anatomy of *Cynthia rustica* (?), in: *Quart. Journ. micr. Sc.*, Vol. 28, p. 131—148, pls. 9, 10.
- USSOW, M., 1876, A contribution to the knowledge of the organization of *Tunicata*, in: *Proc. Soc. nat. Hist. Moscow*, Vol. 18, part 2, 62 pp., 9 tab. (Russian).
- WILLEY, A., 1892, On the development of the hypophysis in the Ascidians, in: *Zool. Anz.*, Jg. 15, p. 332—334.
- , 1893, Studies on the Protochordata, in: *Quart. Journ. micr. Sc.*, Vol. 35, p. 295—333, tab. 18—20.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge.

Dritter Teil.¹⁾

Die Eibildung, die normale und die abgeänderte Entwicklung
von *Asterias*.

Von

Julius Schaxel.

Mit Tafel 11—17 und 6 Abbildungen im Text.

Inhaltverzeichnis.

	Seite
Einleitung	133
I. Material und Technik	134
II. Die Eibildung von <i>Asterius rubens</i> LINNÉ	138
III. Der Abschluß der Eireifung und die Befruchtung von <i>Asterias</i> <i>glacialis</i> O. F. MÜLLER	142
1. Die vorreife Oocyte	142
2. Die Bildung der Richtungskörper	144
a) Das Kernbläschen und das Schicksal seiner Teile	144
b) Die Substanzumlagerungen im Zelleib	146
3. Die Besamung und die Befruchtung	147

1) Erster Teil: Die Geschlechtszellenbildung und die normale Entwicklung von *Aricia foetida* CLAP., in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Anat., p. 381—472, 10 Abbildungen im Text, tab. 16—28, 1913. — Zweiter Teil: Die abnorme Furchung von *Aricia foetida* CLAP., *ibid.*, Vol. 35, p. 527—562, 10 Abbildungen im Text, tab. 28—30, 1913.

	Seite
a) Der Bau des Spermatozoons	147
b) Das Verhalten der Teile des Spermatozoons im Ei	148
4. Die Konstitution der ersten Furchungszelle	150
IV. Die normale Furchung und die Gastrulation	151
1. Der erste Teilungsschritt	152
2. Der zweite Teilungsschritt	153
3. Der dritte Teilungsschritt	154
4. Der vierte Teilungsschritt	155
5. Der fünfte Teilungsschritt	156
6. Die Blastula	157
a) Die großzellige Blastula	158
b) Die kleinzellige Blastula	159
7. Die Gastrulation	160
8. Das Zusammenwirken der Zellbestandteile während der Furchung	162
a) Die Substanzen des Eileibes während der Furchung	162
b) Die Blastomerenkerne	163
9. Der cytologische Rahmen der Furchungsvorgänge	168
V. Die Furchung von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung	170
1. Die abnorme Furchung von dem Ei aus	171
2. Die abnorme Furchung von der Blastula aus	173
a) Einwanderung einzelner Zellen in das Blastocoel	174
b) Multiple Gastrulation	175
3. Der cytologische Rahmen der abnormen Furchung	176
VI. Die Entwicklung isolierter Keimteile	178
1. Die Blastomeren des 2-Stadiums	178
2. Die Blastomeren des 4-Stadiums	180
3. Die Blastomeren des 8-Stadiums	182
4. Die Blastomeren des 16- und des 32-Stadiums	183
5. Blastomeregruppen	184
a) Blastomeregruppen aus jungen Keimen	184
b) Blastodermstücke aus der Blastula	186
6. Der cytologische Rahmen der Entwicklung der Teilkeime	187
Anhang: Die Entwicklung normal-proportionierter Keime aus mehr als einem Ei	188
VII. Die Entwicklung unbefruchteter Eier	189
1. Die normale Entwicklung	190
2. Die Zellabknospungen	191
3. Die Anfurchungen	192
4. Der cytologische Rahmen der autoparthenogenetischen Entwicklung	193
VIII. Die Entwicklung nach der Besamung mit vergifteten Spermatozoen	193
1. Besamung ohne Befruchtung	195
a) Das Unterbleiben der Integration der männlichen Chromosomen	195

	Seite
b) Die verspätete Integration der männlichen Chromosomen	197
2. Besamung und Befruchtung	198
a) Die Kernerkrankungen während der Furchung	198
b) Die Kernerkrankungen in der Blastula	200
3. Der cytologische Rahmen der Entwicklung nach der Besamung mit vergifteten Spermatozoen	202
IX. Die Entwicklung nach der Besamung mit stammfremden Spermatozoen	203
1. Die Copulation des Spermakernes mit dem Eikern	204
2. Die Copulation des Spermakernes mit einem Blastomerenkern des 2-Stadiums	206
3. Der cytologische Rahmen der Entwicklung nach der Besamung mit stammfremden Spermatozoen	208
X. Das Ende der abnormen Keime	209
XI. Über die Faktoren der Entwicklung	212

Einleitung.

Wie die beiden früher veröffentlichten Teile dieser Untersuchungen enthält der vorliegende Mitteilungen über die intracellulären Prozesse bei der Formbildung der Metazoen. In den Kapiteln II und III des ersten und im zweiten Teile sind die Beziehungen des Eibaues zu der normalen und zu der mannigfach abgeänderten Furchung bei der Annelide *Aricia* behandelt worden. Der Spiraltypus der Furchung kommt durch Faktorenkomplexe zustande, die bei jeder einzelnen Teilung gleichartig wirksam und in ihrer besonderen Beschaffenheit von der Lokalisation der Substanzen im reifen Ei abhängig sind. Die mit der Besamung einhergehenden Vorgänge haben auf die Art der Aufteilung des Eies keinen Einfluß. Dafür daß den in den Blastomerenkernen lokalisierten Substanzen keine determinative Bedeutung für die Furchung zukommt, haben wir für *Aricia* nur negative Indizien beigebracht.

Hier wird über die entsprechenden Erscheinungen der Radiärfurchung des Seesterns *Asterias glacialis* O. F. MÜLLER berichtet. Aus äußeren Gründen konnte die frühe Eibildung von *Asterias glacialis* nicht untersucht werden. Als Ersatz ist die wahrscheinlich ähnlich verlaufende Eibildung von *Asterias rubens* LINNÉ herangezogen. Die Angaben über das Zustandekommen des furchungsbestimmenden Eibaues bei der Ausreifung und über die Besamung beziehen sich auf *Asterias glacialis*. Mit dem über *Aricia* Ermittelten werden die Abschnitte über die normale Entwicklung bis zur Gastrulation, die

künstlich abgeänderte und die Entwicklung von Keimteilen zu vergleichen sein. Die parthenogenetische Entwicklung und das Verhalten der Blastomerenkerne nach Besamung mit vergifteten und mit artfremden Spermatozoen geben im Zusammenhang mit den Degenerationsprozessen beim Absterben der abnormen Kerne Gelegenheit, Fälle von scheinbarer Determinierung durch Kernsubstanzen während der Furchung zu besprechen.

Ich habe *Asterias* deshalb in den Bereich dieser Untersuchungen gezogen, weil die Entwicklung dieses Seesterns, die ich zum Teil schon aus früheren Beobachtungen kannte, eine passende Ergänzung zu den bei *Aricia* gewonnenen Einsichten liefert. Wenn auch einiges von dem hier Behandelten (so die Entwicklung von Keimteilen, die Zwangsparthenogenese und die artfremde Besamung) an Echinodermen bereits von anderen Autoren eine ziemlich ausführliche Bearbeitung gefunden hat, so entbehren meine Mitteilungen in dem vorliegenden bestimmten Zusammenhang doch nicht ihrer besonderen Berechtigung. Hinsichtlich der Anführung von Literatur gilt auch diesmal der Grundsatz, nur das unmittelbar Berührende heranzuziehen, da die eingehende Besprechung der Literatur zusammen mit der theoretischen Verwertung der gesamten Ergebnisse in dem bald folgenden Schlußteil vorgenommen wird.

I. Material und Technik.

Die unreifen Ovarien wurden ca. 10 cm im Durchmesser messenden Exemplaren von *Asterias rubens* LINNÉ am Kap Grenen bei Skagen (Dänemark) entnommen. Sie wurden in einer 2%igen Lösung von Zinkchlorid fixiert und in absolutem Alkohol aufbewahrt, wobei vermieden wurde, daß die Konservierungsflüssigkeit mit tanninhaltigen Substanzen in Kontakt kam. Nach zwei Monaten wurden sie über Chloroform in Paraffin von 52—54° C Schmelzpunkt eingebettet und die 4 μ dicken Schnitte mit Methylgrün + Pyronin nach P. G. UNNA (neueste Angabe in: Biochemie der Haut, Jena 1913, p. 8) gefärbt.

Das Material von *Asterias glacialis* O. F. MÜLLER entstammt dem Golf von Neapel. Die Hauptmasse der Zuchten und Versuche führte ich in der dortigen Zoologischen Station im Januar und Februar 1911 aus und ergänzte die Lücken, die sich bei der Bearbeitung dieses Materials ergaben, durch neue Versuche im März 1913. Die beste Zeit für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Asterias glacialis* ist für Neapel der Januar. Im März findet man noch eben Tiere, die ihre Geschlechtsprodukte nicht abgelegt haben, im April

meist keine mehr. In großen Aquarien gehaltene Tiere schreiten zwar sehr lange nicht zur Ablage von Eiern und Sperma; aber es zeigt sich wenigstens bei den Eiern, daß sie dadurch eine Schwächung ihres Entwicklungsvermögens erleiden.

Alle Zuchten führte ich bei Zimmertemperatur durch, sofern nicht der Versuch eine Abkühlung oder Erwärmung vorsah. Ich benutzte etwa 3 l fassende Gläser, die durchlüftet wurden. Es schadet den Keimen nichts, wenn sie durch leichte Strömungen etwas umher bewegt werden. Trotzdem ließ ich die Durchlüftung und Wassererneuerung so einrichten, daß derartige Störungen vermieden wurden.

Meine sämtlichen Zuchten entstammen künstlich befruchteten Eiern. Die Ausreifung der Eier geht nach ihrer Entnahme aus dem Weibchen vor sich. Wenn beide Richtungskörper abgeschnürt sind, setzt man eine kleine Menge lebhaft beweglichen Spermias dazu. Die Sache ist so einfach, daß sich weiteres erübrigt. Die normalen Zuchten habe ich viel weiter, als sie hier verwertet sind, geführt. Ich erhielt große Bipinnaria-Larven, deren Entwicklung erst durch Nahrungsmangel zum Stillstand kam.

Um die Lokalisation der Substanzen im Ei zu verändern und dadurch die Art der Aufteilung während der Furchung zu beeinflussen, erwiesen sich mechanische Manipulationen mit dem ausgereiften Ei als ungeeignet. Man kann zwar durch Druck dem kugligen Ei eine scheibenförmige Gestalt aufzwingen oder es durch Ansaugen in einem engen Glasrohr in einen Zylinder ausziehen; aber sobald die gewaltsame Deformierung aufhört, beginnt das elastische Ei zu seiner normalen Form zurückzukehren, und die mikroskopische Untersuchung von Schnitten durch solche Eier lehrt, daß ihr Inhalt die normale Verteilung besitzt. Solange man mit den Deformierungen innerhalb der sehr weiten Elastizitätsgrenze bleibt, vermag man nichts damit auszurichten; überschreitet man diese aber, so zerplatzen die Eier und erleiden Substanzverluste, die sie für unsere Zwecke untauglich machen, sofern der kernhaltige Rest überhaupt noch imstande ist nach der Besamung oder andersartiger Entwicklungserregung eine Teilung einzugehen. Daß der Eiinhalt bei mäßigen äußeren Deformationen keine bleibende Störung in seiner Anordnung erfährt, entspricht den Verhältnissen bei der natürlichen Ablage der Eier von *Asterias*, die ihre Nachkommenschaft ohne besonderen Schutz in das bewegte Wasser ihrer Wohnstätten entlassen.

Um Furchungsanomalien zu erzeugen, die sich zu der Norm in sinnvolle Beziehung setzen lassen, hat es auch keinen Wert, den Eiern durch Zentrifugieren Schädigungen unberechenbarer Art zuzufügen; denn in dem blinden Wahne „experimentiert“ zu haben finden zwar manche Fachgenossen eine ihnen zusagende Befriedigung, aber der zielvollen Forschung ist damit noch nicht gedient.

Wie bei *Aricia* so machte ich auch bei *Asterias* die Beobachtung bestimmter Anomalien in normalen Kulturen zum Ausgangspunkt der Versuche über die Veränderung des Furchungsmodus. Bestehende Dispositionen zu Anomalien mußten in großer Anzahl so gesteigert werden, daß sich regelmäßige Störungen nach bestimmten Alterationen des Eibaus konstatieren ließen. Welcher Art diese sind, davon wird noch ausführlich zu handeln sein. Von den Mitteln zur Förderung der Furchungsanomalien sind solche auszuschließen, die gleichzeitig eine spezifische Einwirkung ausüben, was namentlich für viele Chemikalien gilt. Einwandfreie Erfolge lassen sich durch die Benutzung der überreifen Eier im Aquarium zurückgehaltener Weibchen bei gleichzeitiger leichter Erhöhung der Temperatur erzielen. Nur solches Material werden wir S. 171 besprechen.

Die auf ihr weiteres Verhalten hin geprüften Teilkeime wurden durch Schütteln früher Furchungsstadien oder besser, um mechanische Störungen zu vermeiden, durch Einlegen des Stadiums, dessen Auflösung in Einzelblastomeren gewünscht wurde, in calciumfreies Seewasser erhalten. In dem calciumfreien Wasser bleiben die Keime bis zur Isolierung der Blastomeren, die dann einzeln in normales Seewasser zurückgebracht werden.

Ich hatte schon früher die auch von anderen geteilte Erfahrung gemacht, daß die Eier mancher Weibchen von *Asterias*, wenn sie einige Zeit ohne irgendwelche Beeinflussung stehen bleiben, sich zu teilen beginnen. Das S. 189 untersuchte Material ist aus solcher fakultativer Parthenogenese hervorgegangen. Es muß allerdings hinzugefügt werden, daß die Zucht, um die Einschleppung von Spermatozoen zu vermeiden, in künstlichem Seewasser gehalten wurde. Diesem möglicherweise anhaftende geringe Mängel in seiner Zusammensetzung dürften bei bestehender starker Disposition als hinreichender Entwicklungserreger wirken.

Die Versuche mit artfremder Besamung wurden ebenfalls in künstlichem oder sterilisiertem Seewasser ausgeführt. Es wurde hauptsächlich Spermia von *Aricia foetida* CLAP. und *Patella coerulea* L.

verwendet. Obwohl mit dem Annelidensperma einige Male die Besamung zustande kam und dann die Eier zur Teilung schritten, so konnte von dieser Bastardkombination doch keine zur cytologischen Untersuchung hinreichende Menge erhalten werden. Mit *Patella* hatte ich bessere Erfolge, und von den aus der Kombination *Asterias*-♀ × *Patella*-♂ hervorgegangenen Bastarden wird S. 203 die Rede sein.

Als vergiftete Spermatozoen von *Asterias* sind hier solche bezeichnet, die nach Absolvierung der gleich zu nennenden Prozedur zur Besamung verwandt wurden und ein bestimmtes Verhalten der Keime zur Folge hatten. Die Vergiftung der Spermatozoen geschah dadurch, daß sie nach der Entnahme aus den Hoden 40–50 Minuten in dünne Lösungen von Methylenblau, Methylgrün, Neutralrot oder Bismarckbraun gebracht wurden. Sie verblieben solange in den Farblösungen, bis ihre lebhaften Bewegungen nachzulassen begannen. Das geschah bei einem für die verschiedenen Lösungen verschiedenen Konzentrationsgrad in der angegebenen Zeit. So vorbehandelte Spermatozoen wurden mit einem kleinen Tropfen Flüssigkeit zu den Eiern in sehr viel Wasser gebracht, um die minimale mit übertragene Menge von Farbe unschädlich zu machen. Der für den Zweck günstigste Konzentrationsgrad wurde durch Vorversuche festgestellt. Von Methylenblau wird eine ziemlich große Quantität ertragen, weniger von Neutralrot und Bismarckbraun, ungleich viel weniger endlich von Methylgrün. Auf alle Einzelheiten kommen wir S. 193 zurück.

Was die Technik der Verarbeitung des Materials angeht, so bin ich ähnlich damit wie mit *Aricia* verfahren. Die Fixationen wurden so vorgenommen, daß größere Portionen aus den Kulturen der normalen oder abnormen Entwicklung auf einmal fixiert wurden. Einzelne interessante Objekte wurden während des Lebens beobachtet und auf den erwünschten Stadien festgehalten. Als zweckmäßige Fixiermittel erwiesen sich die 6% ige Sublimatlösung in destilliertem Wasser mit einem geringen Zusatz von 98% iger Essigsäure und das FLEMMING'sche Gemisch in der von mir meist gebrauchten Zusammensetzung (10 Teile 7,5% ige Chromsäure, 45 Teile destilliertes Wasser, 5 Teile 98% Essigsäure, 40 Teile 1% Osmiumsäure). Das Sublimatmaterial wurde in Iod-Iodkaliumlösung, das FLEMMING-Material in Brunnenwasser ausgewaschen. Zu Totalpräparaten dienen in Sublimat fixierte und mit Cochenille gefärbte Objekte, die in Nelkenöl untersucht wurden. Die Schnittpräparate passierten Xylol und Paraffin von 52–54° C Schmelzpunkt. Die

Schnittdicke betrug $4\ \mu$. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin- und Anilinfarben, worüber sich bei den besprochenen Einzelfällen Angaben finden.

II. Die Eibildung von *Asterias rubens* LINNÉ.

Von der Eibildung interessiert hier nur so viel, als sich zu der späteren Entwicklung in Beziehung bringen läßt. Außerdem habe ich in einer früheren Arbeit (1911a) die Oogenese der gewöhnlichen mediterranen Vertreter des Echinodermenstammes vergleichend behandelt. Dort findet sich auch über die Eibildungsstätte (p. 548) und den Verlauf der Eibildung (p. 553 ff. und p. 560 ff.) der Asteroideen das Wissenswerte. *Asterias rubens* und *glacialis* gehören jener Gruppe von Echinodermen an, mit denen ich mich damals beschäftigte. Neuere, noch nicht veröffentlichte Untersuchungen an Holothuroideen, die sehr viel Dotter bilden, haben mir gezeigt, daß es Arten gibt, bei denen die Eibildung einen etwas anderen Verlauf nimmt. Für *Asterias* aber gelten die früher für seine Verwandten gemachten Angaben, die ich (1911 a, p. 566) folgendermaßen zusammengefaßt habe:

„Die aus den Chromosomen der letzten Vermehrungsteilung hervorgegangenen Chromatinfäden des Kernes der jungen Oocyte kondensieren sich nach einigem Verharren in dem fädigen Zustand in Nucleolen, die sich zu einem einzigen persistierenden vereinigen. Der Nucleolus ist Assimilations- und Emissionszentrum des Chromatins. Die diffuse Chromatinemission erfolgt durch die Kernmembran ohne Kuppenbildung. Das im Kern verbleibende Chromatin strömt vom Nucleolus ab, der als achromatischer Körper deformierender Vacuolisation verfällt und, wenn das Keimbläschen nach Integration der Chromosomen sich auflöst, im Zelleib resorbiert wird. Im Zelleib wird unter Anteilnahme des Chromatins das Furchungsplasma konstituiert.“

Über die Beziehungen des Chromatins zu dem Nucleolus im Kern der wachsenden Oocyte wurde im besonderen ermittelt, daß solche vor und während der Emissionsphase bestehen, dann aber der Nucleolus völlig chromatinfrei wird und schließlich die Chromosomen keinen substantiellen Zusammenhang mehr mit dem Nucleolus zeigen (p. 557). Ich bezeichnete daher den Nucleolus dieses Typus der Echinodermen-Eibildung als Amphinucleolus (p. 583).

Inzwischen erschienen zwei Arbeiten, auf deren Angaben ich bei dieser Gelegenheit kurz eingehen will.

In einer dem zahlenmäßigen Verhalten der Chromosomen bei

der Zwangsparthenogenesis einer Neapler *Asterias*-Species gewidmeten Studie gibt P. BUCHNER (1911) einen kurzen Überblick über die Eibildung eines Objekts und sagt von seinen beigegefügteten Figuren (p. 579): „Auf den ersten Blick ist aus ihnen zu entnehmen, daß es in der Entwicklung des Eierstockeies keinen Moment gibt, der der typischen Tetraden entbehrte.“ Er tritt für eine durchgehende Persistenz der Chromosomen als solcher ein, und Beziehungen des Chromatins zum Nucleolus scheinen ihm nicht begegnet zu sein.

Im schroffen Gegensatz dazu steht G. RETZIUS (1911). Er untersuchte *Asterias rubens* aus dem Gullmarfjord (Schweden), fixierte in Sublimat oder Pikrinsäure und färbte mit BIONDI's Dreifarbenmisch. Er sagt p. 20: „Die Eier der Ovarien enthalten in ihrem großen Nucleolus die hauptsächlichliche, für die Chromosomen der Richtungkörper und des Eikerns bestimmte Chromatinsubstanz des Keimbläschens, aber nicht in reinem Zustand, sondern mit Eiweiß vermischt. Dies geht aus der konstanten, dunkelvioletten blauen Färbung des Nucleolus nach der Behandlung mit BIONDI-Gemisch hervor . . . Die eigentliche Abtrennung der genannten Substanz von dem Eiweiß fängt erst nach der Abgabe der Ovarialeier in das Meerwasser an. Dieser . . . Prozeß . . . schließt mit der Abgabe der echten Chromosomen von dem Nucleolus her an die am Zentrosom entstehende erste Richtungsspindel ab.“ RETZIUS beschreibt in Wort und Bild geradezu das Herausschlüpfen der fertigen Chromosomen aus dem Nucleolus.

Ich kann mich mit den Angaben der beiden Autoren nicht einverstanden erklären, glaube aber meine früheren Befunde stützen und erläutern zu können durch die Mitteilung einiger Beobachtungen, die einer eigentlich zu mikrochemischen Zwecken unternommenen Untersuchungsreihe entnommen sind. Wir beschränken uns dem Plane der ganzen Arbeit folgend hier auf den optischen Befund. Das auf S. 134 angegebene technische Verfahren erlaubt in den Oocyten von *Asterias rubens* das Chromatin, die substanzielle Grundlage des Nucleolus und das Grundplasma in sehr distinkter Weise zu färben.

Fig. 1 zeigt zwei jüngste Oocyten nach der letzten Oogonien- teilung. Die Kerne enthalten nur mit Methylgrün gefärbte Chromatinfäden, in die die Chromosomen des Teilungsstadiums übergegangen sind. Von einem Nucleolus ist noch keine Spur wahrzunehmen. Die den Kern umgebende Plasmaschicht ist hellrot, ohne bei ihrer Dünne

eine besondere Struktur erkennen zu lassen. Werden die Oocyten ein wenig älter, so verliert die Fadenlagerung des Chromatins an Deutlichkeit (Fig. 2). Außer etwas verwischten grünen fädigen Gebilden finden sich auch tropfenförmige Ansammlungen von derselben Substanz, die wir als die ersten Spuren chromatischer Nucleolen ausprechen. Unabhängig von den chromatischen Substanzhäufungen tritt ein tiefrot gefärbtes Gebilde auf, von dem sich weiterhin zeigt, daß es den Anfang des persistierenden Nucleolus darstellt. Im Zellleib sind keinerlei Veränderungen zu bemerken. Die beiden nächsten von den abgebildeten Stadien sind für uns von besonderem Interesse. In Fig. 3 sehen wir kein eigentlich fädiges Chromatin mehr, sondern nur noch lokale Verdichtungen, von denen zu anderen Verdichtungen, zum Nucleolus und zur Kernmembran chromatische Verbindungen führen. Man kann in solchen Verdichtungen die Bezirke der ehemaligen Chromosomen erblicken. Dem rotgefärbten Nucleolus hat sich eine Schicht von grüngefärbtem Chromatin angelagert, das, wie der Vergleich von Aufsicht und optischem Durchschnitt bei Bewegung der Mikrometerschraube lehrt, eine Hülle um ihn bildet. In der Kernmembran und auch schon außerhalb ihrer finden sich chromatische Einlagerungen. Die Chromatinemission hat also bereits angefangen. Der Zelleib beginnt jetzt zu wachsen. Es werden im Plasma lokale Verdichtungen deutlich, die der mehr homogenen Grundsubstanz eingelagert erscheinen, ein Bild, das durch die angewandte Fixation zustande kommt. Der dichtere Plasmabestandteil wird so mit allen granulär ausfallenden Einlagerungen (auch dem emittierten Chromatin) in unregelmäßigfädige Gebilde zusammengezerrt. Wir nehmen an, daß der Vorgang der Chromatinemission seinen Höhepunkt erreicht hat, wenn die ihren Anfang charakterisierenden Merkmale die stärkste Ausprägung erfahren. Das ist in Fig. 4 der Fall. Der in der Aufsicht grün erscheinende Nucleolus offenbart im Durchschnitt seinen roten Kern von Nucleolensubstanz und seine chromatische Hülle. Die Chromatinanhäufungen im Kern haben jetzt ihre lebhafteste Färbung, und die Einlagerungen in die Kernmembran erreichen eine gewisse Dichtigkeit. Der wachsende Zelleib wird von einer geflechtartigen Struktur erfüllt, die an Stelle des früheren zarten Rot jetzt eine mehr blaurote, in manchen kernnahen Partien grüne Färbungen besitzt, Verfärbung, die durch das emittierte Chromatin hervorgerufen werden. Fig. 5 zeigt eine ältere Oocyte, die nicht ganz die Hälfte ihres Weges zur Reife zurückgelegt hat. Die Chromatinemission ist seit

einiger Zeit zu Ende. Der Nucleolus ist völlig von Chromatin entblößt, in seinen äußeren Teilen tiefrot und im Bereich der inneren Vacuolenbildungen heller rot gefärbt. Das zart mit Methylgrün tingierte Chromatin des Keimbläschens nimmt wieder Fadenlagerung an, indem die Chromosomen für die Richtungskörperbildung rekonstruiert werden. Zwischen dem Nucleolus und dem Chromatin bestehen keinerlei substanziellen Zusammenhänge mehr. Er liegt vielmehr völlig isoliert im Keimbläschen. Der Zelleib weist eine durch die Fixation verursachte ungleichartige Verteilung seines Inhalts auf. In die Lagerungen dichter Substanz ist auch das emittierte Chromatin gelangt. Die Färbung zeigt rotgrüne oder bläuliche Mischöne auf dem hellroten Grunde des Cytoplasmas. Bis zum Schlusse der Reifung sind keine wesentlich neuartigen Veränderungen mehr zu bemerken. Wir verlassen daher hier die Besprechung der Eibildung von *Asterias rubens*, um uns der Untersuchung der für uns in anderer Hinsicht wichtigen Ausreifungsvorgänge von *Asterias glacialis* zuzuwenden.

In betreff der Frage nach den Beziehungen von Chromatin und Nucleolus im Kern der reifenden Oocyte von *Asterias* ergibt sich, daß sich weder solche Beziehungen überhaupt in Abrede stellen lassen noch die anderweitig behauptete innige Vermengung von Chromosomen- und Nucleolarsubstanz statthat. Der Nucleolus erweist sich vielmehr, wie ich es 1911a schon darlegte, als echter Amphinucleolus, dessen Beziehungen zum Chromatin nur zeitweilige sind. Bei der Anwendung gewöhnlicher Färbungen entzieht sich der Kern des bleibenden Nucleolus unter der Menge der gleichzeitig gebildeten chromatischen Anhäufungen den Blicken, und während der Assimilations- und Emissionsphase des Chromatins läßt ihn die chromatische Hülle selbst chromatisch erscheinen. Das im Vorstehenden beschriebene Verfahren zeigt aber, daß der Nucleolus schon vor und während seiner Beziehungen zum Chromatin als distinktes Gebilde sich nachweisen läßt.

Wem besonders an der Persistenz der Chromosomen liegt, muß sich in der kritischen Emissionsphase an die lokalen Verdichtungen im Kern halten, die zwischen den radiär von der Nucleolusaußenschicht nach der Kernmembran ziehenden Chromatinströmen liegen. Auf das von RETZIUS beschriebene Ausschlüpfen der fertigen Chromosomen aus dem Nucleolus, für das wir hier gar keine Belege finden, werden die S. 145 besprochenen Versuche mit *Asterias glacialis* noch ein Licht werfen.

III. Der Abschluß der Eireifung und die Befruchtung bei *Asterias glacialis* O. F. MÜLLER.

Innerhalb des Ovars vollzieht sich bei *Asterias* nur die Vorreifung, d. h. die Bildung der den Eileib aufbauenden Substanzen. Damit die Oocyte zum entwicklungsfähigen Ei wird, muß der Kern noch die sogenannten Reifeteilungen durchmachen. Einen normalen Verlauf wird die Entwicklung aber nur dann nehmen, wenn gleichzeitig im Zelleib Substanzumlagerungen von ganz bestimmter Art vor sich gehen. Beide Prozesse treten ein, wenn die vorreife Oocyte durch natürliche Ablage oder durch künstliche Entnahme aus dem Ovar ins Seewasser gelangt. Besamung oder andere entwicklungs-erregende Mittel vermögen jetzt die Furchungsteilungen zu veranlassen.

1. Die vorreife Oocyte.

Asterias gehört zu denjenigen Echinodermen, die in ihren Eiern keinerlei auffällige deutoplasmatische Substanzen ablagern. Die Vergrößerung des Zelleibs besteht daher nach dem Abschluß der Chromatinemission im wesentlichen in einer Massenzunahme des Cytoplasmas und in einer gleichmäßigen Verteilung jener Granulationen, die sich von dem emittierten Chromatin herleiten, über den Zelleib. Über die Beschaffenheit der an der Grenze des optisch Wahrnehmbaren liegenden Struktur des Plasmas, die in hohem Maße von der Art des zur Fixation angewandten Verfahrens abhängig ist, können wir uns hier eine Diskussion ersparen. Ich habe mich in meiner früheren Echinodermenarbeit (1911a) für eine wabige Struktur ausgesprochen und meine allgemeinen Anschauungen über den Gegenstand in einer besonderen Mitteilung (1911b) niedergelegt. M. KONOPACKI (1912, p. 534 und 547) hat meine Angaben bestätigt. G. RETZIUS (1910) ist anderer Meinung. Der Kern ist ein gewöhnliches Keimbläschen ohne irgendwelche Besonderheiten. Auf sein Verhalten kommen wir gleich noch zurück.

Von Bedeutung für die hauptsächlichen Ziele der gegenwärtigen Untersuchung ist das Lageverhältnis der die vorreife Oocyte zusammensetzenden Teile. Nach der Ablage, wenn sich die mit dem Austritt durch die Gonoporen verknüpften oder anderweitig zugefügten leichten Deformationen ausgeglichen haben, besitzt die Oocyte eine durchaus kuglige Gestalt von glatter Oberfläche. Fig. 15 stellt einen bestimmt orientierten Schnitt durch eine solche Zelle im

größten Durchmesser dar. Die äußerste Oberflächenschicht wird von einer feinen Lage hyalinen Plasmas gebildet, die nur an einer einzigen, ungefähr kreisförmigen Stelle eine Unterbrechung zu erleiden scheint. In den Fig. 7, 8, 15, 16 und in anderen ist diese Stelle oben im Durchschnitt zu sehen. Sie nimmt, offenbar aus rein physikalischen Gründen, alle möglichen Farbstoffe nachhaltig auf und ist daher leicht zu beobachten. Auch BUCHNER (1911) bemerkte sie schon, und ich bin geneigt, seine Ansicht zu teilen, daß es sich um die Narbe, mit der die Oocyte früher an der Wand des Ovariums befestigt war, handelt. Diese Narbe spielt in der weiteren Entwicklung keine Rolle mehr, ist aber wichtig als Marke für die Orientierung der Teile der Zelle. Zieht man von ihr durch den Mittelpunkt der kugligen Oocyte eine Gerade, so erhält man die Achse, von der wir fernerhin oft zu sprechen haben werden. Es ist dieselbe Achse, die in der Larve durch Scheitel und After oder in dem sich furchenden Keim durch den animalen und den vegetativen Pol geht. Unter der Narbe und ganz in dieser Hälfte der Oocyte liegt das Keimbläschen so, daß die genannte Achse es im größten Durchmesser durchläuft (Fig. 15). Es nimmt also im Verhältnis zum Zellganzen hinsichtlich dieser Achse eine exzentrische, hinsichtlich der beiden anderen Achsen aber eine symmetrische Lage ein. Die Lage des Keimbläschens zwingt den Substanzen des Zellleibes eine entsprechende Anordnung auf. Bei *Asterias* fehlt der Dotter verschiedenen Kalibers, der uns als Indikator der Substanzverteilung bei *Aricia* wertvolle Dienste geleistet hat; aber auch der plasmatische Inhalt der *Asterias*-Oocyte und dann des Eies ist nicht durchaus isotrop, sondern läßt bei sorgfältiger Betrachtung Schichten verschiedener Dichte einer der Zusammensetzung nach allerdings gleichartigen Substanz erkennen. Das Zentrum der vorreifen Oocyte nimmt die dichteste Substanz ein, die in allen Radien nach außen zu gleichmäßig an Dichte abnimmt und an der der Narbe zugewandten Seite das Keimbläschen in einer Einbuchtung enthält. Der dichte Innenteil wird von einer saftreicheren, lockeren Schicht allseitig umgeben. Auf diese folgt als Außenmantel die oben genannte hyaline Oberflächenschicht.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die exzentrisch-symmetrische Situation des Keimbläschens bei *Asterias* die Polarität und den radiär-symmetrischen Bau der vorreifen Oocyte bedingt. Entsprechend wie bei *Aricia* die exzentrisch-asymmetrische Außenschicht des Keimbläschens die Schichtgleichheit längs der Radien stört

und zum Ausgang der komplizierten Lagerungsverhältnisse wird (siehe im ersten Teil p. 397), unterbricht bei *Asterias* das exzentrisch-symmetrisch liegende Keimbläschen die Schichtengleichheit in einfacherer Weise nur längs einer Achse.

2. Die Bildung der Richtungskörper.

Die das Keimbläschen betreffenden Vorgänge des Reifungsabschlusses sind bei den Echinodermen Gegenstand vielfacher Bearbeitung gewesen. Mit den Problemen, die sich wie das zahlenmäßige Verhalten der Chromosomen drehen, befassen wir uns hier nicht. Dagegen bietet sich uns Gelegenheit auf die S. 141 schon behandelte Frage nach der Herkunft der Chromosomen noch einmal zurückzukommen, wengleich wir sie eigentlich als erledigt betrachten. Die Besprechung der Substanzumlagerungen im Zelleib beim Reifungsabschluß wird bei aller Wichtigkeit des Gegenstandes kurz sein, da sich, was sich darüber ermitteln läßt, als einfach darstellt.

a) Das Keimbläschen und das Schicksal seiner Teile.

Das auflösungsbereite Keimbläschen (Fig. 6) enthält außer reichlicher Flüssigkeit in einem Granulationen führenden Reticulum suspendiert die Prochromosomen und den vacuolisierten Nucleolus. Die Prochromosomen erscheinen im fixierten Präparat als lokale Verdichtungen der allenthalben im Kern verteilten chromatischen Substanz. Mit dem Nucleolus weisen sie keinen substantiellen Zusammenhang auf. Die Kernmembran ist leicht gefältelt. Der erste Schritt in ihrer Auflösung besteht darin, daß gerade unter der Haftnarbe der Oocyte die mit der mitotischen Teilung einhergehende Strahlenfigur erscheint und ebenda die Membran zu verschwinden beginnt (Fig. 7). Diese Stelle ist genau vorbestimmt und in allen Zellen dieselbe. Auch BUCHNER (1911, p. 584) hebt hervor, daß mit Regelmäßigkeit an dieser Stelle „die erneute Tätigkeit des Centriols erwacht“. An der Betonung korpuskulärer Elemente in der Teilungsfigur liegt uns hier nichts.

Aus Präparaten, die ähnliches wie das der Fig. 7 zugrunde liegende zeigen, mag sich die früher mehrfach angenommene, von mir (1911a) in Abrede gestellte und neuerdings von RETZIUS (1911) wieder nachdrücklich behauptete Ansicht herleiten, daß die Chromosomen der Reifeteilungen dem Nucleolus entstammen. Der den Inhalt seiner aufplatzenden Vacuolen mit dem Kernsaft vermischende und in Brocken zerfallende Nucleolus liegt in nächster Nachbarschaft

der sich integrierenden Chromosomen. Daraus dürften die genannten Beziehungen entnommen worden sein. Solche Bilder gelangen in langsam ausreifenden Eiern zur Beobachtung, also dann wenn man die Oocyte frischen Weibchen entnimmt und ohne weiteren Zusatz bei kühler Temperatur im Wasser ausreifen läßt. Man kann es aber auch bewerkstelligen, daß der Nucleolus während der Integration und Formierung der Chromosomen und noch darüber hinaus völlig intakt bleibt. Das ist der Fall, wenn man die Ausreifung dadurch beschleunigt, daß man die Oocyten unmittelbar nach der Entnahme aus der Mutter in Wasser bringt, in dem sich Spermatozoen befinden oder dem Hodenextrakt beigemischt ist. Die Auflösung der Kernmembran, die Integration der Chromosomen aus dem Reticulum und die Richtungkörperbildung geht dann häufig so rasch vor sich, daß der Nucleolus ohne irgendwelchen Substanzverlust in den Zelleib gelangt und dort während der ganzen Teilungsvorgänge unverändert verharrt. Fig. 8 zeigt die ausgebildete Spindel zur Bildung des ersten Richtungkörpers in einer Oocyte, deren Ausreifung ebenso wie die der Fig. 16 beschleunigt worden ist. In beiden Fällen ist der Teilungsvorgang bereits in das Stadium der Anaphase getreten, also die Chromosomen haben gewiß längst ihre volle Ausbildung erfahren, und noch immer hat der Nucleolus keinerlei Substanz abgegeben. Er zeigt, in den Zelleib übergetreten, noch dasselbe Aussehen wie früher innerhalb des Keimbläschens. Die zu seinem Verschwinden führende Entleerung der Vacuolen steht erst noch bevor. Da sich die in Fig. 8 und 16 wiedergegebenen Zustände wenigstens in vielen Fällen willkürlich erzeugen lassen, so darf gesagt werden, daß die Unabhängigkeit von Chromosomen und Nucleolus in der ausreifenden Oocyte von *Asterias* experimentell bewiesen werden kann.

Die Fig. 8 und 16 zeigen die charakteristische Lage der Spindel bei der Bildung des ersten Richtungkörpers. Der äußere Pol der Spindel liegt so, daß der erste Richtungkörper gerade unter die Haftnarbe abgegeben wird, die ihm wie eine Kappe aufsitzt. Dabei steht die Spindelachse nicht senkrecht zur Zelloberfläche, sondern sie bildet mit der durch Haftnarbe und Zellmittelpunkt gezogenen Geraden einen Winkel von etwa 45° . Der etwa noch persistierende Nucleolus liegt dabei immer in diesem Winkel.

An die Bildung des ersten schließt sich die des zweiten Richtungkörpers sogleich an. Sie verläuft wie die erste ohne irgendwelche Besonderheiten. Der erste Richtungkörper teilt sich nochmals,

und die drei kleinen Zellen liegen zusammen unter der abgehobenen Haftnarbe. Im Ei bleibt der weibliche Vorkern zurück, dessen äußerst zartes Kernnetz aus den alveolisierten Chromosomen der letzten Teilung hervorgeht.

Von dem Inhalt des umfangreichen Keimbläschens läßt sich mit unseren Mitteln nur zweierlei im Ei weiter verfolgen oder an seinen Wirkungen erkennen. Aus dem in den Chromosomen kondensierten Chromatin leitet sich der Chromatinbestand des weiblichen Vorkernes her. Der bei der Keimbläschenauflösung abströmende Kernsaft spielt bei den gleich zu besprechenden Umlagerungen im Zelleib eine Rolle. Die chromatischen Granulationen, die in den Chromosomen keinen Eingang finden, und der zerfallende Nucleolus hören im Zelleib bald auf als distinkte Körper sichtbar zu sein. Es ist anzunehmen, daß sie in Lösung gehen und resorbiert werden.

b) Die Substanzumlagerungen im Zelleib.

Mit der Lokalisation der Substanzen in der vorreifen Oocyte haben wir uns S. 143 bekannt gemacht. Durch die Auflösung des Keimbläschens gerät das ganze Zellinnere in Bewegung. Der abströmende Kernsaft lockert das Plasma auf, und der durch den Schwund des großen Keimbläschens freiwerdende Platz wird von den aufgelockerten Zelleibsubstanzen eingenommen. Worauf die Umordnung des Zellinhaltes im wesentlichen hinausläuft, lehrt ein Vergleich der Fig. 15 und 16. Das im Zellinneren gelegene dichte Plasma wird nach allen Seiten abgedrängt mit Ausnahme derjenigen Partien, in denen sich die Richtungskörperbildung vollzieht. Das Innere der Zelle nimmt jetzt eine große Masse lockeren Plasmas ein. Darum dehnt sich das dichte Plasma bis unter die hyaline Außenschicht aus. Die Schicht des dichten Plasmas hat nicht überall die gleiche Mächtigkeit. Sie fehlt ganz in der Kernregion und ist in größter Dicke am gegenüberliegenden Pol vorhanden. Zieht man die exzentrisch-symmetrische Lage des Keimbläschens, von dem die Bewegungen ausgehen, in betracht, so ist eine andere Neulagerung der Substanzen als die erreichte nicht zu erwarten. Im Verlauf der Richtungskörperbildung erfährt die Neuordnung der Substanzen die schärfere Ausprägung, die sie in der entwicklungsreifen Eizelle besitzt.

3. Die Besamung und die Befruchtung.

Von den Echinodermen ist seit langem über die Besamung und die Befruchtung, besonders über das Verhalten der Kernsubstanzen, das im wesentlichen bekannt, was sich mit unseren Mitteln darüber eruieren läßt. Wir brauchen uns daher hier nicht lange damit aufzuhalten. Von Wichtigkeit ist es festzustellen, welche Substanzen das Spermatozoon bei der Besamung in das Ei mitbringt und was aus ihnen wird. Zuvor müssen einige Bemerkungen über den Bau des Spermatozoons gemacht werden. Schließlich interessiert noch der Weg, den das Spermatozoon im Ei nimmt und die Veränderungen, die das Ei nach seinem Eindringen erleidet.

a) Der Bau des Spermatozoons.

Die folgende Beschreibung gründet sich nicht auf Spermatozoen, die unmittelbar aus den Hoden entnommen zur Untersuchung gelangten, sondern auf solche, die einige Minuten im Wasser schwärmten und dann fixiert wurden. Wir beschäftigen uns also mit Samenzellen, die sich wirklich in dem Zustande befanden, in dem sie in das Ei eindringen. Fixiert man mit dem FLEMMING'schen Gemisch (s. S. 137) und färbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün, so sieht man an dem Spermatozoon bei seitlicher Ansicht (Fig. 9) folgendes. Den Kopf nimmt die dichte Kernmasse ein. Sie bildet einen ungefähr kugligen, nach hinten etwas abgeflachten Körper. Bei Einstellung auf den optischen Durchschnitt bemerkt man, wie sich von vorn her eine trichterförmige hyaline Einbuchtung in den homogenen Chromatinkern einsenkt. Das Mittelstück umgreift kappenartig den Kopf. Bei dem hier angewandten Präparationsverfahren scheint es aus hyalinem Plasma zu bestehen. Nur hinten außen um die Insertionsstelle des Schwanzfadens gruppieren sich schwarze Granula. Sie bestehen wohl aus Substanz solcher Art, wie sie FR. MEVES (1912) am Spermatozoon von *Parechinus miliaris* leuchtend rot gefärbt hat. Das Bewegungsorganell des Spermatozoons wird von einem Plasmafaden mit verjüngtem Ende dargestellt. Fig. 10 zeigt ein Spermatozoon in der Ansicht von vorn. Merkwürdigerweise kann man von der hyalinen trichterförmigen Einbuchtung aus durch den Kern hindurchsehen, so daß man den Eindruck gewinnt, Kopf und Mittelstück werden von einem Kanal, den hyaline Substanz erfüllt, durchbohrt.

b) Das Verhalten der Teile des Spermatozoons im Ei.

Die anscheinend so einfache Frage, welche von den drei deutlich gegeneinander abgesetzten Teilen des Spermatozoons in das Innere des Eies gelangen, hat bisher bei Seesternen und Seeigeln trotz vielfacher Diskussion keine endgültige Beantwortung erfahren. Ich habe deshalb die Besamung am lebenden Objekt und am fixen Präparat mit Aufmerksamkeit untersucht. Bei monospermer Besamung dringt im Umkreis der Haftnarbe und der Richtungskörper ein Samenfaden, getrieben von seiner Geißel und von einem sich ihm entgegenwölbenden Plasmakegel aufgenommen, in die hyaline Oberflächenschicht des Eies ein. Bereits in dieser Plasmaschicht habe ich den vom Spermatozoon abgelösten Schwanzfaden zurückbleiben sehen, sofern er sich in fixen Präparaten nach dem Beginn der Besamung überhaupt auffinden ließ (Fig. 11). Daraus, daß die Samenzelle bei dem Eintritt in den Eileib ihr Bewegungsorganell verliert, und aus strukturellen Veränderungen im Ooplasma, die auf Strömungen hindeuten, ist zu schließen, daß das Spermatozoon im Eiinnern nicht mehr durch eigene Kraft, sondern passiv durch Plasmabewegungen seinen Ort verändert. In Fig. 12 sehen wir Kopf und Mittelstück nach Zurücklegung des ersten Drittels des Weges im Eiinnern. Im Spermakern beginnt durch Flüssigkeitsaufnahme die Quellung, die weiterhin aus der kompakten Chromatinmasse einen alveolären Kern macht. Die aufgenommene Flüssigkeit wird dem umgebenden Plasma entzogen, so daß dort Dichtigkeitsschwankungen entstehen, die sich am fixierten Objekt als Strahlungen manifestieren. Bedeutend stärkere Strahlungen gehen von dem ebenfalls quellenden Mittelstück aus, das vorläufig noch als distinkter Körper vom Ooplasma zu unterscheiden ist. Die Veränderungen, die das Ooplasma gerade in seiner Umgebung erleidet, legen die Annahme nahe, daß in ihm die entwicklungsregenden Substanzen lokalisiert sind. Dabei ist es von geringer Wichtigkeit, ob besondere korpuskuläre Elemente, die als Träger der entwicklungsregenden Fähigkeiten angesehen werden, zur Darstellung gelangen oder nicht. Hinter dem im Zelleib bewegten Spermakomplex bleibt seine Straße als streifige Struktur des Plasmas einige Zeit sichtbar. Auch die Granulationen, die ich S. 147 als Bestandteil des Mittelstückes beschrieb, bleiben auf dem Spermaweg zurück. Sie werden nun so weiter mitgenommen, je näher sie sich noch dem Spermakern befinden; denn in dieser Gegend finden die hauptsächlichsten Plasma-

strömungen statt. Auf späteren Stadien, wenn der Spermakern mehr und mehr das Aussehen des männlichen Vorkernes annimmt, wie in Fig. 13, fließen die Strahlungen des Ooplasmas so in dem Spermioplasma des Mittelstückes, das ihr Zentrum bildet, zusammen, daß nicht mehr unterschieden werden kann, was dem einen oder dem anderen angehört. MEVES (1912, p. 102 ff.) schildert von *Par-echinus miliaris*, wie das Mittelstück als kompaktes Gebilde ganz so, wie es ursprünglich einen Bestandteil des Spermatozoons ausmacht, im Ooplasma abgesetzt wird und, soweit es verfolgt werden konnte, unverändert verharret. Eine entsprechende Beobachtung habe ich bei *Asterias* nicht machen können. Fig. 14 zeigt die beiden Vorkerne aneinander gelagert. Der in der Figur oben befindliche ist der männliche Vorkern, der untere der weibliche. Eine eigentliche Verschmelzung hat noch nicht stattgefunden, wohl aber wird bereits die erste Furchungsteilung eingeleitet. Die bisher monozentrische Strahlung geht in eine dizentrische über. Zwischen den beiden Polen wird nach der Integration der Chromosomen aus den Kernen die Spindel erscheinen.

Die Vorgänge, die im Ei auf die Besamung hin erfolgen, sind von zweierlei Art. Gleich nachdem das Spermatozoon von dem sich ihm entgegenwölbenden Plasmakegel aufgenommen worden ist, pflanzt sich durch die ganze hyaline Außenschicht nach allen Seiten eine wellige Bewegung fort (Fig. 11). Dabei verdickt sich die Schicht und wird in ihren inneren Partien noch heller. Schließlich wird eine resistente Haut, die Dotterhaut, abgehoben, indem sich darunter eine Schicht Flüssigkeit ansammelt (Fig. 12). Diese Änderung der Eioberfläche bewirkt, daß keine weiteren Spermatozoen in das Ei einzudringen vermögen. Im Eiinneren werden durch das Eindringen des Spermiums jene Strömungen des Ooplasmas in Gang gesetzt, die den Spermakern zu dem weiblichen Vorkern hinbewegen.

Ist das Spermatozoon in dem dafür bestimmten oder doch bevorzugten Bezirk in das Ei gelangt, dann ist der im Eiinneren zurückzulegende Weg gerade so lang, daß der männliche Vorkern auf ihm Zeit findet, in den zur Copulation geeigneten Zustand zu gelangen. Bewirkt man Polyspermie in der Weise, daß allseitig Spermatozoen in das Ei eindringen, so erreichen die Spermakerne an verschiedenen Orten ihre Teilungsreife, und es resultieren Entwicklungsanomalien durch unregelmäßige Vielteilungen.

4. Die Konstitution der ersten Furchungszelle.

Die Zelle, mit der man nach der üblichen Anschauungsweise den neuen Organismus seinen Anfang nehmen läßt, hat in der Bildung ihre nächste Geschichte hinter sich. Aus der vorreifen Oocyte ist sie durch die Richtungskörperbildung, die ihren Kern in den copulationsfähigen Zustand versetzt, und durch die Substanzumlagerungen, die eine zur Aufteilung geeignete Lagerung des Inhaltes bewirken, hervorgegangen. Die Besamung hat zu dem weiblichen Vorkern den gleichwertigen Spermakern und in das Ooplasma die entwicklungsregenden Substanzen gebracht. Letztere dürften im Mittelstück des Spermatozoons enthalten sein. Geformte Substanzen, die extranucleär bei der Besamung in das Ei eingeführt werden und die sich weiterhin von irgendeiner Wirksamkeit erweisen, kommen nicht vor. Die auf dem Spermaweg vom Mittelstück sich ablösenden Granula („Aussaat von Plastosomen“) lassen nichts erkennen, was für eine von ihnen zu spielende bedeutungsvolle Rolle spricht. Auf die Deutung anderer Befunde wird später eingegangen werden.

Sehr wichtig zum Verständnis des Folgenden ist die Orientierung des Eies und der Furchungsstadien nach einem bestimmten Schema, das wir hier feststellen wollen. Die durch die Haftnarbe und den Mittelpunkt der kugligen vorreifen Oocyte oder des reifen Eies gelegte Gerade fällt mit der Achse zusammen, die in der Larve vom Scheitel (Apex) zum After (Anus, der aus dem Urmund der Gastrula hervorgeht) zieht und die wir deshalb die Apicalanalachse nennen. Wir sprechen ferner von dem Apical- und dem Analpunkt, durch die die Meridiane der Kugel verlaufen. Die Meridiane werden von dem Äquator halbiert. Zerlegen wir die Kugel durch zwei dem Äquator parallele und 45° darüber und darunter geführte Schnitte in drei Teile, so erhalten wir die Apical- und die Analregion des Keimes mit den beiden Polen und dazwischen die Medialregion zu beiden Seiten des Äquators. Es bestünde die Möglichkeit die Medialregion in eine orale und eine aborale Partie zu gliedern, wodurch sich eine rechte und eine linke Flanke von selbst ergeben würden. Wir sehen davon aber vorläufig absichtlich ab und begnügen uns mit dem radiär gebauten statt mit einem bilateral-symmetrischen Schema.

In dieses Schema ordnet sich die furchungsbereite Eizelle folgendermaßen ein:

Die Apicalhälfte wird von lockerem Plasma erfüllt, dessen

Zentrum der Kern einnimmt. Nach außen und gegen den Äquator zu verdickt sich das Plasma allmählich. Die Anahälfte nimmt dichtes Plasma ein, namentlich die Analregion und die äußeren Partien. Der Inhalt der Medialregion ist nicht in allen Radien gleich geschichtet, sondern symmetrisch verteilt, indem das lockere Innenplasma im Äquatorialschnitt eine elliptische Umgrenzung zeigt. Auf zwei gegenüberliegenden Seiten steigt das dichte Plasma der Analregion in breiterer Masse an den Außenseiten der Zelle auf als in den dazwischen liegenden Partien.

Fig. 17 zeigt einen Meridionalschnitt durch das Ei während der Copulation der Vorkerne. Der Apicalpunkt ist durch die von den Richtungskörpern hoch gehobene Haftnarbe gekennzeichnet. Von den aneinander gelagerten Vorkernen ist der männliche noch durch die dichtere Fügung seines Inhaltes kenntlich. Die Kerne bilden das Zentrum der hier im kurzen Durchmesser getroffenen lockeren Plasmamasse, die apicalseitig an die freie Zelloberfläche tritt, während sie sonst von der Schicht des dichten Plasmas umrahmt wird. Die Analregion nimmt dichtes Plasma ein. Das lockere Plasma zeigt um die Kerne eine strahlige Anordnung, was auf Bewegungen schließen läßt. Überhaupt hat die Substanzverteilung im Ei der Fig. 17 im Moment der Fixierung noch nicht die Ausprägung erfahren, die sie wenig später besitzt.

IV. Die normale Furchung und die Gastrulation.

Wir verfolgen zunächst die Intracellularprozesse bei den Teilungen, die die befruchtete Eizelle erfährt, hinsichtlich der Substanzumlagerungen, um erst dann die Beziehungen der einzelnen Zellbestandteile zueinander zu betrachten. Dabei werden wir den normalen Verlauf der Furchung ausführlich behandeln und die Untersuchung der Gastrulation gleich daran anschließen; denn es ergibt sich, daß wenigstens bei ihrer Einleitung mit den Furchungsvorgängen durchaus übereinstimmende Prozesse wirksam sind. Den Abweichungen von der Norm und den künstlichen Abänderungen der Entwicklung sind die Abschnitte V—X gewidmet.

Daß etwas so „Einfaches und Bekanntes“ wie die Furchung eines Seesternes hier eingehend besprochen wird, soll seine Rechtfertigung in der theoretischen Verwertung der Untersuchungsergebnisse finden, wo zu zeigen sein wird, daß nur auf diesem Wege der von anderer Seite angestrebten Deutung der Entwicklungs-

vorgänge samt der daran geknüpften Philosophie des Organischen überhaupt entgegengetreten werden kann.

Das Ei von *Asterias glacialis* furcht sich total und äqual nach dem Radiärtypus. Die Äqualität ist freilich zunächst nur für die ersten zwei Teilungsschritte eine völlige. Dann macht sich vorübergehend für bestimmte Teilungen eine geringe Inäqualität von bedeutsamen Folgen geltend. Darauf werden wir noch zurückkommen. Es wird eine Cöloblastula gebildet, die durch Invagination gastruliert.

1. Der erste Teilungsschritt.

Die Teilung des Eies in zwei Blastomeren wird durch eine meridionale Furche bewirkt und ist völlig äqual. Die Furche schneidet in der Apicalregion unter der Apicalnarbe ein und umgreift alsbald die ganze Zelle. Nach vollzogener Durchschnürung flachen sich die beiden anfangs mehr ausgerundeten Blastomeren an der Berührungsseite ab.

Was die Lagerung der Substanzen im Zellinnern betrifft, so wissen wir vom Ei, daß das kernführende lockere Plasma in der Form eines Ellipsoids zum größten Teil in der Apicalhälfte sich befindet. Die Teilung erfolgt senkrecht zur längsten Achse des Ellipsoids. An zwei Schnitten durch das Ei läßt sich die Situation der Teilungsregion und ihrer Umgebung demonstrieren. Fig. 18 stellt einen Meridionalschnitt dar, der den Apicalpunkt und die beiden Pole der prophasischen Spindel enthält. Die Spindelachse steht senkrecht auf der Apicalanalachse, und die Pole sind jederseits gleichweit von der Zelloberfläche entfernt. Die Situation des Teilungsbezirkes ist also eine streng symmetrische. Weil die Spindelachse knapp über der Äquatorialebene parallel zu ihr verläuft, ist der Teilungsbezirk in der Richtung der Apicalanalachse exzentrisch gelagert. Das lockere Plasma wird von dichtem umgeben, dessen Hauptmasse die Analregion einnimmt. Der Schnitt der Fig. 19 steht senkrecht auf dem der Fig. 18 und enthält ebenfalls die Spindelpole. Er ist parallel zum und über dem Äquator geführt. Hier zeigt sich der symmetrische Verlauf des Teilungsvorgangs besonders deutlich. Um das lockere Plasma der Kernregion finden wir polseitig nur wenig, an den Flanken der Spindel reichliches dichtes Plasma.

Die Substanzanordnung während der Prophase der Teilung entspricht noch ganz der im ungeteilten Ei oder vielmehr: die Teilung wird nach Maßgabe der im Ei bestehenden Verhältnisse eingeleitet.

Zur Zeit der Anaphase und namentlich bei der Telophase gehen in den beiden Teilhälften symmetrisch-korrespondierende Substanzverschiebungen vor sich. Sie bestehen für unsere Indizien im wesentlichen darin, daß mit dem allseitigen Einsinken der Furche Substanz von den Außenschichten an der Berührungsfläche der Blastomeren abgelagert wird. Namentlich steigt das dichte Plasma der Analregion an den Innenseiten der beiden Zellen auf. Dadurch wird die Beschaffenheit der kernführenden Ellipsoide lockeren Plasmas so verändert, daß ihre Längsausdehnung nunmehr gegenüber den Verhältnissen im Ei um 90° gedreht ist.

Die Blastomeren des 2-Stadiums sind Halbkugeln, die in der Apicalhälfte jene kernführenden Ellipsoide mit der Längsausdehnung parallel zur Berührungsfläche und in der Anahälfte, namentlich in der eigentlichen Analregion, dichtes Plasma führen.

2. Der zweite Teilungsschritt.

Der zweite Teilungsschritt wird wie der erste durch eine meridionale Furche bewirkt, die aber auf der ersten senkrecht steht. Aus der Teilung gehen vier gleichgroße Zellen hervor, die nach dem Verstreichen der anfänglichen Ausrundungen die Form von Kugelquadranten annehmen, indem sie sich auf je zwei Berührungsseiten abflachen. Die vier Blastomeren legen sich nicht völlig aneinander an, sondern lassen innen einen in der Richtung der Apical-analachse ziehenden Kanal frei.

Die Teilungen vollziehen sich, wie es die Anordnung der Substanzen im 2-Stadium erwarten läßt. Die Spindeln entfalten sich in der Längsrichtung der Ellipsoide oberhalb der Äquatorialebene. Sie sind beide dieser und der Berührungsebene der Zellen parallel. Fig. 20 stellt einen Äquatorialschnitt durch die vier Spindelpole zur Zeit der späten Anaphase dar. Der Schnitt verläuft in der Apicalhälfte des Keimes und zeigt daher wenig dichtes Plasma. Am meisten davon enthalten die Ecken an der Innenseite der Blastomeren, wo das dichte Plasma während der Telophase noch höher ansteigt. Die Blastomeren des 2-Stadiums teilen sich wie einseitig abgeflachte Eier. Dem entsprechen die Umlagerungen beim Teilungsvollzug. Aus der Analregion strömt dichtes Plasma apicalwärts, namentlich in den Winkeln, die die neue Trennungsebene mit der früheren bildet.

Es resultieren vier Zellen, die in der Apicalhälfte lockeres Plasma und den Kern, in der Anahälfte dichtes Plasma enthalten.

Sie würden ihrem Inhalt nach kleinen Eiern entsprechen, wenn nicht der Umstand, daß sie statt der Form von Kugeln die von Kugelquadranten haben, eine Modifikation in der Anordnung des Inhalts bedingte. Das kernführende Ellipsoid lockeren Plasmas hat seine Längsausdehnung nicht mehr parallel zu der Äquatorialebene des Keimes, sondern seine Achse bildet einen sehr spitzen Winkel mit der Apicalanalachse. Das Aufsteigen des dichten Plasmas in den Innenwinkeln der Quadranten bringt es mit sich, daß die neue Längsachse nicht der Apicalanalachse parallel wird, wie man vielleicht erwarten könnte.

3. Der dritte Teilungsschritt.

Das 4- geht in das 8-Stadium durch eine äquatoriale Furche über. Die teilende Ebene entspricht aber dem Äquator des Keimes nicht genau, sondern ist gegen ihn etwas apicalwärts verschoben. Dadurch kommt statt einer äqualen eine adäquale und in vielen Fällen eine deutlich inäquale Teilung zustande. Vier kleinere Apicalzellen überlagern die vier größeren Analzellen. Die Abflachung der Zellen gegeneinander erfolgt nach diesem Teilungsschritt nicht so rasch und so stark wie bisher. Eine Berührung findet statt zwischen je einer Apical- und einer Analzelle, und jede Zelle berührt ihre seitliche Nachbarin, nicht aber die ihr gegenüberliegende Zelle. Der Apicalanalkanal weist zwischen den beiden Blastomerenkränzen eine Erweiterung auf: den Anfang des Blastocöls.

Die Fig. 21 zeigt einen Meridionalschnitt durch den Keim, der die Pole der anaphasischen Spindeln zweier gegenüberliegender Zellen enthält. Die Spindelmitte (die Chromosomen in der Äquatorialplatte) liegt apicalwärts über dem Keimäquator. Der Teilungsbezirk ist demgemäß exzentrisch in der Zelle situiert. Die Spindelachsen konvergieren apicalwärts. Dichtes Plasma findet sich innen-seitig in der Analregion. Hier verbleibt es zunächst, ohne in die Teilungsbewegungen einbezogen zu werden, und gelangt so in die Analzelle. Die beiden abgebildeten, sich im Keime gegenüberliegenden Blastomeren sind in der Kernteilung und der Substanzverlagerung ganz gleichweit gediehen, obwohl sie nicht unmittelbare Geschwister sind. Die räumlichen und zeitlichen Bedingungen und damit das Verhalten aller Zellen des Keimes stimmen eben überein. Die Exzentrizität des Teilungsbezirks und der Verbleib fast allen dichten Analplasmas in den Analzellen hat die Inäqualität der Teilstücke zur Folge.

In dem achtzelligen Keim haben wir je vier unter sich gleiche Zellen. Wir untersuchen den Substanzbestand der beiden Zellarten am besten bald nach der vollzogenen Teilung vor der gegenseitigen Abplattung der Zellen. In Fig. 22 ist ein Schnitt nahezu meridional durch den Keim geführt, der die Ruhekerne zweier benachbarten Apicalanal-Geschwisterpaare trifft. Die Schmittebene bildet mit der Apicalanalachse den spitzen Winkel, den die schiefe Sonderungsrichtung bei der 4—8-Teilung bedingt. Die Substanzen der Apicalzelle sind in allen Radien gleich geschichtet. Der Kern nimmt das Zentrum der Zelle ein, und lockeres, dichtes und hyalines Oberflächenplasma umschalen ihn. In der Analzelle ist der Inhalt exzentrisch angeordnet. Der Kern befindet sich apicalwärts über der Zellmitte in einem Bezirk lockeren Plasmas. Die Schicht des dichten Plasmas ist auf der Analseite erheblich dicker als anderswo.

Wo sich Apical- und Analzellen berühren, befindet sich ebenfalls dichtes Plasma, das bei der Zellabgrenzung dahin gelangt. Lagern sich die Zellen enger zusammen, so nehmen sie eine abgerundet keilförmige Gestalt an, indem in das Blastocöllumen ein Fortsatz vorgepreßt und dahinein dichtes Plasma gedrängt wird. Letzteres zeigen die Analzellen sehr deutlich. Auf diese Weise kommt es zustande, daß die Ellipsoide der kernführenden Bezirke lockeren Plasmas mit ihren Längsachsen parallel zu der Äquatorialebene des Kernes zu liegen kommen.

4. Der vierte Teilungsschritt.

Das 16-Stadium kommt durch zwei gleichzeitig durchschneidende meridionale Furchen zustande, die die Zellen jedes Viererkranzes in zwei zum Keimäquator parallelen Ebenen sondern. Soll der vierte Teilungsschritt mit einer Bezeichnung charakterisiert werden, so ist von äquatorial-tangentialen Sonderungsrichtungen zu sprechen. Alle Teilungen sind äquale. Ein Kranz von acht unter sich gleichen kleineren Apicalzellen überlagert einen Kranz von acht ebenfalls unter sich gleichen größeren Analzellen. Wenngleich die Zellen sich nach dem Vollzug der Teilungen näher zusammendrängen, so beharren sie doch im wesentlichen in ihrer Position. Infolgedessen bleibt das Blastocöl am Apical- und Analpunkt offen.

Die Teilungen der Apicalzellen bieten uns nichts Neues. Ihre Abkömmlinge gleichen ihnen zunächst völlig und behalten die in allen Radien gleiche Schichtung des Inhalts bei. Durch den seitlichen Druck beim Zusammenrücken wird die Längsachse der

Teilungsbezirke aus der äquatorparallelen Richtung in die der Keim-meridiane gebracht.

Die Teilungen der Analzellen fallen zeitlich mit denen der Apicalzellen zusammen. Fig. 23 zeigt einen Schnitt, der dem Keim-äquator parallel durch den Analkranz des 8-Stadiums während der Prophasen geführt ist. Alle acht Pole sind vom Schnitt getroffen: sie liegen also alle auf der gleichen Höhe. Die Figur demonstriert schön die Übereinstimmung der Blastomeren hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs der Teilung und des Substanzbestandes. Die Spindelachsen bilden bis zur Anaphase ein Quadrat. Während der Telo-phase rücken die Pole, der Kugelkrümmung folgend, auseinander. Auf diese Weise kommt die geschlossene Kette der acht Tochterzellen zustande, die die exzentrische Anordnung ihres Inhaltes übernommen haben. Die Analregion enthält immer noch die Hauptmasse des dichten Plasmas, und darüber erst liegt der Kernbezirk. Gegen die Blastocölseite analwärts ist der Zelle bei seitlichem Druck die Möglichkeit zur Ausdehnung gegeben. So kommt es, daß die ganze Zelle und mit ihr der Kernbezirk die Längsausdehnung in der Richtung des Keimmeridians gewinnt.

5. Der fünfte Teilungsschritt.

Bei dem fünften Teilungsschritt wird der Apicalkranz des 16-Stadiums durch eine Äquatorialfurche äqual in zwei übereinander liegende Zellkränze geteilt: um den Apicalpunkt kommen die acht Apicalzellen, darunter ihre Geschwister, die acht Subapicalzellen, zu liegen. Im Analkranz des 16-Stadiums verlaufen die Teilungen in-äqual. Es gehen aus ihnen acht größere um den Analpunkt gruppierte Analzellen und acht kleinere Subanalzellen hervor. Von teilenden Ebenen im allgemeinen kann bei diesem Teilungsschritt nicht mehr gesprochen werden. Die teilende Ebene einer jeden Blastomere des 16-Stadiums bildet mit der Apicalanalachse des Keimes einen Winkel von ca. 45° , und die teilenden Ebenen der übereinander liegenden Apical- und Analzellen stehen ungefähr senkrecht aufeinander. Die angegebenen Winkelmaße stimmen wegen der Differenzen in der Teilgröße zwischen Apical- und Analzellen nicht genau. Die Sonderungsrichtungen verlaufen bei dem Übergang des 16- in das 32-Stadium tangential-meridional. Der 32zellige Keim ist aus folgenden vier Zellkränzen aufgebaut:

8 kleine Apicalzellen	}	aus äqualer Teilung der Apicalzellen
8 kleine Subapicalzellen		des 16-Stadiums
8 mittlere Subanalzellen	}	aus inäqualer Teilung der Analzellen
8 große Analzellen		des 16-Stadiums.

Die Zustände im Zellinnern nach vollzogener Teilung illustriert die Fig. 24. Sie stellt einen Meridionalschnitt durch je zwei apicale und anale Geschwister dar. Die Apical- und die Subapicalzelle stimmen in ihrem Inhalt überein. Beide zeigen eine konzentrische Schichtung der Substanzen um den zentralen Kern. In der Subanalzelle liegt der Kern nahezu zentral. Immerhin führt sie an der Außenseite etwas mehr dichtes Plasma als anderweitig. In der Analzelle nimmt der Kernbezirk eine deutlich exzentrische Lage ein, indem die äußeren und besonders die analen Partien von dichtem Plasma erfüllt sind.

Bei dem Zusammenrücken der Blastomeren senden die Apical- und Analzellen Fortsätze nach dem Apical- und Analpunkt aus und verschließen so die Öffnung des Blastocöls. Dadurch wird in den Analzellen die Exzentrizität des Inhaltes verstärkt und in den Apicalzellen wieder eine gewisse Exzentrizität erzeugt, so daß beide Zellarten in Zukunft bei meridionalen Sonderungen nach dem Äquator zu kleinere Zellen abgeben. Die Subapical- und Subanalzellen werden in die Breite gezogen. Infolgedessen kommt es hier weiterhin zu ausgesprochen tangentialen Sonderungen.

6. Die Blastula.

Die Untersuchung der folgenden Teilungsschritte zeigt, daß uns immer Vorgänge von derselben Art wie die bisher geschilderten begegnen. Je zahlreicher und kleiner die Zellen aber werden, desto mehr gleichen sich die Differenzen in der Dichtigkeit der Zelleibsubstanzen aus, deren Verteilung uns die Indizien für die Plasmabewegungen liefert. Wir sehen daher von der weiteren Verfolgung einzelner Zellen ab und wenden ein mehr summarisches Verfahren der Darstellung an, indem wir uns mit der Betrachtung ganzer Zellkomplexe begnügen.

Bereits der 32-zellige Keim stellt eine geschlossene Blastula dar. Von nun an wird der Zusammenschluß der Blastomeren um so inniger, je kleiner sie werden. Bei der Formation des Blastoderms bedingt der Druck, den die Zellen aufeinander ausüben, mannigfaltige Verschiebungen, wodurch häufig geschwisterliche Zellen aus ihrer benachbarten Lage gedrängt werden. Mit der Lageveränderung ändern

sich die Druckverhältnisse und damit wieder die Formbedingungen für die einzelne Zelle. Die Folge dieser Alterationen ist, daß sich die geschwisterlichen Zellen bei den weiteren Teilungen verschieden verhalten und die lange Zeit zu konstatierende Synchronie und Symmetrie der Teilungen im Keime sich mehr und mehr verwischt. Es herrscht also nicht auf einmal Regellosigkeit hinsichtlich des Auftretens und des Verlaufs der Zellabgrenzungen, sondern die Teilungen selbst und die ihnen folgenden Lageverschiebungen und Umformungen trennen bisher unter gleichen Bedingungen befindliche Zellen räumlich und stellen die neuen Bedingungen her. Zudem werden die Teilungen seltner. Auf diesem Wege kommen die scheinbar regellos zerstreuten und mannigfaltig gerichteten Teilungen in der älteren Blastula zustande.

a) Die großzellige Blastula.

Solange der Keim noch von der Dotterhaut umschlossen ist, tritt wenigstens in den größeren Blastomeren der vom Ei her übernommene Teilungsmodus klar hervor. Die Fig. 25 zeigt einen zum Keimäquator parallelen Schnitt durch die Subanalzellen während des sechsten Teilungsschrittes. Die Mitosen haben die Anaphase eben hinter sich. Die Sonderung wird in tangential-äquatorialer Richtung stattfinden und die Teilung äqual ausfallen. In der Schnittebene liegen mehrere, aber nicht alle Spindelpole; es haben also nach der vorausgegangenen Teilung bereits geringe Blastomerenverschiebungen stattgefunden. An der Außenseite (mehr noch analwärts unter der Schnittebene) führen die Zellen dichtes Plasma, und nach dem Blastocöl zu werden sich verschmälernde Plasmakegel vorgeedrängt.

Einen Meridionalschnitt durch den um einen Teilungsschritt (den siebenten) älteren Keim stellt die Fig. 26 dar. Ein Blick darauf lehrt sofort, daß jetzt nicht mehr alle Zellen gleichzeitig zur Teilung schreiten. Die Synchronie gilt nur noch für unmittelbare Geschwister. Solche können aber in diesem Meridionalschnitt nicht enthalten sein, da die vorhergehenden Sonderungen äquatorial gerichtet waren. Wo hier Zellen in Teilung getroffen sind, ist ihre tangentiale und annähernd meridionale Sonderungsrichtung zu erkennen. Die Abweichungen von dem vorbildlichen Schema sind diesmal schon stärker als vorhin. Die größten Blastomeren nehmen die Analregion ein. Apicalwärts nehmen sie an Größe ab. In der Apicalregion selbst sind sie wieder etwas voluminöser als gerade

an ihrer medialen Grenze, eine Differenz, die übrigens in diesem Stadium, zumal an Schnitten, noch wenig deutlich ist.

In der großzelligen Blastula befindet sich der Kernbezirk in dem äußeren breiten Teil der Blastomeren und dehnt sich in tangentialer Richtung aus. Ganz außen liegt, besonders in der Analregion, das dichteste Plasma. Die gegen das Blastocöl gerichteten Fortsätze enthalten weniger dichtes Plasma, das, wenn die Zelle sich zur Teilung abrundet, in die Bewegungen einbezogen wird.

b) Die kleinzellige Blastula.

Die Abgrenzung dieses Stadiums gegen das vorhergehende ist natürlich eine mehr oder weniger willkürliche und wird nur vorgenommen, um einer Reihe von Ereignissen Rechnung zu tragen, die jetzt einander folgen.

Durch Ausstreckung eines zur Geißel sich härtenden Plasmafadens bewimpern sich die Blastomeren. Die Dotterhaut und die darunter befindliche an der Furchung keinen Anteil nehmende Hüllsubstanz wird abgestreift. Die Blastula bewegt sich frei im Wasser, indem der Schlag ihrer Wimpern eine beständige Rotation veranlaßt. Bald gewinnt der Keim auch bedeutend an Volumen, nicht aber an plasmatischer Substanz; denn die Zellen, die wohl ihre Zahl vermehren, wachsen vorläufig noch nicht zur Ausgangsgröße nach. Die Volumenvergrößerung geschieht vielmehr durch Aufnahme von Wasser, das im Blastocöl an eine gallertige Substanz gebunden wird. In den fixierten Präparaten finden sich davon Spuren feinen Gerinnsels. Das Blastoderm vermehrt seine Fläche durch weitere tangentiale Teilungen und später durch Dehnung der Zellen in die Breite bei Verkürzung der Länge nach.

Auf dem in Fig. 27 im Meridionalschnitt dargestellten Stadium ist die Keimhülle noch vorhanden. Der Größe nach ordnen sich die Blastomeren folgendermaßen: von den großen Analzellen aus nehmen sie über die Medialzellen bis zu den Subapicalzellen, die die kleinsten sind, beständig an Größe ab, während die wieder etwas größeren Apicalzellen kleinen Medialzellen an Umfang gleichkommen. Die Blastomeren haben die Form stumpfer Kegel. Auf die äußere Schicht dichten Plasmas, in dem die Geißel wurzelt, folgt die in tangentialer Richtung ausgedehnte Kernregion. Den Innenkegel erfüllt wenig bewegliches dichtes Plasma. Die Zellsonderungen finden in tangentialen Richtungen statt. Sie sind seltner als früher. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß die Teilungen der kleinen Blastomeren

viel rascher verlaufen als die ersten Furchungsteilungen. Infolgedessen verringert sich die Wahrscheinlichkeit, daß viele Teilungen in dem Momentbild des fixierten Präparats zugleich zu finden sind, und ihre scheinbare Seltenheit ist größer als ihre wirkliche.

Einen Meridionalschnitt durch die ältere und im Wasser frei flottierende Blastula zeigt die Fig. 28. Der Keim weicht etwas von der bisherigen Kugelform ab, weil das in der Anal- und Apicalregion dickere Blastoderm sich weniger durchbiegt als die medial-lateralen Partien. Die Blastomeren weisen dieselbe Größenordnung auf wie im Stadium der Fig. 27. Indem sie überhaupt immer kleiner werden, verringern sich die Unterschiede. Das gilt namentlich von den Apical- und den Subapicalzellen. Der Gesamtform nach gehen die Blastomeren vom Kegel zum Zylinder über. Als besonders hohe Zylinder erscheinen die Analzellen. Teilungen sind im apicalen und medialen Blastoderm selten. In der analen Region sind sie von nun an nicht mehr tangential gerichtet, wie wir gleich sehen werden.

In der kleinzelligen Blastula werden Prozesse eingeleitet, die zu den die bloße Aufteilung des Eies bewirkenden Faktoren neue Momente bringen. Letztere entziehen sich zum Teil den Mitteln der cytomorphologischen Methode. Immerhin sehen wir zunächst noch dem bisher Beobachteten Entsprechendes am Werke. Wie tief diese Übereinstimmung wurzelt, wird sich deutlicher als hier bei der Analysis bestimmter Abnormitäten zeigen.

7. Die Gastrulation.

Das Stadium der kleinzelligen Blastula ist nicht von Dauer. Wenn auch die Teilungen im Blastoderm im allgemeinen an Zahl abnehmen, so teilen sich die massenreichen Analzellen doch noch weiter und zwar nicht mehr tangential, sondern ihrer zylindrischen Form folgend nach dem Keiminnern zu. Auf diese Weise kommt in der Analregion durch andauernde Teilungen eine Zellwucherung zustande, von der Zellen gegen das Blastocöl vorgedrängt werden. In dieser Keimregion wachsen die geteilten Zellen zum erstenmal und von jetzt an immer zur Ausgangsgröße heran. Die circumanale Vermehrungszone und der von ihr aus sich in das Blastocöl vorwölbende Zellkomplex bringen die sogenannte Invagination des Urdarmes zustande.

Es wird also bei der Gastrulation nicht ein dem Blastoderm angehörendes Epithelstück irgendwie eingestülpt, sondern die vom Ei her übernommenen Teilungsbedingungen lassen weitere Teilungen

von der gewöhnlichen Art vor sich gehen. Lediglich aus der infolge des Vorausgegangenen zustande gekommenen Lokalisation der sich weiter teilenden Blastomeren resultiert das, was wir als Gastrulation bezeichnen. Erst das Nachwachsen der Zellen zur Ausgangsgröße nach vollzogener Teilung, das dann einsetzt, tritt als neuartiges Moment zu den eigentlichen Furchungsvorgängen hinzu.

Daß bei der Gastrulation eine „Invagination“ statthat und nicht die als Exogastrula bezeichnete Abnormität gebildet wird, rührt von der Beschaffenheit der Analzellen in der kleinzelligen Blastula her. In dieser liegt der Kernbezirk in der äußeren Zellpartie, während nach dem Blastocöl zu sich eine größere Plasmamasse (hervorgegangen aus dem blastocölseitigen Kegel dichten Plasmas in der großzelligen Blastula, siehe S. 158) findet. Bei der Sonderung in der Längsrichtung der zylindrischen Analzelle kommt so die plasmareichere Zelle nach dem Keiminnern zu zu liegen und wird durch den seitlichen mechanischen Druck, den im Blastoderm die Zellen aufeinander ausüben, weiter einwärts befördert. So liegen die Dinge bei normalen äußeren Verhältnissen. Von anderer Art sind diejenigen Fälle, wo der Urdarm aus dem geblähten Blastocöl nach außen gedrängt wird, weil durch Veränderungen im Medium, in dem sich die Keime befinden, im Blastocöl ein abnormer osmotischer Druck erzeugt worden ist.

Nach der Gastrulation nimmt der bisher kugelförmige Keim die Gestalt eines stumpfen Kegels an. Durch die in das Blastocöl gedrängte Zellwucherung ändern sich die Spannungsverhältnisse im Blastoderm, indem in der Analregion gleichsam ein Teil der Kugelschale entfernt wird. Es findet jetzt eine wirkliche Einstülpung statt. Die circumanale Vermehrungszone wird in das Blastocöl gerückt, wo sie die Wandung des Urdarmes bildet. Der Keim dehnt sich dabei längs der Apicalanalachse aus.

In den Figg. 29 und 30 sind zwei Meridionalschnitte durch Keime zu Beginn und am Ende der Gastrulation wiedergegeben. Fig. 29 zeigt die Zellen der Analregion in lebhafter Teilung. Es sind zahlreiche Mitosen zu sehen, die alle nach dem Keiminnern gerichtet sind. In anderen Zellen finden sich formierte Chromosomen. Die Vermehrungszone ist vorübergehend mehrschichtig, und der Komplex der wuchernden Zellen wird nach dem Blastocöl gedrängt. Im übrigen Blastoderm herrschen noch die Verhältnisse, die wir von der kleinzelligen Blastula her kennen. Auf dem erheblich älteren Stadium der Fig. 30 hat sich das Keimvolumen bedeutend vergrößert.

Das ectodermale Blastoderm setzen jetzt niedere Zellen zusammen. Die Vermehrungszone der Abkömmlinge der Analzellen finden wir im Entoderm und zwar in der Wand des Urdarmes, der eine Blase aus flachen Zellen vor sich herschiebt. Aus dem sehr locker gefügten Epithel der Darmblase lösen sich Mesenchymzellen ab, die, wie sich zeigt, ihre Teilungsphase hinter sich haben und zur histogenetischen Differenzierung bereit sind.

8. Das Zusammenwirken der Zellbestandteile während der Furchung.

Wir haben die einander folgenden Teilungen bei der Furchung in ihrer Abhängigkeit von der Lokalisation der Substanzen im reifen Ei und in den Blastomeren betrachtet. Nun wenden wir uns dem Zusammenwirken der Bestandteile in der einzelnen Zelle zu. Dabei werden wir das Verhalten der vom Eileib in die Blastomeren übernommenen Substanzen nur kurz überblicken, um ausführlicher die Beziehungen der Blastomerenkerne zu dem um sie abgegrenzten Zellleibern zu erörtern. Über die Strukturen des Teilungsapparats der Mitose: der Spindel, der Centren und der plasmatischen Strahlungen, wurden keine neuen Ergebnisse gewonnen. Wir lassen den Komplex der sogenannten achromatischen Figur unaufgelöst. Die plasmatischen Strahlungen betrachten wir als lokalisierte Schwankungen des Flüssigkeitsgehaltes des Cytoplasmas, als den Wechsel von Verdichtung und Ausdehnung, der mit den die Zellabgrenzungen bewirkenden Plasmabewegungen im Zusammenhang steht.

a) Die Substanzen des Eileibes während der Furchung.

Was über die Struktur des Ooplasmas mitgeteilt wurde, gilt auch für die Blastomeren. Es sei deshalb auf das S. 142 Bemerkte verwiesen.

Im Zelleib des reifen Eies finden wir außer dem Grundplasma noch jene granulären Einlagerungen, die wir von dem Emissionschromatin der Oocyte herleiten. Die Schichtung des Plasmas in Gebiete verschiedener Dichtigkeit, die uns als Indikator der Plasmabewegungen diene, beruht auf dem verschiedenen Gehalt an Enchylema. Das dichte Plasma hat weder eine andere Struktur noch enthält es andere geformte Bestandteile als das lockere. Es ist nur eben dichter gefügt.

Die Kondensationen chromatischer Partikel nehmen während der Furchung in den Blastomeren in bestimmter Weise ab. Sie

sind verschwunden, wenn die Zellen zu andersartigen Leistungen als denen der bloßen Weiterteilung schreiten. Je mehr Teilungen ausgeführt werden, desto eher verschwindet das Zelleibchromatin. Daher ist es früher in der Gastrulationszone als in der Scheitelgegend des Keimes zu vermissen, obwohl die Anazellen infolge ihres besonderen Reichtums an dichtem Plasma mehr als die Apicalzellen vom Ei her mitbekommen. Über das Verhalten des extranucleären Chromatins bei der Furchung eines anderen dotterfreien Echinodermeneies, dem des Seeigels *Strongylocentrotus lividus* BRANDT, habe ich schon früher ausführlich berichtet (1911 a, p. 570 ff.).

Von den Chromatinkondensationen zu unterscheiden sind die Plastosomen (Chondriosomen, Mitochondrien, ALTMANN'schen Granula), wie ich 1911 b speziell für die Echinodermeneier dargelegt habe. In dieser kleinen Arbeit findet sich p. 346 in fig. 12 ein Sektor aus der Oocyte von *Asterias glacialis* dargestellt, die nach dem BENDA-Verfahren behandeltem Material entstammt. Das Grundplasma erscheint als fädig-flockiges Gerinnsel, dem die fadenförmigen Chondriosomen eingelagert sind. Im reifen Ei herrschen dann die körnigen Gebilde vor. Wie es von einem überall anzutreffenden Bestandteil undifferenzierten Plasmas nicht anders zu erwarten ist, lassen sich auch bei *Asterias* Chondriosomen und Mitochondrien während der ganzen Furchungsphase zur Darstellung bringen. Ich machte Stichproben, indem ich das 4-Stadium, die großzellige und die kleinzellige Blastula und die Gastrula daraufhin untersuchte, ohne bei gelungenen Präparaten die körnigen oder fädigen Gebilde je zu vermissen oder zu bemerken, daß sie eine wesentliche Veränderung erleiden.

Über den Anteil der mit dem männlichen Vorkern in den Eileib importierten Substanzen an der Entwicklung finden sich bereits S. 148 die nötigen Angaben. Die dem Mittelstück des Spermatozoons entstammenden Granulationen (Plastosomen) entziehen sich bald der Beobachtung. Während der Furchung oder der späteren Entwicklung treten keine Ereignisse ein, von denen anzunehmen wäre, daß sie mit ihnen im Zusammenhang stünden.

b) Die Blastomerenkerne.

Seiner Lage nach nimmt der Kern immer das Zentrum des Bezirkes lockeren Plasmas ein, dessen Bewegungen er bei der Teilung mitmacht. Ein Blick auf die Figg. 17—30 lehrt das vom ungeteilten Ei an bis über die Gastrula hinaus.

Auf die Volumenrelationen von formierten Chromosomen, Ruhekern und Zelle, die bei Echinodermen von anderer Seite zum Gegenstand ausführlicher Untersuchungen gemacht werden, gehen wir nicht ein.

Die Blastomerenkerne zeigen lediglich den Wechsel von Teilung und Rekreation. Diese Verhältnisse dauern solange an, als in den verschiedenen Regionen des Keimes mehr oder weniger unmittelbar aufeinander folgende Teilungen ausgeführt werden oder, mit anderen Worten, während der bloßen Aufteilung des Eies und der Vermehrung undifferenzierter Zellen. Bei den ersten Teilungsschritten bilden die einzeln alveolisierten Chromosomen der Telophase Caryomeren, die zu einem einheitlichen Ruhekern verschmelzen. Später findet eine gemeinsame Alveolisation aller Chromosomen statt, deren Gesamtheit durch eine feine Membran gegen das Cytoplasma als Ruhekern abgegrenzt wird. Während der Teilungsrufe wächst der Kern etwas, um dann von neuem zu der Integration der Chromosomen zu schreiten. Bei der Kernauflösung zur Teilung gelangen mit dem Kernsaft chromatische Partikel, die am Aufbau der Chromosomen keinen Anteil genommen haben, in den Zelleib, wo sie nach einiger Zeit verschwinden. Das ist in großen Zügen das Verhalten der Blastomerenkerne bei *Asterias*, das mit dem übereinstimmt, was ich 1911 a (p. 568ff.) für die Blastomerenkerne von *Strongylocentrotus* dargelegt habe.

Um die Beziehungen der in den Kernen lokalisierten Substanzen zu denen des Zelleibes genauer festzustellen und um eine Grundlage zum Vergleich mit den später zu besprechenden Fällen abnormen Verhaltens der Kernsubstanzen zu gewinnen, wählen wir ein bestimmtes Stadium des Ruhekernes und sehen zu, wie es sich vom Beginn der Furchung an bis zum Einsetzen histogenetischer Differenzierungen bei der Organbildung darbietet. Am geeignetsten erweist sich dazu das Stadium, in dem das Chromatin die feinste Verteilung, die es in der betreffenden Zellart überhaupt erfährt, angenommen hat. Das der Untersuchung zugrunde gelegte Material ist durchweg in gleicher Weise behandelt worden. Es ist mit demselben FLEMMING'schen Gemisch fixiert und mit demselben Safranin gefärbt. Wir können also mit Sicherheit annehmen, daß alle sich herausstellenden Veränderungen das Objekt betreffen und nicht durch das technische Verfahren verschuldet sind. Es liegen uns sichere Indizien vor für Zustände, deren direkte Beobachtung nicht möglich ist. „Wir schließen bei verschiedener Reaktion desselben

Objekts auf dasselbe Reagens zu verschiedenen Zeiten auf vitale Veränderungen des uns im Leben unzugänglichen Objekts. (Erster Teil der Analysis, p. 453.)“

Der Ruhekern einer Blastomere des zweizelligen Keimes ist in Fig. 31 abgebildet. Da die nächste Teilung sehr rasch folgt, so steht der Kern schon vor der Prophase. Den kugligen Kern umgibt ein heller Hof von einlagerungsfreiem, saftreichem Plasma. Er wird von einer zarten, glatten und straff gespannten Membran umschlossen, weil der Flüssigkeitsreichtum ihm einen starken Turgor verleiht. Das Chromatin ist so verteilt, daß die untereinander anastomosierenden Bezirke der Chromosomen abgegrenzt werden können. Es scheint also, daß die Autonomie der Caryomeren bei der Kernbildung in einem gewissen Grade auch noch für die mit ihnen identischen Chromosomen gilt. In dieser und in den nächsten Kerngenerationen fehlt ein Nucleolus. Der Ruhekern aus dem vierzelligen Keime (Fig. 32) ist seinem Vorgänger sehr ähnlich. Außenhof, Saftreichtum und distinkte Chromosomenbezirke finden sich in derselben Weise wieder. Nur das Ganze weist ein geringeres Volumen auf. Die Ruhekerne des 8- und des 16-Stadiums zeigen ebenfalls nichts wesentlich Neues.

Eine deutliche Veränderung konstatieren wir erst im 32 zelligen Keim, wo die großzellige Blastula formiert wird. Fig. 33 zeigt den Kern einer der acht Anazellen. Das Chromatin weist jetzt eine feinere Verteilung auf. Die Chromosomenbezirke sind zwar noch als Stellen dichter Lagerung zu erkennen, aber es ist kaum mehr möglich ihren Bereich im einzelnen zu umschreiben. Die Tendenz zu immer feinerer Verteilung des Chromatins auf dem Kernreticulum kennzeichnet die Ruhekerne der Blastula. In Fig. 34 ist der Kern in den Umriß seiner Zelle aus der Analregion der älteren Blastula eingezeichnet. In dem feinen chromatischen Reticulum finden sich nur noch vereinzelte dichtere Stellen, die Reste der verwischten Chromosomenbezirke. Ein einheitliches Reticulum besitzen die Ruhekerne der Anazellen in der kleinzelligen Blastula, unmittelbar ehe die von der Tangentialrichtung abweichenden Gastrulationsteilungen einsetzen. Fig. 35 stellt eine solche Anazelle dar. Wir bemerken die charakteristische Lage des Kernes in der äußeren Hälfte der Zelle (siehe S. 159). Den Kern erfüllt ein gleichmäßig feinkörniges Chromatinnetz. Der Zelleib enthält schwach färbbares Cytoplasma, das nur noch wenige chromatische Einlagerungen führt.

Zur Zeit der lebhaften Zellteilungen in der Analregion finden wir dort Ruhekerne mit fein verteiltem Chromatin. Wenn diese

sich zu der nächsten Teilung vorbereiten, so sehen wir zum ersten Male im Keime einen kleinen, blaß färbbaren Nucleolus auftreten. Fig. 36 zeigt drei Kerne aus der circumanalen Vermehrungszone auf drei einander folgenden Stadien: den feinnetzigen Ruhekern, die Chromosomen in Rekonstruktion mit einem winzigen Nucleolus und die Prochromosomen mit dem größer gewordenen Nucleolus.

Die Kerne derjenigen Zellen, die in einer längeren Teilungsruhe verharren, sind durch eine besondere Struktur ausgezeichnet. Während der Gastrulation sind im seitlichen Blastoderm die Teilungen recht selten. Wir finden dort Kerne, deren Chromatin in kleinen flockigen Anhäufungen verteilt ist und die einen kleinen Nucleolus enthalten. Das in Fig. 37 abgebildete Stück aus dem seitlichen Blastoderm ist so orientiert, daß die Apicalseite der Zellen sich oben, die Analseite unten, die Blastocölseite rechts und die Außenseite links befindet. Die Zellen werden analwärts größer. Die Kerne sind gegen früher nach der Blastocölseite hin verschoben. An der Außenseite läßt das Cytoplasma Struktureigentümlichkeiten erkennen, die wohl mit der zu dieser Zeit ausgebildeten und in Funktion befindlichen Geißel im Zusammenhang stehen. An den Kernen kann man bei der Ausbildung der larvalen Geißeln übrigens keine Veränderung wahrnehmen. Es handelt sich eben um jene Bewimperung früher ontogenetischer Stadien, die ganz auf Rechnung des Cytoplasmas geht, ohne daß der Kern irgendwie daran teilnimmt. Ich berichtete Entsprechendes schon für die Blastula von *Strongylocentrotus* (1911 a, p. 573) und die Troche der Larve von *Aricia* (1912, p. 447 ff.).

Außer Teilungsstadien trifft man in der in die Urdarmwand verlegten Vermehrungszone der Gastrula (Stadium der Fig. 30) auch länger ruhende Zellen an, deren Struktur der eben genannten Ectodermzellen gleicht. Die Kerne enthalten ein Chromatinreticulum mit flockigen Anhäufungen und einen Nucleolus (Fig. 38). Eine Durchmusterung der Gewebe späterer Entwicklungsstadien samt der Bipinnarien, in denen die Metamorphose zum Seestern ihren Anfang nimmt, ergibt, daß wir in allen denjenigen Kernen eine solche Struktur antreffen, die undifferenzierten Zellen angehören und die weiterhin wieder Teilungen eingehen werden.

Die Kerne der Zellen, in denen sich auf der Produktion von Plasmaderivaten beruhende Differenzierungen vorbereiten, verraten dies schon vorher durch ihr Verhalten. Wir ziehen als Beispiel die nach der Gastrulation aus der Wand der Urdarmblase auswandernden

Mesenchymzellen heran und verfolgen sie bei der Bildung faseriger Elemente, wie sie als primitive Muskeln in der *Bipinnaria* anzutreffen sind. Fig. 39 zeigt drei Mesenchymzellen aus dem Blastocöl. Sie sind durch ein helles, von irgendwelchen Einlagerungen freies Plasma von wabigem Bau ausgezeichnet. Die Kerne enthalten einen oder zwei Nucleolen. Das Chromatin ist in flockigen Anhäufungen verteilt, die mehr und mehr an Masse zunehmen. Es wird zu keiner weiteren Teilung mehr geschritten, sondern Chromatin angereichert. Mit der andauernden Zunahme der chromatischen Substanz kommt es zu ihrem Austritt aus dem Kern. Die Emission erfolgt ohne durch Stauung veranlaßte Kuppenbildung allseitig durch die Kernmembran. Im Zelleib folgt der Emission die Produktion von Fibrillen. Die anfänglich unregelmäßig geformte Zelle nimmt eine spindel-förmige Gestalt an, und in den peripheren Zellteilen sondert sich ein dichtes Plasma zu parallelen, in der Längsrichtung der Zellen verlaufenden Fibrillen. Fig. 40 stellt die Zelle auf diesem Stadium der Produktion dar. Wir wollen an diesem an sich wenig dazu geeigneten Material die Produktion von Plasmaderivaten um so weniger verfolgen, als ich für die skeletbildende Mesenchymzelle des *Pluteus* von *Strongylocentrotus* eine ausführliche Darstellung prinzipiell übereinstimmender Prozesse gegeben habe (1911a, p. 573). Ferner enthält das Kapitel IV des ersten Teiles dieser Untersuchungen entsprechende Darlegungen, so daß wir hier nur zu Wiederholungen gezwungen wären.

Ein Überblick über das Verhalten der Blastomerenkerne liefert das sichere Ergebnis, daß während der Furchung und der Zellvermehrung nie der Chromatinemission vergleichbare Äußerungen von Aktivität der Kernsubstanzen vorkommen. Vielmehr müssen wir annehmen, daß die dem Aufbau des Caryochromatins, dessen Bestand im Keime während der Furchung beständig wächst, dienenden Substanzen in gelöster Form aus den Zelleibern in die Kerne übertreten. Je rascher sich die Teilungen folgen, desto deutlicher sehen wir die Chromosomen als relativ selbständige Kernbezirke den einheitlichen Kern zusammensetzen. Später erlaubt die feine Verteilung im Ruhekern solche Unterscheidungen nicht mehr. Bei länger dauernder Kernruhe endlich erscheint das Chromatin in Flocken über das Kernnetz verteilt, die den Chromosomenbezirken nicht entsprechen. Vom Beginne der Gastrulation an wird in den Rekreations- und den Ruhekernen ein achromatischer Nucleolus sichtbar.

9. Der cytologische Rahmen der Furchungsvorgänge.

Die Blastomerenkerne zeigen lediglich den Wechsel von Teilung und Rekreation. Nach Vollzug einer Teilung bereitet der Ruhekern sich zur nächsten vor, wobei sein Chromatinbestand durch Assimilation dem Zelleib entnommener Substanzen vermehrt wird. Äußerungen von Kernaktivität der Art, wie sie sich in produzierenden Zellen finden, sind nicht zu konstatieren. Die Chromatinkondensationen der Zellleiber verschwinden während der Furchung allmählich.

Die Aufteilung des Eies erfolgt nach Maßgabe der Eikonstitution, die aus der Eibildung hervorgegangen ist. Die Besamung ändert an ihr nichts. Sie beeinflusst weder die Substanzanordnung im Ei noch bringt das Spermatozoon außer dem Kern geformte Substanzen mit, die nach der Entwicklungserregung sich irgendwie wirksam erweisen.

Das reife Ei ist durch eine zweifach-symmetrische, aber exzentrische Lokalisation seiner Substanzen ausgezeichnet. Der von lockerem Plasma gebildete Kernbezirk hat die Form eines Ellipsoids und ist so in die Apicalhälfte eingestellt, daß die beiden Pole und die beiden Flanken je gleichweit von der Eioberfläche entfernt sind. Die erste Teilung erfolgt senkrecht zu der Längsachse des Ellipsoids und fällt wegen dessen symmetrischer Lage längs dieser Achse äqual aus. Die Blastomeren übernehmen vom Ei die gleichsinnige Anordnung der Substanzen, die eine sekundäre Modifikation durch die von der Zellgestalt bedingten inneren Umlagerungen erfährt, indem die Zellen im Keime sich gegenseitig verschiedentlich abplatteln. Wir sehen so alle Furchungsteilungen vom zweiten Teilungsschritte an durch zwei Faktorenkomplexe beherrscht, den primären Faktorenkomplex: die Teilung verläuft nach Maßgabe der vom Ei übernommenen Substanzanordnung in der Blastomere; und den sekundären Faktorenkomplex: die vom Ei übernommene Substanzanordnung wird durch das Lageverhältnis der Blastomere im Keim modifiziert.

Durch drei meridionale und zwei äquatoriale Teilungsschritte wird das 32-zellige Stadium erreicht, womit zugleich die großzellige Blastula formiert ist. Von jetzt an verlaufen die Teilungen in den um das Blastocöl gruppierten Zellen tangential bis zu dem Stadium der kleinzelligen Blastula. Hier haben die in der Analregion gelegenen massenreichsten Zellen eine cylindrische Form, und die nächsten Teilungen verlaufen radial gegen das Blastocöl zu.

Damit ist die Einleitung zur Gastrulation gegeben. Bisher sehen wir allein die beiden nach der ersten Teilung gegebenen Faktorenkomplexe am Werk. Jetzt treten neue Momente hinzu, als erstes das Nachwachsen zur Ausgangsgröße der geteilten Zellen.

Anhangsweise sei hier noch eine Bemerkung über unser Schema gemacht, das wir zur Orientierung des Eies im Raum nach dem aus ihm hervorgehenden Organismus konstruiert haben. Bei dieser Gelegenheit mag, um Mißverständnissen vorzubeugen, wieder betont werden, daß es sich hier nur um die Konstruktion eines Schemas handelt, wir aber nicht in dem Ei selbst so etwas wie eine „Organisation“ suchen und finden. Was es mit dergleichen für eine Bewandnis hat, wird bei den theoretischen Erörterungen zu behandeln sein.

In der bilateral-symmetrischen Bipinnaria geht von dem linksseitigen Hydrocöl die Anlage des Seesterns aus. Es wäre wünschenswert, die drei Achsen der Larve und die verschiedene prospektive Bedeutung ihrer Flanken schon auf das Ei zu beziehen. Das ist kein von vornherein hoffnungsloses Beginnen; denn das von uns in den Abschnitten 1—7 dieses Kapitels zur Darstellung der Furchung benutzte Schema gründet sich darauf, daß bei der gegebenen Substanzlokalisation im Ei nur eine Reihe von Teilungen vor sich gehen muß, damit die Gastrula zustandekomme. Es läßt sich also die Gastrula auf das Ei beziehen, und es resultiert das längs der Apical-analachse polarisierte, im übrigen aber noch radiärsymmetrische Schema. Nun wurde bereits gesagt, daß das dichte Plasma der Analregion in zwei sich gegenüberliegenden Partien des Eies in symmetrischer Weise höher ansteigt als in den dazwischen gelegenen Partien. Dadurch eröffnet sich die Möglichkeit außer der Apical-analachse noch zwei Achsen festzulegen, also an die Stelle der Radiärsymmetrie die Bilateralsymmetrie treten zu lassen. Die Apical-analachse repräsentiert dann die Längsachse des bilateralsymmetrischen Gebildes, die Parallele durch den Eimittelpunkt zur Längsachse des kernführenden Ellipsoids seine Transversalachse und die Parallele zu der einen kurzen Achse des Ellipsoids seine Dorsoventralachse. Der erste Teilungsschritt sondert die rechte von der linken Blastomere, der zweite je eine rechte und eine linke orale von je einer rechten und einer linken aboralen Blastomere, und aus dem dritten gehen vier obere (apicale) und vier untere (anale) Blastomeren hervor, von denen jede für sich durch drei Indices bestimmt ist, z. B. die apicale orale rechte Blastomere.

Wir hätten also das Ei und den jüngsten Keim mit den drei Achsen der *Bipinnaria* ausgestattet. Leider sind wir nicht imstande, an der Hand der vorliegenden Befunde die Darstellung der Furchung mit dieser Präzision durchzuführen. Wir wissen zwar, daß bei der ersten Teilung die rechte von der linken Blastomere gesondert wird; aber es fehlen uns die cytomorphologischen Indizien, die sichtbaren substanziellen Differenzen, die es uns ermöglichen zu sagen, welche von den zwei Zellen die rechte oder die linke ist. Wir dürfen uns über das Versagen der cytomorphologischen Kriterien bei der „Zufälligkeit“ ihrer Natur nicht wundern. Bei *Aricia* haben wir in der Dotterverteilung einen weitreichenden morphologischen Indikator, bei *Asterias* in der verschiedenen Dichtigkeit des Plasmas einen weniger weit reichenden. Wir müssen uns dabei bewußt bleiben, daß wir in diesen Erscheinungen Manifestationen der Determination, die aus unwesentlichen Ursachen uns zugänglich sind, nicht aber Determinanten zu sehen haben. Wir werden auf die theoretische Bedeutung der Sachlage noch eingehen. Hier genügt der Hinweis, daß das derzeitige Fehlen von Indizien der Bedingtheit nicht ohne weiteres für Unbestimmtheit gehalten werden darf.

V. Die Furchung von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung.

Die Untersuchung der normalen Furchung lehrt, daß die Art der Aufteilung des Eies von der Lokalisation der Substanzen im Ei und in den Blastomeren abhängt. Es ist daher zu erwarten, daß die Furchung von Eiern, deren Inhaltsanordnung von der Norm abweicht, von Anfang an und während ihres ganzen Verlaufes abnorm ausfällt. Ferner werden die in irgendeiner Blastomere während der Entwicklung eintretenden abnormen Substanzverhältnisse eine abnorme Nachkommenschaft dieser Zelle veranlassen, so daß von diesem Teile des Keimes aus eine Störung der Entwicklung einsetzt. Der Umfang und die Folgen der Entwicklungsstörung sind hier wie im erstgenannten Falle abhängig von der Größe der Ausgangsabnormität.

Im folgenden werden wir uns der Untersuchung der Furchung von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung widmen. Über die Herkunft des Materials ist S. 136 das Nötige mitgeteilt. Es wurde, allgemein gesprochen, durch Steigerung vorhandener Dispositionen mit Hilfe nichtspezifischer Mittel gewonnen. Wir betrachten zuerst die sehr starken Störungen, die sich schon vor der ersten Teilung des Eies verraten. Dann wenden wir uns Keimen zu, die anfangs

eine normale Entwicklung zu nehmen scheinen und erst in ihrem späteren Verhalten ihre anomale Beschaffenheit verraten.

1. Die abnorme Furchung von dem Ei aus.

Für den äußeren Anblick bestehen die Anomalien darin, daß die erste Teilung statt äqual inäqual ausfällt. In bezug auf den Grad der Inäqualität kommen beträchtliche Variationen vor. Geringe Unterschiede im Volumen der Blastomeren des 2-Stadiums ziehen während der nächsten Teilungen keine auffällige Folgen nach sich. Die stärkste Größendifferenz unter den ersten Teilstücken wurde bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern beobachtet, worauf wir S. 191 zu sprechen kommen.

Hier behandeln wir die häufigeren mittleren Fälle. Aus der ersten Teilung gehen zwei Blastomeren hervor, von denen die eine etwa doppelt so viel von der Eisubstanz erhält wie die andere. Die Furche schneidet von der Haftnarbe aus nicht senkrecht ein, sondern weicht seitlich ab, so daß die kleine Zelle seitlich apicalwärts von der großen abgegeben wird. Nach erfolgter Durchtrennung und Abplattung liegt die kleine Zelle der großen in einer leichten Delle auf. Die Fig. 44 zeigt einen Meridionalschnitt durch die Pole der prophasischen Spindel bei der abnorm-inäqualen ersten Teilung. Sie entspricht in der Schnittrichtung und in dem dargestellten Stadium der Fig. 18, die die zum Vergleich heranzuziehenden normalen Verhältnisse wiedergibt. Der Teilungsbezirk ist apicalseitlich so verschoben, daß ein Pol der Zelloberfläche genähert weiter apicalwärts liegt als der andere. Das kernführende lockere Plasma befindet sich nicht innerhalb der Apicalhälfte des Eies, sondern es läßt den regelmäßigen elliptischen Umriß vermissen und ist gleichsam in breitem Zuge unmittelbar an die Zelloberfläche vorgeflossen. Den übrigen Zelleib erfüllt etwas ungleich verteiltes dichtes Plasma, das in der Analregion die dichteste Lagerung aufweist. Die Teilung ist gegen die Norm hinsichtlich ihres Ortes und ihrer Richtung verändert gemäß der andersartigen Lokalisation der Substanzen im Ei, wodurch auch die ungleiche Größe der Teilstücke bedingt ist.

Die nächste Teilung des Keimes, der zwei Drittel der Eimasse in der einen und ein Drittel in der anderen Blastomere enthält, fällt sehr merkwürdig aus. Die große Zelle wird durch eine meridionale Furche äqual geteilt, ähnlich wie normalerweise die beiden Blastomeren. Die Teilungsebene der kleinen Zelle steht ungefähr senkrecht auf der der großen und teilt sie etwas inäqual. Der so

zustandekommende vierzellige Keim besteht aus zwei gleichen großen Zellen, in deren Berührungsebene zwei ungleiche kleine Zellen übereinander liegen. Die Zellen lagern sich sehr eng aneinander an, bis das Keimganze ungefähr kugelförmig wird. Infolgedessen erleiden namentlich die kleinen Zellen beträchtliche Formveränderungen. Entgegen der normalen 4-Teilung (siehe den Äquatorialschnitt der Fig. 20) können hier die beiden Spindelpole nicht in eine Schnittebene zu liegen kommen. Die Fig. 45 zeigt einen dem Keimäquator nahezu parallelen Schnitt durch die Pole der anaphasischen Spindel der großen Zelle. Die Spindel in der kleinen Zelle, deren Achse zu der der großen ungefähr senkrecht und schief zur Äquatorialebene steht, ist schief durchschnitten. In der großen Zelle ist der Teilungsbezirk in seiner Längsausdehnung zu sehen. Das dichte Plasma liegt analwärts unter der Schnittebene. Die Zelle ähnelt in ihrem Verhalten einer Blastomere des normalen 2-Stadiums. In der kleinen Zelle liegt das dichte Plasma innen analseitig, wohin es bei der apical-seitlichen Abknospung dieser Zelle gelangt ist. Die Teilungsregion erstreckt sich daher von der äußeren Analseite nach der inneren Apicalseite. Die kleine Zelle des abnormen 2-Stadiums nähert sich in ihrem Verhalten einigermaßen den Blastomeren des normalen 4-Stadiums bei der 4—8-Teilung (vgl. die Fig. 21). Da das Analplasma bei der Teilung in der analseitigen Zelle bleibt, fällt diese etwas voluminöser aus, und es resultiert die genannte Inäqualität.

Der dritte Teilungsschritt geht in dem abnormen ungleichzelligen 4-Stadium sehr uneinheitlich vor sich. In den beiden großen Blastomeren sondern sich die inäqualen Teilstücke in der Richtung der Apicalanalachse (ähnlich der Norm). Die Teilungen der zwischen die großen gedrängten, ungleichen kleinen Zellen lassen sich ihrer Richtung nach mit Hilfe der uns zu Gebote stehenden Orientierungsmittel kaum beschreiben. Die weiteren Teilungen sind für die Abkömmlinge der großen Zellen zunächst noch vorauszusagen, die der kleinen aber bieten der Beobachtung und der Schilderung, was ihren Verlauf im einzelnen angeht, unüberwindliche Schwierigkeiten. Die Mühe, die es bereitet, für den Einzelfall die geeignete Schnittebene zu finden, lohnt das in seinen allgemeinen Zügen auch so erkennbare Ergebnis nicht. Mit dem Fortgang der Teilungen verlieren die Descendenten der großen Zellen ihre überwiegende Substanzmasse, und der Keim ist aus mehr gleichartigen, wenn auch noch verschieden großen Zellen zusammengesetzt. Die vom Ei her übernommene Substanzanordnung tritt in den Hintergrund gegen die

gewaltsamen Umformungen, die die Blastomeren bei der Zusammen-
drängung der ungleichen Teilstücke zu der Keimkugel erfahren. Wir
sehen, daß die kleinen Zellen von Anfang an zwischen die großen
gedrängt werden. So wird kein Blastocöl gebildet, sondern der
Raum, den es normalerweise einnimmt, mit Zellen erfüllt. Statt der
Blastula kommt ein unregelmäßig gefügter Zellenhaufen zustande, eine
„Stereoblastula“ aus polyedrisch geformten, ungleich großen Zellen,
deren Teilungen nach allen Richtungen vor sich gehen. In Fig. 46
ist ein Schnitt im größten Durchmesser durch ein solches Gebilde
wiedergegeben, das dem Alter nach der großzelligen Blastula ent-
spricht, sich aber mit nichts Normalem vergleichen läßt. Bemerk
sei noch, daß natürlich in dem abnormen Keim die Teilungen nicht
schlechthin „regellos“ verlaufen. Ein Blick auf die Fig. 46 lehrt
vielmehr, daß der Teilungsbezirk jeweils nach Maßgabe der in der
Zelle befindlichen Substanzen und der Zellgestalt eingestellt ist. Es
besteht also nicht Regellosigkeit, wohl aber für uns die Unmöglich-
keit für jeden der mannigfaltigen Einzelverläufe die bestimmte Regel
anzugeben. Zudem ist noch zu berücksichtigen, daß für jeden der-
artigen abnormen Keim wegen der Differenz im Anfang individuelle
Eigenheiten in Betracht kommen.

2. Die abnorme Furchung von der Blastula aus.

Im vorigen Abschnitt betrachteten wir Keime, bei denen die Ab-
weichungen von der Norm von Anfang an so stark waren, daß es
überhaupt nicht zu der Bildung einer Blastula kam. Normalerweise
sind die Blastomeren nach fünf Teilungsschritten im 32-Stadium um
das Blastocöl gruppiert. Dann erfolgen bis zu der kleinzelligen
Blastula tangentielle Teilungen. Im Folgenden wenden wir uns Fällen
zu, in denen eine Blastula mit bestimmten Eigenheiten, deren Folgen
weiterhin sich geltend machen, gebildet wird. Diese Anomalien
treten nicht erst in der Blastula auf. Es wäre auch nicht einzu-
sehen, woher sie bei der Ausschaltung von außen einwirkender
Störungen kommen sollten. Sie werden auf zweierlei Weise ver-
anlaßt. In Keimen, in denen die Aufteilung der Eimasse normal
vor sich geht, werden die Teilungen einer oder mehrerer Blasto-
meren gehemmt, während die übrigen Blastomeren sich weiterteilen.
Solche Teilungshemmungen beruhen auf Kernerkrankungen, mit denen
wir uns im Abschnitt VIII beschäftigen werden. Die andere Ver-
anlassung zur Bildung abnorm gearteter Blastulae, die uns hier an-
geht, besteht darin, daß vom Beginn der Furchung an infolge ab-

normer Substanzanordnung im Ei geringe Inäqualitäten bei den Teilungen vorkommen, die sich der Beobachtung zunächst zu entziehen pflegen. Bei der 4—8-Teilung und später treten sie immer deutlicher hervor. Wenn das Blastoderm ausgebildet ist, können wir zwei Gruppen derartiger Keime unterscheiden: erstens solche, bei denen einzelne größere Zellen im Blastoderm zerstreut sind, und zweitens solche, bei denen sich einige Gruppen größerer Zellen im Blastoderm finden. Beide Male ist die Größenabstufung der Zellen des normalen Keimes in Apical-, Medial- und Analregion zu vermissen, die S. 159 beschrieben und in den Fig. 26, 27, 28 abgebildet ist. Wir sind infolge der ungleichmäßigen Zellenanordnung nicht imstande unser nach der Norm gebildetes Orientierungsschema auf die abnormen Keime anzuwenden. Das hat die tiefere Bedeutung, daß eben hier wirklich in betreff der Lokalisation der Keimteile oder ihrer Zusammenfügung zum Ganzen wesentlich andersartige Verhältnisse herrschen.

a) Einwanderung einzelner Zellen in das Blastocöl.

In der normalen Blastula nehmen die massenreichsten Zellen die Analregion ein. Hier befinden sich am Ende der Phase der tangentialen Teilungen die hohen cylindrischen Zellen. Eine Abnormität der Blastula besteht darin, daß eine ausgeprägte Analregion fehlt. Es sind dafür hin und wieder einzelne große Zellen in das Blastoderm eingestreut. Die Abkömmlinge der großen Zellen, die aus ihnen durch tangentialen Teilungen hervorgehen, sind weit in das Blastocöl vorragende cylindrische Zellen, die zu radialen Teilungen schreiten. Dadurch werden da und dort im Keime Zellen gebildet, die sich bald innen an das Blastoderm anschmiegen, bald im Blastocöl sich frei bewegen. Im letzteren Falle erinnern sie an Mesenchymzellen, die aus dem Epithel auswandern, sind aber beträchtlich voluminöser als die viel später von der Urdarmblase abgegebenen Mesenchymzellen. Die freien Zellen teilen sich je nach ihrer Form in unkontrollierbarer Weise, lagern sich mit ihresgleichen zusammen und wohl auch wieder dem Blastoderm an. So entstehen im Blastocöl mannigfach geformte Zellenhaufen, während das Blastoderm eine mehr und mehr gleichzellige Beschaffenheit erlangt. Es findet weder eine Rückkehr zur Norm noch eine Gastrulation statt. Letztere ist auch gar nicht zu erwarten; denn es fehlen die Bedingungen zur Gastrulation, eben die normal aufgebaute Analregion und das zellenfreie Blastocöl. Der Keim hat gleichsam sein Gastrulationsver-

mögen durch die Abgabe zusammenhangsloser Zellen in das Blastocöl schon erschöpft. Nur in Keimen, in denen der Hauptsache nach die normale Zellenordnung herrscht und vereinzelt eine leichte Störung eine Zelle zum vorzeitigen Einwandern in das Blastocöl veranlaßt, nehmen die Entwicklungsvorgänge ihren normalen Verlauf. Der Eindringling wird verdrängt und später resorbiert.

Die Figg. 47, 48 und 49 stellen Schnitte durch abnorme Blastulae im größten Durchmesser dar. Fig. 47 zeigt ein Blastoderm, in dem das Epithel annähernd gleichartiger Zellen durch einzelne Riesenzellen unterbrochen wird. In einer der großen Zellen vollzieht sich eine tangentielle Teilung. Das Stadium der Fig. 48 ist ein späteres. Die Teilungen verlaufen bereits radial, wie an drei Stellen radial gerichtete Spindeln und vereinzelt dem Blastocöl innen anliegende Zellen erkennen lassen. Man sieht auch, wie tief die noch ungeteilten cylindrischen Zellen in das Blastocöl hineinragen. Das von eingedrungenen, geteilten und zusammengelagerten Zellen zum Teil erfüllte Blastocöl des in Fig. 49 abgebildeten Keimes ist derjenige Zustand, der keine erheblichen Weiterbildungen mehr zuläßt. Das Blastoderm enthält kleinzelliges Material bis auf eine große Zelle, die im ungeteilten Zustande verharret.

b) Multiple Gastrulation.

Zuweilen verläuft die abnorme Aufteilung des Eies so, daß in der Blastula außer einzelnen großen Zellen Gruppen solcher zerstreute einschichtige Verdickungen des Blastoderms bilden, während die normale Größenabstufung der Blastomeren zu vermissen ist. Aus den Gruppen großer Zellen gehen durch tangentielle Teilungen kreisförmige Bezirke cylindrischer Zellen hervor, die sich ähnlich der normalen Analregion verhalten, indem sich in jedem dieser Bezirke Radialteilungen und Zellverschiebungen abspielen, wie ich sie S. 160 für die Analregion beschrieben und in Fig. 29 abgebildet habe. Die Folge dieser Prozesse sind Invaginationen an verschiedenen Stellen des Blastoderms, die je nach dem zur Verfügung stehenden Zellmaterial mehr oder weniger vollkommen ausfallen. Die vereinzelt im Blastoderm liegenden großen Zellen geben in der oben geschilderten Weise einzelne Zellen gegen das Blastocöl ab. Den Keimen mit multiplen Urdärmen ist keine Weiterentwicklung beschieden, es sei denn, daß eine besonders kräftig angelegte Invagination über die anderen rudimentär bleibenden dominiert. Manchmal gedeihen zwei benachbarte Invaginationen einige Zeit

nebeneinander und geben Anlaß zu Zwillungsbildungen der entodermalen Organe in der Larve. In den letztgenannten Fällen handelt es sich um der Norm genäherte Keime mit nur lokal beschränkten Anomalien. Freilich sind auch die stärksten Anomalien, mit denen wir uns augenblicklich beschäftigen, nichts anderes als lokale Störungen, die jeweils nur einen umschriebenen Keimbezirk betreffen; aber ihre Stärke liegt eben darin, daß die umschriebenen Störungen in unbeschränkter Zahl auftreten. Sie wachsen zudem dadurch in ihrer Gefährlichkeit, daß von der in ihrer Menge feststehenden Eimasse um so weniger für das normale Verhalten übrig bleiben kann, als die abnormen Bildungen zu ihrem Aufbau verbrauchen.

In Fig. 50 ist ein Schnitt im größten Durchmesser durch eine Blastula mit ungleichzeitigem Blastoderm wiedergegeben. Das Schnittbild zeigt an drei Stellen Gruppen größerer Zellen, die mehr oder weniger schroff oder durch Übergänge verbunden in das Keimepithel eingegliedert sind. Unten in der Figur sind die Teilungen zweier Schwesterzellen zu sehen, die eben von der Richtung der Tangente abzuweichen beginnen. Der in derselben Weise wie der von Fig. 50 geführte Schnitt der Fig. 51 durch ein älteres Stadium trifft drei Invaginationen, von denen eine besonders deutlich ausgeprägt ist. Die Invaginationen befinden sich in diesem speziellen Fall alle auf einer Hemisphäre des Keimes. Man kann also annehmen, daß die Analregion, statt als geschlossene einheitliche Zellplatte gebildet zu werden, durch abnorme Teilungen eine gewisse Zerstreuung in einzelne, kleinere Bezirke erfahren hat. Im Blastocöl flottieren auch einzelne vom Blastoderm abgelöste Zellen, die zu Häufchen zusammengetreten sind oder durch Teilungen solche gebildet haben. Solche Zellenkonglomerate formieren oft eine Art Blase, die in ihrem Innern eine Höhlung aufweist, so daß in der Blastula noch einmal ein kleines blastulaähnliches Gebilde eingeschlossen ist.

3. Der cytologische Rahmen der abnormen Furchung.

Bei den im Vorstehenden geschilderten Entwicklungsanomalien sind zwei Momente besonders zu beachten:

Die abnorme Furchung nimmt ihren Ausgang von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung.

Der abnorm aufgeteilte Keim erfährt keine Regulation im Sinne der Norm.

Die Vorgänge in den Einzelzellen entsprechen durchaus denen bei der normalen Entwicklung. Wir sehen zwei Faktorenkomplexe

wirksam, den primären, nach dem jede Teilung nach Maßgabe der vom Ei übernommenen Substanzanordnung in der Blastomere verläuft, und den sekundären, nach dem die vom Ei übernommene Substanzanordnung durch das Lageverhältnis der Blastomere im Keime modifiziert wird. Es ist klar, daß gerade dadurch die Anomalie des Eies durch die ganze Furchung weiter gegeben wird. Sie erfährt sogar noch eine Verstärkung, weil die Blastomeren mit jedem Teilungsschnitt in Lagen gebracht werden, die sie weiter von der Norm entfernen.

Die der Norm entsprechenden Intracellularprozesse können also zu keiner Regulation der Entwicklung von Eiern mit abnormer Substanzlokalisierung führen. Sie garantieren vielmehr den abnormen Fortgang der abnorm begonnenen Entwicklung. Wir sehen erneut den Beweis für die Abhängigkeit der Furchung vom Eibau erbracht.

Vielleicht ist man geneigt zu erwarten, daß außer den für die normale Entwicklung typischen Intracellularprozessen neuartige Vorgänge statthaben, deren Zweck eine Regulation sein möchte, oder daß in den Keimen mit abnorm gelagerten Blastomeren geeignete Zellenverschiebungen eine regulative Umordnung der Teile zu einem normalen Ganzen bewerkstelligen könnten. Aber die genaue Untersuchung lehrt mit Sicherheit, daß nichts dergleichen eintritt. Wohl sind geringe Störungen nicht so folgenschwer wie große. Wenn in der Blastula von einer mit etwas zu großen Zellen ausgestatteten Stelle des seitlichen Blastoderms einige Zellen in das Blastocöl treten, so erfährt die Entwicklung des Keimes keine Störung; doch nicht etwa deshalb, weil die ausgewanderten Zellen irgendwie regulativ an den rechten Ort zurückgebracht werden, sondern nur, weil sie, in irgendeinen Winkel des Blastocöls gedrängt, ohne weiter stören zu können, zerfallen.

Während der Eibildung zustande gekommene und durch geeignete Maßnahmen gesteigerte Lokalisationsanomalien des Eies sind samt der durch sie bedingten anomalen Furchung nicht regulierbar. Anders verhalten sich die durch äußere Mittel gewaltsam aufgedrängten Deformationen von Eiern und Keimen, deren wir schon S. 135 gedachten und die durch die rein physikalisch bedingte Elastizität nach dem Aufhören der deformierenden Einwirkungen wieder ausgeglichen werden.

Wie die Substanzumlagerungen bei der abnormen Aufteilung des Eies in bezug auf die Einzelzelle der Norm entsprechend ver-

laufen, so ist das auch mit der Besamung und dem Verhalten der Blastomerenkerne der Fall. Wir beobachten Erscheinungen, die ganz mit den in den Abschnitten III, 3 b und IV, 8 b geschilderten übereinstimmen. Auf die Intracellulärprozesse beim Stillstand der Entwicklung der abnormen Keime werden wir im Kapitel X zu sprechen kommen.

VI. Die Entwicklung isolierter Keimteile.

Daß aus den isolierten Blastomeren der frühen Stadien dotterarmer Echinodermenkeime vollkommene und proportionierte Larven in verkleinertem Maßstabe hervorgehen, ist wohl bekannt. Die Befunde darüber wurden, namentlich in die Begriffe des modernen Neovitalismus eingekleidet, oft erörtert. Trotzdem ist es ununtersucht geblieben, wie die Blastomeren nach ihrer Entnahme aus dem Verbands des Keimes bei der Einleitung der selbständigen Entwicklung sich eigentlich verhalten. In dieser Untersuchung besteht unsere gegenwärtige Aufgabe. Wir werden die Blastomeren generationen von *Asterias* auf ihr Verhalten nach der Isolation bis zum Blastulastadium systematisch prüfen, ohne die Darstellung durch die gelegentliche Diskussion der von anderer Seite gemachten Angaben zu stören.

Wegen der Beschaffung des Materials sei auf S. 136 verwiesen. Die Abbildungen der Teilkeime sind in derselben Vergrößerung gezeichnet wie die die Entwicklung der ganzen Keime illustrierenden Figuren.

1. Die Blastomeren des 2-Stadiums.

Die Blastomeren des 2-Stadiums sind Halbkugeln, die in der Apicalhälfte die kernführenden Ellipsoide lockeren Plasmas mit der Längsausdehnung parallel zu der Abflachung und in der Analhälfte, namentlich in der eigentlichen Analregion, dichtes Plasma enthalten.

Werden die beiden Blastomeren voneinander getrennt, so rundet sich jede der Halbkugeln zur Kugel aus. Die Apicalanalachse wird verkürzt, die flache Seite zur Kugelwölbung ausgebogen und die bestehende Krümmung verstärkt. Diese äußere Umformung verläuft nicht ohne innere Umlagerungen. Diese Umlagerungen lassen sich darstellen, wenn man die Zelle gleich nach der Isolation, während die Ausrundung vor sich geht, fixiert. Die Fig. 52 zeigt einen Meridionalschnitt senkrecht zur ersten teilenden Ebene im Sinne des

ganzen Keimes durch eine isolierte Blastomere während der Ausrundungsumlagerungen. Die vom Beschauer rechte Seite der Figur ist die ehemalige Berührungsseite der Blastomere mit ihrer Nachbarin. Im Zellinneren befindet sich alles im Fluß. Das dichte Anplasma breitet sich aus und steigt unter der Oberfläche auf, während die Kernregion unter Beibehaltung ihrer Längsausdehnung dazwischen einsinkt. Kommen die Plasmabewegungen mit der erreichten Kugelgestalt der Zelle zur Ruhe, so finden wir in der Apicalhälfte symmetrisch situiert das Ellipsoid des kernführenden lockeren Plasmas und in der Analphälfte das dichte Plasma. Wir haben ein Gebilde vor uns, das hinsichtlich der Anordnung seiner Substanzen völlig dem Ei proportional ist und nur die halbe Masse enthält.

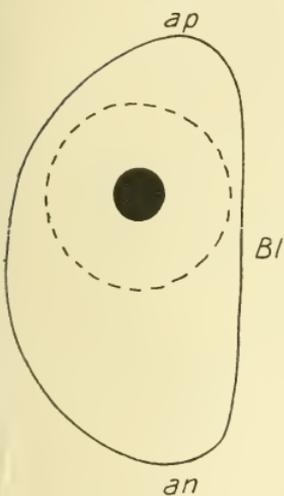


Fig. A.

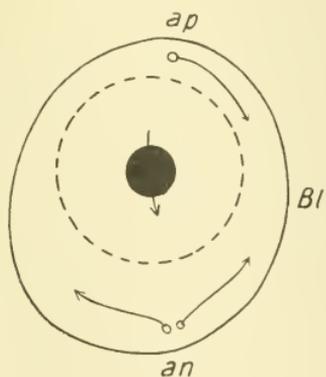


Fig. B.

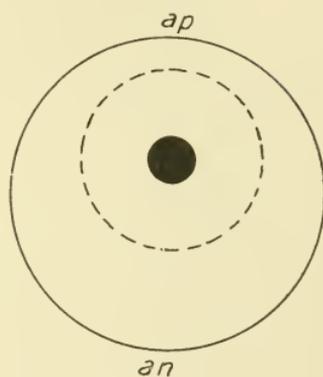


Fig. C.

Die schematischen Figuren A, B und C sollen die Umformung und Umlagerung des Inhalts der isolierten Blastomere des 2-Stadiums in eine eiproportionale Zelle kurz überblicken lassen. Es handelt sich um Meridionalschnitte im Sinne des ganzen Keimes, die auf dessen erster teilender Ebene senkrecht stehen. Daher ist der um den Kern angedeutete Bezirk lockeren Plasmas immer im Querschnitt getroffen. Man sieht auch, wie er unter Beibehaltung seiner Richtung aus der Halbkugel in die Kugel übergeführt wird.

Daß die Ausrundungsumlagerungen aus der isolierten Blastomere des 2-Stadiums ein Ei von halber Masse machen, verstehen wir,

wenn wir uns an das Zustandekommen der Substanzanordnung in den Blastomeren des 2-Stadiums erinnern. Diese ergibt sich aus dem primären und sekundären Faktorenkomplex, aus der Übernahme der Inhaltsanordnung des Eies und der durch das Lageverhältnis im Keim bedingten Modifikation. Die Isolation einer Blastomere, ihre Entfernung aus dem Keim, bedeutet nichts anderes als die Vernichtung des sekundären Faktorenkomplexes. Es bleibt also nur der primäre Faktorenkomplex, d. h. die vom Ei übernommene Substanzanordnung, wirksam. Das Experiment bestätigt, was diese Erwägung erwarten läßt. Die isolierte Blastomere des 2-Stadiums verhält sich wie ein ganzes Ei von halber Masse.

Verfolgen wir die weitere Entwicklung durch äußere Einwirkungen nicht beschädigter isolierter Blastomeren des 2-Stadiums, so begegnen uns alle die Erscheinungen wieder, die wir im Kapitel IV für die normale Entwicklung ganzer Keime behandelt haben. Die Anomalien, die wir antreffen, sind von der Art, wie sie bei der Furchung von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung auftreten (Kapitel V). Wir dürfen annehmen, daß es sich bei ihnen um Teilkeime von abnorm beschaffenen Eiern handelt. Als Beispiel für das normale Verhalten des $\frac{1}{2}$ -Keimes ist in Fig. 53 ein Meridionalschnitt durch das 2-Stadium dargestellt, das in allen seinen Teilen ein verkleinertes Abbild des 2-Stadiums des ganzen Keimes ist. Die Kernbezirke der Apicalhälfte sind quer vom Schnitt getroffen. Die Analregionen erfüllt dichtes Plasma. Zu vermissen ist die Keimhülle, die bei der Blastomerenisolation entfernt wurde. Bekanntlich vermögen sich auch ganze Keime ohne diese Hülle zu entwickeln.

2. Die Blastomeren des 4-Stadiums.

Die Blastomeren des 4-Stadiums sind Kugelquadranten, die in der Analregion und in den Innenwinkeln aufsteigend dichtes Plasma enthalten, während von der Apicalregion bis unter den Keimäquator sich der Kernbezirk so erstreckt, daß seine Längsausdehnung von apical-innen nach anal-außen verläuft.

Wird eine solche Blastomere aus dem Keimverbande isoliert, so rundet sich der im Querschnitt dreieckige Quadrant zur Kugel aus. Er verkürzt sich in der Richtung der Apicalanalachse und dehnt sich in den Flanken aus. Im Inneren vollziehen sich dabei komplizierte Plasmabewegungen, von deren Verlauf und Wirkung die Schemata der Textfiguren D, E und F eine Vorstellung geben. In Worten gestaltet sich die präzise Beschreibung mangels räum-

licher Marken ziemlich schwierig. Der Meridionalschnitt der Textfig. D entspricht dem der Fig. 21. Er deutet die Substanzanordnung der im Keimverbände befindlichen Zelle an. Bei der Ausrundung der isolierten Blastomere erfährt das um den Kernbezirk in ungleicher Dicke verteilte dichte Plasma eine andere Anordnung, und der Längsausdehnung des Kernbezirkes wird eine andere Richtung gegeben. Die Anhäufung von dichtem Plasma im analen Innenwinkel wird nach der Analmitte verlagert, und der Kernbezirk kommt quer darüber zu liegen. Die Fig. 54, die einen Meridionalschnitt durch eine während der Umlagerungen fixierte Blastomere

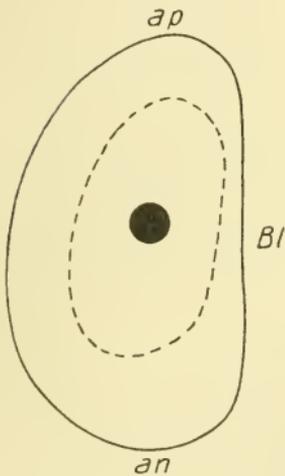


Fig. D.

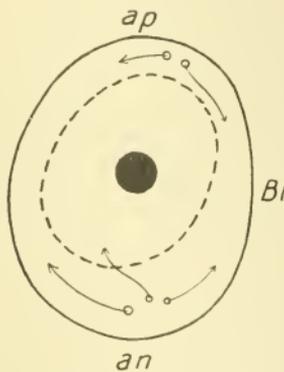


Fig. E.

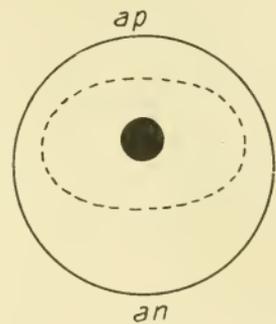


Fig. F.

darstellt, läßt an der inhomogenen Beschaffenheit ihres Inhaltes dessen Bewegung erkennen. In das Schema der Textfig. E sind die Richtungen der Plasmaströmungen auf die mittlere Meridionalebene projiziert eingetragen. Die Textfig. F zeigt die zur Ruhe gekommenen Substanzen in der kugligen Zelle. In der Apicallhälfte findet sich der Kernbezirk, dessen Längsachse parallel zu und über deren Äquator verläuft. Die Anahälfte nimmt dichtes Plasma ein.

Aus der Ausrundung und Substanzumlagerung der isolierten Blastomere des 4-Stadiums geht eine dem Ei der Lokalisation des Inhaltes nach durchaus proportionale Zelle hervor, indem durch die Entfernung aus dem Keimverbände der sekundäre Faktorenkomplex in Wegfall kommt und nur der primäre seine Wirkung behält.

Der weiteren Entwicklung nach entspricht der $\frac{1}{4}$ -Keim dem

ganzen Ei. Fig. 55 gibt einen Äquatorialschnitt (im Sinne des ganzen wie des Teilkeimes) durch die Pole der telophasischen Spindel bei der 2-Teilung des $\frac{1}{4}$ -Keimes wieder. Es findet also statt der meridionalen inäqualen Sonderung, die im ganzen Keime bei der 4—8-Teilung diese Zelle zu treffen hätte, eine regelrechte äquatorial-äquale Sonderung statt. Das Resultat der vollzogenen Teilung ist in Fig. 56 durch einen Meridionalschnitt dargestellt. Wir haben ein zweizelliges Stadium vor uns, das bis auf das Volumen dem in Fig. 53 von dem $\frac{1}{2}$ -Keim dargestellten oder dem des ganzen Keimes durchaus entspricht. In gleicher Weise nimmt die fernere Entwicklung, aus der die Larven von $\frac{1}{4}$ -Größe hervorgehen, einen normalen Verlauf.

Die $\frac{1}{4}$ -Keime lassen sich auch aus isolierten Blastomeren des 2-Stadiums der $\frac{1}{2}$ -Keime erzielen. Es wird dann der sekundäre Faktorenkomplex in zwei Etappen aufgehoben, und es finden nach jeder der beiden Isolationen innere Umlagerungen statt, wie ich sie S. 179 beschrieben habe. Daß bei diesem langwierigen Verfahren ein größerer Prozentsatz von Keimen als sonst durch die technischen Manipulationen beschädigt wird, stört die theoretische Bedeutung des Falles nicht.

3. Die Blastomeren des 8-Stadiums.

Der dritte Teilungsschritt verläuft normalerweise etwas inäqual.

Die vier Apicalzellen haben keinen dem ganzen Ei der Lokalisation nach völlig entsprechenden Inhalt. Ihr Kernbezirk nimmt eine zentrale Lage ein, und es fehlt ihnen an exzentrisch situiertem dichten Plasma. Werden sie isoliert, so runden sie sich ab. Die einsetzenden Teilungen ergeben zwar vielfach ein blastulaähnliches Gebilde, ohne daß es aber zur Gastrulation kommt. Der aus einer Apicalzelle hervorgegangenen Zwergblastula fehlt die Blastodermverdickung, von der normalerweise die Gastrulation ausgeht. Die Apicalzelle, die von Anfang an kein eiproportionales Gebilde darstellt, ist zu der Formation eines normalen Keimes nicht fähig.

Anders verhalten sich die Analzellen. Solange sie dem 8-zelligen Keime angehören, besitzen sie analseitig in den Berührungswinkeln reichliches dichtes Plasma, während apical-außen mit ihren Längsausdehnungen in tangentialer Richtung die Kernbezirke liegen. Verstrecken nach der Isolation der Analzellen ihre Abflachungen, so gleichen sie mit dem symmetrisch-exzentrischen Ellipsoid lockeren Plasmas in der Apicalhälfte und dem dichten Plasma in der Anal-

hälfte kleinen Eiern, die etwas mehr als $\frac{1}{8}$ der normalen Masse enthalten. Die diesen Zustand herbeiführenden Umlagerungen verlaufen ziemlich einfach und bestehen in auf die Außenschichten beschränkten Ausrundungen. Die alsbald einsetzenden Teilungen gehen der Norm gemäß vor sich. Die Fig. 57 zeigt einen Äquatorial-schnitt durch die Pole der telophasischen Spindel des ersten selbständigen Teilungsschrittes der isolierten Analzelle. Das Bild entspricht ganz der Zweiteilung des $\frac{1}{4}$ - (Fig. 55), des $\frac{1}{2}$ - oder des ganzen Eies. Die fernere Entwicklung weist bei normalem Anfang keine Besonderheiten auf und ergibt Zwerglarven, deren Mortalität freilich größer ist als die der Larven aus ganzen gesunden Eiern. Wir dürfen der erhöhten Sterblichkeit aber keine prinzipielle Bedeutung beimessen, da sie auf Rechnung der bei dem Experiment unvermeidlichen Mißhandlungen der zarten Keime geht.

Es ist zu erwarten, daß sich den aus den Analzellen des 8-Stadiums hervorgehenden ähnliche Keime auch aus den isolierten Blastomeren des 4-Stadiums der $\frac{1}{2}$ - oder des 2-Stadiums der $\frac{1}{4}$ -Keime erzielen lassen. Auf diese Weise würde man, da die Bildung der Apicalzellen umgangen wird, wirklich acht $\frac{1}{8}$ -Keime statt wie aus dem 8-Stadium nur vier erhalten. Ich habe aber Versuche dieser Art, die an die Lebensfähigkeit des Materials hohe Anforderungen stellen, nicht ausgeführt.

4. Die Blastomeren des 16- und des 32-Stadiums.

Der 16-zellige Keim besteht aus zwei übereinander gelagerten Kränzen von je acht Zellen.

Für die acht Apicalzellen des 16-Stadiums gilt dasselbe wie für die vier des vorigen Stadiums. Es fehlen ihnen die zu der Formation normal-proportionierter Keime nötigen Eigenschaften.

Die acht Analzellen haben von ihren Mutterzellen die exzentrische Anordnung des Inhaltes übernommen. Die Analregion enthält immer noch die Hauptmasse des dichten Plasmas, und darüber liegen die Kernbezirke. Infolge des seitlichen Druckes dehnen sich die Blastomeren analwärts nach der Blastocölseite hin aus. Infolgedessen hat die Längsausdehnung der ganzen Zellen und in ihnen die der Kernbezirke die Richtung der Keimmeridiane. Isoliert bildet jede solche Analzelle eine Kugel unter Beibehaltung der noch vom Ei herührenden Exzentrizität des Inhaltes. Die Teilungen ergeben eine kleine Blastula, in der die Gastrulation eingeleitet wird. Weiter reichen meine Beobachtungen nicht. Allein alles deutet darauf hin,

daß der weiteren Entwicklung aus inneren Ursachen keine Hindernisse in den Weg treten.

In dem 32-zelligen Keim zeigen die Apical- und die Subapicalzellen eine konzentrische Schichtung der Substanzen um den zentralen Kern. In den Subanalzellen liegt der Kern nur wenig exzentrisch infolge einer Anhäufung dichten Plasmas an den Außenseiten. In den Analzellen nimmt der Kernbezirk eine deutlich exzentrische Lage ein, indem die äußeren und besonders die analen Partien von dichterem Plasma erfüllt sind. Nur in den acht Analzellen ist also die eiproportionale Substanzanordnung noch sehr ausgeprägt. Daher ist zu erwarten, daß von den 32 isolierten Blastomeren nur sie normal gebaute Zwergkeime liefern werden. Leider gelang mir die saubere Isolation der schon sehr kleinen Zellen des 32-Stadiums nicht, so daß mir sichere Beobachtungen im einzelnen fehlen. Immerhin kann die Vermutung als ziemlich gesichert gelten, daß sowohl aus dem 16-zelligen wie aus dem 32-zelligen Keim bei der völligen Auflösung des Zellverbandes nur die acht Analzellen in normaler Weise Keime zu formieren vermögen.

5. Blastomerengruppen.

Bei dem Versuch die Blastomeren der Keime einzeln zu isolieren bleiben oft, namentlich auf älteren Stadien, einige oder mehrere Blastomeren miteinander im Zusammenhang. Durch Zerschneiden der Blastula mit einem feinen Messer (am besten einer scharf geschliffenen Lanzette) erhält man Stücke des Blastoderms. Ich verfuhr so, daß ich aus Massenversuchen die Teilkeime verschiedener Kombination vergleichend auf ihr weiteres Verhalten prüfte. Normale Larven erhielt ich nur aus jungen mehrzelligen Teilkeimen, wenn sie eine bestimmte Zusammensetzung aufwiesen, nicht aber aus beliebigen Teilen der Blastula. Wir werden die beiden Fälle getrennt behandeln.

a) Blastomerengruppen aus jungen Keimen.

Das allgemein Gültige erhellt aus dem Vergleich von sechs Teilkeimen verschiedener Zusammensetzung, deren Geschichte an mehreren Exemplaren ganz verfolgt werden konnte.

Der halbe Keim des 4-Stadiums besteht aus zwei Blastomeren von der Form je eines Kugelquadranten. Runden sich beide Zellen zu aneinander gelagerten Halbkugeln aus, so entsteht ein proportioniertes 2-Stadium von halber Eimasse, dessen weitere Entwicklung normal

verläuft. Die Umlagerung des Zellinhaltes ist dadurch zustande gekommen, daß zu dem weiter gültigen primären Faktorenkomplex an Stelle des vor der Isolation bestehenden sekundären Faktorenkomplexes für die Zusammenlagerung von vier Blastomeren durch die Isolation von zwei Blastomeren der sekundäre Faktorenkomplex für zwei Blastomeren getreten ist. Es geht, kurz gesagt, das halbe 4-Stadium in ein normales 2-Stadium über.

Werden die vier Apicalzellen des 8-Stadiums von den vier Analzellen getrennt, so verhalten sich die vier Analzellen, indem sie sich längs der Apicalanalachse ausdehnen und ihre Substanzen sich entsprechend umlagern, wie ein normales 4-Stadium, das sich weiter entwickelt. Die Apicalzellen desselben Stadiums dagegen bilden für sich allein zwar ein blastulaähnliches Gebilde von durchweg gleich dickem Blastoderm, das aber nicht gastruliert. Es fehlt diesem Teilkeim die von der Substanzaordnung im Ei her übernommene Polarität.

Setzen zwei Apical- und zwei Analzellen des 8-Stadiums einen Teilkeim zusammen (halbiertes 8-Stadium), so verschieben die Zellen sich gegeneinander in ähnlicher Weise wie nach der Vierteilung des von Anfang inäqual aufgeteilten Eies (siehe S. 171), und es kommt wie dort zu der Bildung einer Stereoblastula.

Aus drei Blastomeren des 4-Stadiums, die sich ähnlich wie die Blastomeren der durch Dispermie erzeugten Simultandreier zusammenlagern, gehen Keime hervor, die sich der Norm nähern. Die Weiterteilungen verlaufen hier anscheinend in Vielfachen von 3 statt in Vielfachen von 2, so daß z. B. das 6-Stadium dem normalen 8-Stadium entspricht usw.

Die aus fünf Blastomeren des 8-Stadiums bestehenden Teilkeime (vier Analzellen und eine Apicalzelle oder irgend eine andere Kombination, besonders wirkungsvoll zwei Analzellen und drei Apicalzellen) ergeben anscheinend regellose Zellenhaufen, indem gleich die erste Zusammenlagerung der Zellen sich der Beschreibung mit unseren einfachen topographischen Begriffen entzieht.

Überblicken wir die aufgezählten Fälle, die sich durch geduldiges Experimentieren beliebig vermehren ließen, so sehen wir, daß normalproportionierte Keime hervorgehen aus zwei Blastomeren des 4-Stadiums, eventuell auch drei Blastomeren desselben Stadiums und aus den vier Analzellen des 8-Stadiums. Mißbildungen hingegen ergibt die selbständige Entwicklung der vier Apicalzellen des 8-Stadiums (nicht gastrulierende Blastula), zwei Apical- und zwei

Analzellen desselben Stadiums (Stereoblastula) und fünf beliebige Blastomeren desselben Stadiums (Stereoblastula-ähnlichen Zellenhaufen). Die Teilkeime, die sich zu normalproportionierten Keimen entwickeln, haben eines miteinander gemeinsam. Sie zeigen, sobald die Zellenverschiebungen, aus denen die annähernd kugelförmige Gestalt des Keimes resultiert, vor sich gegangen sind, eine Gruppierung der Zellen und eine dadurch bedingte Anordnung ihres Inhaltes, die einem Stadium der normalen Entwicklung entspricht.

b) Blastodermstücke aus der Blastula.

In der kleinzelligen, sich eben bewimpernden und aus der Keimhülle frei werdenden Blastula herrscht eine bestimmte Abstufung in der Größe der Zellen. Von den großen Analzellen aus nehmen die Blastomeren über das seitliche Blastoderm allmählich an Größe ab bis zu den Subapicalzellen. Die Apicalzellen sind wieder etwas größer und stimmen in ihrem Volumen etwa mit den mittleren Zellen des seitlichen Blastoderms überein.

Aus sehr kleinen Stücken des zerschnittenen Blastoderms gehen, falls überhaupt Teilungen erfolgen, Morula-ähnliche Gebilde hervor, die zu keiner weiteren Entwicklung fähig sind.

In größeren Stücken des Blastoderms ordnet sich das einen Teil einer Kugelschale bildende Epithel zu Blastula-ähnlichen Gebilden um. In solchen Teilblastulae herrscht natürlich nicht die normale Größenabstufung der Blastomeren und selten nur eine dieser ähnliche. Ich habe nun entgegen den Angaben von anderer Seite über ähnliche Objekte nicht finden können, daß sich solche Gebilde durchweg zu normalen Larven entwickeln. Es findet zwar meistens eine Weiterentwicklung statt; aber es kommen dadurch Anomalien zustande, die denen ähnlich sind, die ich im Abschnitt V, 2, a und b als die Folgen abnorm konstituierter Eier und Blastulae beschrieben habe. Wir finden auch hier Einwanderungen einzelner Zellen in das Blastocoel, mangelhafte Gastrulation u. dgl., eben die Mißbildungen, zu denen die abnorme Größenabstufung der Blastomeren in der Blastula führt.

Halbiert man die Blastula senkrecht zu der Apicalanalachse, so ergibt die Anahälfte eine normale Larve, während die Apicalhälfte eine nicht gastrulierende Blastula bildet. In der Anahälfte schließen sich die Zellen über der durch den Schnitt entstandenen Öffnung des Blastocoels zusammen. Die dabei vor sich gehende Dehnung der Zelle in den Richtungen der Kugeloberfläche erlaubt weitere

tangentiale Teilungen. Der Keim ist gleichsam in ein früheres Blastula-Stadium zurückversetzt, von dem aus die normale Entwicklung weitergeht.

Allgemein läßt sich sagen, daß die Teile der zerstückelten Blastula eine der Norm des Ganzen um so mehr genäherte Entwicklung nehmen, je ähnlicher sie dem günstigsten Fall des senkrecht zu der Apicalanalachse apicalseitig von ihrer Mitte und mit Einschluß der Analregion ausgeschnittenen Stückes in bezug auf ihren Zellenbestand sind.

6. Der cytologische Rahmen der Entwicklung der Teilkeime.

Während der Furchung verläuft jede Teilung nach Maßgabe der vom Ei übernommenen Substanzlokalisation (primärer Faktorenkomplex), wobei zugleich die übernommene Lokalisation durch das Lageverhältnis der Blastomere im Keim modifiziert wird (sekundärer Faktorenkomplex). Das Verhalten des Keimganzen stellt sich dar als die Resultante der gleichsinnig verlaufenden Einzelereignisse.

Die Entfernung einer Blastomere aus dem Keimverband, ihre Isolation gegen die Druckwirkungen der Nachbarzellen, beseitigt den sekundären Faktorenkomplex, so daß der primäre allein wirksam bleibt. Die isolierte Blastomere verhält sich also bei ihrer nächsten Teilung wie das Ei, wenn es zur ersten Teilung schreitet. Die Entwicklung ganzer Organismen aus Teilen von Keimen hat in diesen Grenzen nichts Überraschendes oder Wunderbares an sich.

Die Grenzen für die Entwicklung normal-proportionierter Keime aus Keimteilen sind für *Asterias* dadurch gezogen, daß von dem dritten Teilungsschritte an nicht mehr alle Blastomeren mit einer Ei-proportionalen Lokalisation ihrer Substanzen ausgestattet werden. Im 4-Stadium bedingt der sekundäre Faktorenkomplex eine solche Anordnung der Substanzen in den Blastomeren, daß die 4—8-Teilung nicht nur der Menge, sondern auch der Lokalisation nach inäqual ausfällt. Für die Apicalzellen wird der primäre Faktorenkomplex dauernd verändert. Ähnliche Vorgänge wiederholen sich bei den ferneren meridionalen Zellsonderungen. Wir sehen daher normal-proportionierte Keime nur hervorgehen aus allen isolierten Blastomeren des 2- und des 4-Stadiums, aus den vier Analzellen des 8-, den acht Analzellen des 16- und wohl auch den acht Analzellen des 32-Stadiums.

Wollte man acht $\frac{1}{8}$ -Keime erzielen, so müßte man die inäquale

4—8-Teilung dadurch umgehen, daß man im 4-Stadium die Blastomeren isoliert. Wenn die vier $\frac{1}{4}$ -Keime sich zweigeteilt haben, würde abermals isoliert. Auf diesem Wege würden acht $\frac{1}{8}$ -Keime zustande kommen, wenn sich die technischen Schwierigkeiten des Experiments überwinden lassen.

Sollen einzelne Blastomeren sich zu normal-proportionierten Keimen entwickeln, so müssen sie eine Ei-proportionale Substanzlokalisation besitzen. Entsprechendes gilt für isolierte Gruppen von Blastomeren früher Stadien und für Stücke aus dem Blastoderm der kleinzelligen Blastula. In diesen beiden Fällen müssen die Zellen den isolierten Keimteil derartig zusammensetzen, daß sie bei dem Zusammenschluß zur Keimkugel eine den Stadien der Norm proportionale Gruppierung erhalten. Normal-proportionierte Keime liefern daher zwei (eventuell drei) Blastomeren des 2-Stadiums, die vier Analzellen des 8-Stadiums und die die Analregion enthaltenden Stücke der senkrecht zur Apicalanalachse geteilten Blastula.

Was das Verhalten der Substanzen in den einzelnen Zellen betrifft, so ist nur zu sagen, daß lediglich die für die normale Furchung charakteristischen Prozesse sich abspielen (siehe Abschnitt IV, 8). Die die Teilungen bewirkenden Plasmabewegungen verlaufen nach Maßgabe der herrschenden Bedingungen. Die Kerne sind immer typische Furchungskerne. Neuartige substantielle Beziehungen treten nicht auf. Bei allen zu beobachtenden Vorgängen handelt es sich nur um Lokalisationen von Substanzen und Zellen.

Anhang: Die Entwicklung normal-proportionierter Keime aus mehr als einem Ei.

Aus Gründen der später zu behandelnden Theorie läge es hier nahe Untersuchungen darüber mitzuteilen, ob sich aus mehr als einem Ei ein einheitlicher Organismus, nicht etwa eine Mehrfachbildung (ganze oder teilweise Zwillinge, Drillinge u. dgl.) aufziehen läßt.

Dem Neovitalismus muß an der Bejahung dieser Frage sehr viel gelegen sein. So hat es auch H. DRIESCH (1910) neuerdings wieder unternommen über die Entwicklung verschmolzener Echinidenkeime zu berichten, nachdem seine früheren Angaben angezweifelt worden sind. Er erhielt bei *Echinus microtuberculatus* und *Sphaerechinus granularis* aus zwei Eiern, von denen gesagt wird, daß sie miteinander verschmolzen sind, neben mannigfachen Mehrfach-

bildungen auch reine Einheitsbildungen. Über das Zustandekommen solcher Keime erfahren wir im einzelnen nichts.

Ich habe viel Mühe darauf verwendet, bei *Asterius glacialis* solche Einheitsbildungen zu erzeugen, ohne einen Erfolg zu erzielen. Es lohnt sich daher um so weniger über Mittel und Erreichtes zu berichten, als die Versuche noch weiter fortgesetzt werden. Das Gelingen des Experiments halte ich trotz der bisherigen negativen Resultate nicht für ausgeschlossen, sondern nur an bestimmte Bedingungen gebunden, über die die folgenden Erwägungen aufklären.

Wir wissen, daß aus Teilen von Keimen (isolierten einzelnen Blastomeren oder Gruppen von Blastomeren) dann normal-proportionierte Organismen hervorgehen, wenn die isolierten Blastomeren eine Ei-proportionale Substanzlokalisierung haben oder die isolierten Gruppen von Blastomeren eine den Stadien der Norm proportionale Gruppierung aufweisen. Soll aus mehr als einem Ei ein einheitlicher Organismus aufgezogen werden, so sind dementsprechend die Eier so zusammenzufügen, daß sie zusammen ein Gebilde ausmachen, das einem normalen Stadium in vergrößerten Verhältnissen gleicht. Zwei Eier werden also nicht miteinander zu verschmelzen, sondern in der Weise aneinander zu lagern und gegeneinander abzuplatten sein, daß die Längsachsen ihrer Kernbezirke parallel verlaufen und die Apical- und Analpunkte gleichsinnig liegen. Wir erhalten dadurch ein zweizelliges Gebilde von den Proportionen des normalen 2-Stadiums, indem wir zwei ungeteilten Eiern den sekundären Faktorenkomplex des 2-Stadiums aufgezwungen haben. Mit drei Eiern würde der Simultandreier nach Dispermie und mit vier Eiern das normale 4-Stadium nachzuahmen sein. Aus mehr als vier Eiern dürfte, von den technischen Schwierigkeiten abgesehen, auf jeden Fall keine normal-proportionierte Einheitsbildung zu erzielen sein. Die von der 4—8-Teilung an zwischen Apical- und Analzellen bestehende Differenz kann naturgemäß in einem Gebilde, das nur aus ganzen Eiern zusammengesetzt ist, nicht vorkommen.

VII. Die Entwicklung unbefruchteter Eier.

Durch die Besamung wird normalerweise weder die Lokalisation der Substanzen im Ei, von der die Art seiner Aufteilung abhängt, wesentlich geändert, noch werden außer dem Kern geformte Substanzen in das Ei gebracht, die sich weiterhin irgendwie wirksam erwiesen. Es ist also zu erwarten, daß die Entwicklung unbefrucht-

teter Eier, wenn sie überhaupt zustandekommt, ebenso wie die befruchteter verläuft, solange die spezifischen Eigenschaften der Zellkerne nicht zur Wirkung kommen. Für die Furchung wird es gleichgültig sein, ob die Rekreativkerne der Blastomeren amphimiktischer oder rein mütterlicher Abkunft sind.

Bei der Untersuchung der parthenogenetischen Entwicklung interessiert uns hier, ob sich diese Erwartungen bestätigen. Die viel erörterte Frage nach der Chromosomenzahl lassen wir dabei ebenso außer Betracht wie die nicht weniger eifrig bearbeitete Physiologie der künstlichen Entwicklungserregung.

Als Material dienen uns die S. 136 erwähnten autoparthenogenetischen Eier gewisser Weibchen. Ihre Entwicklung wurde in künstlichem Seewasser bis zu der hydrocölbildenden Bipinnaria verfolgt. Etwa zwei Drittel der sich entwickelnden Keime gleichen ganz den aus befruchteten Eiern hervorgegangenen. Ein Drittel läßt von der ersten Teilung an die normale Äquivalenz der Blastomeren vermissen. Wie viele Eier überhaupt keine Teilung eingehen, hängt von der Individualität der Mutter ab. Ich weiß kein Anzeichen, das die Disposition zur Autoparthenogenese und künstlichen Entwicklungserregung im voraus verrät.

1. Die normale Entwicklung.

Über die normale Entwicklung unbefruchteter Eier ist nichts Besonderes zu sagen. Es gilt für ihre Aufteilung das in den Abschnitten IV, 1—7 Ausgeführte. Die Fig. 58 zeigt einen Meridionalschnitt durch den Keim von 64 Zellen. Das Stadium könnte ohne weiteres als Beispiel für die Norm zwischen die Fig. 24 (32-Stadium) und 26 (großzellige Blastula) eingefügt werden. Die Größenabstufung der Blastomeren und die Anordnung ihres Inhaltes entspricht ganz der Norm. Über den großen Analzellen liegen die kleineren Subanalzellen. Die Apicalhemisphäre wird von den kleinen Subapical- und den Apicalzellen gebildet. In der Analregion findet sich das meiste dichte Plasma und zwar vorzüglich in den breiten Außenpartien. Weniger dichtes Plasma nimmt in allen Zellen die gegen das Blastocöl gerichteten Fortsätze ein. Die Kernbezirke dehnen sich im äußeren Teil der Blastomeren in tangentialer Richtung aus. Die Kerne sind Rekreativkerne mit allen den Merkmalen, die für die Furchungsphase charakteristisch sind.

2. Die Zellabknospungen.

Bei der Besprechung der abnormen Furchung vom Ei aus behandelten wir Keime, deren erste Teilung statt äqual inäqual ausfällt. Wir erwähnten dort (S. 171), daß die stärkste Größendifferenz dieser Art bei manchen parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern vorkommt.

Ein überwiegend großer Teil des Eies bleibt bei dem Beginne der Furchung von den Teilungsbewegungen ausgeschlossen. Indem der Eikern nach dem Vollzug der Richtungkörperbildung nicht in der normalen Weise in die Tiefe sinkt, sondern der Oberfläche ziemlich nahebleibt, kommt eine außergewöhnliche Exzentrizität des Kernbezirkes zustande. Dementsprechend fallen die Furchungsteilungen überaus inäqual aus. Es hat fast den Anschein, als würden der Richtungkörperbildung ähnliche Teilungen weiter fortgesetzt. Über einer Riesenzelle mit oberflächlich gelagertem Kern wird allmählich eine Art Blastoderm gebildet. Später wird die große Zelle mehr und mehr aufgeteilt und dadurch allseitig von den kleineren Zellen umgeben, bis den Kernteilungen keine Zellabgrenzungen mehr folgen und endlich die Teilungen überhaupt eingestellt werden.

Zur Beantwortung der Frage, was diese bei der parthenogenetischen Entwicklung auftretende Anomalie veranlaßt, ist folgendes zu sagen. Wir wissen, daß auch befruchtete Eier sich von der ersten Teilung an inäqual furchen können (siehe S. 171). Es besteht also in manchen Fällen eine natürliche Disposition dazu. Während normalerweise die Substanzumlagerungen bei der Ausreifung durch die mit der Besamung einhergehenden Ooplasmabewegungen verstärkt, also die die normale Entwicklung garantierenden Bedingungen gefördert werden, fällt bei dem Unterbleiben der Besamung diese letzte Ausprägung der Substanzlokalisation fort. In Eiern, die befruchtet inäqual furchende Keime von der S. 171 beschriebenen Art ergeben hätten, gehen bei parthenogenetischer Entwicklung die hier beschriebenen Zellabknospungen vor sich. Die letzteren sind demnach keine spezifische Folge der Parthenogenese. Die bei dem Fehlen der Besamung weniger energischen Ausreifungsumlagerungen lassen nur die zuweilen bestehenden Dispositionen zu der übermäßigen Exzentrizität des Kernbezirkes ungehinderter hervortreten.

In Fig. 59 ist ein frühes Stadium der Zellabknospung im Meridionalschnitt dargestellt. Die große Zelle enthält in der Analregion das gesamte dichte Plasma und fast unmittelbar unter der

apicalen Oberfläche den Kern von lockerem Plasma umgeben. Darüber liegen blastodermartig die kleinen Zellen die selbst nur noch wenige Weiterteilungen eingehen. Ein älteres Stadium zeigt die Fig. 60 in einem im größten Durchmesser geführten Schnitt. Die Zellabknospung und die Weiterteilung der kleinen Zellen hat solche Fortschritte gemacht, daß der noch nicht aufgeteilte Eirest von den kleineren Zellen allseitig umgeben wird. Man sieht sowohl in der großen wie in einigen kleinen Zellen, daß den Kernteilungen keine Zellabgrenzungen mehr folgen. Ferner ist der Verband der Zellen ein außerordentlich lockerer. Alles das sind Anzeichen beginnender Degeneration, die zum Untergang des abnormen Keimes führen.

Was die die Teilungen bewirkenden Plasmabewegungen bei den parthenogenetischen Zellabknospungen betrifft, so verlaufen sie nur den bestehenden Bedingungen entsprechend. Die substantiellen Beziehungen der Zellbestandteile untereinander sind dieselben wie bei der normalen Furchung. Insbesondere zeigen die Kerne nur die Merkmale der Rekreativkerne in bloßer Vermehrung begriffener Zellen.

3. Die Anfurchungen.

Die Fähigkeit zur Autoparthenogenese ist nur den Eiern mancher Weibchen von *Asterias* eigentümlich. Zutreffender ist es wohl zu sagen, daß nicht in allen entwicklungsreifen Eiern die Auslösung der Entwicklung gleich leicht bewirkt werden kann. Während in einigen Fällen auf Eingriffe jeder Art mit dem Beginn der Teilungen reagiert wird, müssen bei anderen Eiern stärkere Mittel angewandt werden, und manchmal wird nur auf die spezifische Wirkung der Besamung mit Entwicklung geantwortet.

Diejenigen Eier von *Asterias*, die nicht authoparthenogenetisch sind, verharren doch nicht bis zu dem Beginn der degenerativen Veränderungen in dem Zustande, den sie nach dem Abschluß der Ausreifung und der Richtungskörperbildung erreicht haben. Es vollziehen sich in ihnen Vorgänge, die als vergebliche Versuche zu Teilungen erscheinen. Der Zelleib bildet an verschiedenen Stellen nacheinander flache Einbuchtungen, die sich lange erhalten. Das zwischen ihnen vortretende Plasma ähnelt einem breiten Lobopodium, das sehr langsam zustandekommt. Die Veränderungen der Eioberfläche lassen auf durchgreifende Plasmabewegungen im Innern schließen. Dafür spricht auch, daß der Kern in die Tiefe bis zum Eimittelpunkt sinkt und die Schichtung der lockeren und dichteren

Plasmen mehr und mehr verwischt wird. Ich halte die Plasmabewegungen für Teilungsversuche, die nicht zur Durchführung gelangen, weil der Eikern nicht zur Teilung schreitet. In Eiern dieser Art ist die Bildung der Dotterhaut entsprechend der gehemmten Entwicklung nur undeutlich. Man kann zwar Veränderungen in der Außenschicht der Zelle wahrnehmen, ohne aber die normale Abhebung der Membran und die damit einhergehende Flüssigkeitsabscheidung zu beobachten.

Die Fig. 61 zeigt einen Schnitt durch eine angefurchte Eizelle, die 8 Stunden 45 Min. nach der vollzogenen Reifung fixiert wurde. Der Kern liegt im Zentrum der Zelle. Eine ausgeprägte Plasmanschichtung ist nicht vorhanden. Die Oberfläche weist verschiedentliche Aus- und Einbuchtungen auf.

Die unentwickelt bleibenden Eier enden schließlich durch cytolytische Degeneration.

4. Der cytologische Rahmen der autoparthenogenetischen Entwicklung.

Die parthenogenetische Entwicklung unterscheidet sich hinsichtlich der Art der Aufteilung des Eies in nichts von der amphimiktischen, nachdem die anfängliche Entwicklungshemmung durch andere Mittel als die der Besamung beseitigt ist. Die Furchung geht nach der Maßgabe der Eikonstitution vor sich und fällt je nach deren Beschaffenheit normal oder abnorm aus. Die bei der parthenogenetischen Entwicklung besonders auffälligen Zellabknospungen beruhen auf einer Anomalie des Eibaues, die stärker als sonst zum Ausdruck kommt, weil die Substanzumlagerungen nach der Ausreifung bei dem Wegfall der Besamung weniger energisch sich vollziehen. Spezifische Folgen der Parthenogenesis gibt es nicht. Bei dauernder Teilungshemmung des Kerns verlaufen die Teilungsbewegungen des Plasmas ergebnislos. Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der parthenogenetischen Entwicklung ist dasselbe wie bei der aus dem befruchteten Ei.

VIII. Die Entwicklung nach der Besamung mit vergifteten Spermatozoen.

Die bisher besprochenen Entwicklungsanomalien zeigen in bezug auf die Zellkerne ein Verhalten, das ganz dem im Abschnitt IV, 8, b

für die Norm beschriebenen entspricht. Bei der Furchung von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung und der Entwicklung isolierter Blastomeren betreffen die wesentlichen Eigenheiten den Zelleib. Bei der Parthenogenese gehen die Kerne zwar von der halben Chromatinmasse aus, verhalten sich aber wie die amphimiktischen Kerne der aus befruchteten Eiern hervorgehenden Keime. In den folgenden zwei Kapiteln werden wir Fälle behandeln, bei denen die Kerne von abnormer Beschaffenheit sind. Solche Kerne führen wir bei der Besamung in das Ei ein, d. h. wir besamen mit vergifteten und mit artfremden Spermatozoen, Experimente, die bei den Echinodermen schon wiederholt erfolgreich ausgeführt worden sind.

Die Besamung mit abnorm beschaffenen Spermatozoen hat für uns den Zweck, zu ermitteln, welche Bedeutung die mit dem Spermakern in das Ei importierten Substanzen für den Verlauf der Furchung haben. Aus den bisher mitgeteilten Untersuchungen zogen wir den Schluß, daß die Konstitution des reifen Eies für die Art seiner Aufteilung verantwortlich zu machen sei, weil wir weder von dem eindringenden Spermatozoon noch von dem amphimiktischen Furchungskern und seinen Nachkommen für die Furchung bedeutsame Wirkungen ausgehen sehen. Wenn wir nun im Experiment den Spermakern und die von ihm und dem Eikern zusammen abstammenden Blastomerenkerne zwingen, mit dem Inhalt der um sie abgegrenzten Zellen in substantielle Beziehungen zu treten, also das Verhalten der einzelnen den Keim aufbauenden Zellen zu beeinflussen, so wird erst zu erörtern sein, ob diese Alteration des Verhaltens, selbst wenn sie auf den ganzen Keim übergreift, unter den Begriff der Determination gefaßt werden darf. Wir werden im vierten Teile dieser Arbeit auf die Theorie der hier mitgeteilten Untersuchungen ausführlich eingehen.

Wie die sogenannten vergifteten Spermatozoen vorbehandelt wurden, ist auf S. 137 mitgeteilt. Der je nach dem Grade der zu erzielenden Schädigung bemessene Aufenthalt der Spermatozoen in den dünnen Farblösungen hat zur Folge, daß die Samenfäden zwar die Fähigkeit in die Eier einzudringen behalten, aber später Veränderungen bestimmter Art an ihnen auftreten, die sich auch den eventuell mit ihnen kopulierten Eikernen mitteilen. Sofern das Spermatozoon in das Ei eindringt, wirkt es entwicklungsregend. Der Umfang seiner Teilnahme an der Entwicklung und damit auch die Beeinflussung, die es auf sie ausübt, hängt vom Grade der Schädigung ab, die ihm durch die Vorbehandlung zugefügt worden ist.

1. Besamung ohne Befruchtung.

Das Eindringen des vergifteten Spermatozoons geht wie das des gesunden vor sich, abgesehen von der bei stärkerer Schädigung etwas verlangsamten Bewegung. Auch der Transport des Spermakernes durch die ooplasmatischen Strömungen im Eiinneren und die vom Mittelstück ausgehenden Veränderungen des Ooplasmas (siehe S. 148) erfolgen in der gewöhnlichen Weise. Nur der Spermakern selbst verhält sich anders, indem die sonst auf dem Wege zum Eikern eintretende Alveolisation der Kernmasse unterbleibt. Bei der starken Schädigung der Spermatozoen, die wir zuerst betrachten, ist sie überhaupt nicht vorhanden oder erst gegen die Norm bedeutend verspätet zu beobachten.

a) Das Unterbleiben der Integration der männlichen Chromosomen.

Sperma, das 46 Minuten in einer weingelben Lösung von Bismarckbraun belassen worden war, wurde zu frischen Eiern gebracht, von denen sich etwa die Hälfte zu normalen Larven entwickelten, während bei der anderen Hälfte teils frühzeitig Mißbildungen auftraten, teils überhaupt keine Entwicklung eingeleitet wurde. Bei den sich nicht teilenden Eiern hatte keine Besamung stattgefunden. Die Mißbildungen waren von der Art, wie wir sie später behandeln werden. Hier interessieren uns die sich anscheinend normal entwickelnden Keime.

Die Untersuchung des auf vier Stadien (2—4-Zellen, 16-Zellen, großzellige und kleinzellige Blastula) fixierten und in Schnitte zerlegten Materials ergibt folgendes. Das Spermatozoon ist in das Ei eingedrungen und in die Nähe des Eikernes gelangt, ohne daß der Spermakern sich alveolisiert hat. Er behält die kompakte Beschaffenheit, die er als Spermakopf besitzt. Im Ei haben aber die mit dem männlichen Vorkern importierten Substanzen entwicklungs-erregend gewirkt, und der Eikern schreitet zur Teilung. Die Entwicklung beginnt ohne Befruchtung. Wir wissen bereits aus dem Kapitel VII, daß die Parthenogenese normal konstituierter Eier einen normalen Verlauf nimmt. Bei der Zweiteilung des Eies bleibt der Spermakern in einer Blastomere zurück und geht als Einlagerung des Zelleibes bei den weiteren Teilungen immer in eine ihrer Descendenten über. Er ist mit einiger Mühe sehr lange in lückenlosen Schnittserien aufzufinden.

Die Fig. 62 zeigt drei Analzellen aus einem Meridionalschnitt

durch die großzellige Blastula, die aus einem mit einem befruchtungsunfähigen Spermatozoon besamten Ei hervorgegangen ist. Der in der Integration seiner Chromosomen gehemmte Spermakern liegt in der mittleren Zelle. Er ist im Vergleich zum Spermakopf nur wenig gequollen, vermag also aus dem Ooplasma keine Flüssigkeit aufzunehmen. Dadurch daß ihn eine feine Schicht konzentrischen dichten Plasmas allseitig umgibt, erscheint er in einer der Anazellen gleichsam abgekapselt.

Der nicht zur Alveolisation gelangende vergiftete Spermakern schädigt das durch die Besamung zur parthenogenetischen Entwicklung angeregte Ei nicht, weil er offenbar zu dem Ooplasma überhaupt in keine substantziellen Beziehungen tritt.

Den vorstehend mitgeteilten ähnliche Beobachtungen machte E. TEICHMANN schon 1902. Er besamte Eier von *Echinus microtuberculatus* mit Spermien, die mit 0,05% iger Kalilauge vorbehandelt worden waren. Auch er fand, daß der Spermakern nicht mit dem Eikern copuliert, sondern „gelähmt“ neben der Spindel der alsbald einsetzenden parthenogenetischen ersten Furchungsteilung liegen bleibt und in eine Blastomere gelangt. G. HERTWIG (1912) bestrahlte die Spermatozoen von Seeigeln mit Radium. Aus den Eiern, die mit solchen Spermien besamt wurden, gingen unter anderen auch parthenogenetische Keime hervor, indem die Entwicklung einsetzte, während der Spermakern ungeteilt abseits im Zelleib liegen blieb. Ferner erzielte derselbe Autor (1913) Parthenogenesis in diesem Sinne bei Wirbeltieren (Eier von *Bufo vulgaris* und *Rana esculenta* mit radiumvergiftetem Sperma von *Rana fusca* besamt), indem er dem Spermium seine entwicklungsregenden Fähigkeiten beließ, es aber zur Vermehrung seines Chromatins untauglich machte. P. HERTWIG (1913) beschreibt das „Radiumchromatin“ des geschädigten Spermakernes, der nicht copuliert hat, in einer der Blastomeren neben dem Kern.

Schließlich sei hier noch ein Hinweis ohne weitere Diskussion angefügt. Das Mittelstück des Spermatozoons von *Parechinus miliaris*, von dem FR. MEVES (1912) sagt, daß es als kompaktes Gebilde in eine der Blastomeren bei der Furchung übergeht (siehe oben S. 149), hat, soweit die Beobachtungen reichen, dasselbe Schicksal wie der von der Beteiligung am Aufbau des Keimes ausgeschlossene und durch einige Zellgenerationen mitgeführte Spermakern bei der parthenogenetischen Entwicklung, die wir eben geschildert haben.

b) Die verspätete Integration der männlichen Chromosomen.

Die Besamung mit Sperma, das 48 Minuten lang der Einwirkung einer lichten Methylenblaulösung ausgesetzt worden war, ergab ca. 70 % normaler Keime, die sich als aus befruchteten Eiern hervorgegangen erwiesen. Es hatte also bei einem großen Teil der Spermatozoen eine Schädigung überhaupt nicht stattgefunden. Der Rest der Keime zeigte entweder auf älteren Stadien Erkrankungen, wie wir sie dann besprechen werden, oder es wurde gleich der Beginn der Entwicklung gestört, womit wir uns jetzt beschäftigen werden. Auch einige der Bismarckbraunkeime verhielten sich wie die letzteren. Dasselbe gilt von 20 % der Keime aus Eiern, die mit Methylgrün (46 Minuten lang in kaum merklich gefärbter Lösung) vorbehandelt wurden. 80 % der Methylgrün-Spermien vermochte überhaupt nicht in die Eier einzudringen, weil die Schädigung auch den Bewegungsapparat ergriffen hatte.

Bei diesen Versuchen ist die individuelle Verschiedenheit der Spermatozoen in bezug auf die Resistenz gegen die Schädigung auffallend. Von der Methylenblaulösung werden nur die schwächsten angegriffen, während die Methylgrünlösung nur die widerstandsfähigsten eben noch besamungsfähig läßt.

Mit den im vorstehenden Abschnitt a untersuchten Keimen haben die nun zu betrachtenden das gemeinsam, daß der Eikern zu einer selbständigen Teilung schreitet, ohne daß der Spermakern zunächst Chromosomen integriert. Die Besamung wirkt also auch hier entwicklungserregend, und eine Befruchtung findet nicht statt. Es wäre zu erwarten, daß die normal-konstituierten Eier in der parthenogenetischen Entwicklung normal-proportionierte Keime ergeben. Das ist aber nicht der Fall. Es kommt vielmehr meist schon bei der ersten Teilung zu Störungen, indem die Sonderung der Zellen nicht ganz durchgeführt wird und ein dreiteiliges Gebilde, ähnlich einem unvollständig geteilten Simultandreier nach Dispermie, erscheint.

Die Untersuchung von Schnitten durch solche Mißbildungen klärt über ihre Veranlassung auf. Der Spermakern bleibt nicht als kompakter Körper im Zelleib liegen, sondern alveolisiert sich verlangsamt und mangelhaft, ohne aber teilungsfähige Chromosomen zu integrieren. Zudem ist ihm der Eikern mit seiner parthenogenetischen Teilung vorausgeeilt. Um den unvollständig alveolisierten männlichen Vorkern entsteht eine Attraktionsphäre im Ooplasma, deren Vorhandensein den normalen Vollzug der ersten Furchungs-

teilung stört. Die von dem teilungsunfähigen Spermakern beherrschte Partie des Plasmas bildet zu einer der beiden ersten Blastomeren einen Anhang, wenn die Teilung schließlich doch durchgeführt wird. Eine der Blastomeren fällt daher größer als die andere aus. Diese nicht regulierbare Inäquialität und die fernere Anwesenheit des Spermakerns in einer Blastomere muß die weitere Entwicklung solcher Keime zu einer dauernd abnormen machen.

Die Fig. 63 stellt einen Äquatorialschnitt durch die Pole der telophasischen Spindel der ersten Teilung eines Eies dar, das mit einem Methylenblau-Spermatozoon besamt worden ist. Die Substanzlokalisierung wäre an sich eine ganz normale, wenn nicht seitlich der unvollständig alveolisierte Spermakern ein Plasmagebiet teilweise um sich abgegrenzt hätte. Dadurch wird die normale äquale Teilung vereitelt, und ein die normale Weiterentwicklung sicherndes 2-Stadium kann nicht zustande kommen.

Der verspätet und mangelhaft Chromosomen integrierende Spermakern vermag mit dem schon in parthenogenetischer Entwicklung begriffenen Eikern oder seinen Nachkommen nicht mehr zu verschmelzen, sondern stört durch die Entfaltung einer eigenen, überzähligen Attraktionssphäre im Zelleib den normalen Verlauf der Furchung.

2. Besamung und Befruchtung.

Je geringer die Schädigung des Spermatozoons durch seine Vorbehandlung ist, desto weniger wird es in seinem normalen Verhalten verändert. Auf die Besamung mit wenig geschädigten Spermatozoen folgt daher eine normale Vereinigung des männlichen und des weiblichen Vorkerns. Die Befruchtung geht in der Weise vor sich, daß die Vorkerne aneinandergelagert gleichzeitig ihre Chromosomen integrieren und gemeinsam die erste Furchungsteilung eingehen. Die Entwicklung nimmt den normalen Anfang. Erst später zeigt sich, daß die Schädigung an den Spermatozoen nicht spurlos vorübergegangen ist. Entweder schon nach dem fünften oder sechsten Teilungsschritt oder erst in der Blastula erleiden die Kerne Veränderungen, die sie schließlich zu weiteren Teilungen unfähig machen.

a) Die Kernerkrankungen während der Furchung.

Die 47 Minuten lang einer Lösung von Neutralrot ausgesetzten Spermatozoen besamten und befruchteten fast alle Eier, zu denen

sie gebracht wurden. Warum bei einigen Eiern, obwohl Spermatozoen im Überfluß vorhanden waren, nicht einmal Entwicklungserregung eintrat, läßt sich nicht sagen. Es mögen auch einige Fälle von Parthenogenesis, wie sie im Abschnitt VIII, 1, a beschrieben sind, vorgekommen sein, doch wurde darauf nicht geachtet. Das Hauptinteresse beansprucht bei diesem Versuch das Verhalten der durch die geschädigten Spermatozoen befruchteten Eier. Anzeichen dafür, ob die Folgen der Schädigung sich früher oder später bemerkbar machen werden, können vorher nicht angegeben werden. Die entscheidende Rolle spielt hier die individuell verschiedene Resistenz der Spermatozoen. Wir betrachten zunächst die selteneren Fälle der Teilungsstörung während der Furchung.

Die Keime zeigen nichts Besonderes bis nach dem fünften oder sechsten Teilungsschritt, also bis das Stadium der großzelligen Blastula erreicht ist. Dann treten Abweichungen vor der Synchronie der Teilungen in stärkerem Maße auf, als das normalerweise der Fall zu sein pflegt. Einzelne Zellen bleiben in den Teilungsschritten hinter den übrigen zurück. Sie sind daran kenntlich, daß sie größer als ihre Nachbarinnen sind. Schon dadurch wird die Größenabstufung der Blastomeren, die in der normalen Blastula herrscht (siehe S. 159), gestört. Wenn die zurückgebliebenen Zellen nach einiger Zeit verspätet zur Teilung schreiten, so macht sich die abnorme Beschaffenheit ihres Kernes geltend. Es werden zwar Chromosomen integriert, und der Teilungskern gedeiht bis zu der Anaphase, in der Äquatorialplatte liegen aber nicht distinkte, regelmäßig angeordnete Chromosomen, sondern die Chromosomen scheinen mannigfach miteinander zu verkleben und ihrer Trennung Hindernisse in den Weg zu treten. Die mitotische Figur bricht gleichsam auf, und die Teilung kann nicht gleichmäßig durchgeführt werden. Statt zweier gleichartigen Kerne gehen aus der Teilung ungleichmäßig geformte, brockige Gebilde hervor. Zuweilen kommt ein Teil der verklebten Chromosomen außerhalb der Spindel zu liegen, und der Rest wird mehr oder weniger normal geteilt. Dadurch daß in mehreren Zellen des Keimes derartige Erscheinungen auftreten, wird sein Schicksal besiegelt. Die Teilungen kommen überhaupt zum Stillstand, und degenerative Prozesse setzen ein.

Die Frage, ob es nur die geschädigten männlichen Chromosomen sind, deren Unfähigkeit zu der weiteren Vermehrung sich im Laufe der Furchung herausstellt, oder ob sich ihre Schädigung auch den weiblichen Partnern mitgeteilt hat, wird durch die Theorie von der

„Individualität der Chromosomen“ gestellt, die wir hier nicht aufzurollen haben. Auf jeden Fall ist zu konstatieren, daß die Erkrankung der Kerne eine allgemeine ist, indem auch schon bei der Teilungshemmung der halben Kernmasse infolge der innigen Zusammenlagerung der Substanzen der ganze Kern teilungsunfähig wird.

In Fig. 64 ist ein Meridionalschnitt durch die großzellige Blastula abgebildet, die aus einem mit einem Neutralrot-Spermatozoon befruchteten Ei hervorgegangen ist. Die Blastomeren lassen die normale Größenabstufung vermissen, zeigen aber im übrigen das gewöhnliche Aussehen. Eine besonders große Analzelle ist verspätet zur Teilung geschritten. Die anaphasische Spindel enthält unregelmäßig angeordnete und verklumpte Chromosomen, so daß es aussieht, als bräche sie seitlich auf.

Bei einem gewissen Grade der Schädigung des Spermatozoons copuliert nach der Besamung der männliche mit dem weiblichen Vorkern. Nach fünf bis sechs Teilungsschritten tritt in einigen der amphimiktischen Kerne die Unfähigkeit, weiterhin Chromosomen zu integrieren, hervor. Es kommt zur Bildung abnormer Mitosen, bis die Teilungen überhaupt eingestellt werden.

Manche Fälle der von O. HERTWIG (1911) beschriebenen Radiumkrankheit des Chromatins äußern sich in ähnlicher Weise. Auch einige der Echinidenbastarde, die F. BALTZER (1910) erzeugte, wären zum Vergleich heranzuziehen.

b) Die Kernerkrankung in der Blastula.

Die Mehrzahl der aus Eiern, die mit Neutralrot-Spermatozoen befruchtet worden sind, hervorgehenden Keime furchen sich normal bis zu dem Stadium der kleinzelligen Blastula. Erst hier zeigen sich ihre Kerne zu normalen Teilungen unfähig. Aber schon in der jüngeren Blastula unterscheiden sich ihre Ruhekerne von denen der normalen Keime. In den Ruhekernen der Analzellen des normalen 32-Stadiums finden wir feinverteiltes Chromatin, das eben noch die Bezirke der Chromosomen erkennen läßt. Ein Nucleolus fehlt (Fig. 33, S. 165). Die Kerne derselben Zellen in den hier betrachteten Keimen weisen bereits auf diesem Stadium einen ziemlich großen Nucleolus auf, und ihr Chromatin ist weniger fein auf dem Kernnetz verteilt (Fig. 41). Es scheinen sich hier schon früher lebhaftere Stoffwechsellvorgänge abzuspielen, als es der Norm entspricht. Die Umbildungen, die in der kleinzelligen Blastula zu der Teilungsunfähigkeit der

Kerne führen, gehen in den Ruhekernen vor sich. Für unsere in den Chemismus nicht eindringende Beobachtung bestehen sie in einer zunehmenden Hyperchromasie. Nach und nach wird der gesamte Kern von bald mehr brockigem, bald mehr staubartigem Chromatin erfüllt und erleidet durch Auftreibungen an der Oberfläche Deformierungen. Es erfolgen noch unregelmäßige, wohl auch amitotische und Vielteilungen der Kerne, die schließlich mehr einem Zerfall als einer Teilung ähnlich sehen. Die Abgrenzung von Zellen um die erkrankten Kerne unterbleibt, so daß syncytiale Massen entstehen. In Fig. 42 sind zerfallende, hyperchromatische Kerne aus solchen Syncytien dargestellt.

Solange die Kernerkrankung nur einzelne Zellen der Blastula betrifft, werden diese aus dem Blastoderm in das Blastocöl ausgestoßen, wo sie zerfallen. Wo zahlreiche erkrankte Zellen syncytiale Massen bilden, wird das Blastoderm stellenweise verdickt. Der Keim nimmt dadurch eine unregelmäßige Form an. Die um diese Zeit auftretende Bewimperung der Zellen fällt ungleichmäßig aus. Meist befreien sich die Kerne nicht mehr aus ihrer Hülle, bevor an einzelnen Stellen cytolytische Prozesse einsetzen, die ein rasches Absterben herbeiführen.

Die Fig. 65 zeigt einen Meridionalschnitt durch die kleinzellige Blastula. Die eben beginnende Kernerkrankung ist einstweilen auf die Analregion beschränkt. Hier finden sich Kerne, deren Hyperchromasie verschieden weit gediehen ist. Zum Teil beginnen sie bereits zu zerfallen, wodurch das syncytiale Plasma ihrer Umgebung eine chromatische Verfärbung erleidet. In der erkrankten Blastula der Fig. 66 sind allenthalben im Blastoderm Zellen mit hyperchromatischen Kernen zerstreut. Der Schnitt enthält drei Stellen, an denen solche Zellen in das Blastocöl gedrängt werden. Im Blastocöl sind gerinnselige Reste, die von zerfallenen Zellen herühren, zu sehen.

In denjenigen Keimen, die sich aus von geschädigten Spermatozoen befruchteten Eiern bis zu der kleinzelligen Blastula entwickeln, kommt es in den Ruhekernen zu hyperchromatischen Verbindungen, die zum Untergang der betroffenen Zellen führen. Das Auftreten der Kernerkrankung in zahlreichen Zellen hat den Zerfall des ganzen Keimes zur Folge.

Die auf dem Blastulastadium erkrankten und nicht weiter entwicklungsfähigen Echinidenbastarde von F. BALTZER (1910) gingen unter ähnlichen Erscheinungen zugrunde, wie wir sie

hier nach der Befruchtung mit geschädigten Spermatozoen auftreten sahen.

3. Der cytologische Rahmen der Entwicklung nach der Besamung mit vergifteten Spermatozoen.

Die durch den Aufenthalt in dünnen Farblösungen den Spermatozoen zugefügte Schädigung beläßt ihnen bei nicht zu lange bemessener Einwirkung ihre Beweglichkeit. Sie hat aber je nach ihrer Stärke und der individuell verschiedenen Resistenz der Spermien zur Folge, daß entweder der Spermakern von Anfang an nicht zur Alveolisation fähig ist oder nach eingetretener Befruchtung die Abkömmlinge der vereinigten Vorkerne späterhin die Fähigkeit Chromosomen zu integrieren einbüßen. Auf die spezifische Wirkung der ihrer Natur nach verschiedenen Gifte, besonders in chemischer Hinsicht, können wir hier nicht eingehen.

Je nach dem Grade der Schädigung beteiligt sich der durch die Besamung in das Ei gelangte Spermakern an dessen Entwicklung. Unterbleibt die Alveolisation des Spermakerns überhaupt, so entwickelt sich das Ei parthenogenetisch. Bei verspäteter Alveolisation ist keine Copulation mehr möglich, weil der Eikern schon in die parthenogenetische Entwicklung eingetreten ist; wohl aber wird der normale Verlauf der Furchung gestört, indem der Spermakern eine eigene Attraktionsphäre im Ooplasma entfaltet. Nach eingetretener Befruchtung kommt es entweder nach fünf bis sechs Teilungsschritten zu mangelhaften Chromosomenintegrationen, die zu abnormen Teilungen führen, oder die Kerne erkranken in der kleinzelligen Blastula an Hyperchromasie, und die dadurch entstehende Teilungsunfähigkeit der Zellen führt den Untergang der Keime herbei.

Auch bei der Entwicklung nach der Besamung mit vergifteten Spermatozoen erfolgt die Furchung nach der Maßgabe der Eikonstitution. Alles was die Aufteilung des Eies betrifft, geht auf Rechnung der im Eileib und dann in den Zelleibern der Blastomeren herrschenden Substanzeanordnung. Das ist besonders deutlich bei der parthenogenetischen Entwicklung infolge der Alveolisationsunfähigkeit des Spermakerns. Der verspätet alveolisierte Spermakern beeinflusst nur auf dem Umwege der abnorm veränderten Substanzlokalisation den Furchungsverlauf. Erst die zum Untergang der Keime führenden Neubildungen gehen von den Kernen aus, indem die zur Chromosomenintegration unfähigen Kerne die Weiterteilung verhindern

und in teilungsunfähigen Keimen nach einiger Zeit Cytolyse eintritt. Zudem treten noch im Falle der Hyperchromasie Substanzen aus dem durch Vergiftung erkrankten Kern in den Zelleib über, die hier ebenfalls schädigend wirken. Es braucht wohl nicht besonders betont zu werden, daß dieser Kernzerfall nicht mit der Chromatmission aus den Kernen produzierender Zellen verglichen werden kann. Der Einfluß, den die in den Blastomerenkernen lokalisierten Substanzen bei dem Beginn der degenerativen Veränderungen auf die Furchung nehmen, darf nicht als Determination angesprochen werden, sondern bedeutet nur die Ausbreitung einer früher künstlich eingeführten Störung des normalen, anderweitig determinierten Verlaufs der Entwicklung.

IX. Die Entwicklung nach der Besamung mit stammfremden Spermatozoen.

Die Experimente über die Besamung mit stammfremden Spermatozoen schließen sich, was ihren Zweck angeht, eng an die über die Besamung mit vergifteten Spermatozoen derselben Art an, wie ich schon S. 194 ausführte. Sie sollen ebenfalls über die Bedeutung der in den Blastomerenkernen lokalisierten Substanzen für den Verlauf der Furchung aufklären. Bestände diese Bedeutung in einer spezifischen Beeinflussung, so wäre es möglich, daß die *Asterias*-Eier, die sich nach der Besamung und Befruchtung mit Anneliden- oder Molluskensperma entwickeln, etwas von den Furchungscharakteren dieser Formen annähmen. Der Radiärtypus der Furchung dürfte bei den Bastardkeimen Anklänge an den Spiraltypus aufweisen. Nach unseren bisherigen Ergebnissen ist das freilich nicht zu erwarten.

Nach mehreren vergeblichen Versuchen, die Eier von *Asterias glacialis* mit dem Sperma verschiedener Anneliden und Mollusken zu besamen, glückte es, Teilungen nach der Besamung mit dem Sperma von *Aricia foetida* einzuleiten. Soviel aber das nur spärliche Material (s. S. 136) erkennen läßt, hat das Annelidensperma nur entwicklungserregend gewirkt, ohne daß eine Vereinigung der Vorkerne eingetreten ist. Die Entwicklung war also eine parthenogenetische ähnlich der nach der Besamung mit stark geschädigten Spermatozoen der eigenen Art, wo der Spermakern, ohne sich zu alveolisieren oder sonstwie zu dem Ooplasma in Beziehungen zu treten, bei den Teilungen immer in einer Blastomere liegen bleibt (s. S. 195).

Die Spermatozoen des Gastropoden *Patella coerulea* vermochten in die Eier von *Asterias* einzudringen. Die Untersuchung von Schnitten durch die besamten Eier zeigte, daß die Vorkerne verschmolzen waren, also eine Befruchtung stattgefunden hatte. Nicht jedesmal freilich gelang der Versuch, und wenn sich anscheinend geeignete Individuen hatten finden lassen, stellte sich bei der cytologischen Untersuchung doch noch heraus, daß zuweilen ein großer Prozentsatz der Keime sich nur parthenogenetisch entwickelt hatte. Wir beschränken uns hier auf solche Fälle, bei denen die Befruchtung sich nachweisen läßt. Es zeigt sich, daß der männliche *Patella*-Kern sich nicht nur mit dem Eikern vereinigt, sondern, wenn dieser ihm durch parthenogenetische Entwicklung vorausgeeilt ist, auch noch eine Vereinigung mit dem Kern einer Blastomere des 2-Stadiums stattfinden kann. Je nachdem das eine oder das andere eintritt, verhalten sich die Keime verschieden.

Merkwürdigerweise wurde die bei den Versuchen über stammfremde Besamung oft sehr lästig werdende und schwer zu vermeidende Polyspermie bei der Kombination *Asterias* ♀ × *Patella* ♂ nur selten beobachtet.

1. Die Copulation des Spermakernes mit dem Eikern.

Die Vorgänge, die im Ei durch das Eindringen des stammfremden Spermatozoons veranlaßt werden, sind dieselben wie bei der normalen Besamung mit artgleichem Sperma. An der Eioberfläche gehen jene Veränderungen vor sich, die die Bildung der Dotterhaut zur Folge haben. In dem Eiinnern werden die ooplasmatischen Strömungen in Gang gesetzt, die den Spermakern dem weiblichen Vorkern nähern.

Der *Patella*-Kern wird im *Asterias*-Ei von ooplasmatischen Strahlungen umgeben und alveolisiert sich auf seinem Wege zum Eikern. Er wird voluminöser als der männliche Vorkern von *Asterias*, nimmt eine unregelmäßige Form an und erscheint ziemlich chromatinreich. Sein Inhalt ist ungleichmäßig verteilt. Es wäre von Interesse, das Verhalten des *Patella*-Spermatozoons zum *Asterias*-Ei mit dem zu dem Ei seiner eigenen Art in allen Einzelheiten zu vergleichen, wozu mir aber leider augenblicklich das Material fehlt.

Die genäherten Vorkerne lagern sich aneinander. Es muß eine sehr innige Verschmelzung erfolgen; denn während bei der normalen Befruchtung in den fixen Präparaten die männlichen und weiblichen Kernanteile noch eine Zeitlang deutlich zu unterscheiden sind

(vgl. die Fig. 14), ist das bei der Bastardbefruchtung nicht der Fall. Die gesamte, ziemlich große Kernmasse sieht durchaus einheitlich aus und ähnelt in ihrer Zusammensetzung dem alveolisierten stammfremden männlichen Kern. Der Chromatinreichtum nimmt zunächst noch zu. Die unregelmäßige Form des Kernes bleibt bestehen. Dieser Zustand des Kernes dauert sehr lange an.

Im Zelleib lassen die Substanzumlagerungen erkennen, daß lebhaft Bewegungen vor sich gehen. Plasmastrahlungen erscheinen und verschwinden wieder. Die Zelloberfläche erfährt verschiedentlich Einfurchungen. Trotz aller dieser stundenlang andauernden Vorgänge kommt keine Teilung zustande. Der Kern erweist sich als unfähig, Chromosomen zu integrieren. Es werden auch nicht etwa die *Asterias*-Chromosomen allein formiert und das *Patella*-Chromatin irgendwie eliminiert, sondern der Kern verharret als unauflösbare Einheit. Nach etwa 20 Stunden bietet er gegen früher ein verändertes Aussehen. Er ist beträchtlich größer geworden, und sein Inhalt ist lichter gefärbt. Offenbar hat eine Quellung infolge reichlicher Flüssigkeitsaufnahme aus dem Zelleib stattgefunden. Der Kerninhalt hat jetzt eine blasige, inhomogene Beschaffenheit. Wenn der Kern dieses Stadium erreicht hat, beginnen an der Oberfläche des ungeteilt gebliebenen Eies cytolytische Umbildungen.

Die Fig. 67 zeigt einen Meridionalschnitt durch das *Asterias*-Ei nach der vollzogenen Befruchtung durch ein *Patella*-Spermatozoon. Die Bewegungen der Zelleibsubstanzen bei den Teilungsversuchen haben den Kern etwas aus seiner normalen Lage gerückt. Auf der Apical- und der Analseite ist die nicht einschneidende Anfurchung zu sehen. Das teilungsunfähige Verschmelzungsprodukt der ungleichen Vorkerne ist auffallend chromatinreich und hat eine zackige Form. Das in Fig. 68 dargestellte Ei wurde 20 Stunden später fixiert. Der Copulationskern ist aus dem hyperchromatischen in einen Quellungszustand getreten. Die Teilungsbewegungen im Zelleib sind eingestellt. Es beginnt vielmehr jene Entmischung der Substanzen, mit der die Cytolyse einsetzt.

Die Copulation des stammfremden Spermakernes mit dem Eikern ergibt einen hyperchromatischen Kern, der sich außerstande zeigt, Chromosomen zu integrieren. Die erste Furchungsteilung kann daher nicht durchgeführt werden. Das ungeteilt bleibende Ei verfällt schließlich der cytolytischen Degeneration.

Umfassende Versuche über stammfremde Besamung bei Echiniden hat H. KÜPELWIESER angestellt. Die Besamung der Eier von *Echinus*

microtuberculatus mit dem Sperma der Muschel *Mytilus galloprovincialis* hat nur Entwicklungserregung, keine Befruchtung zur Folge. Die Spindel der Furchungsteilung enthält nur die Eichrosomen. „Der Spermakern bleibt unverändert an einem der Pole der Spindel und wird bei der Zweiteilung in eine der Blastomeren transportiert, wo er allem Anschein nach der Degeneration anheimfällt (1909, p. 456).“ Bei neuen Versuchen (1912) über die Besamung der Eier von *Echinus* mit dem Sperma verschiedener Anneliden und Mollusken wurde eine Verschmelzung des Eikernes mit dem Spermakern der Annelide *Auduinia* erzielt. „Bei der Auflösung des Furchungskernes in Chromosomen zerfällt das väterliche Chromatin nicht in Chromosomen, sondern in formlose Klumpen, die in die ersten Blastomeren verteilt, in diesen auch noch am Aufbau der Kerne beteiligt sein können. . . . In der Folge werden die Klumpen, wenn überhaupt, nur in sehr wenigen Zellen des sich weiter entwickelnden Keimes mitgeschleppt, wo sie noch im 32-Zellen-Stadium wiedergefunden werden können (1912, p. 391).“ Bei den KUPELWIESER'schen Bastarden war also die Vereinigung der Vorkerne eine weniger innige als bei den unsrigen. Daher kommt es, daß die Keime, nachdem die Kerne sich des fremden Chromatins entledigt haben, ihre Entwicklung fortsetzen können, ohne daß der fremde Kern darauf irgendeinen dauernden Einfluß ausgeübt hat.

2. Die Copulation des Spermakernes mit einem Blastomerenkern des 2-Stadiums.

Auf das *Asterias*-Ei wirkt die Besamung durch das *Patella*-Spermatozoon entwicklungsregend. Die Alveolisation des Spermakernes, die der Befruchtung vorausgehen muß, vollzieht sich in dem stammfremden Ei oft verlangsamt. Es mag auch sein, daß der Spermakern von *Patella* überhaupt längerer Zeit bedarf, um sich zu alveolisieren als der von *Asterias*. Jedenfalls kommt es vor, daß bei der Bastardbesamung der Eikern dem Spermakern um eine parthenogenetische Teilung vorausseilt. Fügt es sich nun, daß der verlangsamt alveolisierte männliche Vorkern mit dem Ruhekern einer Blastomere des 2-Stadiums zusammentrifft, so erfolgt eine Verschmelzung der beiden Kerne, die ganz der Befruchtung entspricht, nur daß der Eikern durch den von ihm in erster Generation abstammenden Blastomerenkern vertreten wird.

Der aus der Verschmelzung mit dem *Patella*-Kern hervorgegangene Blastomerenkern erleidet dieselben Umbildungen, wie wir

sie vorhin von dem stammfremd befruchteten Eikern kennen lernten. Er wird zu einem chromatinreichen, unregelmäßig geformten Gebilde, aus dem keine Chromosomen mehr integriert werden. Später quillt er blasig auf. Die von diesem Kern beherrschte Blastomere vermag keine Teilung durchzuführen, so daß das halbe Ei ungeteilt bleibt.

Die andere Blastomere fährt in ihrer parthenogenetischen Entwicklung fort. Sie weicht darin von der normalen Aufteilung um so viel ab, als der sekundäre Faktorenkomplex jeder Teilung durch die Lage der Zellen neben der ungeteilt bleibenden Eihälfte modifiziert wird. Die ungeteilte Eihälfte beharrt nicht als starre Halbkugel, sondern nimmt infolge der eigenen erfolglosen Teilungsbewegungen eine wechselnde Gestalt an. Das Resultat der einseitigen Entwicklung ist ein Haufen kleiner Zellen, die einer Riesenzelle mit hyperchromatischem Kern angelagert sind.

In Fig. 69 ist ein Meridionalschnitt durch die Ruhekerne des 2-Stadiums abgebildet. In der linksseitigen Blastomere ist die Verschmelzung des Kernes mit dem *Patella*-Kern eher vollzogen, nachdem die erste Furchungsteilung parthenogenetisch erfolgt war. Die linksseitige Zelle ist wohl deshalb etwas größer ausgefallen, weil in ihr zwei Attraktionssphären, die ihres eigenen und die des Spermakerns, entfaltet waren. Der Doppelkern übertrifft den parthenogenetischen Kern beträchtlich an Masse. Der in Fig. 70 dargestellte Keim (ebenfalls im Meridionalschnitt) wurde 22 Stunden nach der Besamung fixiert. Die Befruchtungsverhältnisse sind dieselben wie bei dem Keim der Fig. 69. In der rechten Hälfte hat die parthenogenetische Entwicklung eine Anzahl Zellen vom Kaliber der Blastomeren der großzelligen Blastula geliefert. Die befruchtete Zelle hat nur einige Umformungen durchgemacht, ist aber ungeteilt geblieben. Ihr Kern zeigt starke Hyperchromasie. Einen Bastardkern, der einem ebenfalls nach 22 stündiger halbseitiger Entwicklung fixierten Keim entstammt, zeigt die Fig. 43 nach Safraninfärbung. Um sein eigenartiges Aussehen recht zu würdigen, muß man ihn mit dem normalen Ruhekerne des 2-Stadiums (Fig. 31) vergleichen. An Stelle der distinkten Chromosomenbezirke des saftreichen kugligen Kernes ist staubartig und ungleichmäßig verteiltes Chromatin getreten, das in den Vorwölbungen des mißgestalteten Kernes dichte Anhäufungen bildet. Die Protoplasmastruktur in der Umgebung des Bastardkernes ist viel weniger prononciert als die in der normalen Blastomere. Es eignen sich hierin die Vorwehen der cytolytischen Prozesse.

Die Copulation des stammfremden Spermakernes mit einem Blastomerenkern des 2-Stadiums hat zur Folge, daß der befruchtete Kern hyperchromatisch und zu weiteren Teilungen unfähig wird. Daher nimmt die durch die Besamung eingeleitete Parthenogenese nur in der Hälfte des Keimes ihren Fortgang. Aus der Entwicklung resultiert eine halbe Stereoblastula neben der ungeteilt bleibenden Zelle.

3. Der cytologische Rahmen der Entwicklung nach der Besamung mit stammfremden Spermatozoen.

Das Spermatozoon von *Patella* vermag in das Ei von *Asterias* einzudringen. Die bloße Besamung wirkt entwicklungsregend und hat die Parthenogenese des Eies zur Folge.

In vielen Fällen alveolisiert sich der Spermakern im Eiinnern und wird dem Eikern genähert, mit dem er verschmilzt. Es tritt also zu der Besamung die Befruchtung hinzu. Bei verlangsamter Alveolisation kommt es vor, daß der Spermakern sich erst mit dem Kern einer Blastomere des 2-Stadiums vereinigt, weil sich im Ei bereits eine parthenogenetische Teilung vollzogen hat.

Die copulierten stammfremden Kerne verlieren die Fähigkeit, Chromosomen zu integrieren. Sie werden hyperchromatisch und ähneln in vieler Beziehung den Kernen in der kleinzelligen Blastula, die sich aus einem Ei entwickelt, das mit einem vergifteten Spermatozoon der eigenen Art besamt worden ist. Es handelt sich offenbar um eine Erkrankung der Kernsubstanzen, die mit der im Abschnitt VIII, 2 b (S. 201) beschriebenen zu vergleichen ist. Die Erkrankung der Kerne bringt die Entwicklung von der Norm ab, indem sie die Durchführung der Zellteilungen unmöglich macht.

Die eingeführten stammfremden Kerne bringen nichts Spezifisches in die Furchung der durch sie zur Entwicklung angeregten Eier hinein. Die durch die Copulation der stammfremden Kerne hervorgerufene Kernerkrankung beeinflusst die Entwicklung nur indirekt, indem sie Teilungshemmungen zur Folge hat. Von einer determinativen Bedeutung der in den Bastardkernen lokalisierten Substanzen für den Verlauf der Furchung kann nicht die Rede sein.

Nicht aufgeteilte Eier verfallen nach einiger Zeit der cytolytischen Degeneration.

X. Das Ende der abnormen Keime.

Die mit der Organbildung einhergehenden Differenzierungsprozesse der Zellen können nur dann so zusammenwirken, daß ein lebensfähiger Organismus mit harmonisch funktionierenden Organen entsteht, wenn die die Organanlagen aufbauenden Zellen im Anschlusse an die Furchung in bestimmter Weise gruppiert werden. Die Grundlage der Bildung eines normalen Organismus ist die normale Aufteilung des Eies. Über die Furchung hinaus sich weiterentwickeln sehen wir daher nur die normal gefurchten Eier oder solche, die nach einer zeitweiligen Störung eine Regulation im Sinne der Norm erfahren.

Die Aufteilung des Eies erfolgt nach der Maßgabe der Eikonstitution. Die normale Eikonstitution ist also die erste und die unerläßliche Voraussetzung der normalen Entwicklung. Harmonische Organismen gehen aus befruchteten oder parthenogenetischen ganzen Eiern mit normaler Substanzanordnung (Kapitel IV und VII) oder aus Teilen von solchen (isolierten Blastomeren, Blastodermstücken aus der Blastula) hervor, wenn diese eine dem ungeteilten Ei oder einem späteren Stadium der normalen Entwicklung proportionale Zusammensetzung aufweisen. In der Möglichkeit, daß bei der Aufhebung des sekundären Faktorenkomplexes der Furchung der primäre Faktorenkomplex wieder allein zur Wirkung kommt, besteht im wesentlichen die Regulierbarkeit der *Asterias*-Keime (Kapitel VI).

Die auf Grund abnormer Substanzanordnung abnorm gefurchten Keime erfahren keine Regulation im Sinne der Norm (Kapitel V). Aber auch da, wo die abnorme Aufteilung bei normalem Anfang erst im Laufe der Furchung durch Teilungshemmungen in einzelnen Partien des Keimes eingeführt wird, ist die Regulation zu vermissen. Letzteres betrifft die indirekte Beeinflussung der Furchung durch erkrankte und stammfremde Kerne (Kapitel VIII und IX).

Die abnormen, nicht regulierten Keime gehen zugrunde. Die den Untergang herbeiführenden degenerativen Prozesse sind immer dieselben, gleichgültig von welcher Herkunft die Keime sind.

Bevor die Teilungen aufhören, gehen sie verlangsamt vor sich. In den Zellen mit erkrankten Kernen finden amitotische und Vielteilungen statt, die sich bis zum Zerfall der Kerne steigern, ohne daß der Zelleib mitgeteilt wird. Auf diese Weise werden Syncytien gebildet. Ausgedehntere syncytiale Bildungen entstehen nach der endgültigen Einstellung der Teilungen durch Verschmelzung der be-

nachbarten Zellen. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß die Verschmelzungen nicht rückschreitend nach dem Verwandtschaftsgrad der Zellen vor sich gehen, sondern daß die Blastomeren ohne Rücksicht auf ihren Verwandtschaftsgrad so, wie sie sich räumlich am nächsten liegen, zusammenfließen. Die Zellen verschmelzen nicht überall im Keime gleichzeitig, sondern einzelne Zellen oder Zellengruppen erweisen sich resistenter als andere und verharren unverändert, wenn anderweitig bereits ein weitgehender Zerfall Platz greift.

Cytolytische Prozesse führen die Auflösung der Keime herbei. Sie bieten für die morphologische Betrachtung das Bild einer fortschreitenden Verflüssigung der Zellsubstanzen, der die Entmischung der dichten und der weniger dichten Bestandteile vorausgeht. Zuerst verwischt sich die auf den Dichtigkeitsdifferenzen beruhende Strukturierung des Plasmas. Dann werden nach der freien Oberfläche zu oder, wenn ein Blastocöl vorhanden ist, auch in dieses die verflüssigten Massen in größeren und kleineren Tropfen abgeschieden, während das noch festere Plasma samt seinen Einlagerungen sich in den inneren Partien ansammelt. Die Cytolyse schreitet von der Oberfläche zur Tiefe fort, bis der ganze Keim in einen Haufen sich zerstreuer Tropfen aufgelöst ist.

G. RETZIUS hat bei Echinodermeneiern die Erscheinungen der Entmischung bei der Cytolyse ebenfalls beobachtet. Er sagt (1910, p. 52) darüber: „Der Prozeß der Cytolyse besteht . . . darin, daß die beiden Hauptsustanzen des Eies, das Protoplasma und das Deutoplasma, sich allmählich und immer mehr voneinander abtrennen, und zuletzt in den höheren Stadien des Prozesses in tropfenähnliche größere oder kleinere Klumpen oder Kugeln übergehen . . .“ Ich finde, daß bei der cytolytischen Entmischung nicht nur deutoplasmatische Substanzen, die bei *Asterias glacialis* übrigens fehlen, vom Protoplasma getrennt werden, sondern daß ganz allgemein die normalerweise innig vermengten (vielleicht erst durch die Fixation deutlich geschiedenen [siehe SCHAXEL, 1911b, p. 342]) dichteren und weniger dichten Bestandteile des Plasmas sich sondern, wobei dem dichten Plasma die Einlagerungen folgen und das lockere durch Flüssigkeitsaufnahme an Masse zunimmt.

Wir gehen dazu über, einige spezielle Fälle zu betrachten.

Die Fig. 71 zeigt einen Schnitt durch einen Keim, der sich aus einem befruchteten Ei mit asymmetrisch-exzentrisch situiertem Kernbezirk entwickelt hat. Nach inäqualen Teilungen wurde eine Stereoblastula gebildet (siehe S. 172 und Fig. 46), in der die Teilungen

zum Stillstand kamen. Zur Zeit der Fixation waren die Zellverschmelzungen bereits ziemlich weit gediehen. Daher finden sich allenthalben zerstreut Kerne. Im Innern des Keimes sind vom Schnitt an drei Stellen untereinander nicht zusammenhängende Spuren eines sehr engen Blastocöls getroffen. In ihrer Umgebung sind die ehemaligen Zellgrenzen noch eben erkennbar. Dichtes Plasma ist in den tiefen Schichten angesammelt. Die Plasmastruktur ist stark verwischt und die Außenpartien durch Flüssigkeitsansammlungen aufgehellte. Von der ganzen Oberfläche lösen sich kleine Tröpfchen ab, womit die Cytolyse beginnt. Die Dotterhaut ist stark abgehoben und gefältelt.

Der Keim der Fig. 72 entstammt einem mit einem vergifteten Spermatozoon befruchteten Ei. In der kleinzelligen Blastula erkrankten die Kerne an Hyperchromasie. In dem hier dargestellten Stadium haben die in der Fig. 65 und 66 beginnenden Prozesse weitere Fortschritte gemacht. Bis auf wenige Stellen hat die Kernerkrankung sich auf den ganzen Keim ausgedehnt. Im Schnittbild sind nur rechts seitlich einige intakte Zellen, links oben eine und links unten zwei zu sehen. In der Anal- und der Apicalregion sind die Kerne in körnige Klumpen zerfallen und die Zellgrenzen völlig verschwunden. Hier sind auch schon cytolytische Prozesse im Gang. In das Blastocöl und nach außen werden tropfige Massen abgeschieden. Die sich faltende Keimhülle zerreißt und geht verloren.

Sehr weit ist die Cytolyse in dem Keim fortgeschritten, durch den ein Schnitt im größten Durchmesser in Fig. 73 wiedergegeben ist. Es handelt sich um ein Ei, dessen Kern mit einem *Patella*-Spermakern verschmolzen ist. Der Copulationskern erwies sich als unfähig Chromosomen zu integrieren, und die Teilungen des Eies mußten daher unterbleiben. Der anfänglich hyperchromatische Kern ist zu einem blaß gefärbten Gebilde von inhomogener Beschaffenheit aufgequollen, eine Erscheinung, die sich bereits auf dem früheren, in Fig. 68 wiedergegebenen Stadium bemerkbar macht. Ein heller Hof umgibt den Kern. Dann folgen in wolkiger Schichtung die dichteren Substanzen. In der äußersten, hier schon das erste Drittel des Radius überschreitenden Schicht ist die cytolytische Verflüssigung im Gange. In großen und kleinen Tropfen ballen sich die zerstörten Plasmen zusammen. Einzelne Tropfen lösen sich unter dem Einfluß der Bewegungen des Mediums ab, weil die Dotterhaut zerfallen und abgestreift ist.

XI. Über die Faktoren der Entwicklung.

Da die theoretischen Erörterungen erst in dem Schlußteil dieser Arbeit ihren Platz finden werden, beschränken wir uns hier auf einige zusammenfassende, die frühe Entwicklung von *Asterias* betreffende Bemerkungen.

Während der Oogenesis werden die Substanzen des Eies gebildet, und durch die mit der Richtungskörperbildung einhergehenden Ausreifungsumlagerungen erhalten sie die für die Konstitution des reifen Eies typische Anordnung. In der Apicalhälfte umgibt den Kern lockeres Plasma, dessen Bereich sich ungefähr als Ellipsoid beschreiben läßt und das eine streng symmetrische Lage hat. An den beiden Polen findet sich weniger dichtes Plasma als an den beiden Flanken. Die Hauptmasse des dichten Plasmas nimmt die Analhälfte ein. Der Eiinhalt ist also symmetrisch und längs der Apicalanalachse exzentrisch angeordnet.

Durch diese Lokalisation der Eisubstanzen ist unter der Voraussetzung der Teilfähigkeit und des Fernbleibens neuer Einflüsse der Verlauf der Furchung in bestimmter Weise gegeben. Die Besamung und die Befruchtung ändert daran nichts mehr. Die Entwicklungserregung durch das Spermatozoon kann anderweitig ersetzt werden. Der Weg der Teile des Spermatozoons, die in das Eiinnere gelangen, ist vorgezeichnet, indem ooplasmatische Strömungen den männlichen Vorkern dem weiblichen zuführen. Von den außer dem Spermakern importierten Substanzen (Plasma des Mittelstückes und vielleicht einer dünnen Kernhülle, „ausgesäte Plastosomen“) läßt sich nicht nachweisen, daß sie bei der Entwicklung irgendeine Rolle spielen oder nach den allerersten Stadien überhaupt noch in Erscheinung treten.

Von der ersten Teilung an schafft jede weitere die Bedingungen, die für den Ausfall der ihr folgenden Teilung maßgebend sind. Die Resultante dieser Reihe gleichsinnig verlaufender Einzelereignisse stellt sich uns als der Radiärtypus der Furchung dar. Wir können die dabei wirksamen komplexen Faktoren in zwei Hauptgruppen gliedern. Als primären Faktorenkomplex fassen wir die Tatsache zusammen, daß jede Blastomere die Substanzanordnung des Eies übernimmt, und als sekundären die Tatsache, daß die gegenseitige Abplattung der Blastomeren ihre Gestalt bedingt und dadurch die Anordnung ihres Inhaltes beeinflußt. Mit anderen Worten gelten für Ort, Richtung und Umfang der Teilungsbewegungen in allen Fällen erstens die gleichen Bedingungen (solche wie sie bei der ersten

Furchungsteilung maßgebend sind) und dann zweitens noch diejenigen besonderen, die die Lage der sich teilenden Zelle im Keime mit sich bringt.

Diese Faktoren sind hinreichend, um das Ei in Blastomeren von bestimmter Beschaffenheit (Substanzbestand, Größe, Lage im Keim) zu zerlegen, die Blastula zu formieren und die Gastrulation einzuleiten. Wir dürfen annehmen, daß sie unter dem Hinzutreten neuer Momente (zunächst dem Nachwachsen der Zellen zur Ausgangsgröße) auch bei der Formierung der Organanlagen wirksam bleiben, wengleich sich hier zufolge des Mangels augenfälliger Indikatoren für die Plasmabewegungen der Nachweis schwieriger gestaltet.

Mit der in den Organanlagen einsetzenden histogenetischen Differenzierung ändern sich die während der Furchung und den sich daran anschließenden Zellformationen bestehenden Beziehungen der Zellbestandteile zueinander. Es erfolgt die der Produktion von Plasmaderivaten vorhergehende Chromatinanreicherung im Kern. An die Chromatinemission schließen sich die produktiven Leistungen der Zelleibsubstanzen an. Die Kerne der Furchungs- und Formationsphase zeigen dagegen als Ruhekerne nur blaß gefärbtes Chromatin und keine oder wenig färbbare Nucleolen, wenn nicht in Erwartung, Ausführung oder Folge einer Teilung integrierte Chromosomen vorhanden sind. Außer der vom Zelleib aus erfolgenden Ernährung der Kerne bestehen während der Furchung und der Formation der Organanlagen überhaupt keine substantiellen Beziehungen zwischen Kern und Zelleib.

Die Abhängigkeit des Furchungsverlaufs vom Eibau erhellt besonders daraus, daß die Veränderungen des Eibaues eine abgeänderte Furchung nach sich ziehen. Das lehrt deutlich die Furchung von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung, die in alle Blastomeren übernommen wird und bei der jede Teilung die Entwicklung weiter von der Norm entfernt.

Die Änderung der Beschaffenheit der Furchungskerne dagegen, die sich durch die Besamung mit vergifteten oder stammfremden Spermatozoen erzielen läßt, vermag die Entwicklung nicht in direkter Weise zu beeinflussen. Die eintretenden Kernerkrankungen führen zu Teilungshemmungen, und erst auf diesem Umwege kommt es zu Änderungen im Blastomerenbau, die den normalen Verlauf der Furchung stören. Von einer determinativen Bedeutung der in den Blastomerenkernen lokalisierten Substanzen für die Furchung kann keine Rede sein.

Den auf Grund des veränderten Eibaues abnorm aufgeteilten Keimen ist keine Regulation im Sinne der Norm möglich. Da sich die Furchung als die Resultante von Einzelereignissen ergibt und wegen des einsinnigen Verlaufes der Lebensvorgänge die vollzogenen Teilungen nicht rückgängig gemacht werden können, ist eine solche Regulation auch nicht zu erwarten. Regulation hat nur statt, wo Bedingendes, nicht schon Ausgeführtes, im Sinne der Norm umgestaltet werden kann. Das ist der Fall bei den isolierten Keimteilen, in denen durch den Wegfall des sekundären Faktorenkomplexes der primäre allein zur Wirkung kommt. Die vom Neovitalismus den „Regulationseiern“ leichthin zugeschriebene Totipotenz hält der cytologischen Analysis nicht stand. Daraus werden theoretisch wichtige Schlüsse zu ziehen sein.

Palma de Mallorca, August 1913.

Literaturverzeichnis.

- BALTZER, F., 1910, Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 497—621, 19 Textfigg., tab. 25—29.
- BUCHNER, P., 1911, Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese, *ibid.*, Vol. 6, p. 577—612, 7 Textfigg., tab. 31—34.
- DRIESCH, H., 1910, Neue Versuche über die Entwicklung verschmolzener Echinidenkeime, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 30, p. 8—23, 11 Textfigg.
- HERTWIG, G., 1912, Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Eine experimentell-cytologische Untersuchung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 79, Abt. 2, p. 201—204, 9 Textfigg., tab. 10—12.
- , 1913, Parthenogenesis bei Wirbeltieren hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen, *ibid.*, Vol. 80, Abt. 2, p. 87—127, 6 Textfigg., tab. 6—7.
- HERTWIG, O., 1911, Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre, *ibid.*, Vol. 77, Abt. 2, p. 1—164, 23 Textfigg., tab. 1—6.
- HERTWIG, P., 1913, Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Ein cytologischer Beweis für die parthenogenetische Entwicklung der Radiumlarven, *ibid.*, Vol. 80, Abt. 2, p. 173—181, tab. 10.
- KONOPACKI, M., 1912, Über mikroskopische Veränderungen, die während der in Echinodermeneiern mittels verschiedener chemischer Reagentien hervorgerufenen Cytolyse auftreten, in: Bull. Acad. Sc. Cracovie, Cl. math.-nat., p. 527—563, tab. 23—24.
- KUPELWIESER, H., 1909, Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 27, p. 434—462, 3 Textfigg., tab. 14—16.

- KUPELWIESER, H., 1912, Weitere Untersuchungen über die Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, in: Arch. Zellforsch., Vol. 8, p. 352—395, 4 Textfigg., tab. 13—15.
- MEVES, F., 1912, Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 80, Abt. 2, p. 81—123, 2 Textfigg., tab. 4—7.
- RETZIUS, G., 1910, Über den Bau des Eies der Echinodermen im unbefruchteten und im befruchteten Zustand, in: Biol. Unters. (N. F.), Vol. 15, p. 1—54, tab. 1—13.
- , 1911, Der Reifungsprozeß der Eier bei den Asteriden, *ibid.*, Vol. 16, p. 7—20, tab. 1—5.
- SCHAXEL, J., 1911a, Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 76, p. 543—607, 8 Textfigg., tab. 19—23.
- , 1911b, Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien, in: Anat. Anz., Vol. 39, p. 337—353, 16 Textfigg.
- , 1912, Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. I. Teil: Die Geschlechtszellenbildung und die normale Entwicklung von *Aricia foetida* CLAP., in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Anat., p. 381—472, 10 Textfigg., tab. 16—28.
- , 1913, Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. II. Teil: Die abnorme Furchung von *Aricia foetida* CLAP., *ibid.*, Vol. 35, Anat., p. 527—562, 10 Textfigg., tab. 28—30.
- TEICHMANN, E., 1902, Über Furchung befruchteter Seeigelleier ohne Beteiligung des Spermakernes, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 37, p. 105—137, tab. 7—10.

Erklärung der Abbildungen.

Näheres über die technische Behandlung der den Figuren zugrunde liegenden Präparate ist aus dem Kapitel I und den Angaben des Textes zu ersehen. Die Schnittdicke beträgt, sofern nichts anderes bemerkt ist, 4μ .

Gezeichnet wurde mit Hilfe ZEISS'scher Instrumente auf der Höhe des Objektisches. Die Abbildungen sind auf lithographischem Wege in der Originalgröße reproduziert.

Es gelten die Abkürzungen:

Ap. = homogene Apochromat-Immersion n. A. 1,4, 2 mm.

Ko. = Kompensationsokular

Ob. = Objektiv

Ok. = Okular

Tafel 11. *Asterias rubens* LINNÉ.

Fig. 1—5. Eibildungsstadien. Fixiert in Zinkchlorid. Gefärbt mit Methylgrün + Pyronin nach P. G. UNNA. Optik Ap., Ko. 12.

Fig. 1. Jüngste Oocyten mit fädigem Chromatin ohne Nucleolus.

Fig. 2. Das Chromatin zieht sich aus der Fadenlagerung in einzelne Ansammlungen zurück (chromatische Nucleolen). Gleichzeitig erscheint der persistierende achromatische Nucleolus.

Fig. 3. Beginn der Chromatinemission. Dem achromatischen Nucleolus ist Chromatin angelagert (Amphinucleolus). In dem bisher chromatinfreien Zelleib erscheinen chromatische Einlagerungen.

Fig. 4. Chromatinemission. Amphinucleolus mit achromatischem Binnenkörper und chromatischer Hülle. Chromatische Einlagerungen in der Kernmembran. Extranucleäres Chromatin im Zelleib.

Fig. 5. Halbreife Oocyte. Chromatinemission beendet. Im Kern der chromatinfreie, vacuolisierte Nucleolus und die Chromosomen in Rekonstruktion. Im Zelleib die Substanzvermehrung im Gange.

Tafel 12—17. *Asterias glacialis* O. F. MÜLLER.

Tafel 12.

Fig. 6. Keimbläschen (Rekonstruktionskern) aus der vorreifen Oocyte. Achromatischer, vacuolisierter Nucleolus. Prochromosomen. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ap., Ko. 6.

Fig. 7. Auflösung des Keimbläschens. Die Plasmastrahlung beginnt unter der Haftnarbe der Oocyte. Der Nucleolus zerfällt, während die Chromosomen integriert werden. Fixiert in HERMANN'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ap., Ko. 6.

Fig. 8. Bildung des ersten Richtungskörpers. Der Außenpol der Spindel liegt unter der Haftnarbe. Der Nucleolus ist unverändert aus dem aufgelösten Keimbläschen in den Zelleib gelangt, wo er noch ebenso verharret, während die Chromosomen sich bereits in der Anaphase der Teilung befinden. Fixiert in HERMANN'schem Gemisch. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap., Ko. 6.

Fig. 9 und 10. Spermatozoon. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ap., Ko. 18. Fig. 9 Ansicht von der Seite, Fig. 10 Ansicht von vorn.

Fig. 11—14. Besamung und Befruchtung. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ap., Ko. 12.

Fig. 11. Eindringen des Spermatozoons in das Ei, wobei der Schwanzfaden in der hyalinen Außenschicht zurückbleibt. Wellung der Eioberfläche.

Fig. 12. Kopf und Mittelstück des Spermatozoons nach der Zurücklegung des ersten Drittels des intraovalen Weges. Auf dem Spermaweg bleiben dem Mittelstück entstammende Granulationen zurück („Aussaat von Plastosomen“). Ooplasmatische Strömungen. Abhebung der sog. Befruchtungsmembran.

Fig. 13. Vom Mittelstück des Spermatozoons ausgehende ooplasmatische Strahlungen. Alveolisation des Spermakernes.

Fig. 14. Männlicher (oben) und weiblicher (unten) Vorkern innerhalb des dizentrischen Strahlensystems bei der Einleitung der ersten Furchungsteilung.

Fig. 15. Meridionalschnitt (über die Orientierung s. S. 150) durch die vorreife Oocyte. Keimbläschen unter der Haftnarbe in der Apicalhälfte. Im Zellinnern dichtes, darum lockeres Plasma. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 16. Meridionalschnitt durch die Oocyte während der Bildung des ersten Richtungskörpers. Die Ausreifungsumlagerungen im Zelleib im Gang. Das dichte Plasma wird nach außen und analwärts gedrängt. Fixiert in HERMANN'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 17. Meridionalschnitt durch das Ei während der Copulation der beiden Vorkerne. Ausprägung der endgültigen Substanzanordnung. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Safranin. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 18. Meridionalschnitt durch die Pole der prophasischen Spindel der ersten Furchungsteilung bei normaler Substanzlokalisation. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 19. Äquatorialschnitt durch die Spindelpole. Sonst alles wie in Fig. 18.

Tafel 13.

Fig. 20—30. Stadien der normalen Furchung. Sofern nichts anderes angegeben, in FLEMMING'schem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün gefärbt. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 20. Äquatorialschnitt durch die Pole der anaphasischen Spindeln bei dem zweiten Teilungsschritte.

Fig. 21. Meridionalschnitt durch die Pole der anaphasischen Spindeln zweier gegenüberliegender Zellen bei dem dritten Teilungsschritte.

Fig. 22. Schnitt (annähernd meridional) durch die Ruhekerne zweier benachbarter Apicalanal-Geschwisterpaare des 8-Stadiums. Fixiert in Sublimat-Essigsäure. Gefärbt mit Hämalaun und Eosin.

Fig. 23. Äquatorialschnitt durch die Spindelpole der sich teilenden Analzellen bei dem vierten Teilungsschritte.

Fig. 24. Meridionalschnitt durch je zwei apicale und anale Schwesterzellen des 32-Stadiums. Fixiert in Sublimat-Essigsäure. Gefärbt mit Hämalaun und Eosin.

Fig. 25. Äquatorialschnitt durch die Subanalzellen während des sechsten Teilungsschrittes.

Fig. 26. Meridionalschnitt durch die großzellige Blastula.

Fig. 27. Meridionalschnitt durch die kleinzellige Blastula innerhalb der Keimhülle.

Fig. 28. Meridionalschnitt durch die kleinzellige Blastula nach dem Verlassen der Keimhülle.

Fig. 29. Meridionalschnitt durch den Keim bei dem Beginne der Gastrulation.

Fig. 30. Teil (Urdarm und seitliches Blastoderm) eines Meridionalschnittes durch den Keim am Ende der Gastrulation.

Tafel 14.

Fig. 31—40. Ruhekerne und Zellen bei der normalen Entwicklung. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap., Ko. 18.

Fig. 31. Ruhes Kern aus dem 2-Stadium.

Fig. 32. Ruhekerne aus dem 4-Stadium.

Fig. 33. Ruhekerne aus einer Analzelle der großzelligen Blastula.

Fig. 34. Analzelle mit Ruhekerne aus der kleinzelligen Blastula.

Fig. 35. Analzelle mit Ruhekerne aus der freischwimmenden kleinzelligen Blastula unmittelbar vor der Gastrulation.

Fig. 36. Kerne aus der zirkumanalen Teilungszone bei dem Beginne der Gastrulation.

Fig. 37. Zellen aus dem seitlichen Blastoderm während der Gastrulation.

Fig. 38. Kerne aus den Zellen des Urdarmes der Gastrula.

Fig. 39. Mesenchymzellen nach der Auswanderung aus dem Epithel der Urdarmblase.

Fig. 40. Mesenchymzelle während der Produktion fibrillärer Differenzierungen.

Fig. 41—42. Zellkerne bei der Entwicklung nach der Besamung mit vergifteten Spermatozoen. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap., Ko. 18.

Fig. 41. Ruhekerne aus einer Analzelle der großzelligen Blastula.

Fig. 42. Zerfallende, hyperchromatische Kerne aus einem Syncytium der erkrankten Blastula.

Fig. 43. Hyperchromatischer Bastardkern, der aus der Copulation eines Blastomerenkernes des 2-Stadiums mit dem Spermakern von *Patella* hervorgegangen ist. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap., Ko. 12.

Tafel 15.

Fig. 44—51. Stadien der Furchung von Eiern mit abnormer Inhaltsanordnung. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 44. Meridionalschnitt durch die Pole der prophasischen Spindel bei der abnormen, inäqualen ersten Teilung.

Fig. 45. Äquatorialschnitt durch die Pole der anaphasischen Spindel in der großen Zelle bei dem zweiten Teilungsschritt der abnormen, inäqualen Furchung.

Fig. 46. Schnitt im größten Durchmesser durch die Stereoblastula.

Fig. 47—51. Schnitte im größten Durchmesser durch abnorm beschaffene Blastulae.

Fig. 47. Blastoderm mit einzelnen Riesenzellen.

Fig. 48. Durch radiale Teilungen gelangen einzelne Zellen aus dem Blastoderm in das Blastocöl.

Fig. 49. Die durch radiale Teilungen in das Blastocöl gelangten Zellen lagern sich zu Gruppen zusammen und dem Blastoderm an.

Fig. 50. Blastoderm mit zerstreuten Gruppen von großen Zellen.

Fig. 51. Multiple Gastrulationen.

Fig. 52—57. Stadien der Entwicklung isolierter Blastomeren. Fixiert in Sublimat-Essigsäure. Gefärbt mit Hämalaun und Eosin. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 52. Meridionalschnitt durch eine isolierte Blastomere des 2-Stadiums während der Ausrundung.

Fig. 53. Meridionalschnitt durch das 2-Stadium des $\frac{1}{2}$ -Keimes.

Fig. 54. Meridionalschnitt durch eine isolierte Blastomere des 4-Stadiums während der Ausrundung.

Fig. 55. Äquatorialschnitt durch die Pole der telophasischen Spindel bei der Zweiteilung einer isolierten Blastomere des 4-Stadiums.

Fig. 56. Meridionalschnitt durch das 2-Stadium des $\frac{1}{4}$ -Keimes.

Fig. 57. Äquatorialschnitt durch die Pole der telophasischen Spindel bei der Zweiteilung einer isolierten Anzelle des 8-Stadiums.

Tafel 16.

Fig. 58—61. Stadien der Entwicklung unbefruchteter Eier. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Fig. 58 und 59 gefärbt mit Gentiana-violett, 60 und 61 mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün.

Fig. 58. Meridionalschnitt durch den normalen Keim von 64 Zellen.

Fig. 59. Meridionalschnitt durch ein frühes Stadium der Zellabknospung.

Fig. 60. Älteres Stadium der Zellabknospung und Weiterteilung der kleinen Zellen.

Fig. 61. Schnitt im größten Durchmesser durch eine angefurchte Eizelle mit teilungsunfähigem Kern.

Fig. 62—66. Stadien der Entwicklung nach der Besamung mit vergifteten Spermatozoen. Schnittdicke 5μ . Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Fig. 62—64 gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün, 65 und 66 mit Safranin. Optik (mit Ausnahme von Fig. 62) Ob. D, Ok. 4.

Fig. 62. Anzellen aus einem Meridionalschnitt durch eine parthenogenetische Blastula. Die mittlere Anzelle enthält den abgekapselten, nicht alveolisierten Spermakern. Optik Ap., Ko. 12.

Fig. 63. Äquatorialschnitt durch die Pole der telophasischen Spindel bei der parthenogenetischen Zweiteilung. Seitlich der verspätet und mangelhaft alveolisierte Spermakern von einer Attraktionssphäre umgeben.

Fig. 64. Meridionalschnitt durch die großzellige Blastula, die aus einem mit einem vergifteten Spermatozoon befruchteten Ei hervorgegangen ist. Aufbrechende Mitose bei der verspäteten Teilung einer Anzelle.

Fig. 65. Meridionalschnitt durch die kleinzellige Blastula nach amphimiktischer Entwicklung. Kernerkrankung und Syncytienbildung in der Analregion.

Fig. 66. Schnitt im größten Durchmesser durch die kleinzellige Blastula. An drei Stellen Zellen mit erkrankten Kernen. Im Blastocöl Reste dorthin gedrängter, zerfallener Zellen.

Fig. 67—69. Stadien der Entwicklung nach der Befruchtung mit *Patella*-Spermatozoen. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Optik Ob. D, Ok. 4. Meridionalschnitte.

Fig. 67. Anfurchung der Eizelle mit teilungsunfähigem Copulationskern.

Fig. 68. Um 20 Stunden älteres Stadium als das der Fig. 67. Kern gequollen. Beginn der Cytolyse.

Fig. 69. Der verspätet alveolisierte *Patella*-Kern hat mit dem Ruhekern der einen Blastomere (der linken in der Figur) copuliert.

Tafel 17.

Fig 70. Meridionalschnitt durch einen Keim, der 22 Stunden nach der Besamung mit einem *Patella*-Spermatozoon in FLEMMING'schem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün gefärbt wurde. Der stammfremde Spermakern hat mit dem Ruhekern einer Blastomere des 2-Stadiums copuliert, woraus ein teilungsunfähiger, hyperchromatischer Kern resultiert. Die andere Hälfte des Keimes hat in parthenogenetischer Entwicklung eine halbe Stereoblastula geliefert. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 71—73. Stadien der degenerativen Umbildungen abnormer Keime. Schnitte im größten Durchmesser. Fixiert in FLEMMING'schem Gemisch. Optik Ob. D, Ok. 4.

Fig. 71. Zellverschmelzung und Beginn der Cytolyse in einer Stereoblastula, die sich aus einem normal befruchteten Ei mit asymmetrisch-exzentrischer Inhaltsanordnung entwickelt hat. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün.

Fig. 72. Zerfall der hyperchromatischen Kerne, Zellverschmelzung und Cytolyse in der kleinzelligen Blastula als Folge der Befruchtung durch ein vergiftetes Spermatozoon. Gefärbt mit Safranin.

Fig. 73. Weit fortgeschrittene Cytolyse eines nach der Befruchtung mit einem *Patella*-Spermatozoon teilungsunfähigen Eies. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

The pronephros of *Scyllium canicula*.

By

T. H. Burlend, M. A., B. Sc.,
formerly Scholar of Christ's College, Cambridge.

(Lecturer in Histology and Embryology at University College,
Cardiff.)

With Plates 18–25 and 7 Figures in the text.

Contents.

Introduction.

Historical.

Material and Observations.

Description of the pronephros and its blood-supply in embryos A to K.

Comparison of the main results with those of RÜCKERT, VAN WIJHE
C. RABL and LAGUESSE.

Theoretical conclusions reached from a study of the pronephros in the
Dogfish compared with the existing views.

Introduction.

An inquiry into the development of the pronephros in a Che-
lonian — *Chrysemys marginata* — has prompted me to inquire into
the early development of the kidney in a Selachian, *Scyllium cani-
cula*. The observations of RÜCKERT and VAN WIJHE are in part de-
pendent upon theoretical considerations, and have never been satis-

factorily verified in some important particulars, in spite of C. RABL'S excellent work published in 1896. Although their statements are not all in complete agreement, yet the main results of these writers have tended to differentiate the Selachii from other Anamnia with respect to their kidney development, whereas from a comparative study of the development of other systems of organs we might reasonably expect the Selachian kidney to have a similar, though less complicated development than that found in most other Vertebrata.

The metameric origin of the Selachian pronephros; the fusion of the distal ends of the first-formed tubules to produce a duct — the *Sammelgang*; the partly ectodermal origin of this duct; the nature of the vascular supply etc. are all important questions, requiring the most careful confirmation.

The mode of origin and condition of the pronephros in a type like *Scyllium* unconsciously forms, in the mind of the evolutionist, a paradigm for the development in higher forms. Moreover, there are perhaps more diverse statements made by various workers in kidney ontogeny than have been made in respect of any other branch of comparative embryology. This may quite possibly be due to the fact that we have not yet reached the truth with regard to the development of the kidney in lower Vertebrates such as the Selachii.

It was with a view partly of testing my own observations upon *Chrysemys*, partly to satisfy myself that the Selachii differ in important respects in their kidney development from all higher and lower Vertebrates, and partly to give some observations upon a species of *Scyllium* not hitherto recorded in detail, viz. *canicula*, that I took up this matter.

Throughout this inquiry I have been fortunate in obtaining the support and criticism of the late Professor SEDGWICK at the Royal College of Science, London. It was he who caused the requisite additional embryos to be sectioned and mounted under my supervision, and with whom I had the privilege of discussing the results of this inquiry before his untimely death early in 1913. In addition to the embryos described below, I examined many other series of sections of Dogfish embryos in the Zoological Laboratory of the Royal College of Science, and these confirmed the results given below. Professor SEDGWICK was convinced that the kidney develop-

ment in *Scyllium canicula* falls into line with the method of development recorded for other Vertebrates, e. g. *Chrysemys*, and he suggested that the chief results of this work should be published at an early date.

Historical.

A list of the most important contributions to the early development of the kidney in Selachii is given at the end of this paper. The investigations date back to the work of RÜCKERT and VAN WIJHE about the year 1888. It will be, perhaps, convenient at this stage to summarize the chief results.

RÜCKERT (1888, 1889, 1892) gave particulars of the time of appearance, position, extent, and nature of the pronephros in *Pristiurus*, *Torpedo*, and *Scyllium catulus*. He concluded that the pro- and mesonephros are not homodynamous organs because:

- a) they arise in a different way,
- b) mesonephric tubules arise at a later period in the pronephric region,
- c) the mesonephros appears at a much later period in development than does the pronephros.

RÜCKERT also advanced the view that the pronephros had a greater extent in primitive forms than it has in extant species; that what was formerly the posterior region of the organ is now represented by the pronephric duct; that the pronephros in *Torpedo* and *Pristiurus* fuses with, and receives cells from, the ectoderm; that the segmental pronephric tubules fuse distally to form a collecting duct (the *Sammelrohr*); that from the place where pronephros fuses with the ectoderm a duct grows backwards towards the cloaca by splitting off from the ectoderm; that in *Torpedo* the left kidney lags behind the right in development; that at the level of the cloaca the duct separates from the ectoderm and grows into the cloaca. RÜCKERT'S speculations upon the homology between the excretory tubules in Invertebrates and Vertebrates seem to be reflected rather too prominently in his actual observations, since his description of the mode of origin of the *Sammelrohr*, and the statement that the ectoderm participates in the formation of the pronephros, have never been satisfactorily verified since.

VAN WIJHE began his work upon this subject as early as 1886, and published papers in 1886, 1888, 1889, and 1898, of which the most important is that of 1889. He worked more particularly upon

embryos of *Pristiurus melanostomus*, but also gave information with regard to *Scyllium*, *Raja clavata* etc.

VAN WIJHE distinguishes between pro- and mesonephros in the following way:

1. the former arises at the same time as the differentiation of its duct, the latter after its duct;

2. the pronephros in all Vertebrates arises as segmented evaginations of the somatopleure only, whereas the mesonephros arises from both somatopleure and splanchnopleure;

3. the pronephric duct constantly arises in connection with the pronephros, whilst the mesonephros gains a connection with the pronephric duct secondarily;

4. the mesonephros possesses malpighian bodies, the pronephros does not; the "glomus" is not homologous with the glomeruli because it is a projection into the metacoelom (general coelom), not into the mesocoelom (nephrocoel).

VAN WIJHE divided the mesoderm into epimere (protovertebra), mesomere (nephrotome or Ursegmentstiel) and hypomere (lateral plate region). It is important to observe that VAN WIJHE realized that the upper part of the hypomere participates in the formation of the pronephros, although he also believed that this region was metameric. Thus he wrote: "Da nun der Pronephros, wie spätere Entwicklungsstadien zeigen, ein Produkt der Seitenplatte ist, während der unmittelbar dorsal davon liegende Teil des Mesoderms zur Mittelplatte gehört, ist die Segmentierung des Mesoderms bei Selachiern also nicht auf die Myotomenplatte beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf die Mittelplatte und den dorsalen Teil der Seitenplatte", although there does not appear to be any evidence for this last statement if one may judge from his figures. VAN WIJHE noticed the structures which RATHKE had called "Segmentalbläschen", but said that they are transitory and take no part in the formation of the Selachian excretory system. He considered that the pronephric rudiment arises as a row of successive thickenings or outgrowths of the ventral portion of the somatic layer of the lower part of the nephrotome (?), which are directed towards the ectoderm but do not fuse with this layer; each thickening is a rudiment of a pronephric tubule; since the tubules succeed one another so closely, they soon produce a Vornierenwulst (Solid cell-knob of BALFOUR). VAN WIJHE said that the Sammelrohr (Sammelgang) is, from the first developed along with the tubules from the mesoderm, and that

at a later period it is connected with the peritoneal epithelium or at least in close contact with it. The caudal end of the pronephric duct (according to this author), is connected with the ectoderm and the cloaca at the same time. In the degeneration of the pronephros only one tubule persists, the nephrostome of which results from the fusion of the original nephrostomes: this process is variable, but the atrophy must occur either at the anterior or posterior end of the pronephros.

CARL RABL published, in 1896, the most complete and authentic account of the development of the pronephros in Selachii. He dealt mainly with *Pristiurus* embryos, but also examined embryos of *Raja alba*, etc. RABL does not deny that the primitive excretory organ extended over the whole length of the coelom: he agrees, moreover, with RÜCKERT, that pro- and mesonephric tubules arise from different portions of the mesoderm, and therefore cannot be homologous. This author insists upon four pronephric segments, not three, as the organ in Amphibia might lead one to expect. RABL makes moreover, what I believe to be a mistake in all the published accounts of the Selachian pronephros, — viz. he looks for metameric rudiments in a structure which is in reality groove-like, and, although these are not apparent as such, since the rudiments at least occur intersegmentally as often as they occur segmentally, RABL states that the metameric tubules may be identified by the arrangement of the nuclei in the "Vornierenwulst", and by incipient evaginations (nephrostomes) of the nephrocoel into the "Vornierenwulst". RABL'S work is chiefly valuable in that he identified the arteries (first discovered by PAUL MAYER in 1887) as the pronephric arteries, and gave a careful account of their number, position and fate in *Pristiurus* embryos. He concludes that the second and third ultimately fuse to give rise to the arteria vitellina (arteria umbilicalis of P. MAYER), though the first and fourth may also participate in this process. The Sammelgang, according to RABL, appears as a string (sickle-shaped in section) which binds together the free ends of the tubules: it is obviously a growth of the lateral ends of the tubules, although he admits that its exact development is not quite clear. This string may not join all the pronephric rudiments, for it may happen that the first pronephric rudiment grows out and forms the duct, with which the other rudiments fuse at a somewhat later period. The pronephric duct is entirely mesodermal in origin and

grows backwards by its own growth, due to rapid karyokinesis in Sammelgang and duct. The left kidney usually lags behind the right in development. In *Pristiurus* the pronephric arteries of the left side never mature. RABL arrives at the same conclusion as VAN WIJHE with regard to the origin of the coelomic opening of the Müllerian duct.

The observations of BEARD were confined to a single embryo: he restricted his attention to the question as to whether the pronephric duct is ectodermal or mesodermal.

LAGUESSE (1891) confirms many of the observations of RÜCKERT and VAN WIJHE, using embryos of *Acanthias*. He derived the pronephric duct from the ectoderm.

GREGORY (1897) ascribes the growth of the duct to two causes:

- a) splitting from the ectoderm,
- b) independent growth.

Material and Observations.

The description of the pronephros and its blood-supply is confined to the species *Scyllium canicula*, although I have not restricted my examination to this species, since there were embryos of *Scyllium catulus* also at my disposal.

The embryos are described under the letters A, B, K and this lettering also applies to their respective ages. It is to be clearly understood that these letters do not indicate stages of the Dogfish in any sense comparable to the stages designated by these letters in BALFOUR'S monograph upon Selachii. It did not occur to me at the time when the embryos were to be sectioned, that the number of protovertebrae would provide the best evidence of their age, as I felt that the length in millimetres would be sufficient to indicate the stage of development. I had no difficulty, however in counting the number of protovertebrae in the embryos described below after they had been sectioned, since none of the sections were lost in the process of mounting.

The embryos were fixed in corrosive sublimate (23%) or in sublimate acetic: before sectioning they were usually stained in bulk for about 40 hours in Boraxcarmine, rinsed for five minutes in acid alcohol, and then put for an hour into 70%, 90%, and absolute alcohol successively. After dehydration the embryos were

cleared for about three hours in cedar-wood oil, and then transferred to paraffin (b, p. 52° C). The sections were placed upon slides and the paraffin removed by xylol, after which they were mounted direct in Canada Balsam, or further stained with DELAFIELD'S Haematoxylin and Eosin, or Orange G in Absolute Alcohol before finally clearing and mounting.

The method adopted in studying the pronephros at different stages was as follows: for any particular stage that series of sections was selected which, by comparison with other series at about the same age, showed the most typical condition of the pronephros. The sections throughout the whole of the pronephric region were then microphotographed, and prints prepared and correctly arranged in order and numbered. In this way I obtained a set of serial photographs of the pronephros at different stages in its condition, and thus I was able to examine the structure more conveniently than by an examination of the sections themselves only. In order to facilitate and shorten the description of transverse sections of the embryos below, the number of slides used for mounting any particular embryo has been stated, and also the number of sections on each slide. Thus section 4,33 would be the thirty-third section on the fourth slide, i. e. the number before the comma refers to the slide, and the number after the comma to the section on the slide.

In the case of each embryo described a table is given showing the extent of the anterior segments on each side of the body.

Embryo A.

3½ mm long. Fixed in corrosive acetic for fifteen minutes. Stained in Boraxcarmine for forty-eight hours. Mounted upon two slides having 158 and 142 sections respectively. Sections of this embryo showed that the pronephric rudiment had not made its appearance, at least, not sufficiently as to be indubitably recognized.

The differentiation of the somatic mesoderm layer had not proceeded very far at this stage (slightly younger than Embryo B), although there were indications in some sections through the region of segments VII—X that the "primitive kidney groove" was becoming distinct.

This stage may fairly be taken as a starting point in considering the development of the pronephros and its duct in *Scyllium canicula*. No gill-pouches have yet appeared.

Plate 18 Fig. 1 is a photograph of a section through the future

pronephric region of this embryo. The figure shows the earliest recognizable condition of the organ.

The following table gives the extent of the anterior segments:

Left side		Right side
1,52—1,68	Ear	1,61—1,75?
1,76—1,89	I	1,82—1,95
1,91—1,104	II	1,96—1,106
1,106—1,115	III	1,107—1,116
1,116—1,124	IV	1,117—1,124
1,125—1,133	V	1,125—1,133
1,134—1,143	VI	1,134—1,143
1,144—1,153	VII	1,144—1,153
1,154—2,4	VIII	1,154—2,4
2,5—2,12	IX	2,5—2,13
2,13—2,20	X	2,14—2,21

The total number of protovertebrae in this embryo was 23 or 24. The neurenteric canal was present in sections 2,126 to 2,134. Segment XXIII extended over sections 2,96 to 2,101 (left side) and over 2,94 to 2,97 (right side).

In this embryo the nephrotome region in segments III to X or XI is very prominent owing to the presence of large nephrocoels (Segmentalbläschen), which VAN WIJHE also noticed in *Fristiurus* embryos. These structures seem to be homologous with the so-called "innere Vornierenkammerchen" of FELIX.

An examination of the serial sections will reveal the fact that the earliest trace of the pronephros is a continuous, and not a segmental structure (as VAN WIJHE and RÜCKERT have claimed), which is quite as prominent in the inter-segmental regions as it is in the segmental regions.

Embryo B.

3½ mm long. 25 protovertebrae. Fixed in corrosive acetic, and stained in Boraxcarmine. Mounted upon 2 slides having 161 and 144 sections respectively. (The number before the comma in the table below indicates the number of the slide, the number after the comma is that of the particular section on the slide.)

Left side		Right side
1,69—1,85	Ear	1,63—1,82
1,87—1,106	I	1,84—1,105

1,106—1,116	II	1,106—1,117
1,113—1,123	III	1,117—1,126
1,123—1,131	IV	1,126—1,135
1,131—1,140	V	1,135—1,144
1,140—1,147	VI	1,144—1,151
1,148—1,155	VII	1,151—1,160
1,155—2,2	VIII	1,160—2,5
2,2—2,10	IX	2,5—2,13
2,10—2,18	X	2,13—2,21
2,96—2,99	XXV	2,99—2,102

The first gill-pouch is just appearing at this stage. The neuroenteric canal extends from 2,130—2,140.

In the above table the sections which pass through any particular protovertebrae on each side of the body are defined. The difficulty in drawing up this table arises from the fact that there is some uncertainty in ascertaining the first body-segment as distinct from the last head-segment. Assuming that there is only one protovertebra in front of section 1,105, as the sections of this series seem to show, the pronephros begins in the region of segment VII on each side and extends back into segment IX or X. This observation agrees with that of RABL for *Pristiurus*. Whichever segment of the body this may be, I think that I have been able to identify it in the succeeding stages and I have marked it as segment VII throughout.

Segmentalbläschen in segments II?, III—XII or XIII.

The kidney rudiment at this stage takes the form of a continuous unsegmented groove or solid outgrowth of the somatic mesoderm of the lateral plate region. The Figs. 2—18 (Plates 18—19) show that the groove-like nature of the rudiment is most obvious in the region opposite the middle of a protovertebra, and the fact that the rudiment is situated in the lateral plate region is most obvious in sections passing between successive protovertebrae. The rudiment extends on the left side from about section 1,150 to 2,8 approximately: on the right side from about 1,151 to 2,21. Owing to the gradual rise to distinctness anteriorly and to the gradual loss of distinctness as we pass caudalwards, it is not easy to say with accuracy where the pronephros begins and ends at this stage. Perhaps this fact accounts for the slight discrepancies which are apparent upon an examination of the accounts of VAN WIJHE and RABL.

There is no sign of a pronephric duct in this embryo. It will be noticed that the pronephros is confined to segments VII, VIII and IX on the left side, and to segments VII, VIII, IX and X on the right side.

Plate 18, 19, Figs. 2 to 18 are photographs of sections 1,152 to 2,7 of this embryo; they extend over practically the whole length of the pronephric region, at least on the embryo's left side.

It has been stated that in these early Selachian embryos the protovertebra, nephrotome, and lateral plate regions of the mesoderm are as yet undifferentiated, and so the particular region which gives rise to the pronephric rudiment in Selachii is not clear. This is certainly not the case in *Scyllium canicula*, for the lateral plate region of the mesoderm is never segmented, whereas of the segmented portions, the nephrotome region is readily distinguishable on account of the fact that the nephrocoel is a much larger space than the myocoel above it.

Embryo C.

3½—4 mm long. 26 protovertebrae. Six slides used in mounting, having respectively 97, 96, 97, 119, x, x, sections.

Left side		Right side
2,26—2,53	Ear	2,34—2,61
2,63—3,4	I	2,68—3,2
3,4—3,22	II	3,2—3,25
3,22—3,46	III	3,25—3,45
3,46—3,64	IV	3,45—3,63
3,64—3,81	V	3,63—3,83
3,81—4,1	VI	3,83—4,4
4,1—4,18	VII	4,4—4,21
4,18—4,35	VIII	4,21—4,37
4,35—4,49	IX	4,37—4,53
4,49—4,65	X	4,53—4,67

(This series of sections was cut much thinner than the others.)

The primitive kidney groove is present on the left side from 4,1 to 4,60, viz. in segments VII, VIII, IX and X: on the right side the groove is present from 4,4 to 4,62, viz. in segments VII, VIII, IX and X also. The pronephric duct is not yet present. The blood-vessels are not yet formed. Segmentalbläschen in segments II?, III---XIII?

Embryo D.

4 $\frac{1}{2}$ mm long. 26 or 27 protovertebrae visible. Fixed with corrosive acetic and stained in Boraxcarmine. Mounted upon three slides having respectively 142, 132 and 113 sections.

Left side		Right side
1,65—1,86	Ear	1,59—1,79
1,95—1,106	I	1,94—1,106
1,106—1,117	II	1,107—1,115
1,117—1,128	III	1,116—1,126
1,128—1,139	IV	1,127—1,136
1,139—2,6	V	1,137—2,4
2,6—2,16	VI	2,5—2,14
2,16—2,24	VII	2,14—2,22
2,24—2,32	VIII	2,22—2,30
2,32—2,39	IX	2,30—2,38
2,39—2,47	X	2,38—2,45
3,6—3,9	XXVII	3,5—3,8

Two gill-pouches are present but not yet open: a third pouch is somewhat less advanced than the first two. Neurenteric canal 3,91—3,102, Segmentalbläschen in segments II?, III—XII, XIII?

The first clear evidence of the left pronephric rudiment is in section 2,19, and from this rudiment a duct separates off at 2,39 or 2,40 which continues back to section 2,69 in close relation with the ectoderm, but not fused with it. The "Vornierendrüse" itself may be noticed as far back as 2,44 (see Plates 19 to 21 Figs. 19 to 41). Hence the pronephros extends over segments VII, VIII, IX and the anterior part of X on the left side, and the duct extends back to the middle of seg. XIV.

On the right side the kidney rudiment begins at 2,16, the duct separates off at 2,33 and ends at 2,69: there are traces of the pronephros as far back as 2,43. Thus segments VII—X comprise the pronephros region on this side also at this stage of development. The duct extends back to the middle of seg. XIV.

The blood-vessels are in process of formation in this embryo. An examination of Figs. 19—41 will show that the splanchnic mesoderm of the lateral plate region is further away from the gut wall on the right side than it is on the left side. Thus is anticipated the formation of a blood-vessel, the arteria vitellina (or arteria

mesenterica of some writers) which is prominent in later stages of the development on the right side, and which seems to have an important influence upon the later stages of development of the right pronephros.

Embryo E.

5 mm long. 28 or 29 protovertebrae. Mounted upon 3 slides having respectively 131, 147 and 141 sections.

Segmentalbläschen in segs. II?, III—XIII or XIV.

Left side	Ear	Right side
1,72—1,93	I	1,75—1,93
—1,122	I	1,109—1,124
1,122—1,128	II	1,124—2,1
1,128—2,10	III	2,1—2,12
2,10—2,23	IV	2,12—2,25
2,23—2,33	V	2,25—2,34
2,34—2,43	VI	2,34—2,44
2,44—2,52	VII	2,44—2,52
2,53—2,61	VIII	2,52—2,61
2,62—2,70	IX	2,61—2,71
2,71—2,79	X	2,71—2,81

Neurenteric canal 3,127—3,134.

The kidney rudiment, in the form of a groove in places and a solid outgrowth in others, is present on the left side from 2,44 to 2,67. The duct begins at 2,68 and ends at 2,115 (viz. end of segment XV).

On the right side the rudiment is present from 2,44 to about 2,72. The duct is separated from the underlying mesoderm from 2,67 to 2,105 (viz. end of segment XIV):

The pronephros is confined in this embryo to segments VII, VIII and IX. Section 2,44 of this series (Fig. 42) corresponds closely with section 2,17 (Fig. 20) of embryo D, and seems to indicate the same region of the body. The pronephros appears therefore to become reduced in extent at a very early stage, and to end posteriorly in segment IX.

The only blood-vessel distinguishable is found in sections 2,51 and 2,52 (viz. between segs. VII and VIII) on the left and right sides. There may also be a branch from the aorta in 2,59 and 2,60.

Embryo F.

5 $\frac{1}{2}$ mm long. 41 protovertebrae. Mounted upon 3 slides having respectively 146, 147 and 151 sections.

Left side		Right side
1,79—1,100	Ear	1,69—1,90
—1,126	I	—1,117
1,126—1,137	II	1,118—1,133
1,136—2,4	III	1,130—1,146
2,2—2,14	IV	1,144—2,11
2,13—2,26	V	2,10—2,24
2,26—2,37	VI	2,23—2,35
2,38—2,47	VII	2,35—2,46
2,47—2,56	VIII	2,46—2,56
2,57—2,66	IX	2,56—2,66
2,65—2,78	X	2,66—2,78

The tail of this embryo is cut obliquely: the neurenteric canal is present: there are 3 gill-pouches present but the last pair is not yet open to the exterior. From the condition and number of the pronephric arteries it is probable that the pronephros reaches its greatest development in this embryonic stage. The pronephros on the left side begins at 2,38, the duct becomes separated off at 2,66 and ends at 2,126. Hence the pronephros extends over segs. VII, VIII and IX: the duct reaches back to the middle of segment XVI. The right pronephros begins at 2,35 (approx.); the duct is separated from the mesoderm at 2,61, and ends at 2,122. Thus the pronephros has become still further reduced on the right side as compared with the condition in embryo E, and it now extends over VII, VIII and the front part of segment IX. Segmentalbläschen are present in segs. II?, III to about segment XIV. In this embryo the vitelline artery is well developed, beginning in section 2,30 and cut in many sections more posterior. Its upper wall compresses the splanchnic mesoderm against the somatic mesoderm lateral to the pronephros in places, and so tends to render the relations of the rudiment to the coelom less obvious. The position of the kidney rudiment, relative to the nephrotome and lateral plate regions, is also seen to change as one passes from the front end of the pronephros to the region where the duct separates off (cf. section 2,38 Fig. 50 with section 2,57 Fig. 69 right side).

Although embryo F has about 12 protovertebrae more than has embryo E the changes in the condition of the pronephros or its duct are not extensive during this interval in the development. Thus a comparison of embryos E and F shows that the pronephric duct has grown back over one segment, and the embryo has become longer only by $\frac{1}{2}$ mm.

The first pronephric artery on the right side is found in sections 2,34—2,37 (viz. between segs. VI and VII): the second artery is present in sections 2,42—2,46 (inclusive), viz. between segs. VII and VIII, whilst the third artery is a small one in sections 2,53 and 2,54 (viz. at the posterior end of somite VIII. On the left side there are indications of blood-vessels intersegmentally in the region between VI and VII, and at the front and hind ends of somite VIII. Owing to the fact that the dorsal portion of each protovertebra tends to slope backwards, and also since the nephrotome region assumes an oblique position though originally vertical, it is necessary to take the front median limit of each somite in the nephrotome region as the original front end of each somite.

By a careful comparison of Figs. 19 to 73, it will be seen that section 2,39 (Fig. 51) of this series corresponds with section 2,20 (Fig. 23) of Embryo D. See Plates 21 to 24, Figs. 43 to 73.

Embryo G.

6 mm long. Stained in Boraxcarmine. Mounted upon 4 slides having respectively 97, 102, 116 and 150 sections. 45 protovertebrae.

Left side		Right side
1,64—1,84	Ear	1,65—1,84
2,15—2,29	I	2,18—2,28
2,30—2,39	II	2,29—2,40
2,40—2,50	III	2,36—2,51
2,51—2,60	IV	2,49—2,62
2,61—2,68	V	2,60—2,72
2,69—2,77	VI	2,71—2,80
2,78—2,87	VII	2,79—2,89
2,86—2,96	VIII	2,88—2,96
2,94—3,2	IX	2,94—3,3
3,2—3,10	X	3,2—3,11

Segmentalbläschen in segs. II? III to XVI or XVII.

On the left side the pronephros begins at 2,81; the duct becomes

separate at 2,97 and ends at 3,56. The pronephros therefore extends over nearly the whole of segment VII, the whole of VIII, and the anterior region of IX; the duct extends as far back as the front end of XVII, there are traces of pronephric arteries between segments VI and VII, and at the front and hind ends of segment VIII.

On the right side the first indication of the pronephros appears in section 2,80; the duct becomes distinct at 2,97, and ends at 3,76. Thus the pronephros occurs in segments VII, VIII, and the anterior region of IX: the duct has grown back as far as the beginning of XX. This is the only case in my embryos in which the duct on the left side is shorter than its fellow on the right side. Further examination of this embryo pointed to an irregular development of the duct on the left side, since it undoubtedly merged into the mesoderm posteriorly, instead of approximating in position to the ectoderm as in other cases.

On the right side there is a small pronephric artery (in sects. 2,81 and 2,82, viz. between VI and VII), and a much larger artery in sections 2,87, 2,88 and 2,89, viz. between VII and VIII. There may also be the remains of a branch in sect. 2,95.

I examined this embryo, as the others, in order to test the statement of RÜCKERT and RABL that the pronephros arises as metameric outgrowths from the mesoderm. Such a statement would require that intersegmental connections of somatic mesoderm with the pronephros are absent, also intersegmental nephrostomes. As I have elsewhere stated, there was equally as much evidence that the pronephros is formed from intersegmental structures as from segmental ones, and furthermore that the so-called "ostia" (potential nephrostomes of RABL) occur as frequently in the region between two segments as in the segments themselves. Again, there is no justification for speaking of tubules or of nephrostomes in any of the stages of *Scyllium canicula* earlier than Embryo I, because differentiation into tubules and duct does not occur before this stage. An inspection of the serial sections in the pronephric region of Embryos B, D and F, see Plates 18—24, is sufficient to convince one that the pronephric rudiment of *Scyllium* (just as in *Chrysemys*) is of the nature of a primitive kidney groove, unsegmented in origin, and arising from the somatic mesoderm of the lateral plate region. The groove-like ancestral condition seems to be a more satisfactory explanation of all the conditions observed in the development of the pronephros in every Vertebrate yet described.

See Plate 24 Fig. 74.

Embryo H.

6 $\frac{1}{2}$ mm long. 45 or 46 protovertebrae. Mounted upon 6 slides having respectively 74, 74, 75, 75 and 78 sections.

Left side		Right side
1,64—2,14	Ear	1,64—2,15
2,47—2,60	I	2,49—2,62
2,61—3,1	II	2,63—3,1
3,2—3,11	III	3,2—3,12
3,12—3,22	IV	3,13—3,23
3,23—3,32	V	3,23—3,33
3,33—3,43	VI	3,34—3,44
3,44—3,53	VII	3,44—3,54
3,54—3,62	VIII	3,54—3,63
3,64—3,72	IX	3,64—3,73
3,74—4,7	X	3,73—4,8

Segmentalbläschen in segs. II?, III, — about XVI.

On the left side the pronephros extends as far forwards as 3,44: the duct separates from the underlying mesoderm at 3,68, and ends at 5,23. Thus the pronephric somites are VII, VIII, and anterior portion of IX: the duct has now grown back to the front end of XXIII. Traces of pronephric arteries in sections 3,42 to 3,46, and in 3,52 to 3,55.

On the right side the rudiment begins at 3,45; the duct becomes distinct at 3,69, and ends at 5,13. Hence the organ occupies the same region of the body on each side in this embryo as in Embryo G, but the duct only reaches back to seg. XXI on the right side.

The first right pronephric artery is present between VI and VII (sections 3,42—3,46) and the second in sections 3,52 to 3,55.

Embryo I.

6 $\frac{1}{2}$ mm long, the tail end being much twisted. 67 or 68 protovertebrae. Mounted upon 3 slides having 174, 133, and 104 sections respectively.

Left side		Right side
1,86—1,113	Ear	1,87—1,113
1,155—1,166	I	1,155—1,165
1,165—2,5	II	1,164—2,4
2,4—2,19	III	2,3—2,18

2,18—2,28	IV	2,17—2,28
2,28—2,38	V	2,27—2,39
2,38—2,48	VI	2,39—2,48
2,48—2,58	VII	2,49—2,58
2,57—2,67	VIII	2,59—2,71
2,68—2,76	IX	2,72—2,82
2,77—2,84	X	2,82—

The first, second, third, and fourth gill-pouches are open to the exterior: the fifth pouch on each side is present, but still closed.

On the left side the pronephros is visible as an open groove from 2,51 to 2,62. After this section the duct is closed off from the mesoderm, but has a solid connection with it as far back as 2,65. In 2,66 the duct is open to the coelom. In and behind 2,68 the duct has no connection with the coelom. There are no remains of arteries on this side. Thus there are two pronephric nephrostomes on this side, the first extending over the posterior part of VII, and the front part of VIII, whilst the second occupies a position in the posterior region of segment VIII.

On the right side the pronephros is present as a groove from 2,51—2,59; shut off from the coelom but having a solid connection with it in 2,60, 2,61 and probably 2,62. There is a nephrotomic opening in 2,63, and a coelomic opening in 2,67 and in 2,68, but in the intervening sections only a solid connection between duct and coelom exists.

After 2,68 the duct is not connected with the coelom.

Hence we have on the right side at this stage:

first nephrostome — greater part of VII and anterior part of VIII
 second nephrostome — middle of VIII (opens into nephrotome),
 third nephrostome — posterior end of VIII.

The vitelline artery in this Embryo can be seen in the series of sections shown on Plates 24 to 25 (Figs. 75 to 85).

Embryo J.

7½ mm long. Fixed in sublimate acetic. Stained with DELAFIELD'S Haematoxylin, and Eosin in abs. alcohol. Mounted the sections upon 8 slides, having respectively 59, 56, 56, 59, 53, 48, 52 and 48 sections. About 70 protovertebrae present.

Left side		Right side
2,16—2,37	Ear	2,17—2,37
—3,26	I	—3,27
3,28—3,37	II	3,31—3,39
3,39—3,49	III	3,40—3,51
3,50—4,6	IV	3,53—4,7
4,7—4,16	V	4,8—4,19
4,18—4,26	VI	4,21—4,28
4,28—4,35	VII	4,30—4,37
4,36—4,43	VIII	4,39—4,46
4,45—4,52	IX	4,49—4,55

The first four gill-clefts on each side are open and the fifth is nearly open.

On the left side the pronephros extends as an open groove from 4,32 to 4,38. In sections 4,39, 4,40 and 4,41 the groove is practically closed off from the coelom, but has a solid connection with it. Again in the next two sections 4,42 and 4,43 the groove is open; in 4,44 and all succeeding sections the duct is distinct from the mesoderm. The nephrostomes on this side are:

first nephrostome opposite post. portion of VII
and ant. portion of VIII

second nephrostome opposite the post. end of VIII.

On the right side there is an open pronephric groove of the coelomic wall from 4,32 to 4,39. This is almost closed in 4,40, and opens into the lower end of the nephrotome. The groove is closed in 4,41, open in 4,42, and again in 4,43. The groove is completely closed and not joined even by a solid connection with the coelom in and after 4,44. Hence there are the remains of two nephrostomes at this stage on the right side:

first opening greater part of VII
and ant. end of VIII

second opening middle of VIII.

There seems to be no trace of an aortic branch to the pronephros on the left side. On the right side the aorta bulges out at 4,28 onwards to 4,34, where its wall fuses with that of the gut. From 4,35 to 4,41 the aorta passes into a large vitelline artery. Behind 4,42 the vitelline artery is not sectioned proximally.

Embryo K.

10 mm long. Sectioned and mounted upon 7 slides having 105, 105, 105, 106, 105, 105, 105 sections respectively.

Left side		Right side
2,25—2,56	Ear	2,20—2,48
2,92—2,102	I	2,86—2,95
2,103—3,10	II	2,96—3,4
3,12—3,23	III	3,6—3,19
3,25—3,35	IV	3,20—3,32
3,37—3,48	V	3,33—3,44
3,49—3,58	VI	3,45—3,56
3,60—3,68	VII	3,57—3,66
3,69—3,78	VIII	3,67—3,76
3,79—	IX	3,77—

The first four gill-clefts on each side are open, and the fifth cleft is nearly open.

On the left side the front end of the pronephric structure consists of an open groove of the coelomic epithelium from 3,64—3,70. This is obviously the first nephrostome and is situated in the posterior region of the seventh somite. The groove is closed, but has a solid connection with the coelomic epithelium in 3,71 to 3,74, whilst in and after section 3,75 the pronephric duct has neither an opening into, nor a solid connection with, the coelom. Hence it appears that the only opening to persist as the Müllerian duct coelomic opening on the left side is the first nephrostome, and the tubule becomes the extreme anterior end of the Müllerian duct. In embryo J the nephrostome of this tubule was not confined to the seventh segment, but extended into the anterior region of the eighth segment also: that part of the nephrostome which extended into the eighth segment in the last-mentioned embryo is now closed up, while the second nephrostome, present in the posterior region of segment VIII in embryos I and J has now completely atrophied.

On the right side the first nephrostome is in the form of an open coelomic groove from 3,64 to 3,69. The groove is closed, but has a solid connection with the coelomic epithelium in 3,70. In and after 3,71 the duct is quite free from the coelomic lining. From a comparison with the condition in embryos I and J it will be seen that it is the first nephrostome which persists, viz. that which ex-

tends over the posterior part of segment VII and the anterior part of segment VIII. The second tubule and its nephrostome atrophy.

The vascular supply to the kidney may be observed on the right side only:

3,52—3,69 aorta bulges out ventrally;

3,54 the aortic out-growth fuses with the gut-wall;

3,55—3,63 vitelline artery is cut longitudinally;

3,64 } the proximal end of the artery now seen in this section;
3,65 }

3,66—3,67 a vascular outgrowth (glomus) of the vitelline artery projects into the coelom opposite the right pronephros;

3,68, 69, 70 the vascular outgrowth fuses with somatic mesoderm in pronephric region and receives a branch from the aorta.

(See Plate 25 Figs. 86—96.)

A resumé of the development and degeneration of the pronephros in *Scyllium canicula* as indicated by my series of embryos A to K can be most conveniently given in tabular form (see page 243).

From the table it will be seen that the pronephros in *Scyllium canicula* first appears at the time when 24 or 25 proto-vertebrae are present; the formation of the pronephric duct behind the pronephros can be traced back to the time when about 27 proto-vertebrae are present; the pronephros and its duct arise out of the same rudiment; the left pronephric duct grows back more quickly, at least for a time, than the duct on the right side; the pronephros on each side never extends over more than four segments, and becomes limited very soon to three segments; the pronephric region comprises the metaotic segments VII, VIII, IX and X at first, and at a later period VII, VIII (and IX) only; nephrostomes become recognizable at a comparatively late period in the development; the nephrostomes, and the blood-vessels between, are not metameric; the blood-vessels on the left side of the body are undeveloped; the nephrostomes atrophy from behind forwards until one only on each side (in segment VII) persists as the coelomic opening of the Müllerian duct. The atrophy of the pronephric arteries is dealt with below.

Embryo	mm 3 1/2	23 or 24 proto.	Pronephros just appearing				Vascular system	
			Left Pronephros	Right Pronephros	Left pro- nephric duct	Right pro- nephric duct	Left	Right
A								
B	3 1/2	25 proto.	greater part of VII, VIII greater part of IX	VII, VIII, IX, X	—	—	—	—
C	3 1/2—4	26 proto.	VII, VIII, IX, X	VII, VIII, IX, X	—	—	—	—
D	4 1/2	26 or 27 proto.	greater part of VII, VIII, IX, X? (anterior portion)	VII, VIII, IX, X? (anterior portion)	to middle of XIV	to middle of XIV	—	—
E	5	28 or 29 proto.	VII, VIII, IX (anterior part)	VII, VIII, IX	to end of XV	to end of XIV	2nd 3rd arteries	2nd 3rd (?) arteries
F	5 1/2	41 proto.	VII, VIII, IX	VII, VIII, IX (anterior portion)	to middle of XVI	to end of XV	1st (?) 2nd 3rd (?)	1st medium or large 2nd large 3rd small
G	6	45 proto.	post. half of VII, VIII anterior half of IX	VII, VIII, IX (anterior portion)	to front end of XVII	to front end of XX	1st (?) 2nd 3rd (?)	1st medium 2nd large 3rd small
H	6 1/2	45 or 46 proto.	VII, VIII, IX (anterior portion)	VII, VIII, IX (anterior portion)	to front end of XXIII	to end of XXI	1st (?) 2nd (?)	1st large 2nd small
I	6 1/2 (tail twisted)	67 or 68 proto.	1st nephrostome — posterior part of VII anterior part of VIII 2nd in posterior part of VIII	1st nephrostome in VII + anterior end of VIII 2nd in middle of VIII 3rd at end of VIII	nearly to cloaca	nearly to cloaca	none	1st
J	7 1/2	about 70 proto.	1st nephrostome posterior part of VII anterior part of VIII 2nd posterior part of VIII	1st nephrostome in VII and anterior end of VIII 2nd in middle of VIII	nearly to cloaca	nearly to cloaca	none	1st
K	10 long	(?) 70 + proto.	1st nephrostome posterior part of VII; closing in anterior end of VIII	1st nephrostome — posterior end of VII; closing in anterior end of VIII	nearly to cloaca	nearly to cloaca	none	1st 2nd (v. small)

**Comparison of the main results with those of RÜCKERT,
VAN WIJHE, C. RABL, and LAGUESSE.**

First appearance of the pronephric rudiment.

In *Scyllium canicula* the first traces of a pronephros are to be found in embryos with 24 or 25 protovertebrae, in which the first gill-pouch is present, but not yet open. This agrees closely with the work of C. RABL on *Pristiurus*, in which the first trace of a pronephros is found in embryos with from 25 to 27 protovertebrae: VAN WIJHE gives 27 protovertebrae as the stage of the first appearance in *Pristiurus*. This corresponds to stage H of BALFOUR for *Pristiurus*, in which the first gill-cleft is nearly open (RÜCKERT, VAN WIJHE).

In *Torpedo* the pronephros first appears at stage J of BALFOUR (RÜCKERT).

In *Acanthias* embryos LAGUESSE saw the first indications of the rudiment in embryos with about 37 protovertebrae, whereas GREGORY saw them in an embryo with 25 somites.

Position of the pronephric rudiment.

On this point there is a certain amount of difference in the accounts of various authors, even when dealing with the same species. This variation is probably due to two causes:

1. The slight individual variations which may occur in a species, particularly if the embryos are slightly abnormal, as is of frequent occurrence when artificially reared.

2. The different interpretations possible of the precise limits of the pronephros.

Considering the mesodermal outgrowth: in *Scyllium canicula* it occurs on each side in the region opposite the seventh to the tenth metaotic protovertebra. RABL's account for *Pristiurus* agrees with my own for *Scyllium*; RABL also states that the pronephros may exceptionally be limited to three segments — "nur in seltenen Ausnahmefällen beträgt die Zahl der Vormierensegmente bloß drei".

VAN WIJHE says that the fourth apparent protovertebra in the early embryo is really the first trunk-segment, and he concludes that in a *Pristiurus* embryo with 27 somites the pronephros is situated in the hinder part of the third, the whole of the fourth

and the front part of the fifth trunk-somites. Thus "Die drei vordersten, wohlbegrenzten Somite gehören also dem Kopfe an und erst das vierte ist das vorderste Rumpfsomit.... Der Pronephros... erscheint nämlich als eine Ausstülpung der Somatopleura im blasenförmig aufgetriebenen unteren Teile des dritten, vierten und fünften Rumpfsomites." Hence we are led to the conclusion that the rudiment in *Pristiurus* is situated in the sixth, seventh, and eighth metaotic segments, although VAN WIJHE's figures clearly show it to be in the seventh, eighth, and ninth metaotic segments. RABL noticed this discrepancy in VAN WIJHE's account also. Moreover the last-mentioned author states that in a *Scyllium canicula* embryo with 60 somites the pronephros has shrunk into the fifth trunk-segment, viz. the eighth metaotic. In my embryo I (with 67 or 68 protovertebrae) I still find the pronephros in segments VII and VIII.

LAGUESSE found the pronephros in segments VII, VIII, IX, and X in embryos of *Acanthias*.

The pronephros extends over:

in <i>Pristiurus</i>	5 segments	according to RÜCKERT,
	4 segments	RABL,
	3 segments	VAN WIJHE,
in <i>Scyllium catulus</i>	5 segments	RÜCKERT,
	3 segments	VAN WIJHE,
in <i>Acanthias</i>	4 segments	LAGUESSE,
	6 segments	GREGORY,
in <i>Torpedo</i>	7 segments	RÜCKERT,
in <i>Raja clavata</i>	3—5 segments	VAN WIJHE,
in <i>Raja alba</i>	8 segments	RABL.

VAN WIJHE also noticed that in these early embryos, at least in *Pristiurus*, the nephrocoel is a swollen cavity in the first 13 metaotic somites, in stage H of BALFOUR. In embryos with 31 somites they are still further extended, but have quite disappeared in embryos with 35 somites: I find these Segmentalbläschen present at a much later stage in *Scyllium*. They appear to correspond to the cavities which, in the mesonephric region become the malpighian capsules, and they most probably represent transitory pronephric rudiments in the anterior body-segments. VAN WIJHE says that these structures are transitory and take no part in forming the Selachian excretory system. RABL does not appear to mention these Segmentalbläschen.

With regard to the first pronephric segment:

for <i>Torpedo</i>	RÜCKERT	gives the sixth or seventh,
<i>Pristiurus</i>	VAN WIJHE	sixth?,
	RABL	seventh,
<i>Acanthias</i>	LAGUESSE	seventh.

In this respect *Scyllium* agrees with *Pristiurus* and *Acanthias*.

Nature of the pronephric rudiment.

Undoubtedly the conclusions of RÜCKERT, VAN WIJHE and C. RABL have played an important rôle in the formulation of theoretical interpretations of kidney development, and upon the relationship between the pro-, meso- and meta-nephros. It seems to me rather unfortunate that their conclusions, by no means unanimous, have not been confirmed or reconciled.

In the first place, the exact origin of the rudiment is by no means clear. The term "Urwirbel" which these writers used had not quite the meaning which it has today. Thus BALFOUR, in his account of Elasmobranch development writes as follows: "The cavity in each of the protovertebrae is formed of a narrowed dorsal and a dilated ventral segment, the latter on the level of the dorsal aorta". The protovertebra is the structure which German authors call the "Urwirbel"; the dilated ventral cavity is what has been described as the Segmentalbläschen by VAN WIJHE, and is the cavity of the nephrotome, a structure which SEDGWICK first discovered in the chick. RABL, like BALFOUR, seems to include the Urwirbelkommunikation in the term Urwirbel. Thus — "Als Urwirbelkommunikationen habe ich im Vorhergehenden die ventralen Theile der Urwirbel bezeichnet, welche zur Verbindung mit den Seitenplatten dienen. RÜCKERT hat dafür den Namen Nephrotome eingeführt; da aber, wie wir sehen werden, nur ein ganz bestimmter Abschnitt der Urwirbelkommunikationen zu den Urnierenkanälchen wird, und da ferner auch nicht alle Urwirbelkommunikationen diese Umbildung erfahren, so erscheint mir die von RÜCKERT eingeführte Bezeichnung nicht zutreffend". — What RABL meant by "Urwirbel", FELIX speaks of as "primäre Ursegment", and this later becomes differentiated into a "secundäres Ursegment" and a Nephrotome.

Whatever interpretation we put upon the use of the term "Urwirbel" as used by RABL, his statement that the pronephros arises from it is incorrect, since the Urwirbel is always metameric

in the anterior region of the body of Vertebrate embryos, while the pronephros springs from the somatic mesoderm ventral to the metameric portion of the mesoderm.

RÜCKERT (BOVERI also used RÜCKERT's preparations) believed that the pronephros in *Pristiurus* and *Torpedo* fuses with, and receives cells from, the ectoderm, but this has been disproved by VAN WIJHE and RABL. It is still more unlikely that RÜCKERT saw the pronephric tubules fuse with one another distally to produce a Sammelrohr, since neither VAN WIJHE nor RABL have been able to verify this statement. The two last-mentioned authors do not however deny that this may happen, and RABL's description is in favour of such a process. Thus RABL says — "sie giebt sich darin zu erkennen, daß in drei auf einander folgenden Segmenten die laterale Urwirbellamelle unmittelbar vor ihrem Übergang in die parietale Seitenplatte gegen das Ektoderm etwas vorgewölbt ist." — A little later he says — "Da die einzelnen Urwirbel unmittelbar auf einander folgen und durch keine irgendwie in Betracht kommenden Zwischenräume getrennt sind, so bilden die Herwölbungen einen kontinuierlichen, sich über vier Segmente erstreckenden Wulst; ich will diesen Wulst als Vornierenwulst bezeichnen".

One might reasonably expect from RABL's account of the earliest stages of the pronephros to find some of his figures, either of transverse or horizontal sections, showing this metameric condition. None of RABL's figures show this, neither do those of VAN WIJHE, although the latter wrote — "In den Stadien mit 35—45 Somiten verwischt sich die Segmentirung des Pronephros dadurch, daß sich segmental die Kerne in seinem Innern vermehren, wodurch er ganz solid wird. Doch kann man bei genauer Beobachtung zwar kein Lumen mehr, aber wohl eine Differenz in seinen Querschnitten, welche durch die Mitte der Segmente und solche, welche zwischen denselben geführt sind, erkennen, da die Zahl der Kerne in den ersteren immer geringer ist".

VAN WIJHE's figures do not illustrate this point: RABL has however, attempted to show the tubule ostia — the first indications of the nephrostomes — which are presumably situated opposite the middle of the protovertebrae, as for example tab. 13 fig. 8, in which the ostium is indicated by the arrangement of the nuclei. Surely RABL relied to some extent upon his imagination in determining the position of the ostia!! Again, fig. 16 on the same plate shows the fourth pronephric ostium (VAN WIJHE speaks of three

only) which ought to be segmental in position, yet the section containing it passes between the ninth and tenth somites. RABL himself admitted that the pronephric "Anlage" may be quite prominent intersegmentally. It seems that a groove-like origin of the rudiment is much more in accordance with the earliest appearance of the Selachian kidney, and that it is not possible to distinguish nephrostomes until a later period. A series of successive sections of the pronephros in all early stages shows that the structure is undoubtedly unsegmented and continuous.

Such a view certainly appears more satisfactory than that of RABL, to accord with which such a statement as the following is made — "The number of tubules exactly corresponds with the number of somites over which the pronephros extends. The occurrence of more than the corresponding number of tubules as regard the somites, is explained as due to degeneration setting in early".

The so-called *Sammelgang* (*Sammelrohr*).

RABL alone describes this, VAN WIJHE did not apparently notice it. A careful examination of my sections has not revealed any structure such as is shown in RABL's figs. 3, 6, 11 etc. on tab. 13. The incipient pronephric duct (in the pronephric region) is quite indistinguishable from the remainder of the "Anlage" in the earlier stages. On this matter RABL writes — "In der That verbindet dieser Strang (Vornierenstrang) die Kuppen der einzelnen Hervorwölbungen der lateralen Mesoderm lamelle, aus denen der ganze Vornierenwulst zusammengesetzt ist" — though somewhat earlier he writes — "dabei geht er (Strang) mit diesem (Wulst) mehrfache Verbindungen ein". —

Why are these connections numerous, instead of being metameric?

VAN WIJHE, on the other hand, says that the *Sammelgang* in *Pristiurus* is formed from the first along with the tubules out of mesoderm.

Both VAN WIJHE and RABL tried to show that the pronephric tubules are directed towards one another distally, thus suggesting a fusion of their outer ends: but even in this no uniformity in the behaviour of the tubules could be detected. RABL states that the anterior ones are usually directed caudalwards, the middle ones lateralwards and the posterior ones cranialwards; but the posterior tubules may be directed lateralwards (RABL) and the anterior ones cranialwards (VAN WIJHE). If it be true that the tubules are undifferentiated at

the stage referred to, the statements of VAN WIJHE and RABL only imply that the pronephros is usually most prominent in its middle region.

RABL ascribes to the *Sammelgang* of *Pristiurus* a much greater independence, since it can (he says) grow out both cranialwards and caudalwards of itself. The *Sammelgang* need not join all the pronephric rudiments, for it may happen that the first pronephric rudiment grows out as "primäre Harnleiter", and the other rudiments join with it later.

My observations on *Scyllium canicula* point to the belief that the pronephric tubules and duct arise simultaneously in the region of the seventh, eighth, ninth (and tenth?) metaotic protovertebrae, and that it is at a much later period — between the stage of 50 and 60 protovertebrae — that a differentiation occurs into tubules proximally, and duct (*Sammelgang*) distally.

The origin and growth of the pronephric duct and its junction with the cloaca.

The portion of the pronephric duct which FELIX calls the "mesodermale Endabschnitt" is said to arise in connection with, and by the backward growth of, the *Sammelgang*. RÜCKERT gives the beginning of this process in *Torpedo* at the four still-closed gill-pouch stage. In *Pristiurus* it begins, at the end of stage H (BALFOUR) viz. in embryos with 35 somites, at first only on one side (VAN WIJHE, 1889), RABL first notices its origin in *Pristiurus* embryos with 40 somites. As regards its growth opinions are quite opposed:

VAN WIJHE, 1886 to 1898	} believe that	{ the hind end of the <i>Sammelgang</i> fuses with the ectoderm: backward growth is effected by splitting off of cells from the ectoderm.
BEARD, 1887		
HADDON, 1887		
RÜCKERT, 1888		
LAGUESSE, 1891		
RÜCKERT } say that the primary "Harnleiter" is derived from the	} ectoderm only.	
LAGUESSE }		
VAN WIJHE derives it from ecto- and mesoderm.		

Thus he says — "Wer die Entstehung des Ganges aus dem Ektoderm annimmt, wie eine solche von den meisten neueren Forschern für verschiedene Wirbelthierklassen angegeben wird, der muss nach meiner Ansicht als erste Anlage des Ganges die Stelle

betrachten, wo der Pronephros zuerst mit der Haut verschmizt. Dieselbe liegt ungefähr lateral vom Hinterende der erwähnten Drüse". —

RABL says that the duct is entirely mesodermal, and grows by its own increase, owing to active karyokinesis (cf. BALFOUR, 1878).

GREGORY, 1892, ascribes a double origin to the duct:

1. by a splitting from the ectoderm,
2. by its own increase.

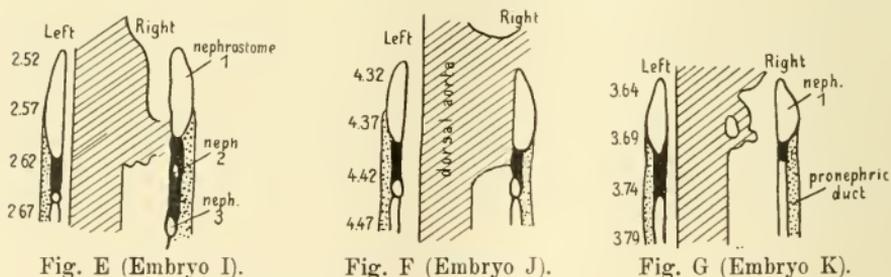
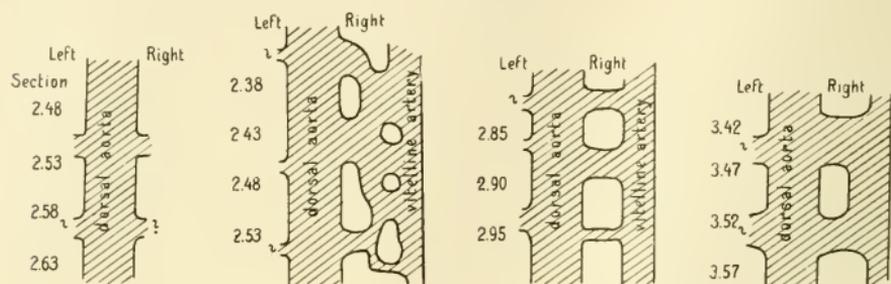
I have noticed karyokinesis going on in the growing duct, but not of such a nature as to suggest that this is the means by which the duct grows backwards: although a close contiguity exists between the ectoderm and duct, yet my observations are quite in accordance with those of RABL in that he believed the duct to be entirely mesodermal in origin. The duct is quite distinct from the ectoderm near its posterior end and seems to merge into the mesoderm; the duct stains like the mesoderm, not like the ectoderm; there are many traces of a wandering of mesoderm cells from the somatic layer of the mesoderm to the duct as the latter grows caudalwards. Furthermore, in the case of my embryo G the duct on the left side appears to be abnormal in growth, since it only extends as far back as segment XVII, whereas on the right side the duct has grown back to segment XX. In this case the left pronephric duct clearly seems to end intersegmentally in the somatic mesoderm.

Unlike RÜCKERT for *Torpedo*, and RABL for *Pristiurus*, I find that the right duct almost invariably lags behind the left in backward growth. It may be that RABL meant the right side of his figures, viz. the left side of his embryos, when speaking of this backward growth!

RÜCKERT stated that in *Torpedo* the duct separates from the ectoderm at the level of the cloaca and grows into the latter. VAN WIJHE said that the caudal end of the duct fused with the cloaca and the ectoderm. He found the duct still ending blindly in a 30 mm long *Pristiurus* embryo. RABL, however, found that in both male and female embryos of 25,3 mm the duct on each side ended in a papilla of the cloacal wall dorsally, but that it did not open into the cloaca. So far as I am able to gather from my sections, the pronephric duct is derived from the mesoderm, and becomes identical with this layer in the region of, or a little way in front of, the neurenteric canal. Thus there is no question of a structure — the duct — being derived from one germinal layer and later

nephric arteries 2 and 3, whilst 1 and 4 may or may not take part, RÜCKERT and VAN WILJHE said that the arteries abort until one alone remains, and this becomes the vitelline artery. In *Scyllium canicula* it would appear that artery 1 usually persists and gives rise to the vitelline artery (see embryos I and J), although artery 2 may take part in its formation, at least for some time after 3 has disappeared.

In most other respects my observations are in agreement with those of RABL, though I believe that the pronephric arteries are not segmental in position but are situated between the tubules. Moreover I have never found 4 nephrostomes on each side or 4 pronephric arteries in *Scyllium canicula*.



NB. Although these diagrams are drawn to scale so as to give the proportions of blood-vessels, nephrostomes and ducts longitudinally, this does not apply to their transverse proportions. Thus the aorta would have to be represented as many times wider than the pronephric arteries, if it were drawn to scale.

In order to verify my results on the condition of the pronephros and its blood-supply at different stages, I plotted out upon squared paper (one division to a section), the relative positions of arteries and nephrostomes, as soon as they could be recognized, of the pronephros of *Scyllium*, thus adopting the method employed by RABL.

The Textfigures A to G illustrate the condition of the pronephric arteries and nephrostomes in embryos E—K.

The figures show that the nephrostomes first become distinguishable on the left side in embryo I; the disappearance of the second is probable from the condition in Fig. G. On the right side there are three nephrostomes visible in I; two only in J, the third having closed up; and only one in K, the second showing signs of recent closure, since there is a solid connection between the pronephric duct and the coelom in the region previously occupied by the second tubule.

Hence it appears that in *Scyllium canicula* the coelomic opening of the oviduct is due to the persistence of the groove-like nephrostome, which is originally situated in the greater part of segment VII and which may also extend into the extreme front end of segment VIII.

Nephrostome 2 (which atrophies later) is situated near the posterior end of segment VIII (left side), and about the middle of, VIII (right side); whilst nephrostome 3 (which atrophies early) is present on the right side only in the posterior region of segment VIII.

The vascular system is also instructive: embryo F appears to present the most highly developed condition, with three aortic branches on each side arranged approximately in the following position:
arteries on right side

1. in front of somite VII
2. at the anterior end of somite VIII
3. in the posterior region of VIII.

Thus the arteries alternate with the nephrostomes when the latter appear.

In embryo K the second right pronephric artery persists somewhat longer than it does in embryos I and J, and it may be that this artery (between nephrostomes 1 and 2) persists sufficiently long to be instrumental in effecting the closure of the second nephrostome. At any rate, the first pronephric artery is alone important in the formation of the vitelline artery.

Hence my conclusions resemble those of RÜCKERT and VAN WIJHE, and conflict with those of RABL, with regard to the degenerative changes in the Selachian pronephros. RABL writes "Diese Tatsache ist VAN WIJHE und RÜCKERT ganz entgangen; beide leiten die Dotterarterie von einer einzigen Vornierenarterie ab und lassen die anderen zugrunde gehen. Ich habe guten Grund zu der Annahme, daß für *Torpedo* ganz ähnliches gilt wie für *Pristiurus*". An examination of RABL'S text-figures leads me to doubt his reason for saying that the

first tubule disappears: I feel convinced that this does not happen in *Scyllium*.

With regard to the relation of the glomus to the pronephros, VAN WIJHE noticed that a fusion takes place between the former and the lip of the second pronephric nephrostome. Thus "Auf der linken Seite des Embryo mit 71 Somiten (rechte Seite der Figur) sieht man (fig. 6c) die Stelle, wo der Strang von der dorsalen Lippe am Hinterrande des ersten Ostiums (welches 2 Schnitte vorher, fig. 6a, sichtbar ist) hinunterzieht; auf dem nächsten Schnitt (fig. 6d) hängt der Strang fast frei und auf dem folgenden (fig. 6e) ganz frei in der Leibeshöhle, während er darauf (fig. 6f) in die ventrale Lippe des zweiten Ostiums übergeht". The fusion of the glomus with the somatic mesoderm in or below the pronephric region is not so marked as in *Chrysemys*; this process is almost certainly related to the evolution of mesonephros from pronephros.

Degeneration of the pronephros.

RABL has supplied us with a detailed description of this process. It consists of a caudo-cranial shortening of the pronephric region, on the left side more quickly than on the right. At last only one tubule on each remains, and this becomes the coelomic opening of the Müllerian duct. Later, the two openings fuse to form the ostium tubae. VAN WIJHE and RABL say that the persistent tubule is formed from the fusion of tubules 3 and 4: the process is variable, but it must be either the front or hinder tubules which atrophy. RÜCKERT believed that one of the middle tubules on each side alone gives rise to the front end of the Müllerian duct. In *Scyllium canicula* it is the first pronephric tubule on each side which persists.

VAN WIJHE and RABL base their conclusions upon the fact that they find the pronephric tubule ostia become closer together in later development. Thus VAN WIJHE writes, speaking of an embryo of *Scyllium canicula* with 57 somites, "Das Organ liegt nämlich nur im hinteren Teile des dritten, dem ganzen vierten und dem vordersten Teile des fünften Rumpfsegmentes. Die spaltförmigen Ostia, von welchen das mittlere auch später immer das größte ist, haben sich in die Länge gezogen und sind dadurch einander genähert; zwischen dem ersten und zweiten sowie zwischen dem zweiten und dritten Ostium fallen je nur 2-3 Schnitte, so dass dieselben der Verschmelzung nahe sind". This conclusion is not justifiable, as I will now explain. If VAN WIJHE had counted the protovertebrae in the pro-

nephric region at this stage he would have found that the tubules are never segmentally arranged; that there is a solid connection between ostium 1 and 2, and between 2 and 3; in other words, the ostia are formed by the persistence of a cavity at intervals in a primitive pronephric groove, and not by the hollowing out of metameric pronephric rudiments. RABL made figures of the successive conditions of the pronephros: his conclusions seem to be unsatisfactory because he has not rejected the condition in some of his embryos as abnormal. Thus his text-figure 9, as compared with the figs. which precede and succeed it, appears to represent an abnormal condition. Moreover I have been able to demonstrate that the tubules 2 and 3, if the latter be present, become closed off from the coelom, because traces of this closure persist for a short time as a solid connection with the peritoneum (cf. figs. 75 to 96). The fusion of the tubules begins, according to RABL, in a *Pristiurus* embryo with 62 somites, and is complete on the right side at the 78 somite stage: on the left side it is not complete until the 94 somite stage at the earliest, and it may be delayed until the embryo is 19 mm long. In *Scyllium canicula* the third nephrostome disappears on the right side between the stages of 68 and 70 protovertebrae; the second nephrostome on each side seems to atrophy before the embryo is 10 mm long.

Theoretical conclusions reached from a study of the pronephros in the Dogfish as compared with the existing views on the pronephros in Vertebrates.

The existing views upon the pronephros have been summarized in an earlier paper (The pronephros of *Chrysemys marginata*). I will therefore briefly summarize any conclusions of importance, which a study of the pronephros in the Dogfish seems to support.

The pronephros is at first a continuous non-metameric structure originating as a groove in the somatic layer of the lateral plate mesoderm, not as metameric outgrowths in the protovertebra region.

Both the portion which gives rise to tubules, and the portion which gives rise to the "Sammelgang" arise at the same time, and from the same rudiment.

The whole of the pronephric duct is probably of the same nature as the "Sammelgang", but has a modified development owing to its later appearance: it is entirely mesodermal in origin.

The mesonephric tubules have a development still more arrested than is that of the duct into which they open; they have a dual constitution, one portion (malpighian capsule) arising from the nephrotome, and the rest consisting of a pronephric tubule which is modified by the environment.

Although there is a regular metamerism in the anterior region of the mesonephros, the pronephros is not metameric.

The following considerations militate against the view that the pronephros is a larval excretory organ of definite extent and comparable to the larval organ of many Invertebrates. The region which gives rise to the functional pronephros is somewhat variable in position and extent in different, though closely allied species, and even within the same species; the pronephros is of greater extent in lower Vertebrates than it is in higher forms generally speaking, although there are noticeable cases (like that of the Dogfish) where this is not the case; the organ is a prominent functional structure for a comparatively long period in some Vertebrates (*Myxine*, *Chrysemys* etc.) whilst in others (Dogfish) its functional activity is of very limited duration apparently.

Literature.

1. BEARD, J., The origin of the segmental duct in Elasmobranchs, in: *Anat. Anz.*, Vol. 2, 1887.
 2. GREGORY, E. R., Origin of the pronephric duct in Selachians, in: *Zool. Bull.*, Vol. 5, 1897.
 3. LAGUESSE, E., Sur le développement du mésenchyme et du pronephros chez les Sélaciens, in: *CR. Soc. Biol.* (9), Vol. 3, 1891.
 4. RABL, C., Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 24, 1896.
 5. RÜCKERT, J., Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. in: *Arch. Anat. Entw.*, 1888.
 6. —, Zur Entwicklung des Excretionssystems der Selachier, in: *Zool. Anz.*, Jg. 12, 1889.
 7. —, Die Entwicklung der Excretionsorgane, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 1 (Lit. 1891), 1892.
 8. VAN WIJHE, J. W., Die Beteiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges, in: *Zool. Anz.*, Jg. 9, 1886.
 9. —, Ueber die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei den Selachiern, in: *Anat. Anz.*, Vol. 3, 1888.
 10. —, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 33, 1889.
 11. —, Ueber die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges bei Selachiern, in: *Verh. anat. Ges.*, 1898.
-

Explanation of Plates.

The left side of each of the Plate figures is the right side of the embryo and vice-versa.

List of reference numbers:

- | | |
|------------------------|---|
| 1. spinal cord | 9. ectoderm |
| 2. notochord | 10. endoderm |
| 3. dorsal aorta | 11. nephrostome |
| 4. protovertebra | 12. primitive kidney groove or rudiment |
| 5. nephrotome | 13. glomus |
| 6. coelom | 14. pronephric artery |
| 7. somatic mesoderm | 15. nephrocoel |
| 8. splanchnic mesoderm | |

Plate 18.

Fig. 1. Transverse section through embryo A in the region of the front end of protovertebra IX. It is the section 2,6 in the text. Notice the protovertebra, the nephrotome and the lateral plate regions: the upper portion of the latter is becoming differentiated to give rise to the primitive kidney groove, which is fairly distinct on the left side of the figure.

Figs. 2—18 are photographs of successive sections of embryo B in the region of protovertebrae VII, VIII and IX.

Fig. 2 (Section 1,152). Passes through protovertebra VII of each side. Notice that on the left side of the figure the kidney rudiment forms the swollen upper end of the lateral plate region. On the right side the myocoel, nephrocoel and coelom are in communication. The nephrocoel

is swollen, and its somatic wall is slightly grooved. This groove is the early condition of the pronephros in the region opposite the middle of the protovertebrae.

Fig. 3 (Section 1,153). The Segmentalbläschen are well shown in this figure.

Fig. 4 (Section 1,154). On the right side the section passes through the posterior region of protovertebra VII on the animal's left side. The out-pushing of the somatic mesoderm is quite obvious. On the left side the section passes through the anterior region of protovertebra VII (right side). The pronephric region is present, though not very pronounced.

Fig. 5 (Section 1,155). On the right side of the figure the extreme posterior end of protovertebra VII is cut through. The pronephric rudiment is quite distinct.

Fig. 6 (Section 1,156). On the right side in this figure the rudiment is seen in the region between protovertebrae VII and VIII (left side): its presence in this region proves that the pronephric outgrowth is not segmental in origin.

Fig. 7 (Section 1,157). This section passes through the pronephric rudiment in the region of the anterior end of protovertebra VIII (right side of figure), and through the region opposite the posterior end of proto. VII (left side of figure).

Fig. 8 (Section 1,158). The pronephric outgrowth is very prominent on the right side of this figure.

Fig. 9 (Section 1,159). On the left side the rudiment is shown in an intersegmental region (between proto. VII and VIII). On the right side the section shows the middle of proto. VIII on the embryo's left side.

Fig. 10 (Section 1,160). The groove-like nature of the rudiment is much more apparent on the right side (opposite middle of proto. VIII) than it is on the left side (opposite front end of proto. VIII right side).

Fig. 11 (Section 1,161). The pronephros is well-marked in this section.

Fig. 12 (Section 2,1). The section next after 1,161. The posterior region of proto. VIII (left side) is seen on the right of this figure, and the middle region of proto. VIII (right side) is seen on the left of the figure.

Plate 19.

Fig. 13 (Section 2,2). Shows the pronephros in an intersegmental region on the right side.

Fig. 14 (Section 2,3). On the left of this figure the pronephros near the end of segment VIII on the embryo's right side is visible.

Fig. 15 (Section 2,4). On the right side the sect. passes through the anterior region of proto. IX (left side): on the left side through the posterior region of proto. VIII (right side).

Fig. 16 (Section 2,5). Shows the rudiment in an intersegmental region on the left side of the figure.

Fig. 17 (Section 2,6). On the right of the figure the pronephros in the middle of somite IX (left side) is visible.

Fig. 18 (Section 2,7). On the right side of this section the last trace of the pronephros on the animal's left side is seen.

Figs. 19—41 are from successive sections of embryo D.

Fig. 19 (Section 2,16). The anterior limit of the pronephric rudiment on the animal's right side is observable in this section, which passes through the front end of protovertebra VII.

Fig. 20 (Section 2,17). On the right side of this figure is seen the intersegmental region between nephrotomes of the sixth and seventh somites.

Fig. 21 (Section 2,18). In this figure (and in all the others of this series) the splanchnic mesoderm of the lateral plate of the left side is further away from the endoderm than is the case on the right side. At a later stage the large vitelline artery will be formed in this region.

Fig. 22 (Section 2,19). The anterior limit of the left pronephric rudiment is visible on the right side in this section.

Fig. 23 (Section 2,20). Passes through the region of somite VII on each side.

Fig. 24 (Section 2,21). The real nature of the pronephric rudiment is disguised in this and the succeeding figure, but its origin is obviously from the lateral plate mesoderm.

Plate 20.

Fig. 25 (Section 2,22). This and the next section cut obliquely through the lower posterior end of the seventh somite on the embryo's right side.

Fig. 26 (Section 2,23). The groove-like nature of the early pronephros is still visible on the right side of the figure.

Fig. 27 (Section 2,24). The pronephros on the left side of the figure is very prominent, notwithstanding the fact that it is situated between somites VII and VIII.

Fig. 28 (Section 2,25). On the right of this figure it is not difficult to observe the relations of protovertebra, nephrotome and lateral plate regions, the pronephros being situated in the last-mentioned.

Fig. 29 (Section 2,26). Notice the close proximity of the distal end

of the rudiment to the ectoderm on the left side of this and neighbouring sections.

Fig. 30 (Section 2,27). The nephrocoel on the left side in this figure is enlarged. A comparison of this fig. with the preceding and two succeeding figs. shows how the pronephros seems to be inserted into the somatic mesoderm more and more dorsalwards the further caudalwards we pass.

Fig. 31 (Section 2,28). This shows the typical condition of the pronephros in the region of proto. VIII at this stage. The true groove-like nature of the rudiment is disguised by an outpushing of the splanchnic mesoderm of the lateral plate, whereby the coelom between the lateral plates is obliterated in the pronephric region.

Fig. 32 (Section 2,29). On the left side in this figure the nephrocoel seems to extend into the pronephros; RABL would speak of this coelomic extension as an ostium. Notice how the pronephros now seems to be an outgrowth of the nephrotome, not of the lateral plate; this is however not the case.

Fig. 33 (Section 2,30). Passes through the posterior region of segment VIII on each side.

Fig. 34 (Section 2,31). Notice the relations existing between protovertebra, nephrotome, lateral plates and pronephros in this figure.

Fig. 35 (Section 2,32). The distal portion of the rudiment on each side is assuming the appearance of a solid duct, although it is still connected with the mesoderm. There is a trace of a pronephric artery on the left side of the figure.

Fig. 36 (Section 2,33). On the left the pronephric duct is shown free from the mesoderm, and contiguous, but not fused with, the ectoderm. There is no sign of an isolated „Sammelrohr“, such as RABL figures for *Pristiurus*.

Plate 21.

Fig. 37 (Section 2,34). The pronephros is very prominent in this region, viz. at the level of somite IX.

Fig. 38 (Section 2,35). In this section and the next, one can observe most clearly that the ectoderm is quite distinct from the pronephric duct.

Fig. 39 (Section 2,36). On the right side of this figure there is visible what VAN WIJHE and RABL would perhaps interpret as a „Vornierenostium“, but a reference to neighbouring figures renders this most improbable.

Fig. 40 (Section 2,37). Passes through the hinder end of segment IX.

Fig. 41 (Section 2,38). In the next section or the next but one to this the left pronephric duct becomes separated from the mesoderm.

Fig. 42. A photograph of section 2,44 of embryo E. The section passes through the front end of proto. VII on each side. It exhibits very well on the right side the pronephric rudiment arising as a groove of the somatic layer of the lateral plate. Compare with Fig. 20.

Figs. 43—73 are photographs of successive sections through Embryo F; this series shows the whole of the pronephric region on the animal's right side.

Fig. 43 (Section 2,31). On the right side of the figure there is visible a swollen nephrocoel or "Segmentalbläschen" of VAN WIJHE. The pronephros does not begin until about four sections further back.

Fig. 44 (Section 2,32). Notice the vascular projection from the wall of the gut on the left side of this and neighbouring sections; it is supplied by the right pronephric arteries.

Fig. 45 (Section 2,33). It will be seen, on comparison of this section with those in front and behind, that the protovertebra is directed obliquely backwards, and so, although the section passes through the posterior region of the protovertebra dorsally, it passes through an inter-segmental region at the level of the nephrotome.

Fig. 46 (Section 2,34). On the left side of this figure is shown the invagination of the splanchnic layer of the lateral plate mesoderm towards the aorta; presumably this invagination is related to the formation of pronephric arteries, since it is not so noticeable or perhaps absent on the other side of the figure.

Fig. 47 (Section 2,35). Notice the presence of a blood-vessel, which produces a bulging out of the gut-wall into the coelom beneath the pronephros on the animal's right side. This blood-vessel is in communication with the vitelline artery, and is probably of the nature of a "glomus" in this region of the body.

Fig. 48 (Section 2,36). Shows a blood-vessel passing from the aorta to the right pronephros; the section is in the region between segments VI and VII on the right side of the body.

Plate 22.

Fig. 49 (Section 2,37). The aortic branch (between segments VI and VII on the embryo's right side) is cut longitudinally in this section. This pronephric artery passes into the vascular out-growth on the gut-wall (glomus) in section 2,39, Fig. 51.

Fig. 50 (Section 2,38). The left pronephros (anterior limit) is shown on the right side in this figure.

Fig. 51 (Section 2,39). Notice the glomus on the animal's right side only; its presence causes the splanchnic mesoderm in the lateral plate region to be pushed up towards the pronephros.

Fig. 52 (Section 2,40). The nature of the pronephros is not so clear on the right side of the embryo owing to the large glomus in this section; the groove-like nature of the organ is shown on the opposite side however.

Fig. 53 (Section 2,41). This section passes through the middle of protovertebra VII. Whereas in the preceding figure the glomus seems to be fused with the inner lip of the primitive kidney groove, in this figure it seems to be fused with the outer edge, whereby the groove appears to open into the nephrocoel instead of into the general coelom.

Fig. 54 (Section 2,42). In this and the next four sections a pronephric artery passes off from the aorta to the glomus.

Fig. 55 (Section 2,43). Notice the relations of the pronephros on each side in this section.

Fig. 56 (Section 2,44). This section and the next pass through an intersegmental region on the right side of the body, between somites VII and VIII. It will be seen that whereas the nephrotome region is metameric, the part of the mesoderm with which the pronephros is associated is unsegmented.

Fig. 57 (Section 2,45). The groove-like kidney rudiment, which was quite obvious in the preceding section, is now assuming the appearance of a solid outgrowth on the right side of this figure.

Fig. 58 (Section 2,46). The pronephros is now a solid outgrowth of the somatic mesoderm on each side of the body.

Fig. 59 (Section 2,47). The glomus is closely approximated to the somatic mesoderm lateral to the pronephros.

Fig. 60 (Section 2,48). An isolated vascular structure seems to be left in the region opposite the pronephros on the embryo's right side.

Plate 23.

Fig. 61 (Section 2,49). The vascular structure mentioned in connection with the last section is again in communication with the glomus.

Fig. 62 (Section 2,50). Passes through the middle of protovertebra VIII on each side.

Fig. 63 (Section 2,51). The pronephric groove appears to have an opening into the nephrocoel on the right side of this figure whereas in the section in front and in section 2,54 (Fig. 66) behind, the groove appears to open into the general coelom. This appearance is due to the projection of splanchnic mesoderm (homologous with that on the other side in section 2,39, Fig. 51), which fuses with the upper edge of the groove in figs. 62 and 65, and with the lower edge in figs. 63 and 64.

Fig. 64 (Section 2,52). Passes through somite VIII on each side.

Fig. 65 (Section 2,53). The pronephric rudiment on the left side of the figure is becoming differentiated into a proximal narrow tubule portion, and a distal rounded duct portion.

Fig. 66 (Section 2,54). In this and the preceding section the third right pronephric artery is seen passing off from the aorta.

Fig. 67 (Section 2,55). The pronephros in the region between segments VIII and IX is here seen.

Fig. 68 (Section 2,56). Notice that the glomus in this and neighbouring sections causes the splanchnic mesoderm immediately above it to become contiguous with the somatic mesoderm, so that the coelom between these layers is practically absent.

Fig. 69 (Section 2,57). From an examination of this and other sections it becomes indisputable that the pronephros is entirely mesodermal in origin. There is no ectodermal participation, such as RÜCKERT averred.

Fig. 70 (Section 2,58). The glomus is now decreasing in size in the posterior region of the pronephros.

Fig. 71 (Section 2,59). The connection between the distal part of the pronephros and the somatic mesoderm is becoming narrower on the left side of the figure.

Fig. 72 (Section 2,60). This section passes through somite IX on each side.

Plate 24.

Fig. 73 (Section 2,61). The duct is now free from the somatic mesoderm on the left side of this figure: it is also quite free from the ectoderm.

Fig. 74 (Section 2,83 of embryo G). Shows the pronephric rudiment in the region of protovertebra VII. This section apparently corresponds exactly with that shown in Fig. 52 (for embryo F). There is no doubt that the presence of the vascular system on the right side of the embryo tends to render the relations of the rudiment on this side less simple than on the left side.

Figs. 75—85 are photographs of successive sections of embryo I.

Fig. 75 (Section 2,59). The pronephric rudiment is in the form of a groove in the lateral plate region. Notice the large vitelline artery.

Fig. 76 (Section 2,60). On the left side there is visible what appears to be an abortive attempt on the part of the wall of the vitelline artery to fuse with the lip of the pronephric groove.

Fig. 77 (Section 2,61). The groove is closed in this and the preceding section, but the duct produced has a solid connection with the coelomic lining.

Fig. 78 (Section 2,62). The pronephric groove is about to open to the coelom, but into a portion of the latter which now has a nephrocoelic nature. The groove on the right side of the figure is still open.

Fig. 79 (Section 2,63). The groove on the left side of this figure (about the middle of somite VIII), is again open: the portion of the coelom into which it opens is apparently nephrocoelic, since it is segmental. The groove on the right side is just about to close.

Fig. 80 (Section 2,64). The pronephric groove is now completely closed off from the coelom on each side, but has a solid connection with it.

Fig. 81 (Section 2,65). The wall of the vitelline artery is no longer connected with the gut-wall; there is a solid connection between duct and coelomic lining on each side.

Fig. 82 (Section 2,66). The duct on the right side of the figure is probably again open (the second left pronephric nephrostome). The duct is still closed on the other side.

Fig. 83 (Section 2,67). The duct on the right side of the figure is shut off from, but has a solid connection with, the coelom; on the other side the duct is open to the coelom — the third right pronephric nephrostome.

Fig. 84 (Section 2,68). The pronephros is open to the coelom for the last time on the left side of the figure, and since this nephrostome happens to be situated practically intersegmentally in position, it opens into the general coelom, not into the nephrocoel. On the right side of the figure the duct is completely shut off from the coelom, and has not even a solid connection with the coelomic lining.

Plate 25.

Fig. 85 (Section 2,69). In and posterior to this section the pronephric duct on each side is quite distinct from the coelomic epithelium beneath.

Figs. 86—96 are taken from successive sections of Embryo K, in the region of the degenerating pronephros.

Fig. 86 (Section 3,65). The proximal end of the vitelline artery is seen in this section.

Fig. 87 (Section 3,66). Notice the pronephros on each side as a groove of the coelomic lining. This section passes between somites VII and VIII on the embryo's right side.

Fig. 88 (Section 3,67). The glomus-like projection of the vitelline artery is tending to fuse with the upper inner edge of the pronephric groove.

Fig. 89 (Section 3,68). Shows a vascular fusion on the left side of the figure between glomus and the upper edge of the pronephric groove.

Fig. 90 (Section 3,69). The fusion is spreading to the ventral lip of the groove on the left side of the figure. A pronephric artery is also seen.

Fig. 91 (Section 3,70). The groove becomes converted into a duct on the left side of the figure in this section. Compare with figs. 79 and 80.

Fig. 92 (Section 3,71). Notice the closure of the groove on the right side of the figure.

Fig. 93 (Section 3,72). The pronephric duct on the right side of the figure still has a solid connection with the epithelium, whereas on the left side the duct is absolutely free.

Fig. 94 (Section 3,73). The last trace of the second pronephric nephrostome on the animal's left side is seen in this and the next figure.

Fig. 95 (Section 3,74). There is still a trace of the second left nephrostome showing on the right side of this figure as a solid connection between duct and coelomic lining.

Fig. 96 (Section 3,75). The duct is quite free from the coelomic epithelium in and after this section at this stage, viz. embryo K.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Perla marginata* Scopoli.

Von

Wilhelm Schwermer.

(Aus dem Zoologischen Institut der Westf. Wilhelms-Universität
zu Münster i. W.)

Mit 18 Abbildungen im Text.

Einleitung.

In dem letzten Jahrzehnt sind eine Reihe von neuen Versuchen zur Verbesserung der systematisch-phylogenetischen Darstellung der größeren Gruppen der Insecten gemacht worden. Hinweisen will ich nur auf die Insecten-Stammbäume von KLAPÁLEK, BÖRNER und HANDLIRSCH. Diese Arbeiten zeigen uns, wieviel Theorie noch in der heutigen Systematik der Hexapoden liegt und wie unsicher die Verwandtschaftsverhältnisse mancher Ordnungen noch sind. So ist die Ordnung der Pseudoneuroptera amphibiotica mehr oder weniger eine Sammelgruppe, wobei man, wie ich am Schlusse der Arbeit noch mit einigen Worten zeigen werde, besonders den Perliden starken Zwang angetan hat. Es ist dies indessen leicht erklärlich, da die Anatomie der Perliden noch wenig bearbeitet, die Embryologie noch ganz übergangen ist; ja man kann sagen, sie sind im Vergleich zu anderen Familien ziemlich stiefmütterlich behandelt worden.

Es war mir deshalb von Herrn Prof. STEPELL, dem Direktor des hiesigen Zoologischen Instituts, die Aufgabe gestellt worden, die Embryonalperiode von *Perla marginata* genauer zu untersuchen. Leider aber scheiterten meine Arbeiten und Bemühungen an technischen Schwierigkeiten. Das harte Chorion der Eier und die starke Dottermasse derselben machten mir die Anfertigung von guten und übersichtlichen Schnitten und Präparaten vorläufig unmöglich. Da die Organisationsverhältnisse aber ebenfalls von fundamentaler Bedeutung für die Systematik und unsere Kenntnisse des Baues der Insecten noch lange nicht weit genug gediehen sind, so wandte ich mich neben einigen Beobachtungen auf biologischem Gebiete der Anatomie zu. Mit Recht schreibt VERHOEFF in einigen Bemerkungen zu den neuen phylogenetischen Systemen (1905, p. 121): „M. E. handelt es sich in erster Linie darum, durch eingehende Arbeiten über den Bau der Insecten, und zwar im Anschluß an die systematischen Gruppen, unsere Kenntnisse zu erweitern, dann ergeben sich die verbesserten Systeme als reife Frucht ganz von selbst.“

Im hiesigen Zoologischen Institute hatte sich bereits SCHÖNEMUND 1911 mit der äußeren Morphologie der drei größten Species der Perliden beschäftigt und von den inneren Organen den Darmkanal und die Geschlechtsorgane behandelt. Er wies auf die hermaphrodite Sexualanlage bei dem Männchen von *Perla marginata* hin. Diese wurde zuerst beobachtet von A. BRANDT an Larven, die er in Thüringen gesammelt hatte. Er schreibt über das männliche Ovarium (1878, p. 93): „Kommt es bei *Perla bipunctata* in allen Lokalitäten und in allen Jahren vor, oder hatte ich es mit einem mehr zufälligen massenhaften Auftreten monströser Individuen zu tun, ähnlich dem Erscheinen zwitterhafter Exemplare in gewissen Bienenstöcken? Wie bereits erwähnt, vermißte ich bei einer der Larven die rudimentären Ovarien. Diese Tatsache beweist, daß der Hermaphroditismus auch unter den gegebenen Bedingungen von Zeit und Ort keine unerläßliche Eigentümlichkeit darstellt.“ Sicherlich hatte BRANDT bei seinen Beobachtungen verschiedene Arten nicht auseinander gehalten. Denn, wie oben gesagt, zeigte SCHÖNEMUND, daß der Hermaphroditismus nur bei dem Männchen von *Perla marginata* vorkommt und zwar unabhängig von Zeit und Ort.

Meine Beobachtungen beziehen sich hauptsächlich auf die Larven von *Perla marginata*, bei denen ich das Endoskelet, das Eingeweidenervensystem und das Circulationssystem untersuchte. Falls auch Larven von anderen Arten in den Beobachtungskreis gezogen wurden,

so bei der Biologie, werde ich besonders darauf hinweisen. Nur hier und dort sind die Imagines zum Vergleiche angeführt worden. Gerade hieraus könnte man mir nun einen Vorwurf konstruieren, daß ich nicht das fertige Insect, sondern die Larven bearbeitet habe. Hierauf würde ich mit ZAWARZIN, der die Histologie von *Aeschna*-Larven behandelte, antworten (1911, p. 482). „Die Larvenperiode ist äußerst lang und übertrifft beträchtlich die Lebensdauer der Imago. Bei derartigen Insekten können die Larven als selbständige Einheiten angesehen werden, die ihre eigene, dem Leben angepaßte und sich wenig verändernde Organisation haben. Die an diesen Larven angestellten Beobachtungen können daher auf jedes beliebige Insekt übertragen werden, wenn nur die Besonderheiten dessen Organisation in Berücksichtigung gezogen werden.“

Das Material verschaffte ich mir aus den Gebirgsbächen des Sauerlandes, aus denen man ohne große Mühe in wenigen Stunden eine große Anzahl von Exemplaren sammeln kann.

Herrn Dr. SCHÖNEMUND möchte ich sodann an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen für die freundliche Überlassung der von ihm ausgeführten Schnittserien.

Herrn Dr. H. JAKOBFEUERBORN, Assistent am hiesigen Institute, und Herrn Privatdozenten Dr. A. THIENEMANN danke ich für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten. Besonders danke ich letzterem für die Überlassung einiger Literatur und für die freundliche Überreichung seiner Abhandlung „Der Bergbach des Sauerlandes“.

Für eine besondere Pflicht halte ich es, Herrn Prof. Dr. W. STEPELL, meinem hochverehrten Lehrer, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für seinen Beistand und seine Ratschläge, die mir im Verlaufe meiner Arbeit zuteil geworden sind.

I. Biologie.

Larvenstadium.

Über die Lebensvorgänge auf dem Embryonal- und den ersten Larvenstadien, dem sogenannten Larvulastadium, der Perliden, speziell der größeren *Perla*-Arten, kann ich nichts Bestimmtes berichten, da, wie bereits oben erwähnt, meine Untersuchungen über die embryonale Entwicklung von *Perla marginata* an technischen Schwierigkeiten scheiterten. Bereits NEERACHER und besonders SCHÖNEMUND haben

über das Larvenstadium manche interessante Aufzeichnungen gemacht. An die Berichte dieser Autoren werde ich einige Bemerkungen anknüpfen, da ich mich ihren Ansichten nicht immer anschließen kann.

Die ersten jungen Larven kamen mir 5—7 Wochen nach beendeter Flugzeit der Imagines zu Gesicht. Man kann sie sofort an ihrem ganzen Habitus erkennen. Die Atmung findet noch durch die Haut statt, da das Körperintegument noch sehr zart ist und die Tracheenkiemen eine minimale Entwicklung aufweisen, wengleich auch sie sicher schon in Funktion sind. Die Atmung wird aber weiter noch durch die Wandung des Enddarmes vollzogen. Man kann dies leicht unter einem Mikroskop feststellen. Der Enddarm macht von Zeit zu Zeit schluckende Bewegungen, durch welche das Wasser in den Darm hineingelangt. Sobald aber die in dem Wasser gelöste Luft verbraucht ist, wird dasselbe wieder durch den After ausgestoßen. Das Rectum des Enddarmes übt diese absorbierende Tätigkeit aus. Es hat die Form einer aufgetriebenen Blase, in welche etwas seitlich der Dickdarm einmündet. Ich nehme an, daß auch noch während der späteren Larvenstadien das Rectum der Atmung dient, da an dasselbe, wie man bei der Präparation einer älteren Larve leicht sehen kann, starke Tracheenäste herantreten und sich reichlich verästeln. Eine Darmatmung während der jüngeren Larvenstadien findet sich bekanntlich auch bei den Ephemeriden. Bei der Larve von *Cloeon* hat DRENKELFORT auch eine Darmatmung auf viel späteren Stadien beobachten können.

Während nun die älteren Perlidenlarven zur eigentlichen Steinfauna gehören, treffen wir die Jugendformen sehr selten unter Steinen. Wir finden diese vielmehr regelmäßig in den Moosfilzen, welche massenhaft die Steine und Wurzelstrünke überziehen. Besonders bevorzugen diesen Aufenthaltsort kiemenlose Arten. Hebt man solche Mooskomplexe aus dem Wasser heraus, so kann man mit Leichtigkeit eine große Anzahl jugendlicher Larven sammeln, da diese aus den dichten Mooschichten an die Oberfläche kriechen. Sind die Larven aber halb ausgewachsen, so begeben sie sich aus den Moosen an den für sie typischen Aufenthaltsort, unter die Steine. Die jungen Larven wachsen recht schnell, und so folgen die Häutungen rasch aufeinander. Eine Eigentümlichkeit konnte ich bei diesen Häutungen öfters wahrnehmen. Sowohl in den Gebirgsbächen als auch im Aquarium kamen mir häufig Exemplare zu Gesicht, bei denen sich das Notum des Meso- und Metathorax nicht

mitgehäutet hatte. Hat dies vielleicht seinen Grund darin, daß der Thorax, der im Vergleich zum Abdomen eine stärkere Entwicklung aufweist, bei den jungen Larven etwas im Wachstum zurückbleibt? Aber warum wurde der Prothorax mitgehäutet? Oder hängt diese Erscheinung vielleicht mit der Entfaltung der Flügelanlagen zusammen? Eine befriedigende Erklärung vermag ich nicht zu geben. — Die Nahrung der kleinen Larven besteht hauptsächlich aus Infusorien, Diatomeen, außerdem wird von ihnen der feinere pflanzliche Detritus ausgenutzt. Von Würmern verzehren sie Oligochäten. Auch Dipterenlarven werden von ihnen gern genommen, so konnte ich von Tendipedidenlarven aus der Orthocladiusgruppe vielfach 6—10 Exemplare aus dem Vorderdarme herauspräparieren. Die größeren Larven sind bereits wahre Räuber geworden. Sie stellen besonders den Ephemeridenlarven nach, aber ebenso auch den kleineren Exemplaren ihrer eigenen Gattung. Selbst ausgewachsene Larven sind vor ihren eigenen Brüdern ihres Lebens nach erfolgter Häutung nicht sicher, was ich verschiedentlich konstatieren konnte. In ihrer Nahrung sind sie durchaus nicht wählerisch. SCHÖNEMUND reichte ihnen im Aquarium *Gammarus* und *Asellus aquaticus*, worin sie eine gute Nahrung fanden. Ja sogar die gewöhnliche Stubenfliege, *Musca domestica*, wurde, wenn ich sie ihnen bot, vollständig bis auf die Flügel aufgezehrt.

Die Nahrungsaufnahme der Perliden ist eine rege während des ganzen Jahres, wie bei allen stenothermen Kaltwassertieren. THIENEMANN schreibt darüber (1912, p. 28): „Alle echten Bachbewohner sind stenotherme Kaltwassertiere; sie vollziehen also ihre Lebensfunktion auch in der kalten Jahreszeit, fressen und wachsen im Winterwasser zum mindesten gerade so gut, wo nicht besser, als in der warmen Jahreszeit.“ SCHÖNEMUND hingegen vertritt die Ansicht, daß wenigstens die großen *Perla*-Arten im Winter eine Ruheperiode durchmachen. „Im Sommer fanden etwa 6—8 Wochen regelmäßige Häutungen statt, im Winter dagegen konnte ich während der Dauer von 3 Monaten auch nicht eine Larvenhäutung beobachten, obwohl im Aquarium alle etwaigen schädlichen Einflüsse der rauhen Jahreszeit ausgeschaltet waren. Anscheinend machen also die Perliden im Winter eine Ruheperiode durch, und man findet sie deshalb auch besonders am Grunde der Gewässer vor“ (p. 8). Ich muß mich nun der Ansicht von THIENEMANN anschließen, obwohl ich bei den Perliden im Aquarium zu denselben Resultaten gekommen bin wie SCHÖNEMUND. Denn auf verschiedenen Exkursionen, die ich im

Winter 1911 und 1912 zu den Gebirgsbächen des Sauerlandes unternahm, fand ich, daß sich die Perliden im Freien anders verhalten als im Aquarium. Öfters konnte ich nämlich gehäutete Exemplare zu sehen bekommen. So sammelte ich noch am 20. Dez. des verflissenen Jahres mehrere frisch gehäutete Larven, obschon sich an den Rändern der Bäche Eis gebildet hatte und das Thermometer nur 3° C Wärme im Wasser anzeigte. Der Vorderdarm der Larven war auch jedesmal mit frischen Nahrungspartikeln angefüllt. Diese Beobachtungen zeigen uns, wie vorsichtig man sein muß, wenn man aus dem Verhalten von Aquariumbewohnern allgemeine Schlüsse ziehen will.

Im Winter vermißt man bei niedriger Temperatur die für die Perliden charakteristischen Klimmzüge, wodurch man sie sonst leicht von den Ephemeriden unterscheiden kann. Sie heben den Körper von seiner Unterlage empor, um ihn dann wieder schnell zurückzuziehen. Diese rhythmischen Bewegungen fehlen, wie gesagt, bei niedriger Temperatur; erwärmt man aber das Wasser auf ungefähr 7—8° C, so treten sie wieder auf, und je höher man die Temperatur steigert, um so schneller folgen die Bewegungen aufeinander. Bei 20° C konnte ich pro Minute 90—120 Klimmzüge zählen.

Diese eigenartigen Bewegungen hängen wohl mit der Atmung zusammen. Durch die Klimmzüge wird der Körper immer von frischem Wasser umspült und vermag so besser den Sauerstoff zu absorbieren. Bei niedriger Temperatur ist nun mehr Sauerstoff in dem Wasser gebunden als bei hoher. Da das Sauerstoffbedürfnis aber wohl immer dasselbe ist, so müssen bei steigender Temperatur die Klimmzüge zunehmen, damit die Sauerstoffzufuhr dieselbe bleibt.

Ähnliche Bewegungen des Körpers finden wir ja bei den Trichopteren. Bei diesen wird der Hinterleib hin und her bewegt, und der auf diese Weise erzeugte Wasserstrom vermittelt den Sauerstoffaustausch. Bei den Ephemeridenlarven werden die Kiemen an sich bewegt. Bekanntlich können die Tracheenkiemen zum Atmen nur im Wasser verwendet werden. Öfters konnte ich jedoch konstatieren, daß ältere Larven zuweilen aus dem Wasser emporsteigen und sich auf Steinen und Holzteilen niederlassen. Hier verbleiben sie oft bis zu 30 Stunden. Da das Tracheensystem der Perlidenlarven nun zum apneustischen Typus gehört, so kann an der Luft keine Atmung durch Stigmen stattfinden. Die äußere Körperhaut kann aber auch nicht hierfür in Betracht kommen wegen der dicken Chitinschicht.

Es müssen also auch an der Luft die Tracheenkiemen den Gasaustausch vollziehen, was sie wahrscheinlich aber nur so lange können, als sie noch etwas von Wasser angefeuchtet sind. Über die Lebensdauer der Perlidenlarven außerhalb des Wassers stellte SCHÖNEMUND Versuche an. Er schreibt (p. 14): „Der Sonne ausgesetzt waren die meisten Larven bereits nach $\frac{1}{2}$ Stunde tot. Weit günstiger waren die Versuche, welche ich im Schatten bei 15° C anstellte. Die mittelgroßen Larven gingen durchschnittlich nach 4 Stunden ein, größere Exemplare und Nymphen lebten 15—20 Stunden.“ Diese Versuche zeigen weiter, daß die Nymphen in gewisser Beziehung schon imstande sind, sich dem Luftleben der späteren Imagines anzupassen.

Einige Schwierigkeiten bereitet es gewöhnlich, wenn man die Larven auf größere Entfernungen transportieren will. Vereinigt man mehrere in einem Sammelglase, so bemerkt man bald, wie alle starr und regungslos geworden sind. Es empfiehlt sich für längere Transporte, die Gläser statt ganz nur zum Teil mit Wasser zu füllen und einige Moosstengelchen in dasselbe hereinzubringen. Die Larven vermögen dann längere Zeit in dem Wasser zu leben. Sind aber trotzdem einige Larven infolge mangelhafter Sauerstoffzufuhr leblos geworden, so bringe man sie nicht sofort ins Aquarium, weil sie dann meistens eingehen, sondern in eine flache Schale mit etwas Wasser. Nach einiger Zeit bemerkt man an den rhythmischen Bewegungen der Extremitäten, wie sie aus dem Scheintode wieder erwachen. Gewöhnlich erwärmte ich noch das Wasser, in welches die Larven leblos gebracht waren, auf 20° C. Es zeigte sich dann, daß der Wiederbelebungsprozeß viel schneller verläuft. Häufig liefen die Larven schon nach mehreren Minuten rege in der Schale hin und her.

Imagostadium.

Mit dem Verlassen der Nymphenhüllen treten die Perliden in ihre letzte Lebensperiode, das sogenannte Imagostadium. Diese letzte Häutung findet gewöhnlich bei Nacht statt, wie auch KATHARINER und NEERACHER berichten. In den frühesten Morgenstunden erblickt man die verlassenen Nymphenhüllen an Steinen und Bäumen, zuweilen eine beträchtliche Strecke von den Bächen entfernt. Während ich des Abends noch keine Häute vorfinden konnte, sammelte ich des Morgens um 5 Uhr öfters zahlreiche Exuvien. Die Imagines

halten sich dann im Rasen, zwischen Moos oder unter Baumrinde auf. Bei steigender Temperatur schreiten die Männchen emsig hin und her, suchen die Zweige und Blätter der Bäume ab, unablässig bemüht auf der Suche nach einem Weibchen. Zuweilen fliegen sie auch wohl zu einem anderen Reviere; doch vertrauen sie sich selten dem Fluge an. Die Weibchen sind gewöhnlich versteckt und verharren regungslos an ihrem Aufenthaltsorte. So erklärt es sich, daß man beim Sammeln viel mehr männliche als weibliche Exemplare zu Gesicht bekommt. Wird man ihrer nicht sofort habhaft, so lassen sie sich zu Boden fallen und verkriechen sich schnell. Die Weibchen erheben sich nur in unruhigem und schwerfälligem Fluge, um die Eier, die in 2—3 Paketchen abgelegt werden, ins Wasser fallen zu lassen. Jedes Paketchen enthält 70—100 Eier.

Die Flugzeit ist in den einzelnen Gegenden ganz verschieden. KLAPÁLEK führt in der „Süßwasserfanna Deutschlands“ für die großen *Perla*-Arten die Monate Juni und Juli an, NEERACHER für die Umgebung Basels Ende Mai und Juni; SCHÖNEMUND gibt für Rheinland und Westfalen Anfang Mai bis Mitte Juni an. Daß aber auch in ganz nahe aneinander stoßenden Gebieten, die, nebenbei bemerkt, zu demselben Stromgebiete gehören, der Beginn der Flugzeit ganz verschieden ist, erhellt aus folgender Beobachtung. Am Olpebach oberhalb Hofolpe sammelte ich am 5. Mai 1912 die ersten Imagines von *Perla marginata*, im Kränkeltal oberhalb Heinsberg jedoch erst am 18. Mai. Beide Fundstellen sind nur 12 km voneinander entfernt, und der Chemismus der Gewässer ist an beiden Orten derselbe. Nur liegt das Kränkeltal 150 m höher über N. N. als der Olpebach. Außerdem oder vielmehr eben deshalb setzt die Frühlingsvegetationsperiode im Kränkeltal 2 Wochen später ein als am Olpebach. Ungefähr dieselbe Differenz konstatierte ich nun, wie bereits erwähnt, in dem Erscheinen der Imagines von *Perla marginata* an beiden Orten. Darum nehme ich an, daß eine bestimmte tägliche Wärmesumme erforderlich ist, wenn die Perliden zum Luftleben übergehen sollen. Diese Wärmesumme wird nun in manchen Gegenden früher erreicht, und dann ist der Anfang der Flugzeit gegen den Frühling vorgeschoben. Im übrigen treten an einem Orte die Imagines in den einzelnen Jahren fast immer genau um dieselbe Zeit auf; ich verweise hierüber auf die Aufzeichnungen NEERACHER'S. Warme, trockene Witterung schiebt die Flugzeit gegen den Frühling vor. So erschienen im Sauerlande infolge des heißen und

trockenen Jahres 1911 die Imagines im Mai 1912 etwa 10 Tage früher als im vorhergehenden Jahre.

Die Dauer der Flugzeiten ist bei den großen Perlidenarten im Untersuchungsgebiet im Durchschnitt eine kurze. Im Frühjahr 1912 betrug sie für *Perla marginata* nur 14 Tage. Die Bäche bieten nämlich der Larvengeneration die gleichen Lebensbedingungen, und diese bedingen wieder, daß die Entwicklung aller Individuen gleichmäßig fortschreitet.

Erwähnen möchte ich noch eine eigentümliche Erscheinung, welche man nur bei den Männchen beobachten kann. Mit dem ganzen Körper werden eigenartige Bewegungen ausgeführt. Die letzten Glieder des Abdomens biegt das Männchen nach oben um; darauf versetzt es den ganzen Körper in vertikaler Richtung in rhythmische Schwingungen, wobei das Sternit des 7. und 8. Abdominalsegments kräftig auf die Unterlage schlägt. Hierdurch wird ein ziemliches Geräusch verursacht. Daß diese Bewegungen mit denen der Larve nicht zu vergleichen sind, ist klar, da man solche beim Weibchen vermißt und die Imago keine Atembewegungen mehr zu machen braucht, weil ihr Tracheensystem ja ein holopneustisches ist. Wir haben es hier sicher mit einer sekundären Geschlechtserscheinung zu tun.

Parasiten und Epöken der Perlidenlarven.

Sowohl bei jungen als bei älteren Perlidenlarven kann man häufig eine ganze Anzahl von Endoparasiten feststellen. Im allgemeinen werden die Tiere der Bergbäche weit weniger von Parasiten geplagt als die Bewohner anderer Gewässer. Bei den Perliden fand ich jedoch eine recht beträchtliche Anzahl. Bei jungen Larven sieht man oft den Mitteldarm und besonders die Blindsäcke schwarz durch das Chitin hindurchscheinen. Diese schwarzen Punkte werden von einer recht großen Menge von Gregarinen gebildet. Zuweilen konnte ich bis zu 70 Exemplare in verschiedenen Entwicklungsstufen zählen. Sie besitzen neben Proto- und Deutomerit noch ein Epimerit, was bei einigen allerdings zu fehlen schien. Besonders zahlreich kommen sie bei verschiedenen Arten der Gattung *Perlodes* vor. Ältere Larven werden viel weniger von ihnen belästigt.

Ein Endoparasit älterer und jüngerer Larven ist eine Mermithide. Sie schmarotzt in der Leibeshöhle und bevorzugt die Blutbahnen des Körpers. In den Antennen, in den Cerci, ja selbst im Rückengefäße trifft man sie an. Ihre Anzahl in den einzelnen Indi-

viduen schwankt, als Höchstzahl fand ich 12 Exemplare. Ihre Länge beträgt 0,697—0,748 mm.

Als Epöken bezeichne ich Organismen, die auf einem anderen Organismus leben, hier bei uns auf Perlidenlarven, ohne jedoch von deren Körpersäften zu zehren, im Gegensatz zu den Ectoparasiten. Hierher gehören, und der Vollständigkeit halber seien sie an dieser Stelle nochmals erwähnt, obgleich schon ältere Beobachtungen vorliegen, Bachmilben, die bei den großen *Perla*-Arten an Larven und Imagines vorkommen. Bei den Larven bevorzugen diese Acarinen besonders die Kiemenbüschel, indessen ist ihre Zahl bei den Larven geringer als bei den Imagines, woraus ich schließe, daß sie in dem nassen Element nicht ausschließlich auf Perlidenlarven angewiesen sind. Wenn die Nymphe bei der letzten Häutung das Wasser verläßt, so dient den Milben diese als Transportmittel, in dem sie jetzt auch zum Luftleben übergehen. Sie haften bei der fertigen Imago zahlreich unter den Flügelwurzeln. Hier konnte ich noch mehrere nach 18 Tagen antreffen, obwohl die Imago schon eingegangen war. Was weiter aus den Acarinenlarven wird, kann vorläufig nicht mit Sicherheit mitgeteilt werden, ebensowenig, in welche Gattung sie einzureihen sind.

Mit größter Regelmäßigkeit leben auf den größeren *Perla*-Arten, besonders auf *Perla cephalotes*, eine ganze Menge von Rotatorien. Sie haften am ganzen Körper, siedeln sich vor allem aber auf der Stirn des Kopfes und auf den Tergiten der ersten 5 Abdominal-segmente an. Ob es die auf den Kiemenblättern von *Gammarus pulex* lebende Art *Callidina parasitica* ist, vermag ich nicht bestimmt zu sagen. Über die Ansiedlung von *Callidina* auf den Kiemenblättern von *Gammarus pulex* schreibt A. THIENEMANN (p. 52): „Der Grund, weshalb diese Tiere sich stets auf den Kiemen des Flohkrebsses ansiedeln, ist wahrscheinlich in dem durch die Kiemenbewegung hervorgerufenen starken Wasserwechsel zu suchen, wodurch diesen Kleinwesen stets frischer Sauerstoff und neue Nahrungspartikelchen zugeführt werden.“ Diesen Grund führe ich auch an für die Ansiedlung der Rotatorien auf Perlidenlarven. Daß jedoch nicht die Kiemen der Larven, sondern die dorsalen Körperregionen von jenen bevorzugt werden, ist leicht verständlich, da nicht die Kiemenbüschel in Bewegung versetzt werden, sondern, wie bereits oben erwähnt, der ganze Körper rhytmisch hin und her bewegt wird.

Zuweilen beobachtet man auch einige Vorticelliden an dem

äußeren Körperskelet, die wohl aus demselben Grunde diesen Aufenthaltsort wählen.

II. Anatomie.

Technik.

Das von mir aus den Bächen des Sauerlandes gewonnene Material wurde sogleich an Ort und Stelle konserviert. Als Fixiermittel benutzte ich heißes Sublimat und HENNING'S Gemisch (Die Mikrotechnik des Chitins, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 17, p. 311).

Zwar wird durch die HENNING'Sche Lösung das Chitin etwas erweicht, aber ein Zerreißen der Schnitte läßt sich auch dann nicht immer vermeiden. Um vollkommen befriedigende Serienschritte herstellen zu können, wurden frisch gehäutete Larven eingebettet, die ich im Aquarium aufzog, in den Bächen indessen auch häufig vorfand. Die Schnitte wurden in einer Dicke von $10\ \mu$ ausgeführt, mit der DELAFIELD'Schen Hämatoxylinlösung gefärbt und einer Nachfärbung mit einer wässrigen 1%igen Eosinlösung unterzogen. Die Figuren der Arbeit wurden von mir nach Schnittserien mit Hilfe des EDINGER'Schen Projektionszeichenapparats gezeichnet, wobei mich mein Freund HEINER in liebenswürdiger Weise unterstützte.

Das Endoskelet.

Über das Endoskelet der Insecten findet man im allgemeinen wenige Angaben in der Literatur. Die älteren Insectenanatomen hatten sich wohl damit beschäftigt und auch manche interessante Aufschlüsse gegeben. Zu nennen sind hier vor allem CHABRIER, 1822, STRAUS-DURKHEIM, 1825, ESCHHOLTZ, 1820, NEWPORT, 1839 u. A., die in den 20er und 30er Jahren des vorigen Jahrhunderts die Vorstellung von einem inneren Chitingerüst allgemein zur Geltung brachten. So bringt auch BURMEISTER, 1832, in seinem Handbuch der Entomologie einige Mitteilungen über das innere Skelet bei sämtlichen Insectenordnungen unter besonderer Berücksichtigung der Käfer. Jahrzehnte lang war man dann über die Angaben dieser Autoren nicht hinausgekommen, und so konnte GRABER in den „Naturkräften“ (p. 95) schreiben: „Mit dieser inneren Mechanik des Brustgebäudes gelangen wir aber, das darf zur Entschuldigung unserer lückenhaften Darstellung wohl gesagt werden, zu einem Gegenstande, der, nachdem er von älteren grundlegenden Insectenanatomen mit

staunenswertem Geschick verfolgt worden, in neuerer Zeit, wo man sich immer mehr in das Kleinliche verliert, fast gänzlich bei Seite gelassen wurde, sodaß wir gerade über die Glanzpartie des ganzen Kerforganismus am schlechtesten unterrichtet sind.“

Eine größere Arbeit über diesen Gegenstand haben wir aus den 80er Jahren von KLEUKER. Dieser untersuchte aus jeder Ordnung der Insecten die Repräsentanten der wichtigsten Gruppen und machte darüber kurze, vielfach wohl zu kurze Angaben. Leider hat er seiner Arbeit auch keine Figuren beigegeben, wodurch das Verständnis der endoskeletalen Bildungen wesentlich erleichtert würde. In neuerer Zeit wandte man bei der Anatomie der Hexapoden dem Endoskelet einige Aufmerksamkeit zu, besonders bei den Arbeiten über Muskulatur, da dieses in der Hauptsache wohl nur zum Ansatz der Muskeln dient. Auch von embryologischer Seite wurde seine Entstehung aufgeklärt. In den Lehrbüchern wird indessen das innere Chitingerüst oft nur mit einem einzigen Satze abgetan, trotz seiner großen Bedeutung für die Mechanik des Kerforganismus.

Das Endoskelet von *Perla marginata* ist im Durchschnitt recht einfach gebaut, komplizierte Bildungen und Verbindungen wie bei den höher stehenden Hexapoden zwischen den einzelnen Chitinteilen fehlen vollständig, woran wir leicht die niedrige Organisationsstufe und Stellung des untersuchten Objekts erkennen können. Neben den sonst allgemein vorkommenden Zinken, Balken und Platten werden wir öfters blind geschlossene Chitinröhren zu sehen bekommen.

Kopf.

Das Endoskelet des Kopfes, bekannt unter dem Namen Tentorium, hat im Vergleich zum Endothorax weit zahlreichere Bearbeiter und Freunde gefunden, vorzüglich im Anschluß an die Muskulatur der Mundteile. Mit dem Ausdrucke Tentorium wird von einigen Autoren die Gesamtheit des inneren Kopfskelets bezeichnet. Andere benennen hiermit nur ein in demselben am regelmäßigsten auftretendes Chitinstück, das bald als Balken das Hinterhauptsloch durchsetzt, bald als Platte oder brückenförmiges Gebilde mehr oder weniger weit nach vorn der unteren Kopfplatte parallel läuft. Dieses Stück bezeichne ich als Tentoriumplatte. Sie entspringt unten zu beiden Seiten des Hinterhauptes seitwärts von der Hinterhauptsöffnung (*tat*).

Es ist eigentlich eine Doppelplatte, wie aus Fig. A hervorgeht. Die oberen und unteren Epithelschichten haben Chitin ausgeschieden,

das nicht miteinander verschmolzen ist. Nach der Medianlinie hin zeigt sich eine kleine Ausbuchtung des Zwischenraums. An die ventralen Chitinpartien dieser Ausbuchtungen setzt je ein Muskel an, der parallel der Ventralplatte verläuft und an dem Mentum befestigt ist und zwar unterhalb der Palpi labiales. Die beiderseitigen terminalen Arme des Tentoriums (*tat*) sind hier nach innen hin noch nicht miteinander verbunden. Zwischen ihnen liegen die Stränge des Bauchmarks (*bm*) und lateral von diesen zwischen Bauchmark und Tentoriumarmen die Ausführungsgänge der thoracalen Speicheldrüsen (*athspd*), die weiter hinten lateral vom Darm verlaufen und sich hier ventral wenden. Vor den ventralgewandten Ausführungsgängen

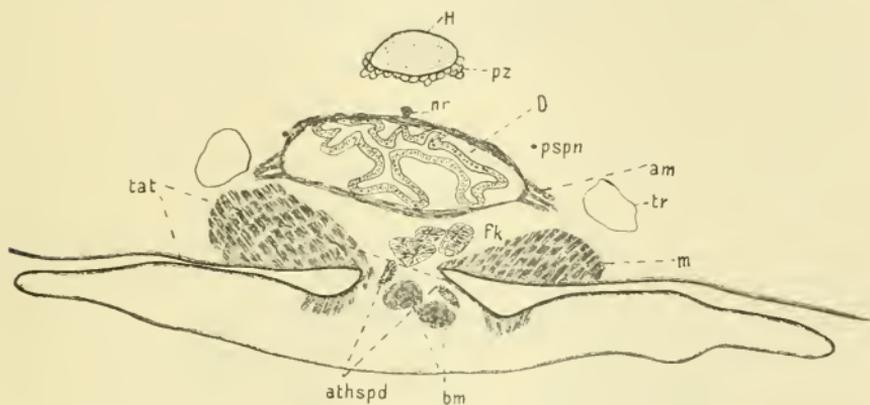


Fig. A.

Ventraler Teil eines Querschnittes durch das Hinterhaupt. 30:1.
Die Erklärung der Buchstaben der einzelnen Figuren befindet sich am Schlusse der Arbeit.

(*athspd*) vereinigen sich die beiden Chitinarme zu der Zentralplatte oder Brücke (*tp*). Diese verläuft annähernd parallel der Kopfunterfläche ungefähr bis zur Mitte des Unterschlundganglions. Ihre seitlichen Teile enthalten starke Chitinmassen, von denen große Muskelbündel zu den 1. und 2. Maxillen gehen. Die medianen Teile der Brücke haben fast gar kein oder doch sehr wenig Chitin ausgeschieden, dafür ist das Epithel um so stärker entwickelt. Fig. B zeigt uns einen Querschnitt durch diesen Teil der Zentralplatte. Die seitlichen Ränder sind bereits dorsal umgeschlagen. Von hier aus geht je ein starker Arm (*a*) dorsalwärts weiter schräg nach vorn. Er ist unter einem spitzen, rostrad geöffneten Winkel gegen die Zentralplatte geneigt. Von diesen beiden Hauptarmen zweigen

sich bald zwei neue Arme (β) ab, die senkrecht zur Stirn verlaufen und an dieser etwas seitlich vor den beiden hinteren Ocellen befestigt sind. Die beiden Arme α sind mit ihren Enden an der Kopfkapsel nahe der Antennenbasis, zwischen mandibularem und antennalem Basalstück, angeheftet.

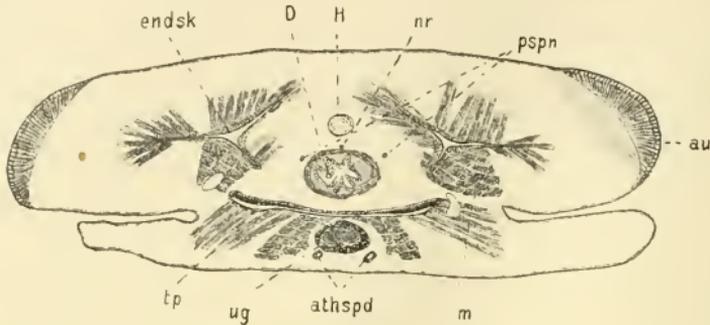


Fig. B.

Querschnitt durch den Kopf, etwas weiter oralwärts geführt. 12:1.

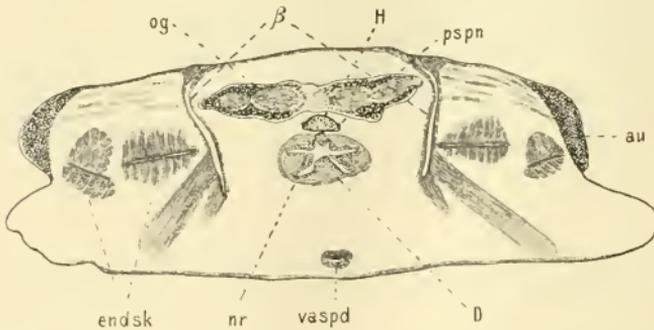


Fig. C.

Noch mehr oral geführter Kopfquerschnitt. 12:1.

Diese Teile des Tentoriums sind untereinander eng verbunden und bilden das hauptsächlichste Kopfgerüst. In der Art und Weise ihrer Befestigung am äußeren Körperskelet besteht indessen zwischen den terminalen Armen und den Armen α einerseits und den Armen β andererseits ein großer Unterschied. Das Chitin der beiden erstgenannten Armpaare ist direkt mit dem äußeren Körperchitin verbunden und geht in dasselbe über. Bei den dorsalen Armen (β) findet ein solcher Übergang jedoch nicht statt. Zwischen dem Chitin der Arme und dem der äußeren Körpercuticula befindet sich

ein ziemlich starkes Epithel, und so kommt nur eine lose Verbindung mit der Kopfkapsel zustande. Diese Abweichung in der Befestigungsweise erklärt sich aus der Verschiedenheit ihrer Anlage beim Embryo. Die vorderen und hinteren Arme des Tentoriums gehen aus 2 Paar Ectodermeinstülpungen hervor, die miteinander verwachsen und die Zentralplatte bilden. Später wachsen dann von der Zentralplatte 2 Äste nach der dorsalen Kopfkapsel. Die Arme β gehen also nicht aus hier gelegenen Einstülpungen hervor, und so ist es zu verstehen, daß sie nicht direkt, sondern durch Epithel mit der Körpercuticula verbunden sind. Über die Entwicklung des Endoskelets im Kopfabscnitte von *Forficula*, das zum Teil mit dem hier geschilderten übereinstimmt, schreibt HEYMONS (1895, Die Embryonalentwicklung von Derm. u. Orth., p. 50): „Im Kopfabscnitt sind es bei diesem Insekt 2 Paar von Ektodermeinstülpungen, welche das als Tentorium bezeichnete Gebilde liefern. Sie treten noch vor der Umrollung des Keimstreifens auf. Das vordere Paar entsteht medialwärts an der Basis der Antennen und stellt zwei weite, mit dem blinden Ende nach hinten gerichtete Säcke dar, welche in dorsoventraler Richtung abgeplattet sind. Die hintere Tentoriumanlage erscheint vorn an der Basis der zweiten Maxillen. Die hier entstehenden Einstülpungen nehmen auch anfangs die Form von weiten Taschen an. Sehr bald aber knicken sie sich rechtwinkelig um und wachsen jederseits als langes, dünnes Rohr nach vorn.“ Später tritt eine mediane Verbindung zwischen den beiden vorderen Tentoriumanlagen ein oberhalb des Mandibularganglions. Sobald die hinteren Anlagen die median verbundene Partie der vorderen erreicht haben, legen sie sich dorsalwärts der letzteren auf. „An dieser Stelle kommt es später zu einer Vereinigung der einzelnen Anlagen untereinander. Von dem betreffenden Punkte wachsen in der Folge noch zwei Sehnen zur Dorsalseite hin.“

Die Verbindungsstellen der einzelnen Anlagen lassen sich vielfach noch als dünne Nähte erkennen.

COMSTOK u. KOCHI (in: Amer. Natural. 1902) beschreiben die dorsalen Arme als chitinisierte Sehnen. Sie schreiben (p. 41): „In the Plecoptera it appears to be merely a chitinized tendon, the peripheral end of which is less chitinized than the base and is only loosely attached to the skull.“ Daß wir es aber nicht mit Sehnen, sondern einer Röhre (β) zu tun haben, die einen wenn auch engen Hohlraum im Innern besitzt, erhellt aus Fig. C. Bei der Imago ist das Lumen des Hohlraumes im Innern der Arme noch beträchtlich

vergrößert, wie uns Fig. D zeigt. Überhaupt sind die endoskeletalen Bildungen bei den Imagines, soweit sie aus Röhren bestehen, viel weitlumiger, aber weniger stark chitinisiert. Dies kann für das geflügelte Insect nur von Vorteil sein, indem so sein Körpergewicht beim Fluge herabgedrückt ist.

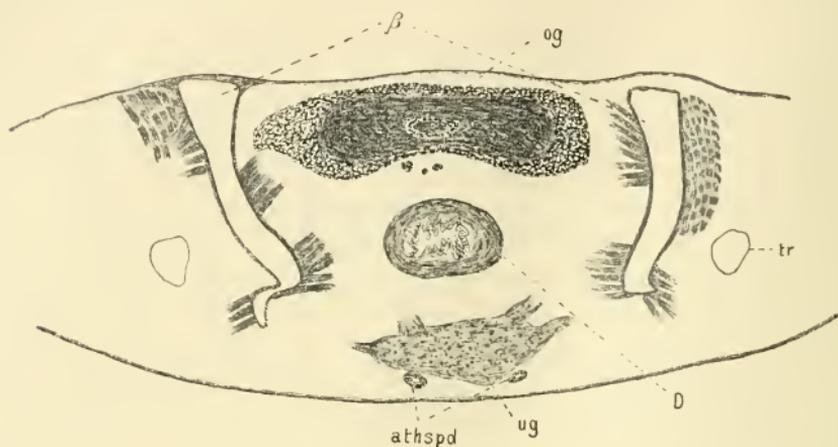


Fig. D.

Transversalschnitt durch dieselbe Kopffregion einer Imago. 30:1.

Neben diesen bereits erwähnten Tentoriumanlagen kommen noch andere innere Chitinbildungen vor, die weder mit den vorhergeschilderten noch untereinander verbunden sind. Es sind in der Hauptsache 2 Paar Gebilde (*endsk*), von denen das stärkste den ganzen Kopf von vorn nach hinten durchzieht. Letzteres geht aus von einem nach hinten blind endigenden Ausführungsgang einer, wie ich unten zeigen werde, rückgebildeten Speicheldrüse, der vorn seitwärts am Rande der Zunge mündet und mit der Mündung des jederseitigen Ausführungsganges der thoracalen Speicheldrüsen vereinigt ist. Vorn besteht jedes endoskeletale Gebilde aus einer runden dicken Sehne, die sich an das Chitin des Speicheldrüsenganges anschließt und nach hinten ventral von den Armen α des Tentoriums verläuft. Weiter hinten wendet sich die Sehne lateral zu diesen und geht nach und nach in eine dünne Platte über, deren Fläche zur ventralen Kopfplatte parallel ist. In Fig. C ist diese Platte (*endsk*) mit eingezeichnet. Sie steht ungefähr senkrecht auf den Armen β , ist aber nicht mit ihnen verbunden. Ihre seitliche Verlängerung würde ungefähr den Unterrand der Hauptaugen treffen.

Dort, wo die Brücke des Tentoriums liegt, gabelt sich die Platte in zwei neue, die unter einem stumpfen Winkel gegen die erste geneigt sind. Die eine Platte oder, vielleicht besser gesagt, ein flächenhaft ausgebreiteter Strang wendet sich dorsal zur Medianlinie der Stirn, die andere ventral zu dem Zentralnervensystem (*ug*). Auf einem Querschnitt erhält man ungefähr die Form eines Y, wie Fig. B zeigt. Die Platten werden im Hinterhaupte immer dünner, bis sie schließlich in die sie umgebende Muskulatur übergehen.

Hierher gehört weiter noch als innere Chitinbildung eine Sehne, die von dem äußeren, seitlichen Rande der Mandibeln ausgeht und, den lateralen Teilen der Kopfkapsel parallel verlaufend, sich nach und nach flächenhaft ausbreitet. In Fig. C ist dieselbe ebenfalls miteingezeichnet (*endsk*). Sie erstreckt sich bis in die Gegend der Hauptaugen (*au*) und geht hier als dünnes Chitinblättchen in ein Muskelbündel über, welches nahe an der Basis der Mandibeln als kleiner Muskel an der Sehne entspringt, nach hinten zu ihr parallel läuft, um an den hinteren Armen des Tentoriums sich anzuheften.

Zu erwähnen wäre hier noch beim Endoskelet des Kopfes der gemeinsame Ausführungsgang der thoracalen Speicheldrüsen (*vaspd*). In Fig. A u. B sind die Ausführungsgänge (*athspd*) noch getrennt. Vor dem Unterschlundganglion (*ug*) vereinigen sich beide zu einem gemeinschaftlichen Kanale. Dieser ist im Inneren von einer starken Chitinmasse ausgekleidet, wie auch aus Fig. C hervorgeht. An dieselbe setzen vorn unterhalb des Clypeus mehrere kräftige Muskelbündel an, die sich ventrolateral erstrecken. Eben aus diesem Grunde erwähne ich den gemeinsamen Ausführungsgang auch hier beim Endoskelet.

Thorax.

War das Skelet des Kopfes etwas kompliziert gebaut, so treten uns beim Thorax ganz einfache Gebilde entgegen, von denen jedes für sich isoliert ist. Gerade bei der Betrachtung des Endothorax wird uns die niedere Organisationsstufe von *Perla* auffallen gegenüber höher stehenden Formen. Bei letzteren befinden sich zwischen den einzelnen Bildungen allerlei Verbindungen und Brücken in Gestalt von Sehnen, Zinken und Gabeln. Die Stelle dieser Chitinstücke nehmen bei unserem Objekte Muskeln ein, wodurch statt des starren Zusammenhanges der einzelnen Teile eine lose, elastische Verkettung bewirkt wird.

Die endoskeletalen Bildungen des Brustabschnitts werden dar-

gestellt durch Fortsätze des Notums, der Pleuren und des Sternums. Man bezeichnet sie in der Regel als Phragmen, Apodemen und Apophysen. Je nach ihrem Vorkommen in den 3 Thoraxsegmenten unterscheidet man: Proapodeme, Mesapodeme, Metapodeme, Propophyse, Mesapophyse und Metapophyse. Bei den Phragmen ist diese Bezeichnung vielfach unmöglich, da dieselben nicht immer auf alle 3 Brustabschnitte verteilt sind, sondern in einem Thoraxsegmente oft 2 Phragmen vorhanden sind, besonders bei Insecten mit stark konzentriertem Thorax. Bei den Coleopteren ist z. B. das erste Phragma am Hinterrande des Mesonotums, die beiden übrigen stehen am Vorder- und Hinterrande des Metanotums. Man wendet daher ohne Rücksichtnahme auf den Brustabschnitt die Bezeichnung Protero-, Deutero- und Tritophragma an. Letzterer Bezeichnung werde ich mich hier anschließen, obschon die Phragmen auf alle 3 Thoraxsegmente verteilt sind, da unsere untersuchte Form kein Insect mit konzentriertem Thorax ist, sondern alle 3 Brustsegmente ungefähr gleichmäßig entwickelt sind.

Metathorax.

Ich beginne mit der Beschreibung des metathoracalen Endoskelets, weil dieses gegenüber dem der beiden anderen Segmente am stärksten entwickelt ist. Die Metapophyse bildet die Hauptpartie desselben. Sie ist ein paariges Gebilde, dessen 2 Arme in keiner Weise untereinander verbunden sind. Sie entspringen zwischen den beiden Hüftgruben. Das Metasternum ist eine quadratische Platte, welche auf jeder Seite mit 2 Fortsätzen die Coxa noch etwas umschließt und dann mit den Pleuralteilen sich vereinigt. Durch eine etwa -förmige Zeichnung wird es in 5 Felder geteilt. Die 4 seitlichen Äste der Zeichnung besitzen bereits vor ihrer Vereinigung mit der Querlinie eine dorsolateral gerichtete Einstülpung, die, bis zum Vereinigungspunkte immer tiefer eindringend, in demselben ihre längste Ausdehnung erreicht. Hier weist die Metapophyse eine Länge von 2 mm auf, deren distales Ende gegen die einfachen muldenförmigen Metapodeme geneigt ist. Im großen und ganzen ist jeder Arm der Apophysen (*mapoph*) ein röhrenförmiges Gebilde, das am basalen Teile verbreitert und abgeplattet ist. Hier ist das Lumen im Inneren eng; dorsalwärts vergrößert es sich; das des latero-distalen Teiles ist beträchtlich erweitert, und die starke chitinöse Auskleidung bildet eine breite Basis als Anhaftungsstelle

für mehrere Muskeln, die zu den seitlichen Metapodemen (*mapd*), zum Notum und zu den Hüftgruben verlaufen (Fig. E).

In der Figur ist der rechte Arm der Metaphysen in seiner ganzen Ausdehnung gezeichnet, von dem linken nur der Basalteil, weil der Schnitt etwas schräg geführt ist, so daß die linke Seite mehr oralwärts getroffen wurde.

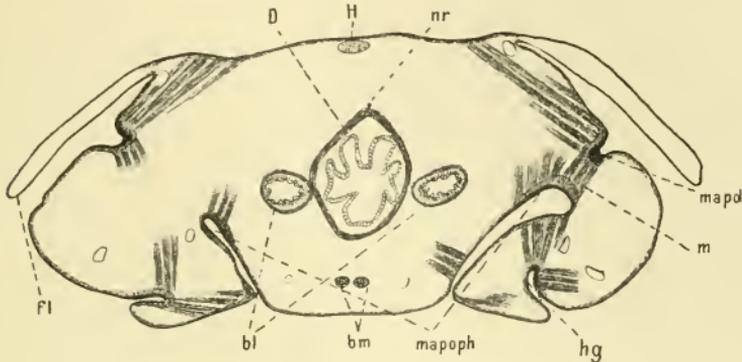


Fig. E.

Querschnitt durch die Mitte des Metathorax. 12:1.

Die Metapodemen (*mapd*) sind außen deutlich sichtbar. Sie verlaufen von der Coxa bis zum vorderen Rande des Metanotums. An den Pleuren unterscheidet man bekanntlich das Episternum und Epimeron. An der Grenze von beiden entspringen sie und zwar an der ganzen gebogenen Grenzlinie derselben und bilden eine muldenförmige Vertiefung. Unten ist die Metapodeme zuerst schmal, nach oben verbreitert sie sich nach und nach. Die muldenförmige Vertiefung bildet die Ansatzstelle zahlreicher Muskeln; so inserieren an ihr auch die Flügelmuskeln (Fig. E). Wegen des schräg geführten Schnittes ist die rechtsseitige Metapodeme mehr ventral getroffen als die linksseitige.

Das Tritophragma (*mph*) befindet sich am Hinterrande des Metanotums. Es ist eine nach vorn gerichtete Einstülpung, die quer über das ganze Notum verläuft und, seitlich etwas analwärts umgebogen, bis zu der Coxa hinabreicht. In Fig. F ist auf einem Querschnitt der mittlere Teil des Phragmas getroffen. Im Innern bleibt ein kleiner Spalt zwischen den beiden Chitinschichten, der offen mit der Außenwelt in Verbindung steht. Das Herz (*H*) hat durch das Phragma eine Einknickung erfahren. Es zieht sich zu-

nächst unter ihm her, biegt vor ihm dorsalwärts um und wendet sich dann über ihm etwas caudad erweitert oralwärts. So kommt es, daß in unserer Figur das Herz 2mal getroffen ist. Von dem Phragma verlaufen Muskeln zum Mesothorax und zum 1. Abdominal-segmente. Andere gehen von demselben zum Sternum, und je einer verbindet die lateralen Teile des Phragmas mit dem Basalteil der Metapophyse.

Neben diesen geschilderten Chitingebilden tritt noch eine unpaare endoskeletale Bildung an dem Metathorax auf, die von dem Sternum aus in den Körper hineinragt. Bei mehreren Orthopteren ist eine ähnliche Bildung von einigen Autoren erwähnt worden. So schreibt KLEUKER (1883) von *Mantis religiosa* (p. 15): „Auf dem Vorderrande des Meso- und Metasternums ragt ein spitzer Zapfen zwischen die beiden Stränge des Bauchmarks.“

VERHOEFF berichtet in seiner Arbeit über Embiiden (1904. p. 149): „An der Bauchfläche fallen zunächst zwei in der Mediane befindliche braune Flecken auf, von denen die longitudinalen Muskeln x-förmig ausstrahlen. Es sind Chitinhöcker, welche gerade an der Grenze von je zwei benachbarten Sterniten liegen und zwar ganz hinten an dem jedesmaligen vorderen.“

Bei unserem Objekt entspringt der unpaare spitze Zapfen (*stchz*), der eine innere Höhlung aufweist, auf der Grenze zwischen Meso- und Metasternum, indem von den Seiten Einstülpungen gegen die Medianlinie wachsen, sich mit der eingestülpten Bauchnaht vereinigen und nun zusammen als einheitliches Gebilde dorsal-anal weiter verlaufen. In Fig. G sind die seitlichen Zweige des Hohlgebildes, das von hohem Cylinderepithel umgeben ist, stark entwickelt. Je tiefer aber der Zapfen in den Thorax eindringt, um so mehr werden die seitlichen Arme reduziert, und auf der folgenden Zeichnung, die einem etwas weiter anal geführten Querschnitt entnommen ist, sind sie nur noch so eben angedeutet. Das ganze Gebilde (*stchz*) gleicht in seinem weiteren Verlaufe einer dreiseitigen, abgestumpften Pyramide. Der dorsale Teil des distalen Endes dient dem Darne (*D*) als Stütze. BURMEISTER (1832) erwähnt eine ähnliche Stütze, indem er (p. 258) schreibt: „Dieser mittlere Fortsatz ist oben ausgehöhlt und bildet so eine kleine Rinne, in welcher der Darmkanal ruhet.“ In unserem Falle liegt über dem dorsalen Teile des Zapfens Fettgewebe (*fk*), worauf der Darm lagert. Die Commissuren des Bauchmarks (*bm*) werden dadurch, daß sich der Hohlkegel zwischen sie einschiebt, emporgehoben und auseinander ge-

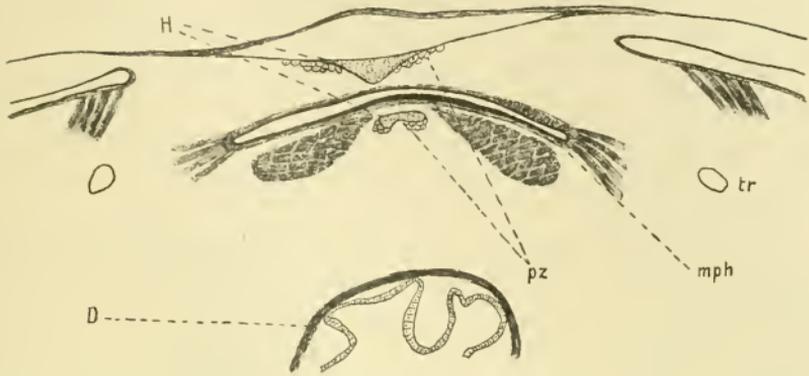


Fig. F.

Dorsaler Teil eines durch den Hinterrand des Metathorax geführten Querschnittes.
66 : 1.

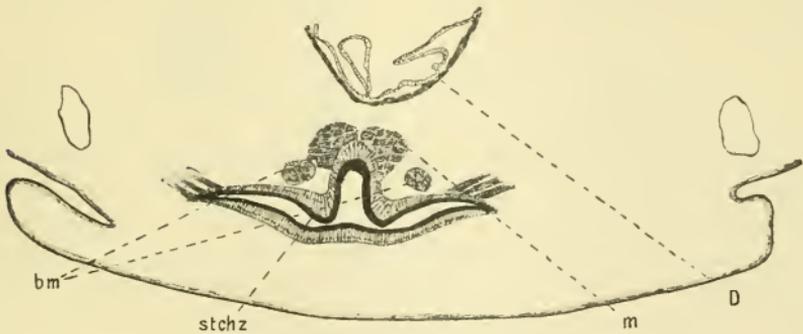


Fig. G.

Ventraler Teil eines durch den Vorderrand des Metathorax geführten Querschnittes.
36 : 1.

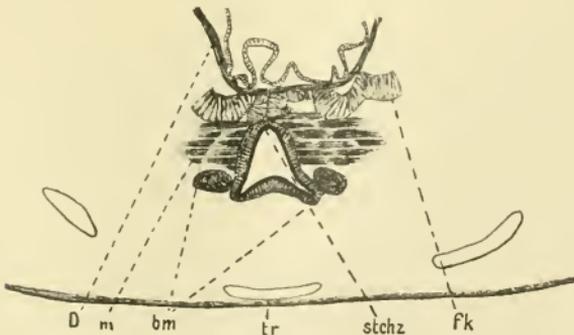


Fig. H.

Etwas weiter analwärts geführter Querschnitt. 36 : 1.

trieben, während sie sonst eng nebeneinander parallel verlaufen. Zwei Muskelpaare (*m*) inserieren an dem Chitinzapfen, von denen das eine Paar zu den Metapophysen, das andere Paar zu den Proapophysen verläuft. VERHOEFF hält es für möglich, daß der unpaare Zapfen aus einem paarigen Gebilde entstanden sei, indem er schreibt: „Die Zapfen kann man sich durch Zusammenrücken und Verschmelzung getrennter Gebilde entstanden denken.“

Außer diesen typischen endoskeletalen Bildungen sind noch einige unansehnliche Einstülpungen und Chitinverdickungen zu beobachten, die mehreren Muskeln als Ansatzstelle dienen. So tritt eine an den Seiten des Metasternums auf und zwar in der Mitte derselben (Fig. E). Muskeln führen von dieser eingestülpten Chitinverdickung zu den basalen und distalen Teilen der Metapophysen. Die Coxalgruben (*hg*) wären hier weiter noch zu erwähnen, die tief in den Thorax hineinragen und von denen zahlreiche Muskeln ausgehen.

Mesothorax.

Das mesothoracale Endoskelet weicht in Lage und Bau wenig von dem des Metathorax ab. Die Mesapophysen neigen sich etwas mehr ventral-lateral über die Hüftgruben als die Metapophysen, die mehr dorsal gerichtet sind. Das Deuterothorax am Hinterrande des Mesonotums ist etwas umfangreicher. Die Mesapodeme weisen dieselbe Stärke auf, ebenso der unpaare vom Sternum sich erhebende Zapfen. Außerdem dringt von dem Vorderrande der Pleuren eine kleine Chitinröhre seitlich in den Mesothorax ein, die beim Metathorax fehlt, beim Prothorax wieder vorhanden ist.

Prothorax.

Die Proapophysen zeigen in ihrem Aufbau eine röhrenähnliche Form, deren Lumen aber kleiner ist als das der Metapophysen. An der Ansatzstelle sind sie noch etwas gegen die Außenwelt geöffnet. Das Basalende liegt zwischen den Coxen wie beim Metasternum, der distale Teil der Röhre reicht indessen bis zu dem Vorderrande des Prothorax. Während die Metapophysen in der Transversalebene verliefen, sind die Proapophysen also unter einem spitzen Winkel gegen diese geneigt. Das Proterothorax ist nur schwach entwickelt. Der unpaare ventrale Zapfen fehlt. Die Proapodeme (*pap*) dringt tiefer in den Körper ein, und ihr distales Ende ist durch hohe Epithelzellen mit dem der Apophysen (*apopha*) und der vom

Vorderrande der Pleuren ausgehenden Röhre (*chr*) verbunden. Der in Fig. J dargestellte Querschnitt orientiert uns über die gegenseitige Lage der drei Bildungen, von denen zahlreiche Muskelstränge zur Dorsal- und Ventralseite ziehen.

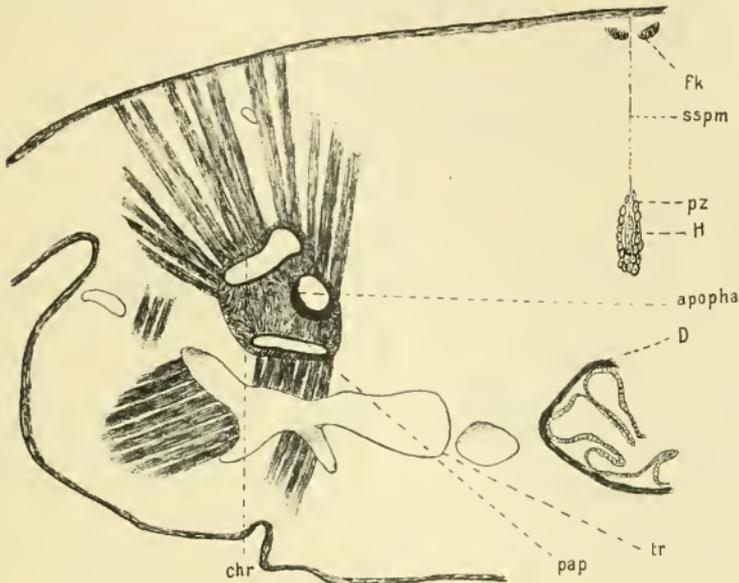


Fig. J.

Laterale Partie eines durch den Vorderrand des Prothorax geführten Querschnittes. 36:1.

Abdomen.

Das Abdomen der Insecten ist gewöhnlich frei von endoskeletalen Bildungen, wie denn auch nach meiner Literaturkenntnis abdominale Endoskelete nirgends erwähnt werden. Im Kopf und Thorax bietet das Endoskelet den zahlreich vorhandenen Muskeln, die zur Bewegung der Mundgliedmaßen, der Flügel und der Extremitäten dienen, eine gute Ansatzstelle. Das Abdomen beherbergt vor allem das Herz und die Geschlechtsorgane, und so sind im Vergleich zu den anderen Körpersegmenten im Abdomen verhältnismäßig wenig Muskeln vorhanden, woraus sich wieder der Mangel des Endoskelets erklären läßt. Bei unseren Larven tritt aber ein endoskeletales Gebilde in ganz charakteristischer Weise auf. Es ist eine nach hinten offen ausmündende kleine röhrenartige Bildung, die sich ventralwärts zwischen Darm und Abdominalsterniten vom letzten

Segmente bis zum siebenten hinzieht. Sie entspringt an der Stelle, wo die Analklappen, die kleine Höcker bilden, mit der Basis der Schwanzfäden verwachsen sind.

Zwischen den Höckern oder Styli bleibt eine Öffnung, in die auch der Analteil des Enddarmes ausmündet. Fig. K zeigt die Ver-

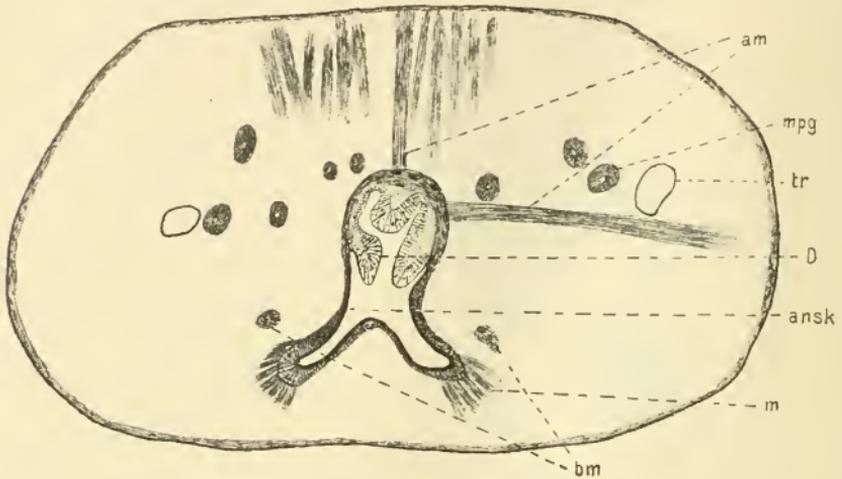


Fig. K.

Transversalschnitt durch das 10. Abdominalsegment. 36:1.

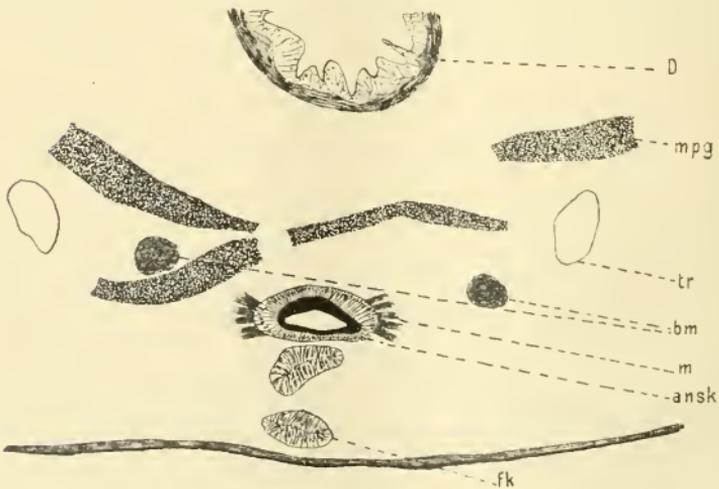


Fig. L.

Ventraler Teil eines Querschnittes durch den Hinterrand des 9. Abdominalsegments. 60:1.

bindung von Darm (*D*) und Skeletteil (*ansk*). Um den Darm ziehen sich die Schließmuskeln, die ventral an das Epithel des Analskelets ansetzen. Die ventro-lateralen Teile desselben sind durch 2 Muskeln an der äußeren Körpercuticula befestigt. Beim Übergange vom 10. zum 9. Segmente trennt sich das Analskelet vom Enddarm und rückt weiter zur Ventralseite (Fig. L).

Es nimmt die Form eines elliptischen Zylinders an. An seinem oralen Ende im 8. Segmente inseriert Muskulatur (*m*). Um den Zylinder liegen hohe Epithelzellen, die wie bei allen endoskeletalen Bildungen dort, wo Muskel ansetzen, am stärksten entwickelt sind. Der distale Teil der nach vorn verlaufenden Muskeln inseriert an der Ventral- und Lateralseite des 7. Segments.

Dieses Analskelet kommt nur den Larven zu, bei den Imagines ist es stark reduziert, vielfach ganz rückgebildet, während die bisher beschriebenen Skeletteile bei dem geflügelten Tier viel umfangreicher sind. Hieraus ist zu schließen, daß die Chitinröhre mit ihren Muskeln eine Funktion auszuführen hat, die nur den Larven zukommt. Diese schwimmen häufig im Wasser auf und ab, wobei sie das Abdomen hin und her schlängeln und die Cerci als Steuer benützen. Die am Analskelet inserierenden Muskeln dienen nun meiner Überzeugung nach zum Einstellen des Steuerapparats und zur Schlängelung des Abdomens.

Beinpaare.

Anzuschließen wären zum Schlusse noch endoskeletale Bildungen, die in den Beinen vorhanden sind. Wir werden bei unserem Objekte solche antreffen in der Coxa, dem Femur und der Tibia.

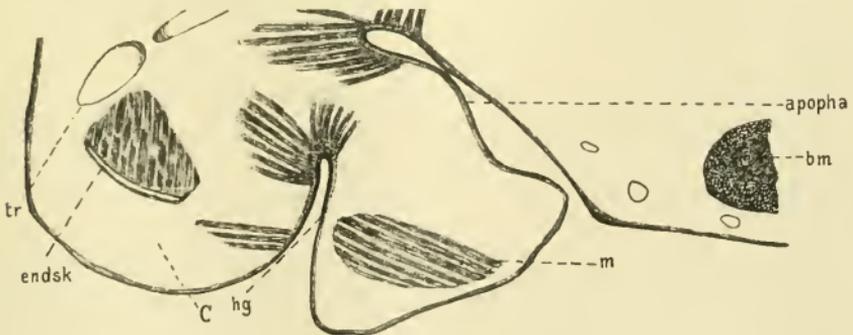


Fig. M.

Ventrolateraler Teil eines thoracalen Querschnittes. 36:1.

Die Beine der Perliden sind entsprechend ihrem Körperbau einfach organisiert. Das hinterste Paar ist am größten, die beiden anderen nehmen in ihren einzelnen Teilen proportional an Länge ab. Die Coxa ist am Brustringe frei beweglich. Das Femur, das kräftigste Beinglied, ist stark abgeplattet. An der Unterseite trägt es eine kleine Rinne, in welche die Tibia eingezogen werden kann bei den schon erwähnten rhythmischen Atembewegungen. Die Tibia ist etwas kürzer und ziemlich schmal.

Das Endoskelet der Coxa besteht aus einem abgeplatteten Hohlgebilde (*endsk*), dessen enges, spaltenförmiges Lumen mit der Außenwelt in Kommunikation steht. Es beginnt an dem distalventralen Ende der Hüfte, verläuft der Unterseite parallel und durchzieht jene in ihrer ganzen Ausdehnung.

Anfangs ist es schmal und stark chitinisiert, verbreitert sich in seinem weiteren Verlaufe zum proximalen Teile, und sein Chitin nimmt nach und nach an Stärke ab (Fig. M). Ein Muskel verbindet es mit der seitlich neben ihm stehenden Apophyse (*apopha*), und 2 andere Muskeln, die an ihm inserieren, verlaufen zu dem Vorderende des Notums.

Das Femur wird von 2 Chitinbildungen (*endsk*) ausgekleidet, die vom distalen Ende bis zum letzten Drittel des Schenkels reichen. Sie laufen einander parallel, indem die eine den dorsalen, die andere den ventralen Teil durchsetzt (Fig. N). Proximal stellen sie ebenfalls Hohlgebilde dar, die allmählich die Form einer breiten Platte annehmen. Die Chitinbildung im unteren Teile des Schenkels besitzt am distalen Ende die Gestalt einer ovalen Röhre, deren Wandung überall gleichmäßig dick ist, die im oberen Teile hat im Querschnitt etwa T-Form, und ihre dorsale Wand ist nur wenig chitinisiert. Letzteres Chitingebilde gewinnt in seinem weiteren Verlaufe bald ein abgeplattetes, röhrenartiges Aussehen und geht erst nahe am proximalen Ende in eine Platte über, während die Röhre des ventralen Schenkelteiles schon früh plattenförmig wird (Fig. O). Sämtliche Muskeln, die sich im Femur vorfinden, so vor allem der Heber und Senker der Schiene, sind an diesen beiden endoskeletalen Bildungen befestigt.

In der Tibia ist eine kleine ovale Röhre vorhanden, die vom proximalen Ende derselben ausgeht. Das distale Ende der Röhre wird massiv. Von diesem verlaufen Muskeln zu den einzelnen Fußgliedern.

Hiermit wäre das Endoskelet von *Perla marginata* vollständig

erschöpft. Sind die inneren Chitinbildungen in recht beträchtlicher Anzahl entwickelt, so weist ihr Bau jedoch eine Einfachheit auf, die uns in unserem Objekt sofort einen Repräsentanten einer niedrig stehenden Hexapodengruppe erkennen läßt. Denn von den niedrigsten Formen läßt sich zu den höchststehenden eine Vervollkommnung und gesteigerte Ausbildung der inneren Skeletelemente verfolgen, die bei letzteren an komplizierter Ausbildung nichts zu wünschen übrig läßt, während erstere vollständig des Endoskelets entbehren. Wenngleich wir nun auf Grund desselben nicht unmittelbar auf den genetischen Zusammenhang der Insecten schließen dürfen, da dasselbe aus sekundären, im Laufe der Entwicklung erworbenen Ge-

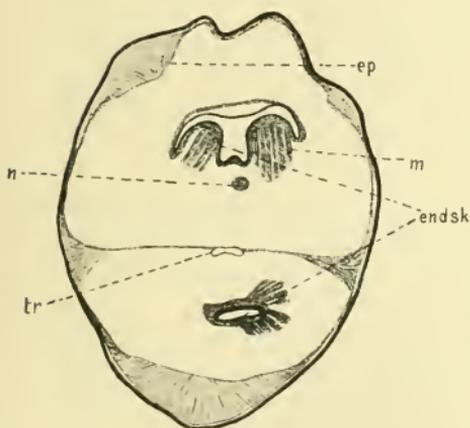


Fig. N.

Querschnitt durch das distale Ende des Femurs. 42:1.

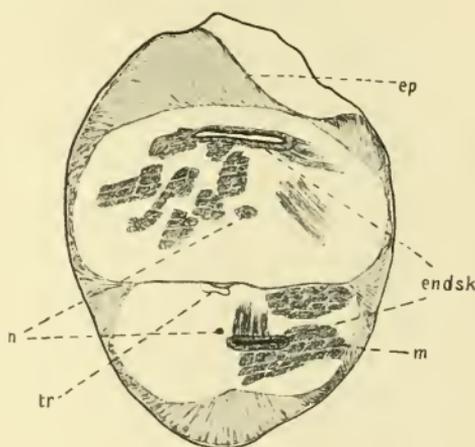


Fig. O.

Querschnitt mehr proximal durch das Femur geführt. 42:1.

bilden hervorgegangen ist, so können wir doch an ihm die nähere oder entferntere Verwandtschaft der einzelnen Gruppen bestätigt finden. Auf die unserem Objekte auf Grund des Endoskelets am nächsten stehenden Verwandten komme ich später noch zu sprechen.

Bei unseren Untersuchungen trafen wir meistens röhrenförmige Gebilde an und nicht massive. Daß jene entsprechend den Gesetzen der Mechanik besser den auf sie wirkenden Druck- und Zugkräften standhalten können, darauf will ich nur im Vorübergehen hinweisen. In der Literatur finden sich nur vereinzelt Angaben über solche röhrenartige Bildungen. So beschreibt VERHOEFF bei den Embiiden röhrenförmige Furculae. Jenes rührt wohl daher, daß

man meistens nur makroskopisch die Skeletteile präparierte, die Schnittmethode dagegen nicht anwandte, hauptsächlich vielleicht wegen des harten Chitins, das ja der Schrecken aller Insecten-anatomen ist.

Auf die Entstehung des Endoskelets aus Einstülpungen der äußeren Körperwand bin ich bereits oben bei der Beschreibung des Tentoriums zu sprechen gekommen, so daß ich hier von weiteren Bemerkungen absehen kann.

Das Eingeweidenervensystem.

Das Eingeweidenervensystem der Insecten ist in seiner Lage und seinem Aufbau seit SWAMMERDAM von einer Reihe von Forschern eingehend untersucht worden. SWAMMERDAM beschrieb zuerst den Nervus recurrens bei der Larve der Seidenraupe und des Nashornkäfers. Nach ihm wurde bei vielen Insectenordnungen dieser Nerv festgestellt, und neben diesem unpaaren Nerven fand man weiter noch ein paariges Nervensystem.

Einen Überblick über die einschlägige Literatur dieses Gegenstandes bis zu den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts gibt KOESTLER (1883). In derselben finden wir die mannigfachsten Ansichten über den Ursprung und Verlauf der Nerven, worüber KOESTLER auf Grund eigener Untersuchungen an *Periplaneta orientalis* nähere Angaben macht. HOFER (1887) revidierte diese Angaben zum Teil, und PAWLOWA (1895) berichtet auf Grund eingehender Studien genau über das ganze Nervensystem der Geradflügler.

Seine Entstehung im Embryo wurde von entwicklungsgeschichtlicher Seite ebenfalls aufgeklärt.

Das Eingeweidenervensystem von *Perla marginata* ist nach dem den meisten Insecten zukommenden Grundtypus gebaut. Es besteht aus einem unpaaren über den Ösophagus sich hinziehenden Nerven (*nr*), der vorn mit einem Ganglion beginnt und aus einem paarigen Nervensysteme (*pspn*), das lateral vom Ösophagus verläuft und vorn 2 Ganglienpaare besitzt.

Das unpaare Eingeweidenervensystem.

Über die Ursprungsstelle des unpaaren Nerven aus dem Gehirn finden wir die verschiedensten Angaben. Einige Autoren lassen ihn aus der Vorderfläche, andere aus der Ventralfläche des Ober- schlundganglions, noch andere aus der Schlundcommissur austreten.

Bei unserem Objekte entspringen die beiden Commissuren (*a*) des vorderen Ganglions, des sogenannten Ganglion frontale (*gfr*), mit dem Gehirn aus seitlichen Loben an der Vorderfläche des Oberschlundganglions unterhalb der Antennalnerven gemeinschaftlich mit Oberlippennerven (*oln*), womit die Angaben PAWLOWA'S über Orthopteren übereinstimmen. Beide Nerven liegen anfangs dicht aneinander und haben eine gemeinsame Scheide. Nachher trennen sie sich voneinander, und in einem großen Bogen wenden sich die zwei Commissuren zu dem Ganglion frontale. Dieses liegt vor

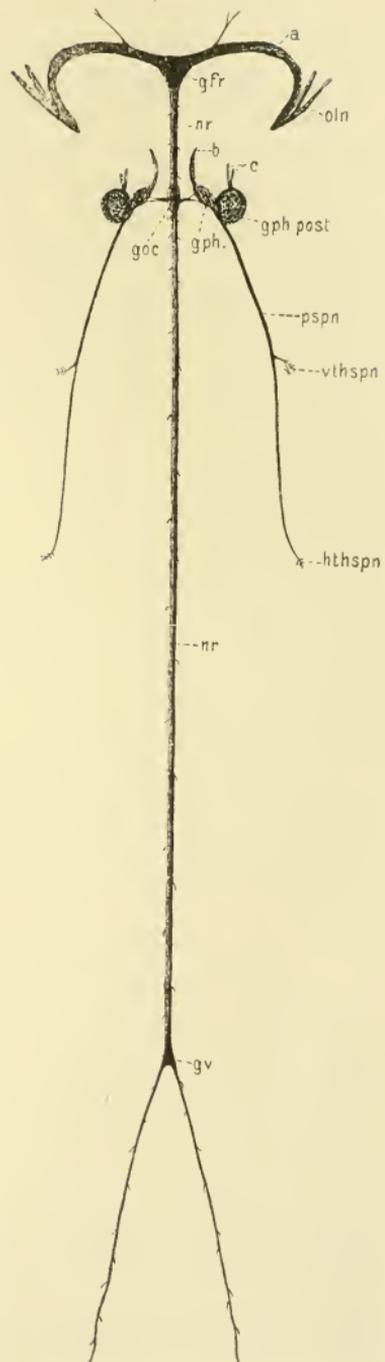


Fig. P.

Das Eingeweidenervensystem aus Querschnitten rekonstruiert. Etwas schematisiert.

. 17 : 1.

dem Oberschlundganglion auf dem Ösophagus und ist von etwa herzförmiger Gestalt. Die eine Dreiecksseite ist nach vorn, die gegenüberliegende Spitze dem Gehirn zugekehrt. Die Punktsubstanz ist nicht wie gewöhnlich zentral gelagert, sondern nimmt den vorderen und unteren Teil des Ganglions ein, die großen Ganglienzellen sind nach hinten und oben verschoben ähnlich wie bei *Blatta orientalis* nach dem Berichte HOFER'S (1887). An der Peripherie fehlen die großen Ganglienzellen ebenfalls. Sie sind übrigens in recht beschränkter Anzahl vorhanden, weisen jedoch gegenüber denen des Gehirns einen größeren Umfang

auf. Die Peripherie ist von Kernen niedriger Ordnungsgröße eingenommen. Von den Nervenfasern der beiden Commissuren, welche vom Oberschlundganglion kommen, verlaufen mehrere bei ihrem Eintritt in das Ganglion frontale nicht zur Punktsubstanz, sondern sie wenden sich sogleich rückwärts und treten in den vom Ganglion nach hinten verlaufenden Nerven ein. Von den zwei Commissuren zweigen nahe am Ganglion frontale zwei kleine Nerven ab, welche die Innervation des Labrums besorgen mit den aus den Loben des Oberschlundganglions entspringenden Oberlippennerven. Ein aus der Mitte der Vorderfläche des Ganglion frontale austretender Nerv wie bei *Blatta* ist bei *Perla* nicht vorhanden. Der von dem Ganglion nach hinten unter dem Oberschlundganglion herziehende Nerv ist der sogenannte Nervus recurrens (*nr*) oder Nervus stomatogastricus. Er erstreckt sich in der Medianlinie über den ganzen Darm bis zu den 8 Blindsäcken des Mitteldarmes. Sein distales Ende gabelt sich in 2 Äste, die lateral zum Darne verlaufen, nachdem der Nerv vorher zu einem kleinen dreiseitigen Ganglion angeschwollen ist, dem sogenannten Ganglion ventriculare (*gv*) oder Ganglion splanchnicum, wie es von einigen Forschern benannt wird. Zahlreiche Verzweigungen treten von dem Nervus recurrens in die Wandung des Darmes ein, die im proximalen Teile außerdem zur Innervation einiger Tracheen dienen.

Hinter dem Oberschlundganglion weist der Nervus recurrens eine längliche, minimale Anschwellung auf, das sogenannte Ganglion occipitale (*goc*). Von diesem laufen nach rechts und links kleine Äste, die mit dem paarigen Eingeweidesystem anastomosieren (Fig. P).

Das paarige Eingeweidenervensystem.

FR. BRANDT (1835) und BURMEISTER (1832) machten zuerst darauf aufmerksam, daß das unpaare System zu dem paarigen in ganz bestimmter Korrelation steht. Bei Insectengruppen, bei welchem das paarige in beträchtlicher Größe entwickelt ist, ist das unpaare reduziert und wird oft nur durch das Ganglion frontale vertreten und umgekehrt. PAWLOWA bestätigt in ihrer Arbeit diese gegenseitige Wechselbeziehung. Bei unserer Fig. P vermissen wir diese wechselseitige Abhängigkeit. Sowohl das paarige wie das unpaare Nervensystem weist eine umfangreiche Entwicklung auf. Zwar steht das paarige System dem unpaaren an Länge etwas nach; dies erklärt sich aber leicht daraus, daß die von den paarigen Nerven ver-

sorgten Organe sich nicht über den Prothorax nach hinten erstrecken. Wenn PAWLOWA weiter berichtet (in: Zool. Anz., Jg. 18, p. 85): „Bei allen bis jetzt untersuchten Formen ist der paarige Abschnitt auf den Kopf beschränkt und besteht nur aus 2 Paar hinter dem Gehirn gelegener Ganglien“, so stellt unsere untersuchte Art wieder eine Ausnahme dar, indem, wie schon angedeutet, der paarige Abschnitt sich bis zum Hinterrande des Prothorax hinzieht.

Das paarige System besteht aus 2 Paar hinter dem Oberschlundganglion liegenden Ganglien, den sogenannten Ganglia pharyngea, die hintereinander geschaltet sind, und von denen das vordere Paar (*gph. ant*) nach der Medianlinie etwas verschoben ist. Letzteres hat etwa zwiebelartige Gestalt, das andere ist kugelförmig und überragt das erste bedeutend an Größe. Von dem vorderen Paare gehen 2 Connective zu dem Ganglion occipitale des Nervus recurrens. Durch eine Commissur (*b*) ist jedes der beiden vorderen Ganglien mit der Ventralfläche des Oberschlundganglions verbunden. Die beiden Commissuren dringen in die Gefäßwand des Herzens ein und sind fest mit ihr verbunden, so daß sie beim Präparieren der Nerven zerreißen. Oralwärts treten dieselben aus und wenden sich etwas lateral. Ob einige Nervenfasern der Commissuren die Wandung des Rückengefäßes innervieren, konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen, doch bin ich vollkommen davon überzeugt.

Mit dem zweiten Ganglienpaare (*gph. post*) ist das erste durch einen starken Nervenast vereinigt. Zu dem Gehirn verlaufen von dem zweiten Ganglienpaar 2 Commissuren (*c*), von denen die medialwärts gelegene etwas länger ist. Sie treten ventral in den Hinterrand des Gehirns. Mit diesen beiden Commissuren dringen mehrere Tracheenäste in das Oberschlundganglion ein, an welche die Commissuren angelagert sind.

In ihrem Aufbau weichen diese beiden Ganglienpaare vollständig voneinander ab. Das vordere Paar stellt eigentlich nur eine Anhäufung von Nervenfasern dar, in denen längliche Kerne zu erkennen sind. Punktsubstanz ist nicht vorhanden. Diese Fasern pflanzen sich durch die Commissuren zum Gehirn fort und gehen in die desselben über. Mit Hämatoxylin färbt sich die ganze Masse nur schwach, während das 2. Ganglienpaar eine intensive Färbung annimmt. Dieses besteht aus zahllosen kleinen Ganglienzellen, von denen man nur die Kerne sieht, die eine reiche Körnelung aufweisen. Punktsubstanz ist zwischen den Zellen eingelagert, und fein ver-

zweigige Tracheenäste durchziehen das Ganglion. Die Commissuren zum Oberschlundganglion vereinigen sich mit den peripheren Ganglienschichten und nicht mit den darunterliegenden Elementen. Der das 1. und 2. Ganglienpaar vereinigende Nervenast legt sich zur Medianlinie hin an das 2. Ganglienpaar an, sendet um dasselbe einige Fibrillen und verläuft dann aboralwärts zu den thoracalen Speicheldrüsen weiter.

Dieser Unterschied in der Differenzierung der beiden Ganglienpaare läßt den Gedanken aufkommen, daß wir in denselben Zentren vor uns haben, welche für verschiedene Organe bestimmt sind. So sahen wir bereits das 1. Ganglienpaar mit seinen Commissuren an die Herzwand herantreten und aboralwärts 2 Äste (*pspn*) zur Innervation der Speicheldrüsen abgehen. BLANCHARD (1858) deutete das 1. Pharyngealganglienpaar als Gefäßganglion (*Ganglions angéins*) zur Innervierung der Aorta, das 2. als Trachealganglion (*Ganglions trachéins*). Das 2. Paar sehe ich auch nur als Trachealganglien an, da von ihnen die Kopftracheen innerviert werden und, wie ich schon bemerkt habe, ihre beiden Gehirncommissuren an Tracheenäste angelagert sind. In dem 1. Ganglienpaare erblicke ich das Zentrum, das für die Speicheldrüsen bestimmt ist.

HEYMONS schreibt in seiner Arbeit über die Entwicklung der Dermapteren und Orthopteren (1895, p. 49) von diesen Pharyngealganglien: „Möglicherweise haben wir in den betreffenden *Ganglia allata* Zentren zu erblicken, welche speziell für Speicheldrüsen bestimmt sind, die gerade wie diese Ganglien erst sekundär zum Ösophagus eine Beziehung gewonnen haben. Hiermit würde die Beobachtung von HOFER im Einklang stehen, nach welcher bei *Periplaneta* die den *Ganglia allata* entsprechenden hinteren paarigen Eingeweideganglien sich speziell an der Innervation der Speicheldrüsen beteiligen.“

Als *Ganglia allata* würden wir indessen bei unserem Objekte das 1. Ganglienpaar aufzufassen haben. HEYMONS bezeichnet sie als *Ganglia allata*, weil sie beim Embryo eine andere Ursprungsstelle aufzuweisen haben als die beiden anderen Ganglien. Sie wandern, wie er bei *Forficula* zeigt, als Ectodermalzellen vor der Basis der Maxillen im 1. Maxillensegment ventral ein. Die beiden anderen Ganglien entstehen aus der verdickten Schlundwand, indem in der Medianlinie an 3 hintereinander gelegenen Stellen kleine Ausstülpungen entstehen. Aus der mittelsten Einstülpung gehen die beiden Ganglien hervor, die distale liefert das Ganglion frontale.

Überhaupt wird nach HEYMONS das ganze Schlundnervensystem nur im Kopfe angelegt.

Die aboralwärts gewandten Äste der vorderen Pharyngealganglien verlaufen lateral vom Darm und legen sich ventral an die Ausführungsgänge der prothoracalen Speicheldrüsen. Am Vorderende des Prothorax verzweigen sie sich mit den Ausführungsgängen. Der Hauptstamm des Nervs (*hthspn*) geht weiter und innerviert die am Hinterrande des Prothorax gelegenen Speicheldrüsen, der vordere Ast (*vthspn*) die am Vorderrande befindlichen. Über die Innervation habe ich keine Untersuchungen angestellt, da diese nicht in den Rahmen meiner Arbeit fielen, ich verweise in diesem Punkte auf die eingehende Abhandlung von HOFER.

Zum Schlusse dieses Kapitels sei es mir gestattet, noch ein paar Worte beizufügen über die Lage der Speicheldrüsen. Nach IMHOF besitzt *Perla maxima* 2 Paar Speicheldrüsen, die im Pro- und Mesothorax liegen sollen. Die Abbildung, die er von denselben gibt, ist in mehrere Werke übergegangen, so auch in das von TÜMPEL. Bei *Perla marginata* befinden sich die beiden Drüsenpaare aber im Prothorax. Außerdem liegen noch 2 Speicheldrüsen im Kopf und zwar in der rechten und linken vorderen ventralen Kopfhälfte, worüber ich auch bei SCHÖNEMUND jede Angabe vermissen. *Perla marginata* besitzt demnach 3 Paar Speicheldrüsen. Die beiden Kopfdrüsen sind am stärksten entwickelt; der Umfang der einzelnen Drüsenlappen ist 4 bis 5 mal so groß wie der der thoracalen Drüsen. Die Ausführungsgänge der letzteren, die sich im Kopfe vereinigen und vor ihrer Ausmündung wieder gabeln, münden mit den der Kopfspeicheldrüsen zusammen aus.

Wenngleich die Angaben IMHOF's sich auf *Perla maxima* beziehen, so zweifle ich doch an deren Richtigkeit, da diese Art mit der von mir untersuchten in der inneren Organisation fast vollständig übereinstimmt.

Erwähnen will ich außerdem noch 2 Kanäle, die sich beiderseits von der Ausmündungsstelle der eben erwähnten Drüsen in den dorsalen Kopfteil nach hinten erstrecken und in ihrem Aufbau mit den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen vollständig übereinstimmen. Sie endigen blind geschlossen und dienen, wie früher bemerkt, einem endoskeletalen Gebilde als Ansatzstelle. Wir haben es hier nach meiner Überzeugung mit zwei rudimentären Ausführungsgängen eines rückgebildeten Speicheldrüsenpaares zu tun,

so daß wir den Vorfahren unserer Art zwei Paar Kopfspeicheldrüsen zusprechen müssen.

Das Circulationssystem.

In der Literatur finden sich zahlreiche Abhandlungen über das Gefäßsystem der Insecten, so daß man annehmen sollte, die Ansichten über dasselbe wären geklärt, und doch gehen die Angaben in den Hand- und Lehrbüchern weit auseinander.

Erwähnen möchte ich nur die Auffassung von KOLBE (1893) und von R. HERTWIG (1907) über das Herz der Insecten. KOLBE schreibt (p. 542): „Jede Herzkammer besitzt zwei Öffnungen (Spalten, Ostien), an jeder Seite eine, und zwei Klappen, auch Interventricularklappen genannt. Die Öffnungen der Kammern liegen in dem erweiterten Teile derselben an den Seiten oder mehr nach der Oberseite gerückt. Die Klappen befinden sich an der Grenze zweier Kammern, sind stets nach vorn gerichtet, und bestehen aus zarten, zuweilen gegliederten Hautfalten.“

R. HERTWIG gibt in seinem Lehrbuch der Zoologie (8. Aufl.) folgende Darstellung (p. 419): „Dicht unter den Rückenschielen liegt das langgestreckte, schlauchförmige Herz in einem besonderen Raum, den man Pericardialsinus nennt. Derselbe ist ein Teil der Leibeshöhle, welcher von dem übrigen, perigastrischen Abschnitt des Leibeshöhle durch eine quere, unvollkommene Scheidewand getrennt wird, in welcher die linken und rechten Flügelmuskel verlaufen. Das Herz empfängt sein Blut durch seitliche Ostien (8 Paar, oft auch weniger, bis zu 1 Paar) aus dem Pericardialsinus, selten direkt aus der großen Leibeshöhle durch ventrale Öffnungen (manche Orthopteren). Indem Segelventile von den Rändern der Ostien in das Herzlumen vorspringen und bei der von hinten nach vorn fortschreitenden Systole nicht nur die Ostien verschließen, sondern auch einen Abschluß gegen den rückwärts gelegenen Teil des Herzens bewirken, entsteht das Bild einer Kammerung des Herzens. Durch eine vordere Aorta gelangt das Blut in die Leibeshöhle.“

Mehr oder weniger starke Abweichungen in der Entwicklung des Herzens werden von den Handbüchern nicht berücksichtigt. Gerade im letzten Jahrzehnt wurden bei Vertretern der verschiedensten Insectengruppen besondere Eigentümlichkeiten im Bau des Circulationssystems konstatiert. So ist bei manchen Insecten die Ostienzahl auf 1 oder 2 Paar reduziert; an der Aorta treten Ampullen im Meta- und Mesothorax auf, so bei den Ephemeriden,

wie es mein Kollege HEINER neuerdings bei mehreren Arten bestätigen konnte. Ebenfalls sind solche bei *Dytiscus marginalis* vorhanden, und JANET beschrieb dieselben bei geflügelten Ameisen. Nach PISSAREW'S Angaben verläuft die Aorta der Biene in scharfen Biegungen und bildet 18 Schleifen. Daß wir bei unserem Objekte ebenfalls eigenartige Bildungen antreffen, wird unsere Untersuchung zeigen.

Das Rückengefäß von *Perla marginata* besteht aus einem kontraktilem Schlauch, der sich vom Hinterrande des 9. Segments bis zum Oberschlundganglion erstreckt. Es verläuft im Abdomen dicht unter den Rückenschienen im Pericardialraum gelegen. Das Hinterende des Schlauches (*H*) liegt in der Segmentfalte des 9. Segments,

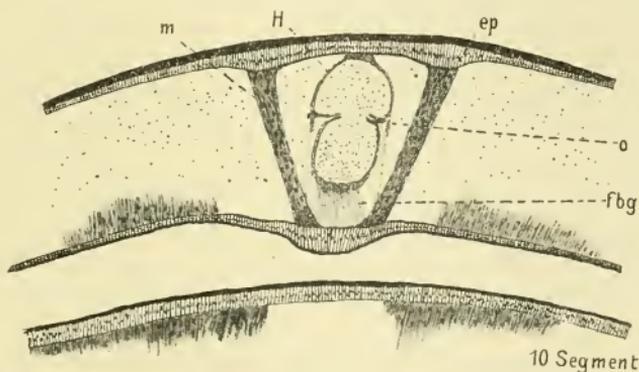


Fig. Q.

Transversalschnitt durch die Segmentfalte des 9. Abdominalringes, um die Lage des Herzens und seine hinteren Ostien zu zeigen. 60:1.

die dem Tergit des 10. Abdominalringes aufliegt (Fig. Q). Zwei Muskeln (*m*), welche die dorsalen und ventralen Chitindecken der Falte verbinden, schließen es hier ein und bilden eine Art Gefäßraum. Das hintere Ende des Herzens ist blind geschlossen und zugespitzt. Faseriges Bindegewebe (*fbg*) verbindet es mit der Epidermis der Hautfalte nach oben und unten. Nach vorn erweitert es sich sofort stark, und es liegt nach der vollkommenen Verschmelzung des 9. und 10. Segments in dem eigentlichen Pericardialraum. Hier am distalen Ende, im 9. Segmente, besitzt das Herz ein Ostienpaar (*O*), und zwar ist es das einzige, das an ihm nachweisbar ist.

Nach BELA DEZSO (1878) sollen bei den Hexapoden so viele

Paare von Ostien am Rückengefäß vorhanden sein, wie Stigmen entwickelt sind. Diese Ansicht hat sich aber als irrig erwiesen. Nach OBERLE (1912) befinden sich bei *Dytiscus marginalis* 8 Paare von Ostien, dagegen 10 Paare von Stigmen. Bei Bienen werden 5 Paare von Ostien, aber 10 Paar Stigmen angegeben. ZAWARZIN erwähnt, daß bei *Aeschna*-Larven nur 2 Ostienpaare vorkommen.

Bei unserer Art tritt also nur 1 Ostienpaar auf. Die beiden Ostien bestehen aus 2 Spalten, die sich beiderseits vom Hinterende des Herzschauches aus der dorsalen Region desselben zu der ventralen schräg abwärts bis zum Vorderrande des 9. Segments erstrecken. Auf Transversalschnitten durch dieses Segment wird uns demnach das Herz in 2 Abschnitten entgegen treten, einem oberen und einem unteren, und je nachdem der Schnitt mehr proximal oder distal geführt ist, wird der obere oder untere Abschnitt höher erscheinen. Die Lippen des Spaltes sind nicht nach vorn, sondern lateral gerichtet. Interventricularklappen oder sogenannte Muskelpeloten, wie solche von POPOVICI (1905) beschrieben werden, fehlen vollständig. Das Blut, welches durch das terminale Ostienpaar eindringt, strömt rostrad dadurch, daß die Kontraktion von hinten nach vorn fortschreitet. Der Transport des Blutes ist infolge des Fehlens der Klappen ein unvollkommener als bei anderen Insecten, bei denen die Interventricularklappen ein Zurückfließen des Blutes bei der Diastole verhindern. Deshalb kann man bei jungen, frisch gehäuteten Exemplaren unter dem Mikroskop feststellen, daß einige Blutkörperchen wieder caudad fließen.

Infolge des Nichtvorhandenseins von Interventricularklappen und von segmental angeordneten Ostienpaaren vermischen wir bei unserer Art die sonst bei dem Herzen beschriebene Kammerung. Wohl können wir aber von Segmentkammern sprechen, insoweit das Herz, das sich jedesmal in dem vorderen Teile der Abdominalsegmente verjüngt, beim Eintritte in ein vorhergehendes Segment eine dorsale, etwas rückwärts verlaufende Ausstülpung aufweist. In den letzten Segmenten ist die Aussackung am stärksten. Die durch die Ausstülpungen des Herzens entstehende Faltung entspricht den Gelenkhäuten der Abdominalringe. Sie ermöglicht es wahrscheinlich, daß das Herz den Ausdehnungen der Segmente folgen kann. STRAUS-DÜRKHEIM (1828) gibt bereits eine Darstellung von den Einstülpungen des Herzrohres, indem er schreibt: „L'abdomen étant susceptible de s'allonger et de se raccourcir et le cœur devant suivre ces mouvements, chaque chambre rentre par le moyen d'un

replis dans celle qui précède, afin de pouvoir s'étendre lors de l'écartement des segments“.

OBERLE erwähnt dieselben Bildungen bei *Dytiscus*, und ich verweise auf seine fig. 2, die eine gute Vorstellung von diesen Verhältnissen gibt.

Im Abdomen liegt das Herz in dem sogenannten Pericardialsinus, den außerdem die Flügelmuskeln und die Pericardialzellen (*pz*) einnehmen. Von Flügelmuskeln sind 8 Paar vorhanden und zwar je 1 Paar pro Segment vom 9. bis zum 2. Abdominalringe. Das letzte Paar ist das stärkste; die anderen nehmen, je weiter sie nach vorn liegen, an Größe ab. Alle weisen dieselbe Lage auf. Sie inserieren beiderseits an dem ventralen Teile der Pleuren, verlaufen in gerader Richtung zum Herzen, vereinigen sich unter demselben und schicken an dasselbe kleine Muskelfasern, die sich mit der bindegewebigen Umhüllung des Rückengefäßes vereinigen.

Die Pericardialzellen (*pz*) sind oft in mehreren Schichten in den Pericardialraum eingelagert. Im 9. und 10. Segment umgeben sie, auf einen kleinen Raum begrenzt, nur ventral und lateral das Herz, vom 7. bis 2. Segmente legen sie sich dagegen rings um die Flügelmuskeln und reichen seitwärts bis zu den Pleuren. Hier lagern sie sich an die Tracheenstämme und Narben, welche die funktionslosen Stigmen verschließen.

Feine Suspensormuskeln, die sich mit der Adventitia, der bindegewebigen Umhüllung des Herzens, vereinigen, bewirken die Befestigung des Herzrohres an den Rückenschienen des Abdomens.

Der oralwärts vom Hinterleibe durch den Thorax sich erstreckende Teil des Rückengefäßes wird als Aorta bezeichnet. Sie ist bei einigen Insecten etwas modifiziert oder mit Ampullen versehen, hat jedoch gewöhnlich die Form eines geraden Rohres, das jede Kammerung vermissen läßt und zu Kontraktionen nicht mehr fähig ist.

Bei *Periplaneta* soll der thoracale Teil des Herzschlauches indessen nach einigen Autoren in 3 Kammern eingeteilt sein. „Nach KULWETZ soll die Verwandlung der drei pulsierenden Brustkammern des Blutgefäßes in die Aorta der übrigen Insecten eine phylogenetische Bedeutung haben. Die Entwicklung und verstärkte Tätigkeit der Flügelmuskeln (hier die Muskel der Flügel) bei höheren Insecten übten eine hemmende Wirkung auf die Funktion der pulsierenden Kammern und führten die Umwandlung der letzteren in

ein Rohr — die Aorta — herbei.“ (N. v. ADELUNG in: Zool. Ctrbl. 1895).

Da wir es bei *Perla marginata* mit einem niedrig stehenden Insect zu tun haben, so vermutete ich entsprechend der Hypothese von KULWETZ, daß der thoracale Gefäßteil unseres Objekts kontraktile sei, was ich auch wirklich bestätigt fand. An frisch gehäuteten Larven beobachtete ich wiederholt, daß der ganze thoracale Gefäßteil pulsiert und daß die Kontraktionen sich bis in den Kopf fortsetzen.

Beim Eintritte in den Metathorax verengt sich das Herz, das etwas ventral unter dem früher beschriebenen Phragma herumbiegt, und verläuft vor demselben senkrecht zum Notum, so daß es jetzt wieder dicht unter die Rückendecke zu liegen kommt. Hier bildet es eine 3seitige Kammer, die analwärts eine Aussackung trägt. Infolgedessen tritt uns das Rückengefäß auf Transversalschnitten in 2 Abschnitten (*H*) entgegen (Fig. F). 2 Ligamente befestigen die

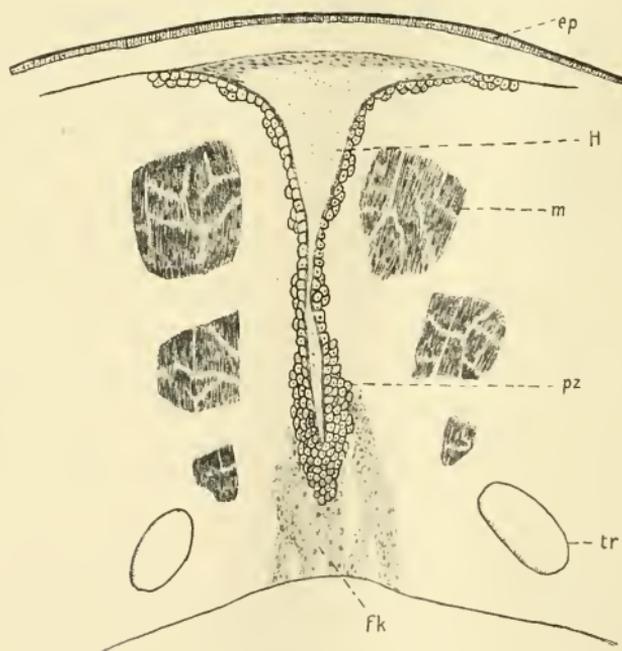


Fig. R.

Querschnitt durch den Hinterrand des Mesothorax vor dem Deutero-phragma her geführt. Der dorsale Teil desselben ist nur gezeichnet. Er zeigt die vor dem Phragma aufwärts steigende englumige Herzröhre und die mesothoracale Herzkammer. 54:1.

Kammer rechts und links an der Epidermis. Flügelmuskel sind nicht vorhanden. Pericardialzellen (*pz*) umlagern wie gewöhnlich das Gefäß, sie begleiten übrigens das Herz bis zum Oberschlundganglion.

Vorn im Metathorax verjüngt sich das Herz wieder zu einer engen Röhre, erfährt im Mesothorax vor dem Deuterophragma dieselbe Aussackung und weist hier die größte thoracale Kammer (*H*) auf. Fig. R zeigt uns an einem Querschnitte diese Kammer mit dem vor dem Phragma senkrecht nach oben verlaufenden Herzrohre. Sein Lumen ist so eng, daß sich bei der Systole die Wandungen berühren und dadurch dem Blute ein Zurückfließen unmöglich machen. Die Pericardialzellen sind an dem ventralen Teile des Kanals besonders zahlreich vertreten.

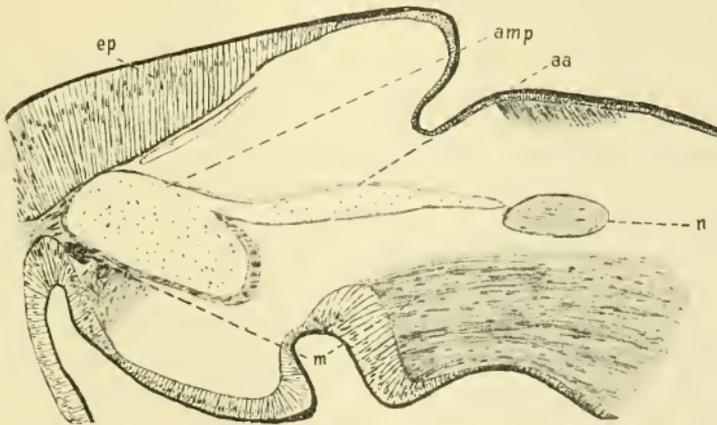


Fig. S.

Die bei einem Kopfquerschnitte getroffene Antennenbasis. 123:1.

Vom Mesothorax geht das Herz schräg abwärts zum Darmkanal, bis es unter dem Oberschlundganglion vollständig auf dem Ösophagus ruht. Im Prothorax hängt es an einem langen Suspensormuskel (*sspm*) (Fig. J). Eine eigentliche Kammerung kann man nicht wahrnehmen, dagegen erweitert sich das Lumen des Gefäßes im Hinterhaupte zu einer dritten pulsierenden Kammer (*H*) (Fig. A). Die Muscularis, die mittlere der drei Herzgewebsschichten, zeigt eine besondere Stärke. Zwei nach hinten gerichtete Öffnungen der Kammer ermöglichen es dem Blute nach hinten abzufließen. Durch diese beiden Öffnungen treten die 2 Commissuren der vorderen Pharyngeal-

ganglien an die Gefäßwand heran und dringen in dieselbe ein. Dicht unter dem Herzen liegt der Nervus recurrens (*nr*) (Fig. A—C).

Vor der Kopfkammer liegt das Dorsalgefäß dem Ösophagus unmittelbar auf; lateral weichen unter dem Oberschlundganglion die Gefäßwände auseinander, und die ventrale Herzwand schwindet. Die Ringmuskulatur des Darmes besorgt nun den Abschluß des Gefäßes zur Ventralseite. Die dorsale Wand bleibt noch bestehen und geht nach und nach in eine dünne Membran über, die schließlich ganz verschwindet und das Blut frei in die Oberlippe eintreten läßt.

Verzweigungen der Kopfgefäßwand, die etwa als Aorten zu den Augen oder langen Antennen verliefen, treten nicht auf. Dagegen existieren jederseits an der Basis der Antennen 2 Ampullen (*amp*), welche selbständig die Fühler mit Blut versorgen (Fig. S). Sie kommunizieren mit dem vor dem Gehirn gelegenen Blutraum durch kleine Öffnungen, die durch Klappen verschließbar zu sein scheinen. Eine englumige Aorta (*aa*), Aorta ascendens, verläuft von der Ampulle in die Antennen. Ihre Einmündung steht mit der Ampulle in offener Verbindung, verschließbare Ventile fehlen. In den Basalgliedern der Fühler liegt die Aorta in der Mitte; in den folgenden Antennengliedern biegt sie etwas nach vorn und legt sich dann eng an die Epidermis an.

Die Wände des propulsatorischen Apparats lassen 3 Schichten erkennen, eine äußere und innere Membran und dazwischen eine Muskelschicht mit länglichen Kernen. Eine faserige, mit spindelförmigen Kernen versehene Membran verbindet die Ampullen mit der Wand des Herzens vor dem Oberschlundganglion. Außerdem geht ein schmales Muskelbündel von der Ringmuskulatur des Darmes zu der Basis der Antennen und inseriert an den Antennalgefäßen. Die rhythmischen Kontraktionen dieser Muskeln sollen nach PAWLOWA, welche uns zuerst mit diesen ampullenartigen Organen bei verschiedenen Orthopteren bekannt gemacht hat, die Erweiterung der Ampullen, die Diastole, bewirken. Ich verweise hier übrigens zur genaueren Information über diese propulsatorische Apparate auf die Darstellung PAWLOWA's und auf die von der Verfasserin beigelegte Skizze.

Durch die Systole der Ampullen wird das Blut stoßweise in die Aorta ascendens getrieben, was man an einem lebenden Objekte deutlich wahrnehmen kann. Bei jedem Stoß passieren die Blutkörperchen einige Antennenglieder, dann folgt eine Ruhepause. Die Spitze der Antennen wird nicht von allen Blutkörperchen erreicht,

sondern durch seitliche Öffnungen der Aorta, die in den einzelnen Antennengliedern auftreten, gelangen die meisten schon vorher in den die Aorta umgebenden Blutraum, um zum Herzen zurückzukehren.

PAWLOWA sieht den Grund für das seitliche Austreten des Blutes darin, daß das distale Ende der Fühler vielfachen Verletzungen ausgesetzt ist und das geronnene Blut die Circulation unter solchen Umständen hemmen würde. Bei verletzter Fühlerspitze kann das Blut durch die unteren Fühlersegmente ungestört weiter circulieren.

Den Antennen ähnlich gebaute Gebilde haben wir in den Cerci vor uns, die bei den Perliden einen besonders starken Bau aufweisen. Es erübrigt sich noch kurz darauf einzugehen, wie diese mit Blut versorgt werden. Die Circulation des Blutes innerhalb der Arterie der Cerci unterscheidet sich in keinem Punkte von der der Antennen. Manche Blutkörperchen treten gleich in den an der Basis gelegenen Ringen durch seitliche Öffnungen der Aorta aus derselben in den Blutraum aus. Wie aber gelangt das Blut in die Aorta?

Bei den Ephemeriden besitzen bekanntlich die Klappen der letzten Herzkammer, welche ein Zurückfließen des Blutes nach erfolgter Systole verhindern sollen, eine entgegengesetzte Anordnung wie die der anderen Kammern. Während diese von hinten nach vorn gerichtet sind, sind die hintersten Klappen umgekehrt orientiert, also von vorn nach hinten. Da nun das Herz der Ephemeriden mit den Aorten der Schwanzborsten direkt in Verbindung steht, so hat die Lage des letzten Klappenpaares den Zweck, den Rücktritt des in die Schwanzgefäße eingetretenen Blutes zu verhindern. Bei den Perliden vermischen wir diese Anordnung. Die Aorta der Cerci steht in keiner Verbindung mit dem Rückengefäß, und so sind wir gezwungen anzunehmen, daß wie bei den Antennen ebenfalls bei den Analanhängen ein propulsatorischer Apparat das Blut in die Aorta hineintreibt. Leider konnte ich mit Bestimmtheit solche Ampullen an Präparaten nicht nachweisen, da es außerordentlich schwer ist, durch das harte Chitinskelet des letzten Abdominalsegments vollkommen befriedigende Schnitte herzustellen. Daß indessen propulsatorische Apparate vorhanden sind, daran glaube ich um so weniger zweifeln zu können, als ich mit dem Mikroskop bei jungen Larven zu wiederholten Malen an der Basis der Cerci Kontraktionen beobachten konnte, die mit denen des Rückengefäßes nicht synchron verliefen.

Erwähnenswert scheint mir noch, daß in den letzten Abdominal-

segmenten vielfach MALPIGHI'sche Gefäße in das Pericardialseptum eintreten und sich dicht an die Herzwandung anlegen. Bei einer *Perlodes*-Art konnte ich sogar feststellen, daß ein MALPIGHI'sches Gefäß mitten in das Herzlumen eingedrungen war.

KOWALEVSKY bemerkte dieses Verhalten der MALPIGHI'schen Gefäße zuerst an dem Herzen von *Pachytilus* und deutete dies als pathologischen Fall, nachträglich konnte er jedoch darlegen, daß dieses eigentümliche Verhalten ganz normal ist.

Diese Darlegungen zeigen uns, daß das Herz von *Perla marginata* von dem üblichen Bautypus eines Insectenherzens nicht unerheblich abweicht. Es unterscheidet sich von diesem durch das Fehlen jeglicher Interventricularklappen und einer vorderen Aorta, an deren Stelle ein noch selbständig pulsierendes Gefäß vorhanden ist. Hieraus erhellt, daß zwischen dem Herzen unserer Species und dem der Crustaceen kein großer Unterschied besteht, indem wir hier wie dort einen langgestreckten Schlauch vor uns haben, der dorsal den ganzen Körper durchzieht.

Schlußbetrachtungen.

Zum Schlusse meiner Abhandlung sei es mir vergönnt, in Kürze auf die systematische Stellung der Familie der Perliden einzugehen, wozu unsere Art gehört. Man pflegte sie früher mit Odonaten und Ephemeriden als Amphibiotica zusammenzufassen, womit wir sie auch heute noch oft zusammengestellt finden. Diese Gruppe ist aber sicherlich eine unglücklich zusammengewürfelte; man ließ sich zu sehr durch den Aufenthaltsort der Familien verleiten, sie in eine Ordnung einzureihen, anstatt ihre Organisation in Frage zu ziehen. Denn die innere Organisation der Perliden weicht in recht vielen Punkten von der der beiden anderen Familien ab. Ihr Endoskelet zeigt manche Ähnlichkeit mit dem der Orthopteren, denen sie nach meiner Ansicht näher zu stehen scheinen als den beiden oben erwähnten Familien. In der hufeisenförmigen Anlage der Geschlechtsorgane nehmen sie eine Sonderstellung ein. Die Bauverhältnisse des Herzens lassen recht primitive Züge erkennen, die den Odonaten und Ephemeriden fehlen. Man wird den Perliden, wenn man ihre gesamte Organisation berücksichtigt, wohl den Rang einer selbständigen Insectenordnung zuerteilen müssen.

In diesem Sinne schreibt HEYMONS (1896, p. 59): „Ein wesentlicher Unterschied zwischen Plecopteren einerseits, Odonaten und Ephemeriden andererseits beruht also in dem Fehlen des 11. Ter-

gites, bei den ersteren bereits in ganz frühen Stadien. Durch diese Eigentümlichkeit nähern sich die Plecopteren unverkennbar den Orthopteren, denen sie auch in vielen anderen Beziehungen, z. B. in der Bildung der Mundteile offenbar sehr nahe stehen.“ „Die Unterschiede, die in den Abweichungen der inneren Organisation, in der verschiedenartigen Entwicklung der Mundteile und des äußeren Körperbaues bei den 4 genannten Ordnungen hervortreten, sind unverkennbare und offenbar zu weitgehende, um es gerechtfertigt erscheinen lassen zu können, die Odonata, Ephemerida und Plecoptera, wie man früher zu tun pflegte, als ‚Amphibiotica‘ zusammenzufassen.“ „Aus diesem Grunde wird man auch nicht umhin können, den Odonaten, Ephemeriden, Orthopteren und Plecopteren den Rang von selbständigen Insektenordnungen zuzusprechen.“

HANDLIRSCH (1904), der bei seinem Insectenstammbaume sich hauptsächlich auf paläontologische Funde stützt, schreibt (p. 741): „Was die drei von mir unterschiedenen Reihen Perloidea, Libelluloidea und Ephemeroidea anbelangt, so muß ich hervorheben, daß die 3 letzteren durch je eine Schaltgruppe mit den Paläodictyopteren verbunden sind, unter einander aber in keiner Verbindung stehen. Man kann sie unmöglich von einander ableiten, sondern nur von gemeinsamen Stammformen und diese Stammformen sind die Paläodictyopteren.“ „Ich halte demnach die Gruppe Amphibiotica nicht für berechtigt.“ „Es bleibt mir nichts anderes übrig, als die Perliden als selbständigen mit Emibiiden, Odonaten, Ephemeriden u. s. w. gleichartigen Hauptstamm zu betrachten.“

Weiter klären wird diese Frage vor allem das Studium der Embryologie, das ich in einer demnächstigen Arbeit wieder aufzunehmen gedenke.

Literaturverzeichnis.

1826. v. BAER, K. E., Über das äußere und innere Skelett, ein Sendschreiben an Prof. HEUSINGER, in: Arch. Anat. Physiol.
1828. MÜLLER, J., Über ein eigentümliches, dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten, in: Verh. Leop. Carol. Akad. Naturf.
1828. STRAUS-DÜRKHEIM, J. H., Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris*, Paris.

1832. BURMEISTER, H., Handbuch der Entomologie, Berlin.
1835. BRANDT, F., Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg* (6).
1841. DUFOUR, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères, in: *Mém. Savants étrang. Acad. Sc. Paris*, Vol. 7.
1842. PICTET, F. J., Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Neuroptères. Première Monographie: Famille des Perlides, Genève.
1858. BLANCHARD, E., Du grand sympathique chez les animaux articulés, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 47.
1873. GERSTÄCKER, Zur Morphologie der Orthoptera amphibiotica, in: *Festschr. Ges. naturf. Freunde Berlin*.
1873. GRABER, V., Über den propulsatorischen Apparat der Insekten, in: *Arch. mikrosk. Anat.*
1877. —, Die Insekten, in: *Naturkräfte*, Vol. 21.
1878. BRANDT, E., Über das Ei und seine Bildungsstätte, Leipzig.
1878. BELA DEZSO, Über den Zusammenhang des Kreislaufs und der respiratorischen Organe bei Arthropoden, in: *Zool. Anz.*, Jg. 1.
1879. BRANDT, E., Vergleichend-anatomische Skizze des Nervensystems der Insekten, in: *Horae Soc. entomol. Ross.*
1881. IMHOF, O. E., Beiträge zur Anatomie der Perla maxima SCOPOLI, Diss., Aarau.
1881. CHOLODKOWSKY, N., Zur Frage über den Bau und über die Innervation der Speicheldrüsen der Blattiden, in: *Horae Soc. entomol. Ross.*
1883. KLEUKER, F., Über endoskelettale Bildungen bei Insekten, Diss. Göttingen.
1883. KOESTLER, M., Über das Eingeweidenervensystem von *Periplaneta orientalis*, in: *Z. wiss. Zool.*
1887. HOFER, BR., Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von *Blatta*, in: *Abh. Leop. Carol. Akad. Naturf.*
1893. KOLBE, H. J., Insektenkunde, Berlin.
1894. KOWALEVSKY, A., Sur le cœur de quelques Orthoptères, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 119.
1895. PAWLOWA, M. J., Beiträge zur Kenntnis des Circulationsapparates und des sympathischen Nervensystems der Insekten, besonders der Geradflügler, in: *Arbeiten aus d. Laborat. d. zool. Kabinets d. Universität Warschau (Russisch)*. Auszug von N. v. ADELUNG, in: *Zool. Ctrbl.*, Jg. 3.
1895. —, Über ampullenartige Blutcirculationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren, in: *Zool. Anz.*, Jg. 18.

1895. HEYMONS, R., Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren, Jena.
1896. —, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. in: Abh. Akad. Wiss. Berlin.
1897. BORDAS, L., Système nerveux sympathique des Orthoptères, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 125.
1898. PISSAREW, J., Das Herz der Biene, in: Zool. Anz., Vol. 21.
1899. JANET, CH., Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la fourmi (*Myrmica rubra* L.), in: Mem. Soc. zool. France, Vol. 12.
1902. COMSTOCK, J. H. and CH. KOCHI, The skeleton of the head of Insects, in: Amer. Natural., Vol. 36.
1902. VERHOEFF, K. W., Über den Thorax der Insekten, in: Abh. Leop. Carol. Akad. Naturf.
1903. PACKARD, Textbook of Entomology, New York.
1904. HANDLIRSCH, A., Zur Systematik der Hexapoden, in: Zool. Anz., Vol. 27.
1904. VERHOEFF, K. W., Vergleichende Morphologie und Systematik der Embiiden, in: Abh. Leop. Carol. Akad. Naturf.
1904. HENNEGUY, L. F., Les Insectes, Morphologie — Reproduction — Embryogenie, Paris.
1905. POPOVICI-BAZNOȘANU, A., Beiträge zur Kenntnis des Circulations-systems der Insekten, in: Jena. Ztschr. Naturw.
1906. VERHOEFF, K. W., Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, in: Abh. Leop. Carol. Akad. Naturf.
1906. JANET, CH., Sur un organ non décrit du thorax des Fourmis ailées, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 143.
1907. HERTWIG, R., Lehrbuch der Zoologie, Jena.
1908. TÜMPEL, R., Die Geradflügler Mitteleuropas, Gotha.
1909. BRAUER, A., Die Süßwasserfauna Deutschlands, Hft. 8, Jena.
1910. DRENKELFORT, H., Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphylurus lacustris*, in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat.
1910. NEERACHER, F., Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel, Diss. Genève.
1910. EUSCHER, H., Das Chitinskelett von *Dytiscus marginalis*, Diss. Marburg.
1911. ZAWARZIN, AL., Histologische Studien über Insekten, I. Das Herz der Aeschnalarven, in: Z. wiss. Zool.
1912. OBERLE, E., Das Blutgefäßsystem von *Dytiscus marginalis*, Diss. Marburg.
1912. SCHÖNEMUND, E., Zur Biologie und Morphologie einiger Perla-Arten, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Anat.
1912. THIENEMANN, A., Der Bergbach des Sauerlandes, in: Intern. Revue ges. Hydrobiol.

Erklärung zu den Abbildungen im Text.

- a* Commissur, welche das Ganglion frontale mit dem Gehirn verbindet
aa Aorta ascendens
am Aufhängemuskel des Darmes
amp Ampulle
ansk Analskelet
apopha Apophysenarm
athspd Ausführungsgänge der thoracalen Speicheldrüsen
au Augen
b Commissuren des vorderen Pharyngealganglienpaares mit dem Gehirn
β dorsal gerichtete Arme des Tentoriums
bl Blindsäcke
bm Bauchmark
c Commissuren der hinteren Pharyngealganglien mit dem Gehirn
C Coxa
chr Chitinröhre, vom Vorderrand der Pleuren kommend
D Darm
endsk endoskeletales Gebilde
ep Epidermis
fbg faseriges Bindegewebe
fk Fettkörper
fl Flügelscheiden
gfr Ganglion frontale
goc Ganglion occipitale
gph.ant vorderes Pharyngealganglienpaar
gph.post hinteres Pharyngealganglienpaar
gv Ganglion ventriculare
H Herz
hg Hüftgrube
hlthspn hintere thoracale Speicheldrüsenerven
m Muskel.
mapd Metapodeme
mapoph Metapophyse
mpg MALPIGHI'sche Gefäße
mph Metaphragma = Tritophragma
n Nerv
nr Nervus recurrens
O Ostium
Og Oberschlundganglion
pap Proapodeme
pspm paariger Speicheldrüsenerv
pz Pericardialzellen
sspm Suspensormuskel
stchz sternaler Chitinzapfen
tal terminale Arme des Tentoriums
tp Tentoriumplatte
tr Trachee
ug Unterschlundganglion.
vaspd vereinigter Ausführungsgang der thoracalen Speicheldrüsen
vlthspn vordere thoracale Speicheldrüsenerven

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Furchung des Eies der Rüsselegel.

Von

W. Schleip.

Mit Tafel 26–30.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	314
II. Beschreibender Teil	317
1. Der polare Bau des ungefurchten Eies	317
2. Erste und zweite Furchungsteilung	319
3. Dritter Furchungsschritt (Bildung des ersten Micromeren- quartetts)	327
4. Die weiteren Furchungsteilungen bis zur Vollendung des zweiten Micromerenquartetts	329
5. Die Teilungen bis zur Vollendung des dritten Micromeren- quartetts	334
6. Bis zur Vollendung der Teilungen, welche der Abschnürung des vierten Micromers in den Quadranten A, B und C entsprechen	337
7. Die Entstehung der 4 Paare von Telectoblasten	340
8. Abnorm sich entwickelnde Eier	343
9. Das spätere Schicksal der Blastomeren	344
III. Allgemeiner Teil	345
1. Vergleich zwischen der Furchung von <i>Clepsine</i> und der anderer Anneliden	345
a) Zellfolgen und Teilungsgeschwindigkeiten bei der Ent- wicklung des <i>Clepsine</i> -Eies	345
b) Vergleich mit der Furchung der Polychäten	349
c) Vergleich mit der Furchung der Kieferegel	352
2. Über das Determinationsproblem bei <i>Clepsine</i>	354

I. Einleitung.

Die bisherigen Untersuchungen an Oligochäten und Hirudineen lassen erkennen, daß deren Entwicklung zwar im allgemeinen dem Spiraltypus der Furchung folgt, in vielen und wesentlichen Merkmalen aber davon abzuweichen scheint; nach den vorliegenden Angaben sind diese Abweichungen nicht überall gleichstark, bei den Kieferegeln z. B. erheblicher als bei den Rüsselegeln. Diese Besonderheit der beiden genannten Gruppen ist deswegen auffällig, weil die Polychäten und viele Mollusken an dem scharf charakterisierten Spiraltypus bis in alle wesentlichen Einzelheiten festhalten und weil die Oligochäten und Hirudineen aus vergleichend-anatomischen Gründen als nahe verwandt mit den Polychäten anzusehen sind.

Die erste Aufgabe, die sich daraus ergibt, ist die Feststellung, ob diese Abweichungen in der Entwicklung der Oligochäten und Hirudineen tatsächlich vorhanden sind oder nur infolge einer noch unzureichenden Einsicht in die wirklichen Verhältnisse angenommen werden. Die Unsicherheit, welche hierüber besteht, läßt sich schon daraus erkennen, daß KORSCHOLT u. HEIDER (1909) in ihrer vergleichenden Darstellung der Furchung auf eine Behandlung der Oligochäten und Hirudineen ganz verzichtet haben. Wenn diese erste Aufgabe gelöst ist und wenn es sich, wie man vermuten kann, zeigt, daß tatsächlich wesentliche Unterschiede in der Furchungsweise zwischen Polychäten einerseits und Oligochäten und Hirudineen andererseits vorhanden sind, dann stehen wir vor einer Reihe von Fragen, welche eine allgemeinere Bedeutung besitzen. An welchen Punkten hat der starre Polychätentypus der Furchung eine Abänderung erfahren, welche Zellfolgen sind davon unberührt geblieben, in welchen anderen änderte sich die Teilungsweise oder die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung oder beides? Lassen sich die Abänderungen der Furchungsweise in Zusammenhang bringen mit Unterschieden, welche die Oligochäten und Hirudineen auf späteren Entwicklungsstadien den Polychäten gegenüber zeigen? Kann man in den Eiern der beiden genannten Gruppen schon vor dem Punkte der Entwicklung, wo diese anders wird als bei den Polychäteneiern, also vielleicht schon im ungefurchten Zustande, morphologische Unterschiede jenen gegenüber feststellen? Und wenn solche vorhanden sein sollten, so bleibt die Frage, ob sie in kausalem Zusammenhange mit den Abänderungen in der Furchungsweise stehen, eine Frage, die eine experimentelle Behandlung erfordert.

Die vorliegende Arbeit soll einen kleinen Beitrag zur Lösung dieser vielen Probleme bringen; sie beschränkt sich aber auf die Untersuchung nur einiger der oben aufgeworfenen Fragen und nur der Entwicklung der Rüsselegel (in einer vorläufigen Mitteilung habe ich [1913] über einige Ergebnisse schon berichtet). Gerade die Behandlung der Furchung bei dieser Gruppe erschien mir von vornherein besonders aussichtsreich; denn durch die bewundernswerten Arbeiten von WHITMAN (1878 und 1887) kennen wir ihre Grundzüge schon und dürfen voraussetzen, daß sie sich verhältnismäßig eng an den Polychätentypus anschließt. Im genaueren sind aber die Zellfolgen des sich entwickelnden *Clepsine*-Eies noch nicht festgestellt, und auch die feineren Vorgänge am Plasma während der Furchung fordern zu einer Nachuntersuchung heraus. Ein anderer Grund, gerade *Clepsine* als Objekt zu wählen, war die Überzeugung, daß die Eier dieser Gattung sich zu einer experimentellen Untersuchung besonders gut eignen; ich hoffe über meine nach dieser Richtung hin angestellten Beobachtungen bald berichten zu können.

Zwei Arten standen mir zur Verfügung: Eierpakete von *Clepsine sexoculata* (= *Glossiphonia complanata*) konnten im April und Mai der Jahre 1912 und 1913 in reichlicher Menge gesammelt werden; *Clepsine bioculata* (= *Helobdella stagnalis*) fand ich den ganzen Sommer hindurch bis in den Herbst hinein in Fortpflanzung. Hauptsächlich untersuchte ich die Eier der ersteren Art und berichte daher über meine Ergebnisse an der anderen nur nebenbei.

Die Eier von *Clepsine sexoculata* wurden durch Zerreißen des dünnen Häutchens, welches sie zu einem Paket vereinigt, isoliert und dann entweder in lebendem Zustande untersucht oder fixiert und zu gefärbten Totalpräparaten oder zu Schnittserien verarbeitet. Die Beobachtung des lebenden Eies sowie die Untersuchung des gefärbten Totalpräparats reichen, so notwendig sie zur ersten Orientierung sind, nicht zu einer vollkommenen Analyse der Furchung aus, sondern man muß sich zu diesem Zweck hauptsächlich an Schnitte halten. Die Fixierung mit FLEMMING'S Gemisch erwies sich als weniger günstig; ich verwandte fast ausschließlich GILSON-PETRUNKEWITSCH'S Sublimatlösung. Die Einbettung zum Zwecke des Schneidens geschah in Paraffin allein oder erst in Celloidin und danach in Paraffin; sie mußte möglichst bald vorgenommen werden, weil die Eier sich bei zu langem Verweilen im Alkohol schlecht schneiden. Die Schnittstärke betrug in Anbetracht der großen Kerne

und Zellen meist 15μ . Die Orientierung für Schnitte, die quer zur Eiachse gelegt werden sollten, war leicht, da die Mehrzahl der Eier im flüssigen Paraffin sich von selbst mit dem animalen Pol nach oben einstellt; auf Orientierung in anderer Richtung konnte ich verzichten, da unter den vielen geschnittenen Eiern genügend zahlreiche waren, die günstig getroffen waren. Zur Färbung verwandte ich nach vielen Versuchen fast ausschließlich Hämatoxylin-Orange. Von jedem Entwicklungsstadium wurden mindestens 5—10 Serien, die je aus 20—30 Schnitten bestanden, genau mit dem Zeichenapparat durchgezeichnet, worauf die einzelnen Zeichnungen einer Serie durch Übereinanderpausen zu einem körperlichen Bild des betreffenden Eies vereinigt wurden, in welches man die Kerne nach Lage und Teilungsstadium eintragen konnte. Bei sorgfältiger Ausführung dieser Arbeit kann man sicher sein, daß diese Rekonstruktionen keine nennenswerten Verzerrungen enthalten. Natürlich wurde auch jedes Entwicklungsstadium, soweit das möglich war, nach dem lebenden Ei oder einem gefärbten Totalpräparat gezeichnet; die so erhaltenen Bilder stimmen mit den Rekonstruktionen gut überein. Spiegelbildlich falsche Bilder lassen sich bei den Rekonstruktionen deswegen leicht vermeiden, weil die Furchung frühzeitig einen ganz asymmetrischen Verlauf nimmt; man kann schon den einzelnen Schnitten ansehen, was rechts und was links von der späteren Medianebene liegt. Die in Fig. 40—60 gegebenen Totalbilder sind alle solche Rekonstruktionen nach Schnitten und nicht etwa Schemata, daher wird auch verständlich sein, daß sie nach Größe und allgemeiner Grundform etwas variieren, wie das eben bei den Eiern auch der Fall ist. Nur einige Totalbilder sind teilweise schematisiert; auf den in Fig. 57 u. 58 abgebildeten späteren Stadien kann man die genaue Zahl und Lage der Zellen der Micromerenscheibe nur schwer oder gar nicht feststellen, und dasselbe gilt für die von den 8 Telectoblasten erzeugten Zellen. Diese sind daher in Fig. 57 u. 58 schematisch eingezeichnet. Auch auf früheren Stadien (Fig. 56) ist es nicht möglich, die Micromerenscheibe genau zu rekonstruieren, wenn sie im Profil gesehen ist. Es wäre aber auch ausgeschlossen gewesen, genaue Zeichnungen hiervon nach ganzen Eiern anzufertigen.

II. Beschreibender Teil.

1. Der polare Bau des ungefurchten Eies.

Der bei einer sehr großen Anzahl von Tieren nachgewiesene polare Eibau, die Differenzierung eines animalen und eines vegetativen Eipoles und damit einer Eiachse, ist auch schon in dem frisch abgelegten Ei von *Clepsine* vorhanden, und wenn er auch anfangs verhältnismäßig wenig auffällig ist, so tritt er später so deutlich in Erscheinung wie bei nur wenig anderen Arten. Diese polare Struktur des Eies von *Clepsine* ist vermutlich wie bei anderen Tieren schon innerhalb des Ovars entstanden, ich habe aber den Vorgang der Eibildung nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen. WHITMAN'S (1878) Angaben hierüber sind erklärlicherweise nicht ausreichend, und GATHY (1900), der auf das Zellplasma des Ovarialeies nur kurz eingeht, bemerkt nichts über eine polare Differenzierung desselben. Man erkennt den animalen Pol an der Lage der Richtungsspindel, außerdem aber ist, wie schon WITHMAN bemerkte, die animale Hälfte des Eies leichter als die vegetative, so daß sich das einzelne im Wasser liegende *Clepsine*-Ei mit dem animalen Pol nach oben dreht; das erkennt man natürlich erst dann, wenn die Richtungskörper sich gebildet haben. Aus der Verteilung von Dotter und Plasma läßt sich zu dieser Zeit irgendeine Andeutung des polaren Eibaues nicht entnehmen; denn die plasmatische Grundsubstanz des Eies enthält ganz gleichmäßig verteilt die Dotterelemente und bildet an der Oberfläche eine zusammenhängende, gleichmäßig dünne Schicht. Es ist selbstverständlich, daß die erwähnte verschiedene Schwere der animalen und vegetativen Eihälfte auf einer ungleichen Verteilung verschieden schwerer Substanzen beruht, aber diese waren mit den angewandten Färbungsmethoden nicht unterscheidbar.

Die äußeren Vorgänge bei der Richtungskörperbildung hat WHITMAN (1878) schon eingehend geschildert; die feineren Erscheinungen dabei sowie bei der Vereinigung von Ei- und Samenkern gleichen, soweit ich sie verfolgt habe, dem, was VEJDOVSKY u. MRÁZEK (1903) bei *Rhynchelmis* und GATHY (1900) bei *Clepsine complanata* selbst gefunden haben.

Nach der Abschnürung der beiden Richtungskörperchen und während die erste Furchungsspindel sich anzulegen beginnt, bildet sich im Ei von *Clepsine* eine eigenartige Struktur aus, die seinen

polaren Bau so auffallend deutlich werden läßt; das ist das animale und das vegetative Polplasma (Fig. 1 u. 2). Schon GRUBE (1844) und ROBIN (1875) haben diese Bildungen beobachtet, und WHITMAN (1878) gab dann eine eingehende Beschreibung von ihnen: 15 Minuten nach Beendigung der Richtungsteilungen entsteht in der Eioberfläche um den animalen Pol herum eine Ringfurche, in welcher sich eine durchscheinende, flüssige Substanz ansammelt; dadurch entsteht der „animale Polring“. Nach einigen Minuten sendet dieser gegen den Äquator des Eies kurze, pseudopodienartige Fortsätze aus. Etwas später wiederholen sich die gleichen Vorgänge am vegetativen Pol, doch entsteht hier kein Ring, sondern eine Polscheibe. Vor der ersten Furchungsteilung sinken dann beide Bildungen tief in das Eioplasma ein unter Änderung ihrer Form. Später beobachtete auch VEJDOVSKY (1888) die gleichen Vorgänge bei *Clepsine*, außerdem aber auch bei *Rhynchelmis*, einem Oligochäten; er gab etwa folgende, auf die letztere Art sich beziehende Beschreibung. Vor der Richtungskörperbildung ist auf der ganzen Eioberfläche eine geschlossene Plasmaschicht vorhanden; an der Stelle aber, wo die Richtungsspindel an die Oberfläche gelangt, weicht die periphere Plasmaschicht aneinander, so daß der Dotter unmittelbar nach außen grenzt. Vom Zeitpunkt der Beendigung der Richtungsteilungen bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel (— die Abbildungen auf tab. 4 u. 5 der genannten Arbeit scheinen zu zeigen, daß im einzelnen zeitliche Schwankungen dieses Vorganges bestehen —) konzentriert sich das periphere Plasma von dem Äquator gegen die beiden Eipole hin; gleichzeitig plattet sich das Ei an beiden Polen sehr stark ab (bei *Clepsine* nicht). Auf der vegetativen Seite des Eies bildet dieses Plasma dann ein ununterbrochenes Feld, dessen Rand eine Verdickung zeigt, indem sich hier das Protoplasma in größerer Menge ansammelt als im Zentrum. Am animalen Pol nimmt das Plasmafeld Ringform an, wobei die Öffnung des Ringes der Stelle entspricht, wo die Richtungskörper lagen. Während der Ausbildung der ersten Furchungsspindel schreitet die Ansammlung des Plasmas an den Polen fort. VEJDOVSKY beobachtete auch manche Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten der Polplasmen; so kann die Ansammlung an einem Pol mächtiger sein als an dem anderen oder gar nur auf den einen beschränkt sein. Er fand auch Eier von *Rhynchelmis*, bei welchen die polaren Plasmaansammlungen nicht zur Ausbildung kamen, und solche Eier entwickelten sich auch nicht.

Die Beschreibungen von WHITMAN und VEJDOVSKY stimmen im großen und ganzen überein; nur weist der letztere darauf hin, daß die von WHITMAN beschriebenen pseudopodienartigen Fortsätze der polaren Plasmaansammlungen ein Ausdruck dafür sind, daß Plasma polwärts strömt. Ich selbst kann diesen Beschreibungen nicht viel hinzufügen. Bei *Clepsine sexoculata* erscheint das Polplasma als eine mit Hämatoxylin stark färbbare Substanz, welche an der Oberfläche des Eies dichter strukturiert ist als in den tieferen Schichten; daher färbt sie sich außen auch dunkler als innen (Fig. 1 u. 2). An der dem Dotter zugewandten Seite gehen die Polplasmen zwar rasch, aber ohne scharfe Grenze in das überall zwischen den Dotterschollen vorhandene Plasma über; in den tieferen Schichten beider Polplasmen finden sich auch Dotterschollen von der gleichen Beschaffenheit wie im übrigen Ei, nur liegen sie weiter auseinander. Beide Polplasmen, sowohl der animale Ring wie das vegetative Feld, werden während der Ausbildung der ersten Furchungsspindel unter Abnahme ihres Umfanges dicker. Dann tritt auch im animalen Polring regelmäßig eine weitere Differenzierung auf: in seiner tieferen Schicht, gegen seinen äußeren Rand hin, findet sich nun ein schmaler, im Querschnitt unregelmäßig geformter Ring einer Substanz, die etwas dichter strukturiert ist als ihre Umgebung, stellenweise ist dieser Ring unterbrochen. Auf den Querschnitten (Fig. 1 u. 2) ist er daher ein- oder zweimal getroffen.

Weniger regelmäßig und, wenn vorhanden, auch weniger deutlich tritt eine derartige Bildung im vegetativen Polplasma auf. Bei *Clepsine bioculata* verhalten sich die Polplasmen im wesentlichen gleich, nur konnte ich hier weder im animalen noch im vegetativen Polplasma jene ringförmige Verdichtung finden; dafür erscheinen aber später in ihnen ähnlich strukturierte, unregelmäßig geformte Klumpen. Bei beiden Arten verschwinden diese Bildungen innerhalb der Polplasmen rasch wieder.

Was nun die Entstehung der beiden Polplasmen anlangt, so glaube ich auch, daß sie ihre Bildung dem Zuströmen von Plasma nach den Polen zu verdanken; nur dürfte die oberflächliche Plasma-schicht des Eies nicht allein dabei beteiligt sein, sondern auch das überall zwischen den Dotterelementen vorhandene Bildungsplasma. Denn das erstere ist schon vor der Entstehung jener polaren Bildungen eine so dünne Schicht, daß es zu ihrem Aufbau nicht ausreichen kann. Die eigenartigen peristaltischen Bewegungserscheinungen, die am Ei von *Clepsine* von WHITMAN und VEJDOVSKY

beobachtet wurden und die ich selbst auch verfolgen konnte, mögen vielleicht etwas mit dieser Substanzverlagerung zu tun haben.

Nach Entstehung der Polplasmen ist der polare Bau des Eies von *Clepsine* ungemein deutlich; wenn die Eier frei im Wasser liegen, ist die von dem animalen Polring umgebene Stelle, d. h. der animale Pol, stets nach oben gekehrt, es ist also auch noch nach der Ausbildung der Polplasmen die animale Eihälfte leichter als die vegetative. Die Verbindungslinie des Zentrums des animalen Polringes mit der Mitte des vegetativen Polfeldes stellt natürlich die Eiachse dar. Wie schon VEJDOVSKY beschrieb, ist die von dem animalen Polring umgebene Stelle der Ort der Richtungskörperbildung; später werden die Richtungskörper aber stets verlagert. Denn man findet sie bei *Clepsine sexoculata* an einer Stelle über dem Polring, in einer kleinen Einsenkung (Fig. 1) oder sogar ein Stück von ihm gegen den Äquator hin entfernt (Fig. 4). Bei *Clepsine bioculata* liegen sie immer weit von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte und ganz unregelmäßig bald in der Gegend des Äquators, bald anderswo. Die Plasmaströmungen, welche zur Bildung der Polplasmen führen, sind wohl auch die Ursachen der Verlagerung der Richtungskörper. Übrigens muß bemerkt werden, daß die Wanderspur des weiblichen Vorkerns nicht immer genau von dem Zentrum des animalen Polringes herkommt; ich sah sie einmal von einer etwas exzentrisch gelegenen Stelle herziehen (Fig. 1), ein Vorkommnis, das ich nicht weiter erklären kann.

Das weitere Schicksal der Polplasmen soll im Zusammenhange mit den Furchungsteilungen behandelt werden. Zuvor mögen noch kurz die Beobachtungen erwähnt werden, nach welchen auch bei anderen Objekten ähnliche Bildungen vorhanden sind. Es wurde schon oben bemerkt, daß VEJDOVSKY (1888) bei einem Oligochäten, *Rhynchelmis*, ganz die gleichen Polplasmen wie bei *Clepsine* fand. Der gleiche Autor (1881) sah ferner sehr ähnliche Strukturen bei *Sternaspis*, wo sie aber schon während der Eibildung entstehen. Etwas den Polplasmen von *Clepsine* Vergleichbares scheint nach WILSON (1892) auch bei *Nereis limbata* vorzukommen; hier findet sich nach Beendigung der Richtungsteilungen am animalen Pol ein heller Bezirk, der bei der ersten Teilung in die Zelle CD, bei der zweiten in D übergeht. In diesem Bezirk liegt eine granulirte Substanz, welche sich von dem umgebenden Plasma deutlich abhebt und vielleicht mit der oben beschriebenen Verdichtung im Polplasma von *Clepsine* verglichen werden kann. Auch die Erscheinungen am Ei

von *Dentalium* (WILSON, 1904) zeigen gewisse Ähnlichkeiten mit jenen bei *Clepsine*. Bei *Chaetopterus pergamentaceus* beobachtete LILLIE (1906), daß die oberflächliche Plasmaschicht des Eies sich vor der ersten Furchungsteilung im Äquator zerteilt und nach den Polen konzentriert; hier trägt also ebenso, wie es VEJDOVSKY für *Clepsine* annimmt, nur die oberflächliche Plasmaschicht zur Ausbildung der polaren Plasmaansammlungen bei. In anderen Fällen kommt bei Polychäten nur eine einseitige Konzentrierung des Protoplasmas vor, so daß die animale Eiregion plasmareicher ist als die vegetative ob dieser Vorgang, den CHILD (1900) von *Arenicola cristata* und besonders von *A. marina* beschreibt, der Polplasmabildung von *Clepsine* analog ist, mag dahingestellt bleiben.

2. Erste und zweite Furchungsteilung.

Das Wesentlichste der beiden ersten Furchungsteilungen hat schon WHITMAN beschrieben. Beide verlaufen meridional, die erste führt zur Entstehung eines größeren Blastomers, welches allein das Polplasma zugeteilt erhält, und eines kleineren. Beim zweiten Teilungsschritt zerfällt zuerst das größere Blastomer in zwei ungleichgroße Zellen, dann das kleinere in zwei gleichgroße, so daß 3 kleinere Blastomeren von gleichem Umfang und ein größeres zustande kommen. Nur in dieses gelangen die Polplasmen. Die erste Teilung ist $3\frac{1}{2}$ Stunden nach der Eiablage beendet, die zweite $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden später. Diesen Angaben habe ich noch folgende Beobachtungen hinzuzufügen.

Erste Furchungsteilung. Die erste Furchungsspindel steht gleich bei ihrer ersten Anlage senkrecht zur Eiachse, d. h. der Verbindungslinie der Zentren der beiden Polplasmen. Im übrigen scheint aber ihre Lage nicht determiniert zu sein, da das Ei ganz radiär gebaut ist und ein Einfluß der Stelle des Spermaeintrittes auf die Lage der ersten Teilungsebene nicht zu erkennen ist. Die Spindel liegt etwa gleichweit von beiden Eipolen entfernt. Sie erreicht allmählich einen bedeutenden Umfang, und man kann an ihr alle die Einzelheiten schön studieren, welche VEJDOVSKY u. MRÁZEK (1903) von *Rhynchelmis* ausführlich beschrieben haben. Auf drei verschiedene Erscheinungen, welche sich während dieser Teilung abspielen, soll im Folgenden genauer eingegangen werden, nämlich auf das Verhalten der beiden Polplasmen, auf die Lage der Teilungsspindel sowie das Größenverhältnis ihrer Centrosome und auf die Richtung der Teilungsebene.

Während der Ausbildung der ersten Furchungsspindel werden beide Polplasma unter Verringerung ihrer Flächenausdehnung beträchtlich dicker und reichen infolgedessen weiter in das Eiinnere hinein. Das führt allmählich dazu, daß aus dem animalen Polring ein Zylinder wird, dessen Lumen aus der früheren Ringöffnung hervorgegangen ist und von Dotter erfüllt wird (Fig. 6 u. 7). Am Ende der ersten Teilung ist aus dem animalen Polplasma schließlich ein ziemlich unregelmäßig geformter Klumpen hervorgegangen, den oft noch ein ganz dünner Dotterstrang durchzieht. Man sieht in dem Klumpen zuweilen noch Schollen einer dichteren Substanz, die Reste jener früher beschriebenen ringförmigen Verdichtung im animalen Polplasma; später sind diese Schollen nicht mehr zu sehen. Ganz entsprechende Umwandlungen erfährt das vegetative Polplasma; es wird dicker, geht aus der Form einer Scheibe in die eines unregelmäßig geformten Zapfens über, der sich weit ins Eiinnere hineinsenkt (Fig. 6), und hängt schließlich nur noch vermittels eines dünnen Stranges mit der Oberfläche zusammen (Fig. 7). Die Polplasma von *Clepsine bioculata* verhalten sich ebenso.

Die erste Furchungsspindel hat sich während dieser Zeit weiter ausgebildet. Anfangs ist sie gleichpolig (Fig. 3), allmählich wird aber das Centrosom am einem Pol umfangreicher als an dem anderen (Fig. 6 u. 7); das größere Centrosom läßt auch stets ein stärker herangewachsenes Tochtercentroplasma erkennen (die hellere, dunkel umsäumte Stelle in den Centrosomen), und an das größere Centrosom treten auch längere Plasmastrahlen heran. Den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreichen die Astrophären am Ende der Anaphase (Fig. 7), wenn die erste Teilungsfurche einzuschneiden beginnt. Anfangs liegt die Spindel derart, daß die Eiachse etwa durch ihren Äquator geht (Fig. 3); dann aber verschiebt sie sich in der Richtung ihrer Längsachse, so daß am Ende der Anaphase der eine Pol, und zwar der kleinere, näher der Eioberfläche liegt, während der größere sich mitten zwischen den beiden Polplasma befindet, also eigentlich in der ursprünglichen Eiachse (Fig. 7). Dieser letztere Spindelpol ist zu dieser Zeit auch dadurch ausgezeichnet, daß sein Centrosom ellipsoidisch ist; seine Längsachse liegt in der Verbindungslinie der beiden Polplasma.

Unterdessen geht auch die Teilung des Eiplasma ganz in der Weise vor sich, wie es von WHITMAN beschrieben wurde. Das Ei verlängert sich in der Richtung der Furchungsspindel, und dann schneidet, meist zuerst am animalen Pol, die Furche ein. Es ent-

steht dadurch schließlich das größere Blastomer CD und das kleinere AB (Fig. 37); das Größenverhältnis beider variiert recht beträchtlich. Wie schon WHITMAN zeigte, gelangen die beiden Polplasmen nur in die Zelle CD. Das wird dadurch ermöglicht, daß die erste Teilung nicht genau meridional verläuft, sondern parallel zu einer Meridionalebene neben den Polplasmen hindurchgeht. Dadurch wird die erste Furchungsteilung erstens inäqual, was die Größe beider Tochterzellen anlangt, und zweitens differentiell, was ihre stoffliche Zusammensetzung betrifft. Übrigens bekommt etwa in einem Drittel der Fälle auch die Zelle AB ein kleines Stück von dem Polplasma mit, entweder nur vom animalen oder nur vom vegetativen oder von beiden. Es ist dann verständlich, daß der animale Polring oder Polzylinder in der Zelle CD unter Umständen zu einem Halb- oder Dreiviertelsring wird. In Fig. 5, welche eine Aufsicht auf den vegetativen Pol eines 2-Zellenstadiums darstellt, ist ein solcher Fall abgebildet, in welchem die erste Furchungsebene dem Blastomer AB ein kleines Stück Polplasma zuteilt. Wenn dies eingetreten ist, verschwindet das Stückchen Polplasma in dem kleineren Blastomer rasch, während die umfangreichere Masse in dem größeren Blastomer erhalten bleibt. Nach Beendigung der Teilung kommen die Kerne in das Innere der Centropasmakugeln zu liegen, dicht an die Teilungsebene (Fig. 11), und als Rest der Spindel findet man wie bei *Rhynchelmis* nach VEJDovsky (1888) einen Zwischenkörper (Fig. 8, 11 u. 12).

Zweite Furchungsteilung. Am Beginn des zweiten Teilungsschrittes sind die Spindeln zunächst noch gleichweit von beiden Eipolen entfernt; sie sind der ersten Teilungsebene dicht angelagert (Fig. 8 u. 12) und verlaufen ganz oder nahezu parallel und senkrecht zur Eiachse. Es eilt das größere Blastomer, CD, voraus; denn wenn der Kern in AB noch in Prophase verharret, haben sich in CD die Chromosomen schon ausgebildet und in der Äquatorialebene angeordnet. Im Stadium der Metaphase verharren beide Spindeln offenbar längere Zeit, denn in dieser Phase holt die Spindel in AB jene in CD ein (Fig. 8); daß aber trotzdem in dem letzteren Blastomer die Mitose weiter fortgeschritten ist, erkennt man daran, daß die Centrosomen in dieser Zelle schon größer geworden sind. Es geht dann die Spindel von CD früher zur Anaphase über als die von AB, was Fig. 12, welche sich auf *Clepsine bioculata* bezieht, sehr schön zeigt; man findet hier die Tochterchromosomen von CD schon als Caryomeren an den Polen, während in AB

erst die Chromosomen auseinanderzuweichen beginnen. Außerdem zeigt diese Abbildung, daß derjenige Spindelpol in CD, welcher in das große Blastomer D zu liegen kommt, von einem größeren Centrosom gebildet wird als der andere; denn daß es sich so verhält, wird dadurch bewiesen, daß die Polplasmamasse, welche ja ausschließlich in D gerät, dem größeren Centrosom benachbart liegt. Dasselbe ist aus Fig. 10 zu ersehen, welche einen Schnitt durch das schon vollendete 4-Zellenstadium darstellt; der Schnitt hat fast ausschließlich nur die beiden Schwesterzellen C und D getroffen; in D, welches das Polplasma beherbergt, liegt die größere Centropiasmakugel.

Die Plasmateilung erfolgt, wie WHITMAN es beschrieb, derart, daß CD sich ein wenig vor AB durchschnürt, so daß ein rasch vorübergehendes 3-Zellenstadium zu beobachten ist. Die Teilungsrichtung ist wieder annähernd meridional, und das Größenverhältnis der vier Macromeren ist so, wie es WHITMAN schon angab; leichte individuelle Variationen kommen dabei vor. Am animalen Pol schneiden sich die Furchen in einem Punkte, und bei *Clepsine sexoculata* findet man hier fast regelmäßig die Richtungskörper, während sie bei *Clepsine bioculata* ganz unregelmäßig liegen. Am vegetativen Pol kommt es zur Ausbildung einer Brechungsfurche, in welcher B und D zusammenstoßen, während infolgedessen hier A und C auseinandergedrängt sind (Fig. 38 u. 39). Ein Zwischenkörper wird beim zweiten Furchungsschritt nicht mehr gebildet, aber der vom ersten herrührende ist noch nachweisbar (Fig. 8 u. 12).

Es bleibt jetzt noch übrig, das Verhalten der Polplasmen zu besprechen. Ihre Masse kommt stets ausschließlich in D zu liegen, ich habe nie gefunden, daß C ein Teil davon erhält. Auch ist zu dieser Zeit das Stückchen Polplasma, das zuweilen AB zugeteilt wird, spurlos verschwunden. Beide Polplasmen sind jetzt zu ganz unregelmäßig geformten und stark vacuolisierten Klumpen geworden, die kaum noch an die Eioberfläche heranreichen. Man sieht sie in Fig. 9, welche einen Schnitt durch das eben im Entstehen begriffene 4-Zellenstadium darstellt, der so gelegt ist, daß nur die den Zellen A und D entsprechenden Spindelpole getroffen sind. Die aus Caryomeren bestehenden Kerne liegen in strahligen, aus den Sphären entstandenen Plasmamassen; das animale Polplasma ist der Eioberfläche noch benachbarter als das vegetative. Später rücken beide näher zusammen, gegen die Mitte des Macromers D hin. Zuweilen hat das animale Polplasma noch andeutungsweise Ringform, was

einigermaßen noch in Fig. 13 und 14 zu erkennen ist. Diese stellen zwei nahe beisammen liegende, senkrecht zur Eiachse gerichtete Querschnitte durch ein und dasselbe Ei dar. In dem näher am animalen Pol gelegenen Schnitte (Fig. 13) bemerkt man den schon wieder in Mitose befindlichen Kern von D und das animale Polplasma, welches zweimal getroffen ist und den Kern in Form einer unzusammenhängenden Masse umgibt. In dem tiefer gelegenen Schnitte (Fig. 14) ist es auch noch zweimal angeschnitten. Außerdem sieht man hier die Kerne der drei anderen Macromeren und kann feststellen, daß die Schwesterkerne paarweise nahe an der Teilungsebene beisammen liegen; nur der Kern von D hat sich schon von seiner ursprünglichen Lage entfernt.

Vergleichendes. Die erwähnten Variationen in den Größenverhältnissen der 2 bzw. 4 ersten Blastomeren von *Clepsine* stehen nicht allein da, im Gegenteil, bei anderen Anneliden sind die individuellen Schwankungen noch viel bedeutender; bei *Lumbricus* ist nach WILSON (1890) D meistens größer als die drei anderen Blastomeren, aber es können auch alle vier gleichgroß sein. Wenn bei Anneliden die zwei ersten Furchungszellen verschieden groß sind, so scheint es Regel zu sein, daß CD sich früher teilt als AB; doch unterliegt das Zeitmaß, um welches CD bei der Teilung voraneilt, beträchtlichen Schwankungen, und zwar nicht nur, wenn man verschiedene Arten vergleicht, sondern auch bei ein und derselben Species. Denn nach MEAD (1897) teilen sich bei *Amphitrite* die beiden ersten Zellen gewöhnlich gleichzeitig, doch eilt zuweilen CD voraus. Nach WILSON (1892) teilt sich bei *Nereis* sogar die kleinere Zelle früher als die größere. Ganz abweichend verhält sich nach den Angaben von SCHAXEL (1912) *Aricia*; hier beginnt zwar die Mitose in CD früher als in AB, trotzdem ist die Teilung in der letzteren Zelle eher beendet. Es ist zurzeit nicht möglich einzusehen, auf welche Faktoren diese Verschiedenheiten zurückzuführen sind.

Wie erwähnt, zeigt sich bei *Clepsine* die inäquale Teilung beim ersten und zweiten Furchungsschritt schon frühzeitig in einer heteropolen Ausbildung der Spindel, indem das Centrosom, das in die größere Tochterzelle kommt, schneller heranwächst als das andere. Auch war wenigstens bei der ersten Teilung deutlich zu erkennen, daß der in die kleinere Zelle gelangende Spindelpol näher an der Eioberfläche als der andere liegt, so daß jeder Pol schon vor der wirklichen Teilung des Eies etwa im Zentrum derjenigen Masse der Eisubstanz gelagert ist, welche später zu der ihm zugehörenden

Zelle wird. Beide Erscheinungen sind bei Anneliden schon öfters beobachtet worden. So bemerken z. B. VEJDOVSKY u. MRÁZEK (1903), daß bei der ersten Furchungsteilung von *Rhynchelmis* die eine der beiden Centrosphären kleiner bleibt als die andere, und sie schließen sich der Ansicht an, daß, bei gleicher Beschaffenheit des Zellinhaltes etc., die Größe der Centrosphäre in einem direkten Verhältnis zur Größe der Zelle steht. Auch LILLIE (1906) fand bei *Chaetopterus* ähnliche Verhältnisse wie bei *Clepsine*: der AB-Pol der Spindel ist kleiner als der CD-Pol, und die Spindel liegt exzentrisch, indem der erstere Pol sich näher an der Eioberfläche befindet; das Gleiche gibt CHILD (1900) von *Arenicola* an. SCHAXEL (1912) berichtete allerdings, daß bei *Aricia* in der größeren Zelle CD nur die Strahlung umfangreicher ist, während die Centrosome an beiden Polen immer gleichgroß sind. Die heteropole Ausbildung der ersten Furchungsspindel hat dann besonders BONNEVIE (1910) bei *Nereis limbata* verfolgt. Bei dieser Art verläuft die erste Teilung des Eies ebenfalls inäqual, und in Übereinstimmung damit sind die Teilungszentren inäqual und die Spindel, wie oben geschildert, exzentrisch im Ei gelagert. BONNEVIE wies aber außerdem nach, daß die inäquale Ausbildung der Spindel vom ersten Moment an vorhanden ist; denn das Mutterzentrum, von welchem die Centriolen der ersten Furchungsspindel abstammen, teilt sich selbst inäqual. „Es scheint als ob von dem grossen seine Strahlung und seine Stellung beibehaltenden Mutterzentrum ein winziges Tochterzentrum abgeschnürt wird, um an der Spitze einer sich verlängernden Centralspindel zur Seite geschoben zu werden.“ Danach lägen also, wie schon H. E. ZIEGLER (1895) annahm, die kausalen Faktoren für die inäquale Teilung und damit auch für die Differenzierung (siehe allgemeinen Teil) im Teilungszentrum. Ich habe leider die Centriolen der ersten Furchungsteilung auf so frühen Stadien nicht auffinden können; bei inäqualen Teilungen späterer Stadien schienen mir die Schwesterzentren von vornherein gleichgroß zu sein.

Eigenartig ist auch, daß die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes ganz dicht an der ersten Teilungsebene liegen, also durchaus nicht in der Mitte ihrer Zelle. Dasselbe bilden auch VEJDOVSKY u. MRÁZEK (1903) für *Rhynchelmis* ab, in dem ebenfalls sehr dotterreichen Ei von *Aricia* liegen sie aber nach SCHAXEL (1912) ziemlich in der Mitte ihrer Zellen. Der entgegengesetzte Fall, daß sie der Eioberfläche genähert sind, scheint bei Anneliden nicht vorzukommen, wohl aber bei *Polyphemus*, einer Cladocere, nach KÜHN (1912).

3. Dritter Furchungsschritt (Bildung des ersten Micromerenquartetts).

Nach WHITMAN (1878) schnürt von den vier Macromeren zuerst D ein Micromer ab, dann C, und schließlich bilden A und B gleichzeitig je ein solches. Wenn alle 4 Micromeren entstanden sind, lagern sie sich so um den animalen Pol herum über die Furchen zwischen den Macromeren, wie es einer dexiotropen Spiralfurchung entspricht. Ich habe zu dieser Beschreibung nichts Wesentliches hinzuzufügen und verweise nur erstens auf Fig. 40, wo man die Abschnürung der beiden ersten Micromeren, 1d und 1c, vollendet sieht, und auf Fig. 41, wo das erste Micromerenquartett, 1a—1d, vollständig gebildet ist. Einiges weitere sei über das Verhalten der Kerne bei diesem Teilungsschritt bemerkt. Während die erste Furchungsspindel in gleicher Entfernung von beiden Eipolen lag, rücken die Spindeln beim Übergang zum 4-Zellenstadium ganz allmählich näher an den animalen Pol; das kann man schon deutlich in der früher geschilderten Fig. 9 erkennen. Es zeigt sich nun, daß das die Polplasma beherbergende Macromer D den anderen vorausseilt, denn der Kern dieser Zelle tritt schon in Mitose, wenn die der anderen noch im Ruhestadium verharren, und außerdem gelangt er auch früher an den animalen Pol. Der schon besprochene, näher am animalen Pol gelegene Querschnitt durch das 4-Zellenstadium (Fig. 13) enthält den in Mitose befindlichen Kern von D, der tiefer gelegene Schnitt (Fig. 14) die drei anderen Kerne, die Spindelstellung in D entspricht unverkennbar einer dexiotropen Teilungsrichtung. Wie schon früher bemerkt, haben sich zu dieser Zeit die beiden Polplasma einander und zugleich der Spindel genähert, doch liegt diese noch frei im Dotter, und in dieser Lage macht die Spindel auch die Teilung durch. Erst wenn diese vollendet ist, vereinigen sich die Reste der beiden Polplasma mit der in 1D zurückgebliebenen Centropasmakugel und der sie umgebenden Strahlung (s. u.). Eine spätere Phase des dritten Furchungsschnittes zeigen Fig. 15—17; sie stellen drei senkrecht zur Eiachse gerichtete Querschnitte durch ein Stadium dar, in welchem die Micromeren 1d und 1c schon gebildet sind. In Fig. 15 sind diese beiden Micromeren mit ihren aus Caryomeren zusammengesetzten Kernen getroffen; sie liegen noch nicht so, wie es der dexiotropen Teilung entspricht, was man noch besser an dem Totalbild Fig. 40 erkennen kann. Im nächsten Querschnitt (Fig. 16) folgt der ebenfalls schon bläschen-

förmige Kern von 1C, und in Fig. 17 erkennt man, daß der Kern von 1D schon wieder in Mitose getreten ist. Die beiden anderen Macromeren sind noch im Rückstand; es scheint merkwürdigerweise die Regel zu bestehen, daß von ihnen A ein wenig dem Macromer B vorausleitet. Man sieht nämlich in Fig. 15—17, daß in B die Chromosomen der Tochterplatten noch Stäbchenform haben, während sie sich in A, wo die Teilung schon in die Telophase eingetreten ist, sich in Caryomeren umgewandelt haben. Es ist mir nicht möglich gewesen sicher festzustellen, ob die Spindeln in A, B und C sich auch dextrotrop einstellen, aber wenn alle Micromeren gebildet sind, so liegen sie so, wie es einer dextrotropen Teilung entspricht (Fig. 41). In allen vier Macromeren sind die Spindeln anfangs gleichpolig; aber wenn sie dann ganz an den animalen Pol ihrer Zelle herantreten sind, so wird das im Macromer verbleibende Centrosom und die davon ausgehende Strahlung ein wenig größer (Fig. 18), besonders in D, und später, wenn das Micromer sich wie eine Knospe abschnürt, geht in ihm die Strahlung um das periphere Centrosom verloren (Fig. 19). Die Micromerenspindeln verhalten sich also wie die erste Richtungsspindel im Ei von *Rhynchelmis* nach VEJDOVSKY (1888), nur verschwindet hier auch das periphere Centrosom, in den Micromeren aber nicht. Eine besondere Ansammlung von Protoplasma findet man an der Stelle, wo die Micromeren sich abschnüren, nicht, so daß ihr verhältnismäßig großer Reichtum an Plasma wohl darauf zurückzuführen ist, daß es aus dem Centroplasma entsteht. Es ist schon mehrfach betont worden, daß unter allen Anneliden *Clepsine* die verhältnismäßig kleinsten Micromeren besitzt, doch variieren sie in ihrer Größe etwas.

Die geschilderte Reihenfolge der Micromerenabschnürung und damit auch das Vorkommen eines Zwischenstadiums von 4 Macromeren und 2 Micromeren scheint für die Hirudineen charakteristisch zu sein; das Gleiche ist bei *Nephelis* (SUKATSCHOFF, 1903) und bei *Branchiobdella* (SALENSKY, 1887) beobachtet. Unter den Polychäten gibt es sowohl Formen, bei welchen die Micromeren gleichzeitig gebildet werden, wie solche, bei welchen sie sich ebenfalls zuerst von D und C abschnüren. Das letztere ist z. B. bei *Nereis limbata* nach WILSON (1892) der Fall und erscheint hier einigermaßen auffallend, weil bei dieser Art AB sich vor CD teilt. Bei *Aricia* beginnt nach SCHAXEL (1912) die Mitose ebenfalls zuerst in D: „Der Kern von D befindet sich schon in Anaphase, während die übrigen Kerne erst die Mitose einleiten. Die Zellteilung wird aber zuletzt in D, zuerst

in B, und dann in A und C vollzogen. Die längere Dauer des Teilungsvorganges in D ist wegen der zu bewältigenden größeren Masse verständlich.“

Auf diesem 8-Zellenstadium (1A—1D und 1a—1d) kann man, wie schon WHITMAN ausführt, die künftige Medianebene annähernd erkennen, ihre Lage ist etwa bestimmt durch die Mittelpunkte der Macromeren 1B und 1D sowie durch die Furche zwischen den Micromeren 1d und 1a einerseits, 1b und 1c andererseits. Der animale Pol wird später zum Vorderende, der vegetative annähernd zum Hinterende; ferner bezeichnet 1D die dorsale, 1B die ventrale, 1A die linke und 1C die rechte Seite. Der größeren Anschaulichkeit halber verwende ich statt der Bezeichnung vorn und hinten die Ausdrücke oben (am oberen oder animalen Pol) bzw. unten (am unteren oder vegetativen Pol). Die Eiachse, die wie erwähnt durch die Verbindungslinie der Mittelpunkte der beiden Polplasmen gegeben ist, wird eigentlich nicht zur Furchungsachse, denn die Polplasmen kommen ja nur in das Macromer D zu liegen. Die Furchungsachse ist vielmehr die Linie, welche von der Mitte der Micromerenscheibe zum Mittelpunkt des gesamten Keimes verläuft und in ihrer Verlängerung im vegetativen Bezirk der Zelle 1D wieder an die Oberfläche gelangt. Es muß dann noch bemerkt werden, daß bei *Clepsine* die erste Furchungsspindel nicht in der späteren Medianebene liegt, denn das ist nur da der Fall, wo die vier Macromeren gleichgroß sind.

WHITMAN sagt mit gewissem Recht, daß mit diesem 8-Zellenstadium die Regularität der Furchung endet; denn während der ganzen weiteren Furchung kann man keine Ebene mehr durch den Keim legen, die ihn in symmetrische Hälften teilt.

4. Die weiteren Furchungsteilungen bis zur Vollendung des zweiten Micromerenquartetts

(bis zum Stadium: 2A—2C, 3D, 1a¹—1d¹, 1a²—1d², 2a—2c, 2d u. 3d).

Die folgenden Teilungen sind recht schwierig zu verfolgen; nur diejenigen der Zelle 1D und ihrer Abkömmlinge sind am lebenden Ei und am Totalpräparat vollständig zu erkennen und von WHITMAN auch in der Hauptsache richtig beschrieben. Sie bilden einen Leitfaden, welcher die Feststellung der übrigen Teilungen an Schnittserien ermöglicht. Zum besseren Verständnis der weiteren Schilderungen möge folgendes bemerkt sein:

Die Zelle 1D und ihre großen Abkömmlinge teilen sich früher als die Macromeren des C-Quadranten und diese wiederum rascher als die Macromeren der beiden übrigen Quadranten. Außerdem aber teilen sich die Macromeren früher als die der gleichen Generation angehörenden Micromeren.

Die Abschnürung der Micromerenquartette kann man zwar genau verfolgen, aber, abgesehen vom ersten, ist man dabei auf die Schnittserien angewiesen; denn die späteren Micromeren kommen zum Teil von vornherein unter die früher gebildeten zu liegen, so daß sie bei ihrer Kleinheit weder am lebenden Ei noch am durchsichtig gemachten Totalpräparat hervortreten.

Die den einzelnen Micromeren entstammenden Zellfolgen, ausgenommen diejenigen, welche sich von 2d ableiten, kann man überhaupt nicht genau feststellen. Denn erstens wird bei der Teilung der Micromeren die von ihnen gebildete Scheibe sehr bald mehrschichtig, so daß man die Vorgänge also wiederum nur an Schnitten studieren kann. Zweitens variiert individuell die Größe der einzelnen Micromeren und auch die Zeit ihrer Abschnürung; wenn diese Schwankungen auch nicht sehr beträchtlich sind, so bedingen sie doch begreiflicherweise Variationen in den gegenseitigen Lagebeziehungen der Micromeren. Daher kann man die Abkömmlinge der einzelnen Micromeren in den verschiedenen Schnittserien nicht mit genügender Sicherheit oder überhaupt nicht wiedererkennen. Dagegen läßt sich doch aus der Zahl der vorhandenen Micromeren mit sehr großer Wahrscheinlichkeit entnehmen, ob ein Micromerenquartett sich verdoppelt hat oder nicht.

a) Bis zum Stadium: 1A, 1B, 2C, 2D, 1a—1d, 2c und 2d.

Wie schon WHITMAN angegeben hat, teilt sich nach Erreichung des 8-Zellenstadiums zuerst 1D in den mehr animalwärts und rechts gelegenen ersten Somatoblasten 2d und in das mehr gegen den vegetativen Pol und links gelegene Macromer 2D (WHITMAN'S Bezeichnungen sind: 1D = x, 2d = x₁ = primärer Neuroblast oder Neuronephroblast, und 2D = x). Die Deutung, daß 2d dem ersten Somatoblasten der Polychäten entspricht, haben schon MEAD (1897) und KORSCHULT u. HEIDER (1909) gegeben.

Noch vor Vollendung des ersten Micromerenquartetts geht, wie wir sahen, der Kern von 1D von neuem zur Mitose über. Er entfernt sich vom animalen Pol und rückt, wie das stets geschieht, in die von der vorhergehenden Teilung herrührende Centropiasmamasse

hinein. An diese und die sie umgebende Strahlung haben sich, wie schon früher bemerkt, die Reste der beiden Polplasmen angelagert. Das sieht man in Fig. 20, welche einen Schnitt durch das 6-Zellenstadium darstellt, der aber anders orientiert ist als die in Fig. 15—17 gezeichneten. Man erkennt in dem hellen Centroplasma den Kern von 1D, während die Centriolen nicht gefärbt sind; das dunkle Plasma, der Rest der Polplasmen, erstreckt sich noch weit gegen den vegetativen Pol hin. Dieses gesamte Plasma konzentriert sich nun zu einer scharf begrenzten, keine Vacuolen mehr enthaltenden, gezackten Insel, welche in den animalen Teil der Zelle 1D zu liegen kommt; innerhalb dieser Plasmainsel tritt der Kern wieder in Mitose (Fig. 17 u. 21). Die letztere Figur zeigt einen Schnitt, welcher parallel zur Furchungsachse quer von links nach rechts, also frontal gelegt ist; links ist A, rechts 1C noch gerade angeschnitten, oben sind auch die beiden Micromeren 1d und 1c getroffen. Dieser Schnitt und der in Fig. 17 abgebildete zeigen, daß beim vierten Teilungsschritt die Spindel in 1D deutlich läotrop gelagert ist; dasselbe beweisen Fig. 40 u. 41. Es ist also in bezug auf die dritte und vierte Teilung im D-Quadranten die „Alternanzregel“ gewahrt. Innerhalb der erwähnten Plasmainsel bildet sich die Teilungsfigur rasch aus. Am lebenden Ei kann man die Teilung von 1D leicht verfolgen und feststellen, daß sie ganz nach den Angaben von WHITMAN verläuft. In meinen Schnittpräparaten aber habe ich leider ihre verschiedenen Phasen nicht beobachten können, offenbar weil die Teilung sehr rasch verläuft, ich kann daher auch nicht angeben, ob die Spindel entsprechend der verschiedenen Größe der Tochterzellen wieder verschieden große Centrosomen bekommt. Erst ein wesentlich späteres Stadium zeigen die drei Schnitte, welche in Fig. 22—24 wiedergegeben sind. Die beiden Tochterzellen, 2d (der erste Somatoblast) und das etwa doppelt so große Macromer 2D sind schon völlig getrennt. Ihre Kerne haben sich schon wieder zu Spindeln umgebildet, die im animalen Teil ihrer Zelle liegen (Fig. 23). Die Plasmabezirke, in welchen diese Spindeln liegen, stehen, wie die aufeinanderfolgenden (aber nicht abgebildeten) Querschnitte zeigen, mehr gegen den vegetativen Teil beider Zellen hin miteinander in Zusammenhang (Fig. 22). Der gebogene Verlauf dieses „Spindelrestes“ rührt davon her, daß die Teilungsfurche vom animalen Pol her in 1D einschneidet, und die starke Ausbildung des Spindelrestes beruht darauf, daß der Spindel sich die Reste der Polplasmen angelagert hatten. Als abgegrenzte,

selbständige Strukturen sind diese von jetzt an verschwunden, aber die beiden Zellen 2D und 2d, die ihre Masse aufgenommen haben, sind plasmareicher als alle anderen großen Zellen. Das macht sich, wie unten ausgeführt wird, bei der Ausbildung der Teilungsfiguren sehr bemerkbar.

Sehr bald nach 1D schnürt auch 1C ein Micromer (2c) ab; dieses kommt an Größe den vier ersten Micromeren gleich und ist also viel kleiner als der erste Somatoblast. Seine Bildung vollzieht sich ebenso wie die der Micromeren des ersten Quartetts.

Das so erreichte Stadium ist wie das aus 6 Zellen bestehende sehr charakteristisch; die Rekonstruktionen Fig. 42 u. 43 geben ein Bild von einem Ei dieses Stadiums. Das Micromer 2d ist an seiner Größe und Lage zu erkennen, 2c aber daran, daß sein Kern ebenso wie jener von 2C sich in Telophase befindet. Dieses 10-Zellenstadium ist aber von keiner längeren Dauer, sondern es treten sofort weitere Teilungen ein.

b) Vollendung des zweiten Micromerenquartetts. Nach Vorstehendem ist es ersichtlich, daß ebenso wie beim dritten Teilungsschritt auch beim vierten die Macromeren des A- und B-Quadranten hinter den beiden anderen zurückbleiben. Die Spindel von 1A ist in Fig. 24 zu erkennen, die von 1B ist in dem abgebildeten Schnitt nicht getroffen; sie befinden sich beide in der gleichen Teilungsphase. Ich habe nicht finden können, daß auch bei diesem Furchungsschritt der A-Quadrant dem B-Quadranten etwas voraus ist, wie es bei der Abschnürung des ersten Micromerenquartetts der Fall war. Nach der Teilung von 1A in 2A und 2a und von 1B in 2B und 2b kann man die beiden Micromeren nur noch so lange erkennen, als sie mit ihren Schwesterzellen durch einen Spindelrest in Verbindung stehen; dann sind sie infolge der unregelmäßigen Lagerung der Micromeren von den früher gebildeten nicht mehr zu unterscheiden.

c) Bis zum Stadium von 4 Macromeren und 13 Micromeren. Während der Vervollständigung des zweiten Micromerenquartetts schreiten auch andere Blastomeren zur Teilung, wobei sich das Vorseilen des D-Quadranten wiederum deutlich bemerkbar macht. Denn während in der beschriebenen Weise der A- und B-Quadrant den vierten Teilungsschritt durchmachen, tritt in dem ersteren schon der fünfte ein. Es bildet sich in 2D und 2d eine

Spindel, die am animalen Pol der Zelle gelagert und so eingestellt ist, daß sie zur Abschnürung einer kleinen Zelle nach dem animalen Pol hin führen muß. Beide Spindeln sind in dem Querschnitt Fig. 23 sowie in dem Frontalschnitt Fig. 25 sichtbar, doch tritt im letzteren die Spindel von 2D weniger gut hervor, weil sie sehr schräg getroffen ist. Auffallend ist die große, stralig gebaute Plasmainsel, in welcher die beiden Spindeln liegen; wie schon früher angegeben, stammt sie von der Polplasmamasse, welche sich auf 2D und 2d verteilt hat. Diese Eigentümlichkeit erleichtert das Erkennen der beiden Zellen in den Schnitten in hohem Grade. Obwohl nun die Kernteilung in 2D und 2d zur gleichen Zeit bis zur Metaphase gediehen ist, wird sie in ihnen doch zu sehr verschiedenen Zeiten vollendet. Denn in der Mehrzahl der Fälle teilt sich zuerst 2D durch, in 3D und 3d, dann schickt sich 3D zu einer neuen Mitose an, und erst jetzt wird die Teilung von 2d durchgeführt. Weniger häufig geschieht letzteres unmittelbar nach der Abschnürung von 3d. Das ist der Fall in dem Ei, von welchem zwei Schnitte in Fig. 26 u. 27 abgebildet sind. Man sieht in der ersteren das eben abgeschnürte Micromer 3d in typischer Lagerung unterhalb der übrigen Micromeren; daß es die Schwesterzelle von 3D ist, geht unzweideutig daraus hervor, daß es mit dessen Sphäre noch durch einen Plasmazug verbunden ist. Der Kern des Macromers 3D liegt als ein Blastomerenhaufen innerhalb der Centropasmakugel. In dem anderen Schnitt (Fig. 27) ist die große Tochterzelle des ersten Somatoblasten, nämlich $2d^2$, mit ihrem ebenfalls im Ruhestadium befindlichen Kern getroffen, die kleinere Tochterzelle, $2d^1$, liegt nicht im Schnitt. Da aber, wie gesagt, die Teilung von 2d meistens erst später erfolgt, rechne ich sie auch dem folgenden Entwicklungsstadium zu.

Unterdessen müssen sich die Micromeren durch Teilung schon vorhandener vermehrt haben; denn zu dem Zeitpunkt, wo 3d entstanden ist, findet man elf, wobei 3d und 2d (bzw. seine beiden Abkömmlinge) nicht mitgerechnet sind. Diese Erhöhung der Zahl kann nicht dadurch zustande gekommen sein, daß sich neue Micromeren von Macromeren abgeschnürt haben, da diese in der kurzen Zeit unmöglich eine weitere Teilung durchgeführt haben können. Man findet jetzt die Kerne von 2A—2C in früher Prophase, wie Fig. 26 u. 27 von 2A und 2B zeigen. Das Gesagte wird aber hauptsächlich dadurch bewiesen, daß während der Teilung von 2D Mitosefiguren in den Micromeren vorhanden sind (Fig. 25). Es ist nun sehr wahr-

scheinlich, daß die Zellen des ersten Micromerenquartetts sich teilen und nicht die des später gebildeten zweiten; sie tun es sicher aber nicht gleichzeitig, denn man findet nur 1—3 Micromeren zu derselben Zeit in Mitose. Es ist möglich, aber nicht zu beweisen, daß die Phasendifferenz der Quadranten sich auch entsprechend bei den Micromeren zeigt, daß also 1d und 1c sich früher als 1a und 1b teilen. Durch diese Zellvermehrung wird die Micromerenscheibe mehrschichtig (Fig. 25 u. 26), ganz abgesehen davon, daß, wie erwähnt, stets auch 3d in die Tiefe zu liegen kommt.

Im Auftreten einer Furchungshöhle scheinen individuelle Variationen zu bestehen, doch ist eine solche in geringer Ausdehnung meist vorhanden (Fig. 27), erscheint aber häufig infolge von Schrumpfung etwas vergrößert.

Das Ergebnis aller dieser Teilungen ist ein Stadium, das aus 4 Macromeren und 13 Micromeren besteht. Davon sind 5 Zellen umfangreich, nämlich außer den Macromeren 2A, 2B, 2D und 3D noch der erste Somatoblast 2d. Die anderen 12 sind kleine Micromeren, und zwar sind es dem Gesagten zufolge 8 Abkömmlinge des ersten Quartetts, nämlich $1a^1—1d^1$ und $1a^2—1d^2$, sowie 3 Angehörige des zweiten, nämlich 2a, 2b und 2c, und endlich noch 3d. Die Gesamtzahl der Zellen beträgt also 17, das ist eine Zelle mehr, als es dem vierten Teilungsschritt einer typischen Spiralfurchung entspricht. Dieses Mehr beruht natürlich darauf, daß das Macromer des D-Quadranten um einen ganzen Schritt voraus ist. Wenn sich außerdem noch das zweite Micromer des D-Quadranten, 2d, geteilt hat, was, wie erwähnt, zuweilen der Fall ist, dann sind sogar 18 Zellen vorhanden.

Bis zu diesem Stadium folgt also die Entwicklung des Eies von *Clepsine sexoculata* sehr genau dem Polychätentypus der Furchung; das Vorseilen des D-Quadranten, was sich durch die schon erfolgte Abschnürung von 3d und die wenigstens zuweilen schon eintretende Teilung von 2d anzeigt, steht mit ihm nicht in Widerspruch. Ich komme auf ähnliche Fälle im allgemeinen Teil zurück.

5. Die Teilungen bis zur Vollendung des dritten Micromerenquartetts

(bis zum Stadium: 3A—3C, —Mr und Ml, — $2d^2—1a^1—1d^1$, $1a^2—1d^2$, 2a—2c, $2d^1$, 3a—3d).

Nachdem das im vorigen Abschnitt geschilderte Entwicklungsstadium erreicht ist, tritt keine Pause ein, sondern die Furchung

schreitet ununterbrochen weiter. Es wurde schon oben bemerkt, daß die Kerne von 2A, 2B und 2C sich zu einer neuen Teilung vorbereiten, und nach der Lage und Richtung, welche die Spindel in ihnen einnimmt (Fig. 26 u. 27), kann kein Zweifel darüber bestehen, daß von allen drei Macromeren ein weiteres Micromer abgeschnürt wird. Ich habe auch die Bildung dieser Micromeren (3a, 3b u. 3c) in allen Stadien verfolgen können, nach ihrer Abschnürung aber sind sie wiederum nur so lange von anderen zu unterscheiden, als sie noch mit der Schwesterzelle durch einen Plasmastrang verbunden sind. Bei diesem Teilungsschritt eilt wiederum 3C deutlich den beiden anderen Macromeren voraus; manchmal ist 3c schon abgeschnürt, wenn 2A und 2C erst bis zur Metaphase gelangt sind. In einigen Fällen kann man auch feststellen, daß 2A etwas früher als 2B daran ist, was mit dem Verhalten dieser beiden Macromeren bei der Abschnürung des ersten Micromers übereinstimmt. Die Micromeren 3a—3c werden am Rande und unterhalb an die schon vorhandene Zellscheibe angefügt.

Während der Vervollständigung des dritten Micromerenquartetts wird, wenn es nicht schon früher geschehen ist, die Teilung von 2d, dem ersten Somatoblasten, durchgeführt, wobei eine kleine Zelle $2d^1$ und eine große $2d^2$ entstehen, wofür letzterer der Name erster Somatoblast belassen werden soll. Diese Teilung verläuft demnach gerade so wie die Abschnürung eines Micromers von einem Macromer. Fig. 29 zeigt die eben abgeschnürte Zelle $2d^1$ noch in plasmatischer Verbindung mit ihrer größeren Schwesterzelle.

Nun kommt auch 3D zur Teilung. Bei den Polychäten und vielen Mollusken entsteht bekanntlich bei diesem Furchungsschritt das entodermale Macromer 4D und der zweite Somatoblast 4d, aus welchem das Entomesoderm (die Mesodermstreifen) hervorgeht. Bei *Clepsine* aber sind die beiden Tochterzellen von 3D nicht nur gleichgroß, sondern sie haben auch die gleiche prospektive Bedeutung, indem sie die linke und die rechte Urmesodermzelle darstellen. Ich habe besonders darauf geachtet, ob sich nicht am vegetativen Pol oder sonstwo von 3D eine kleine Zelle abschnürt, welche vielleicht das rudimentäre Macromer 4D darstellen könnte, fand aber nichts Derartiges. In diesem Punkte weicht also die Zellenfolge von *Clepsine* wesentlich von der typischen Polychätenfurchung ab. Ich nenne die beiden gleichgroßen Tochterzellen von 3D die linke und die rechte Urmesodermzelle, = Ml und Mr; die Bezeichnungen WHITMAN'S für diese Blastomeren sind entsprechend xy und x. Ihre

Entstehung verläuft folgendermaßen. Nach Abschnürung von 3d findet man in 3D ein sehr umfängliches Centrosom, umgeben von einer ausgedehnten Strahlung; es ist im animalen Teil der Zelle gelegen. In die Centropasmakugel ist, wie Fig. 26 zeigt, der Kern hereingerückt, und hier bildet sich auch die neue Spindel aus. Sie ist gleich von ihrer ersten Anlage an von links, dorsal und oben nach rechts, ventral und unten gerichtet, und natürlich nimmt, wie schon WHITMAN beschrieb, die Teilungsebene eine dazu senkrechte Lage ein. Wenn die Spindelstellung bei diesem Teilungsschritt den Regeln der Spiralfurchung entsprechen würde, müßte sie ebenso wie die Spindel, welche zur Entstehung des ersten Somatoblasten führt, in läotropem Sinne verlaufen; sie liegt aber beinahe senkrecht zu der Richtung dieser Spindel. Während die Chromosomen an die Pole wandern, schnürt sich 3D entsprechend der Lage der Teilungsebene ein. Dabei sind die in Trennung befindlichen Tochterzellen, wie es ja Regel ist bei der Zellteilung, annähernd kuglig; sie werden fast bis an ihre Oberfläche von einer mächtigen Strahlung durchsetzt, deren starke Ausbildung auf den schon früher erwähnten großen Plasmareichtum dieses Macromers zurückzuführen ist. Das zeigt der genau senkrecht zur Furchungsachse orientierte Querschnitt Fig. 30, an dem man auch die Richtung der Spindel noch erkennen kann; nur der weiter gegen den vegetativen Pol hin gelegene Tochterkern ist getroffen, der höher gelegene natürlich nicht. Die Lage der Spindel ist ferner auch aus der Rekonstruktion Fig. 45 zu erkennen, wobei zu beachten ist, daß die dem vegetativen Pol näher gelegene Sphäre dunkler gezeichnet ist. Die Durchschnürung von 3D erfolgt übrigens wie die von 1D besonders vom animalen Pol her, so daß der die beiden Sphären eine Zeitlang noch verbindende Plasmastrang wieder in einem nach unten konvexen Bogen verläuft, wie es in Fig. 46 angedeutet ist.

Die endgültige Lage von Ml und Mr erkennt man schon aus dem Querschnitt Fig. 30, nur ist zu beachten, daß dieser vom vegetativen Pol aus gesehen ist, so daß der erste Somatoblast scheinbar links liegt. Ferner geht die Lage der beiden Urmesodermzellen aus Fig. 46 hervor, die ein ganzes Ei von der dorsalen Seite und zugleich etwas von rechts zeigt. Bei dieser Ansicht müssen Ml und Mr natürlich größtenteils verdeckt sein, aber ihre im Innern gelegenen Grenzen sind punktiert eingezeichnet. In diesem Ei ist 2d schon geteilt in das nicht mehr erkennbare Micromer 2d¹ und den ersten Somatoblasten 2d².

Die Micromerenscheibe setzte sich bisher zusammen aus den 8 Abkömmlingen des ersten Quartetts, ferner 2a—2c und 2d¹ und dem eben vervollständigten dritten Quartett: da aber unterdessen in einer Anzahl von diesen Zellen (vermutlich zuerst in 2a—2c) Teilungen eingetreten sind, wie Fig. 44 beweist, so findet man schon mehr als 16 Micromeren.

Auf diesem Stadium hat der Embryo einen sehr charakteristischen Bau, welchen schon WHITMAN geschildert hat. Am animalen Pol liegt die Kappe von Micromeren, welche jetzt schon mehrschichtig ist. Alle übrigen Zellen sind lauter große Blastomeren, nämlich die Macromeren 3A—3C, der erste Somatoblast 2d² und die beiden Urmesodermzellen, Ml und Mr; diese sechs Zellen sind annähernd gleichgroß. Sie sind so angeordnet, daß Mr in der Mitte des Embryos liegt und nur im Bereich des vegetativen Pols an die Oberfläche grenzt. Um diese Zelle im Umkreis liegen die anderen großen Blastomeren, nämlich links, ventral und rechts die drei Macromeren 3A—3C, dorsal und rechts der erste Somatoblast und dorsal und links die linke Urmesodermzelle. Auf Schnitten, die senkrecht zur Furchungsachse orientiert sind, hat daher Mr eine polygonale Begrenzung, und von den Ecken dieses Vielecks verlaufen geradlinig oder im schwachen Bogen die Grenzen zwischen den anderen Blastomeren bis an die Oberfläche des Embryos. Die letzteren Zellen liegen nicht ganz im gleichen Niveau; denn 2d² ist dem animalen Pol, Ml dem vegetativen Pol benachbarter als die drei Macromeren. Aus dem Gesagten ergibt sich auch, daß der Embryo auf diesem Stadium noch ganz asymmetrisch gebaut ist, denn nicht nur Ml und Mr liegen nicht symmetrisch zur späteren Medianebene, sondern auch der erste Somatoblast befindet sich fast ganz rechts von ihr. Zwischen der Micromerenkappe und den 6 großen Zellen ist eine größere oder kleinere Furchungshöhle vorhanden.

6. Bis zur Vollendung der Teilungen, welche der Abschnürung des vierten Micromers im A-, B- und C-Quadranten entsprechen.

Wir haben die Entwicklung bis zu einem Stadium verfolgt, das aus etwas mehr als 22 Zellen besteht; in der Zellenfolge, welche die meisten Teilungen durchlaufen hat, ist die fünfte beendet; wenn sich alle Zellen gleichoft geteilt hätten, müßten 32 vorhanden sein, es sind aber die Macromeren des A-, B- und C-Quadranten um einen Schritt im Rückstand, und auch die Micromeren haben

sich nicht so oft geteilt, wie es dem idealen Spiraltypus entspricht. Es sind jetzt vorhanden: die drei Macromeren 3A—3C, die beiden Urmesodermzellen Ml und Mr, der erste Somatoblast 2d² und schließlich mindestens noch folgende Micromeren: 8 Abkömmlinge des ersten Quartetts, 2a—2c und 2d¹ und 3a—3d, also zusammen 22 Zellen. Es haben sich aber, wie besprochen, unterdessen schon früher abgeschnürte Micromeren — darunter vermutlich solche des zweiten Quartetts — durch Teilung vermehrt, so daß man etwas mehr Zellen, nämlich 24—28 findet.

Die nun folgende, allerdings nicht scharf abgrenzbare Furchungsphase ist dadurch charakterisiert, daß in den Macromeren 3A, 3B und 3C Teilungen auftreten, welche der Abschnürung der Micromeren 3a, 3b und 3c bei den Polychäten entsprechen. Diese Teilungen sind aber ganz anderer Natur als die früheren, denn es teilt sich in den drei Macromeren — von gleich zu erwähnenden Ausnahmen abgesehen — nur der Kern, so daß sie zweikernig werden. Dies hat schon WHITMAN beschrieben, und es findet, wie jetzt festgestellt ist, also nach der Abschnürung des dritten Micromerenquartetts statt. Dabei ist wiederum zu erkennen, daß der Kern von 3C sich meistens früher teilt als jene von 3A und 3B. Man sieht sehr häufig in 3C schon eine fertig ausgebildete Spindel, wenn in 3A und 3B der Kern noch auf dem Stadium der Prophase steht, und 3C ist meist schon zweikernig, wenn in den beiden anderen Macromeren die Mitose noch nicht abgelaufen ist. Der C-Quadrant hat also, wie auch sein früheres Verhalten beweist, eine etwas größere „Teilungsenergie“ als der A- und B-Quadrant, und diese zeigt sich auch noch in folgender Erscheinung. In gar nicht sehr seltenen Fällen teilt sich 3C bei diesem Furchungsschritt ganz durch, in ein Macromer 4C und ein ziemlich großes Micromer 4c (s. Fig. 36). Da an quer zur Furchungsachse gerichteten Schnitten die Trennungsebene zwischen diesen beiden Zellen schwer zu erkennen ist, mag die Teilung des Plasmas von 3C vielleicht noch häufiger sein, als ich sie tatsächlich gefunden habe. Bei dieser Teilung liegen die Spindeln nicht mehr so nahe an dem animalen Pol der Zellen, wie z. B. die in Fig. 28 abgebildete Mitose in 3C zeigt. Auch liegen sie, wenigstens in 3A und 3B, regelmäßig nicht mehr so, wie es den Micromerenspindeln zukommt, sondern meistens ungefähr in einer senkrecht zur Furchungsachse gerichteten Ebene (vgl. die Rekonstruktion Fig. 48). Bemerkenswert ist ferner, daß die durch die Teilung entstandenen Tochterkerne sehr bald viel chromatinreicher sind als die Kerne

anderer Zellen, was bei der geringen Vergrößerung in den Abbildungen (z. B. Fig. 32) allerdings wenig deutlich hervortritt. Doch kann man in dieser Figur erkennen, daß die Kerne fast frei im Dotter liegen und die zu ihnen gehörigen Astrosphären sehr klein sind.

Unterdessen ist auch der erste Somatoblast $2d^2$ zur Teilung geschritten, indem sich in seinem umfangreichen Centroplasma (Fig. 46) eine neue Spindel bildete. Diese stellt sich gleich von vornherein senkrecht zu der Richtung ein, welche die Spindel des vorhergegangenen Teilungsschrittes hatte; sie verläuft also von links nach rechts (Fig. 47). Dann schneidet die Furche, zuerst vom animalen Pol aus, ein und zerlegt $2d^2$ in zwei gleichgroße, auf gleicher Höhe nebeneinander liegende Tochterzellen, die ich mit *El* und *Er* bezeichne; sie stellen die linke und rechte Stammzelle der Telectoblasten dar. Sie sind noch eine Zeitlang als Schwesterzellen dadurch kenntlich, daß ihre Sphären in ähnlicher Weise miteinander verbunden sind, wie ich es oben für die Tochterzellen von $3D$ geschildert habe (Fig. 32).

Ml und *Mr* haben unterdessen schon eine neue Teilung vorbereitet, in manchen Fällen auch durchgeführt. Unmittelbar nach ihrer Trennung bildet sich in jeder innerhalb des alten Centroplasmas eine neue Spindel. Diese sind zuerst gleichpolig und liegen etwa in der Mitte ihrer Zelle und parallel zur Furchungsachse gerichtet (Fig. 31). Dann aber verlagern sie sich exzentrisch, wobei sie mit ihrer Längsachse verschiedene Richtungen einnehmen; die in *Ml* ist meist nach rechts (und animalwärts), die in *Mr* gerade nach dem animalen Pol gerichtet (Fig. 47). Doch ist ihre Lage nicht konstant und muß sich wohl auch bei den später zu schildern den gegenseitigen Verschiebungen der Blastomeren etwas verändern. Wenn sie ihre exzentrische Lage eingenommen haben, so bleibt das nach rechts bzw. nach dem animalen Pol gerichtete Centrosom im Wachstum zurück, genau wie das periphere Centrosom einer Spindel, die zu einer Micromerenabschnürung führt. Es bildet sich tatsächlich an dieser Stelle dann auch eine kleine, knospenförmige Zelle, die erste Zelle des linken bzw. rechten Mesodermstreifs. Bemerkenswert ist, daß jetzt die beiden Urmesodermzellen fast ganz kuglig werden und sich hauptsächlich nur da abplatten, wo sie sich gegenseitig berühren. Ihre endgültigen Lagebeziehungen zu den Macromeren $3A-3C$, die sich übrigens auch erst später ganz ausbilden, werden weiter unten besprochen.

Die schon gebildeten Micromeren haben sich unterdessen weiter

vermehrt, ohne daß sich aber feststellen ließe, um welches Quartett es sich dabei handelt. Denn wie früher, so verläuft auch jetzt die Teilung der Micromeren sehr unregelmäßig. Man kann bis zu dem Stadium, wo 3A—3C zweikernig geworden sind, bis zu 30 Micromeren zählen. Die von ihnen gebildete Scheibe am animalen Pol (Fig. 48) ist in der Mitte mehrschichtig, am Rande einschichtig.

7. Die Entstehung der vier Paare von Telecloblasten.

Ein ganz regelmäßiges Verhalten in den weiteren Teilungen zeigen nur die Abkömmlinge des ersten Somatoblasten; meine Beobachtungen darüber stimmen mit denen von WHITMAN (1878) nicht ganz überein. Wir haben gesehen, daß 2d zuerst nach dem animalen Pol hin die kleine Zelle 2d¹ abgab und daß die Schwesterzelle 2d² sich dann senkrecht dazu in äqualer Weise teilte. Dieses Alternieren der Teilungsrichtungen ist auch weiterhin sehr schön zu beobachten. Nachdem in der früher geschilderten Weise El und Er entstanden sind (Fig. 47—49), schnürt jede wiederum ein kleines Micromer nach dem animalen Pol hin ab, wie aus der Spindelstellung in Fig. 50 einwandfrei hervorgeht; nach ihrer Abschnürung sind diese Micromeren aber von den anderen nicht mehr zu unterscheiden. Ihre Schwesterzellen, die der Einfachheit halber die Bezeichnungen El und Er weiter führen mögen; teilen sich sodann senkrecht zu der vorhergehenden Richtung, also wieder mit quergestellter Spindelachse (Fig. 52). Die Vorgänge dabei gleichen aufs Haar denen bei der Teilung von 2d², und die beiden Schwesterzellenpaare sind wiederum an der plasmatischen Verbindung der in ihnen vorhandenen Sphärenreste zu erkennen. So entstehen aus El die beiden gleichgroßen Blastomeren Ell und Elm, aus Er ebenso Erl und Erm (der Zusatz l bedeutet lateral, m medial gelegen), also vier Zellen in einer Reihe nebeneinander. Man sieht diese 4 Zellen in dem senkrecht zur Furchungsachse gerichteten Schnitt Fig. 33, wo auch der plasmatische Zusammenhang zweier Schwesterzellen getroffen ist. In einem Frontalschnitt (Fig. 34) sind ebenfalls alle vier angeschnitten und außerdem ist in Erm der Kern zu sehen. Ein körperliches Bild dieses Stadiums zeigt schließlich Fig. 55. Es fehlen mir nun leider die nächsten Übergangsstadien in meinen Präparaten, so daß ich die Möglichkeit nicht ganz ausschließen kann, daß jede der vier Zellen wieder ein kleines Micromer nach dem animalen Pol hin abgibt. Doch ist mir das sehr unwahrscheinlich, erstens weil auch

WHITMAN nichts Derartiges sah, und zweitens, weil eine solche Teilung doch soviel Zeit in Anspruch nimmt, daß ich Stadien von ihr gefunden haben müßte. Außerdem liegen auf dem folgenden Stadium die Zellen so, wie es einer Teilung entspricht, die wiederum senkrecht zur vorhergegangenen verlaufen ist. Auf dem nächstältesten mir zu Gesicht gekommenen Stadium fand ich nämlich im ganzen sechs Zellen, auf jeder Seite drei. Von diesen liegen jeweils zwei übereinander medial und eine, die viel größer ist, lateral. Aus dem Größenverhältnis der sechs Zellen ist zu schließen, daß El^I und Er^I sich noch nicht geteilt haben, während aus Elm zwei Tochterzellen entstanden, nämlich El^{II} (die nach dem animalen Pol zu gelegene) und El^{III} (die mehr nach dem vegetativen Pol zu gelegene) und entsprechend aus Erm auch Er^I und Er^{II} . Man sieht diese sechs Zellen in der Rekonstruktion Fig. 57, wo allerdings die beiden äußersten von ihnen durch die Micromerenscheibe teilweise verdeckt sind. In dem Frontalschnitt Fig. 35 sind ebenfalls alle sechs angeschnitten. Ich habe leider keine Präparate gefunden, die etwa durch einen noch erhaltenen plasmatischen Verbindungsstrang beweisen, daß El^I und El^{II} sowie Er^I und Er^{II} Schwesterzellen sind, aber ich kann nicht zweifeln, daß es sich so verhält; WHITMAN'S Angaben stimmen damit auch überein. Erst später teilen sich auch die beiden zurückgebliebenen Zellen. El^I liefert El^{III} und die etwas größere Zelle El^{IV} ; ebenso teilt sich Er^I in Er^{III} und Er^{IV} . El^{III} und Er^{III} liegen mit El^{II} und Er^{II} in einer Querreihe, die Lage von El^{IV} und Er^{IV} scheint etwas zu variieren. Schon gleich nach der Bildung der beiden mittleren Paare bildet sich in ihnen eine kleine nach dem animalen Pol zu gerichtete Spindel; dasselbe geschieht auch in den äußeren Paaren gleich nach ihrer Entstehung. Wir haben natürlich in diesen acht Zellen die bekannten vier Paare von Teloblasten vor uns, die ich zum Unterschied von den Urmesodermzellen mit der Bezeichnung Telectoblasten zusammenfasse. In Fig. 58 sieht man sie sowie auch die von ihnen schon gebildeten Zellreihen.

Während dieser Zeit bilden die beiden Urmesodermzellen fortgesetzt neue, kleine Mesodermzellen, und die schon abgeschnürten vermehren sich durch Teilung, so daß die Mesodermstreifen rasch an Länge und auch an Breite gewinnen. Diese Vorgänge sind schon von WHITMAN (1878 u. 1887) ausführlich behandelt worden, so daß ich nicht darauf einzugehen brauche (vgl. auch Fig. 36 u. 49). Es sei nur bemerkt, daß die Zahl von Zellen, welche die beiden Ur-

mesodermzellen zu einer bestimmten Zeit erzeugt haben, nicht immer ganz gleich ist; so fand ich in verschiedenen Fällen: im linken Mesodermstreif 2, im rechten 8 Zellen, oder links 1, rechts 0, oder: links 3, rechts 1; oder links 4, rechts 6 usw. Eine Regelmäßigkeit besteht darin also offenbar nicht.

Gleichzeitig vermehrt sich auch die Kernzahl in den Macromeren 3A—3C (Fig. 53 u. 54). Im allgemeinen ist die Kernzahl in 3C (oder in 4C + 4c zusammen) höher als in den beiden anderen Macromeren, so findet man meistens 3A und 3B noch zweikernig, während in dem anderen Entoblasten oder seinen beiden Tochterzellen schon drei Kerne vorhanden sind. Aber ich habe auch einen Embryo gesehen, in welchem 3A vier Kerne, 4C + 4c dagegen nur drei enthielten. Die Gleichzeitigkeit der Mitosen ist in den Entoblasten — und offenbar auch in den Urmesodermzellen — von jetzt an aufgehoben. Die Kerne von 3A—3C wandern in dem Plasma; denn wenn noch sehr wenige vorhanden sind, drei oder vier, findet man schon einen oder zwei in der Nähe des vegetativen Poles. Der Chromatinreichtum der Entoblastenkerne und die geringe Ausbildung ihrer Sphären wird immer auffallender.

Über die Micromeren habe ich nichts mehr zu bemerken; sie füllen mit ihrer weiteren Vermehrung die Furchungshöhle ganz aus, wozu aber auch die Zellen der Mesodermstreifen beitragen.

WHITMAN (1878) hat schon die auffallenden Zellverschiebungen geschildert, welche eintreten, nachdem die beiden Urmesodermzellen entstanden sind. Die Macromeren 3A—3C umfließen gleichsam seitlich und unten die beiden genannten Zellen sowie in geringem Grade auch den ersten Somatoblasten. Dadurch wird die freie Oberfläche von Ml und Mr größtenteils, aber in den einzelnen Eiern in verschiedenem Maße von ihnen überdeckt. Von Mr tritt nur noch ein kleiner Teil am vegetativen Pol an die Oberfläche, aber auch Ml ist jetzt von außen in viel geringerer Ausdehnung als früher sichtbar (Fig. 55, 57 u. 58). Der erste Somatoblast bzw. seine Abkömmlinge werden von dieser Verlagerung viel weniger betroffen. Es betten sich also die beiden Urmesodermzellen tief in die Macromerensubstanz ein, Ml hauptsächlich in 3A, Mr besonders 3B, während der erste Somatoblast bzw. der rechts gelegene Telectoblast dem Macromer 3C anliegt (Fig. 33—36). WHITMAN erklärt dies durch Verschiebungen der Blastomeren untereinander, die auf den seitlichen Druck zurückzuführen sind, der durch die Teilungen von 2d² entsteht. Ich möchte darauf hinweisen, daß das Um-

fließen der genannten Zellen durch die Entoblasten erst von dem Moment an eintritt, wo diese mehrkernig werden. Dann ist offenbar ihre Oberflächenspannung bedeutend geringer geworden, denn nun senken sich alle anderen Zellen stets mit konvexer Oberfläche in sie ein; dadurch kommt dann das oben geschilderte Lagerungsverhältnis zustande. Warum die Oberspannung der Entoblasten so auffällig abnimmt, wenn diese mehrkernig werden, soll hier nicht weiter erörtert werden.

8. Abnorm sich entwickelnde Eier.

Einzelne der in kleinen Schälchen mit Wasser aufbewahrten Eier von *Clepsine* gingen mir zugrunde; das war leicht daran zu erkennen, daß solche Eier ihre leicht bräunliche oder gelbliche Färbung verlieren und ganz weiß werden und außerdem an ihrer Oberfläche sich aufzulösen beginnen. Solche Eier wurden natürlich entfernt. Es scheint aber, daß Eier, die abzusterben beginnen, vor dem Eintreten der eben geschilderten Veränderungen sich zuweilen noch unregelmäßig weiter furchen. Ich habe wenigstens einige Embryonen gefunden, deren Micromeren abnorm groß oder abnorm gelagert waren und deren Macromeren auch starke Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten zeigten. Bedeutsamer scheinen mir andere Anormalitäten. Öfters fand ich einen Embryo, der sonst keine Besonderheiten aufwies, aber am vegetativen Pol oder seitlich eine ganz schmale Zelle mit Kern zeigte, eingepreßt zwischen den Macromeren bzw. ihren großen Abkömmlingen; ein solcher Fall ist in Fig. 60 abgebildet. Ich weiß dafür nach Abwägung aller sonstigen Möglichkeiten nur die Erklärung zu geben, daß das Ei disperm befruchtet wurde und daß sich dann um den Spermakern, welcher nicht mit dem Eikern zur Verschmelzung kam, Plasma abgrenzte; diese Zelle wird dann gleichsam als Fremdkörper zwischen Blastomeren zusammengepreßt. Ich habe allerdings keinen Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung, habe auch niemals Dispermie mit Sicherheit nachweisen können, doch fand VEJDovsky (1888) im Ei von *Rhynchelmis*, das ja in vielen Beziehungen dem von *Clepsine* gleicht, zuweilen 2—6 Spermatozoen. Das in Fig. 60 abgebildete Ei ist in Fig. 59 vom animalen Pol zu sehen und zeigt noch eine weitere Eigentümlichkeit. Es sind in ihm nämlich nur sechs kleine Micromeren gebildet, und trotzdem ist das Macromer des D-Quadranten schon im Begriffe, sich in die beiden Urmesodermzellen zu teilen. Vermutlich ist hier der D-Quadrant aus unbekanntem Gründen noch

stärker als gewöhnlich vorausgeeilt und schreitet schon zu der genannten Teilung, bevor das zweite Micromerenquartett vollendet ist. Wahrscheinlich ist das Stadium folgendermaßen zusammengesetzt: 1A, 1B, 2C, 3D; 2d (im Begriffe, eine kleine Zelle abzuschneiden); 1a—1d, 2c, 3d. Dieses Ei stammt aus einem Gelege, das durchweg aus Eiern bestand, die sich in den verschiedensten Beziehungen abnorm entwickelten. Solche Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten sind gewiß für das Verständnis der Furchungsvorgänge nicht ohne Bedeutung, aber die einzelnen Formen von Anormalitäten sind zu selten aufgetreten, als daß man sie verwerten könnte.

9. Das spätere Schicksal der Blastomeren.

Wir haben die Furchung des Eies von *Clepsine* bis zu dem Stadium verfolgt, wo die wichtigsten Organanlagen sich gesondert haben. Um die Furchung der Rüsselegel mit jener der Polychäten vergleichen zu können, müssen wir noch die prospektive Bedeutung der Blastomeren wissen, deren Entstehung wir kennen gelernt haben. Diese ist im wesentlichen schon durch eine Reihe von Untersuchungen geklärt, und ich fasse im Folgenden ganz kurz deren Ergebnisse zusammen.

Schon WHITMAN (1878 u. 1887) hat nachgewiesen, daß die drei Macromeren, nach Abschneuerung von Micromeren, ausschließlich Entoderm liefern. Die Zellen der Micromerenscheibe bilden nach WHITMAN (1887) die Epidermisschicht, das Stomodäum, Sinnesorgane usw.; sie sind also ectodermaler Natur. Wir haben danach anzunehmen, daß das erste bis dritte Micromerenquartett, mit Ausnahme der acht aus dem ersten Somatoblasten entstehenden Telectoblasten, vor allem das Ectoderm des Kopfabschnitts liefern. Daß die tieferen Zellen der animalen Scheibe nach WHITMAN und auch nach BERGH (1891) Entodermzellen sind, braucht daran nichts zu ändern, denn sie können aus 3A—3C ihre Entstehung nehmen. Die beiden Urmesodermzellen liefern die Mesodermstreifen; die Vermutung WHITMAN'S, daß sie schließlich auch noch zum Aufbau des Entoderms beitragen, ist nicht bewiesen, und wir können das vorläufig auch nicht für sehr wahrscheinlich ansehen. Die zwei Gruppen von je vier Telectoblasten, die aus dem ersten Somatoblasten hervorgegangen sind, bilden zwei Stränge von je vier Zellenreihen, die sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung von der dorsalen Seite auf die ventrale verlagern, so daß sie schließlich in der ventralen Mittellinie zusammenstoßen. Nach den übereinstimmenden Beobachtungen

VON WHITMAN und BERGH (1891) entsteht dann aus den beiden mittleren Zellenreihen das Bauchmark, deren Telectoblasten also die Neuroblasten darstellen. Die anderen drei Paare bilden nach den Angaben BERGH'S und BÜRGER'S (1902), auf die wir uns stützen müssen, nicht die Nephridien, wie WHITMAN meinte, sondern ausschließlich die Ringmuskulatur. Sehr auffallend ist das Ergebnis von WHITMAN und BERGH, daß die Rumpfepidermis der Rüsselegel sich nicht von den Telectoblasten ableitet, sondern von der animalen Micromerenscheibe. In diesem Punkte stehen also die Rüsselegel im Gegensatz zu den Kieferegeln und den Polychäten, da bei diesen der erste Somatoblast Rumpfepidermis erzeugt. BERGH gibt dafür die hypothetische Erklärung, daß bei den Rüsselegeln von den Telectoblasten und ihren Mutterzellen frühzeitig einige Micromeren an die animale Zellscheibe abgegeben werden, welche den definitiven Rumpfepidermiszellen entsprechen, die bei den Kieferegeln erst später ihren Ursprung aus den von den Telectoblasten gebildeten Zellreihen nehmen. Wir sahen nun, daß bei *Clepsine* tatsächlich von den Stammzellen der Telectoblasten solche kleinen Zellen den animalen Micromeren hinzugefügt werden, und meines Erachtens ist die Grenze zwischen den vordersten Zellen der vier Paar Streifen und die Micromerenscheibe nicht scharf zu ziehen (Fig. 58 ist in dieser Beziehung schematisiert). Ich komme auf diese Frage nochmals im nächsten Abschnitt zurück, es sei aber damit festgestellt, daß auch bei *Clepsine* der erste Somatoblast den größten Teil des Rumpfectoderms bildet, nämlich Micromeren, welche zum Aufbau der Rumpfepidermis beitragen, und das gesamte Bauchmark, außerdem aber auch die — wohl als ectodermal zu bezeichnende — Ringmuskulatur.

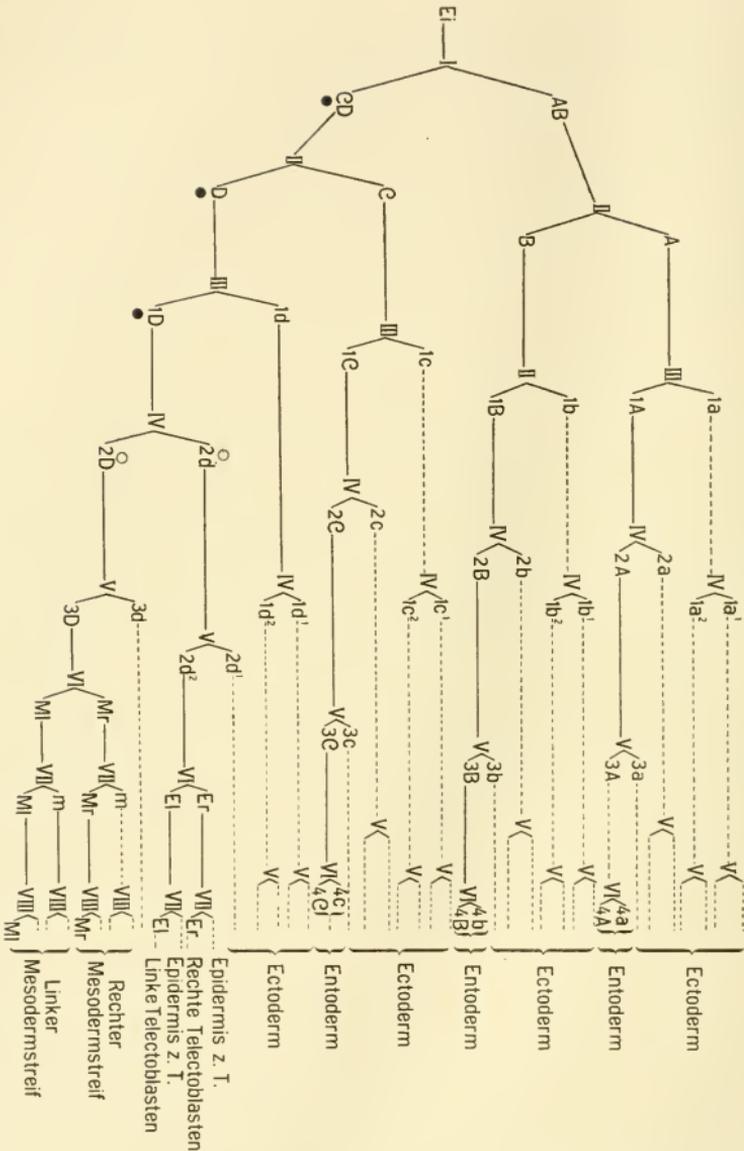
III. Allgemeiner Teil.

1. Vergleich zwischen der Furchung von *Clepsine* und der anderer Anneliden.

a) Zellfolgen und Teilungsgeschwindigkeiten bei der Entwicklung des *Clepsine*-Eies.

Der Furchungsverlauf von *Clepsine* ist in der Tabelle (S. 346) übersichtlich zusammengefaßt; sie stellt die Entwicklung bis zu jenem Teilungsschritt dar, welcher der Abschnürung des vierten Micromerenquartetts bei den Anneliden entspricht, während sie die von 2d stammenden und zu den vier Telectoblastenpaaren führenden

Furchungstabelle von *Clepsine*.



Zellfolgen nicht vollständig enthält. Zum Verständnis der Tabelle müssen einige Bemerkungen vorausgeschickt werden.

Die Blastomeren sind durch dieselben Buchstaben und arabischen Ziffern bezeichnet wie bisher, die Ordnungszahlen der Teilungsschritte werden durch die römischen Ziffern angegeben. Die Abkömmlinge der drei ersten Micromeren des A-, B- und C-Quadranten

sowie diejenige der Micromeren 1d, 2d¹ und 3d sind durch punktierte Linien, alle übrigen Zellfolgen dagegen durch ausgezogene Linien gekennzeichnet. Diese Unterscheidung wurde aus folgendem Grund gemacht. Wie ich schon oben bemerkte, ist es unmöglich, die weiteren Teilungen der kleinen Micromeren genau festzustellen; ich kann weder mit Sicherheit beweisen, ob sich ein bestimmtes Micromer (z. B. 2a oder 1c² oder 2d¹ usw.) wirklich regelmäßig teilt, noch ob dieses stets zu einer bestimmten Zeit geschieht. Aus den tatsächlich in den Micromeren zu beobachtenden Mitosefiguren und den auf den einzelnen Entwicklungsstadien festzustellenden Zahlen von Micromeren geht aber mit Wahrscheinlichkeit hervor, daß die Teilungen der Micromeren wirklich etwa so verlaufen, wie es in der Tabelle angegeben ist. Da aber die Darstellung dieser Zellfolgen, namentlich was den zeitlichen Verlauf der Teilungen anlangt, immerhin nur in hypothetischer Weise möglich ist, habe ich diese Teile des Furchungsschemas durch punktierte Linien angegeben. Diejenigen Zellfolgen, welche durch ausgezogene Linien gekennzeichnet sind, kann man sicher feststellen, und es lassen sich auch die Unterschiede der Teilungshäufigkeit in ihnen einwandfrei nachweisen. Das Schema ist natürlich in dem Sinne zu verstehen, daß der Beginn der Furchung links, das letzte dargestellte Stadium rechts steht; gleichzeitig erfolgende Teilungen sind also senkrecht untereinander verzeichnet. Da bei *Clepsine* aber der Eintritt der Teilung einer Zelle stets ein wenig variiert, muß die ganze tabellarische Darstellung, namentlich in ihrem rechts gelegenen Teil, als etwas schematisiert angesehen werden. Die Zellen, welche die Polplasmen als kompakte Massen mitbekommen, sind durch einen neben ihnen stehenden Punkt bezeichnet; an die Zellen 2d und 2D, in welchen sich die Polplasmen zwischen den Dotterschollen auflösen, ist ein mit Punkten ausgefüllter Kreis gezeichnet.

Aus dieser Tabelle kann man eine Anzahl der bemerkenswertesten Eigentümlichkeiten der Furchung von *Clepsine* ableiten. Im großen und ganzen folgt sie dem Typus der Spiralfurchung, was sich besonders darin zeigt, daß in jedem Quadranten drei Micromeren von Macromeren abgeschnürt werden; aber im A- und B-Quadranten, meistens auch im C-Quadranten wird statt der Abschnürung eines vierten Micromers nur die entsprechende Kernteilung durchgeführt, was durch eine Klammer hinter dem sechsten Teilungsschritt angedeutet ist, und in dem D-Quadrant ist dieser Teilungsschritt ganz abgeändert, da zwei gleiche Zellen ent-

stehen. Alle Micromeren, die durch punktierte Linien bezeichnet sind, teilen sich langsamer als die großen Zellen (die Macromeren und der erste Somatoblast); es scheint, daß sich hierin die kleinen Micromeren aller drei Quadranten gleich verhalten. Alle großen Abkömmlinge von CD (also 1D, 2D, 3D, Ml und Mr, 2d, 2d² usw., ferner C, 1C, 2C und 3C) teilen sich rascher als die großen Abkömmlinge von AB, und unter den ersteren eilen in der Teilung die Nachkommen von D wiederum jenen von C voraus. Dieser Phasenunterschied zwischen den vier Quadranten ist anfangs verhältnismäßig gering, so daß z. B. das 3-Zellenstadium und das 6-Zellenstadium rasch vorübergeht, da beim zweiten Teilungsschritt AB, beim dritten A und B die eiligeren Blastomeren stets wieder einholen. Allmählich wird der Unterschied aber immer größer, so daß er schließlich eine, später zwei ganze Teilungen und mehr beträgt. So tritt in 3D der sechste Teilungsschritt etwa zu derselben Zeit ein wie der fünfte in 2C und stets früher als der fünfte in 2A und 2B. Später sind die Nachkommen von 3D mindestens auf dem achten Furchungsschritt, wenn zur gleichen Zeit die Abkömmlinge von 2d² den siebenten und die der Macromeren 3A und 3B den sechsten durchlaufen. Daß die Teilungsgeschwindigkeit aber individuell variiert, wurde schon mehrfach hervorgehoben; so kann die Teilung von 2d gleichzeitig mit der von 3D oder früher eintreten.

Wie aus der Tabelle weiter hervorgeht, decken sich diese Unterschiede bis zu einem gewissen Grad wenigstens mit Verschiedenheiten in dem Gehalt an Polplasma substanz, wobei wir von dem Verhalten der Micromeren mit Ausnahme von 2d absehen müssen, schon deshalb, weil sie sich überhaupt langsamer teilen. Die Furchungsgeschwindigkeit der Abkömmlinge von AB, welches das Polplasma nicht mitbekommt, ist geringer als die in den Zellfolgen, welche sich von CD ableiten. Unter diesen zeigen die Nachkommen von C, welches ebenfalls ohne Polplasma bleibt, wiederum eine langsamere Teilung als die Deszendenten von D. Daß sich dann 2D, 3D usw. rascher teilen als der erste Somatoblast 2d, 2d² usw., kann auf die hier auch sonst noch zu beobachtende Gesetzmäßigkeit zurückgeführt werden, daß nämlich größere Zellen sich rascher teilen als kleinere; denn 2D ist etwa doppelt so groß wie 2d. Es gibt nun aber Tatsachen, welche diese scheinbar vollkommene Abhängigkeit der Teilungsgeschwindigkeit von dem Gehalt an Polplasma substanz in Frage stellen. C bekommt nämlich ebensowenig davon mit als A und B und teilt sich trotzdem rascher; ja es wurde

sogar erwähnt, daß zuweilen ein kleines Stückchen Polplasma dem Blastomer AB zugeteilt wird, während bei der Zerlegung von CD in C und D stets alles in die letztere Zelle gelangt.

b) Vergleich mit der Furchung der Polychäten.

Die Teilungsrichtungen bei den einzelnen Furchungsschritten des Eies von *Clepsine* sind im beschreibenden Teil genauer behandelt. Danach tritt die den Polychäten und einigen anderen Tiergruppen charakteristische spiralförmige Spindelstellung bei *Clepsine* nur wenig in Erscheinung: die vier ersten Micromeren liegen zwar so, wie es einer dextiotropen Teilung entspricht, aber nur für die Spindel in D konnte eine dextiotrope Spiralförmigkeit nachgewiesen werden. Der erste Somatoblast kommt nach der Orientierung der Teilungsfigur und nach seiner Lagebeziehung zu dem Macromer 2 D ganz deutlich durch eine läotrope Furchung zustande. Beide Teilungen stimmen in ihrer Richtung genau mit den entsprechenden im Polychätenei überein. Aber bei der Abschnürungen der übrigen Micromeren sowie bei deren Teilung ist von einer spiralförmigen Furchungsweise nichts mehr zu erkennen. Zum Teil mag dies bedingt sein durch den gewaltigen Größenunterschied zwischen Macromeren und Micromeren (2d ausgenommen) und vielleicht auch durch den Umstand, daß offenbar die Micromeren eines Quartetts nicht gleichzeitig zur Teilung schreiten.

Bei dem idealen Typus der Spiralförmigkeit teilen sich alle Zellen jeder Generation gleichzeitig, so daß ein 2-, 4-, 8-, 16-, 32-Zellenstadium usw. entsteht. Daß es sich bei *Clepsine* nicht so verhält, wurde oben ausgeführt; aber ganz ähnliche Abweichungen von diesem idealen Typus finden wir auch bei Polychäten nicht selten. Ganz ebenso wie bei *Clepsine* treten nach WILSON (1892) auch bei *Nereis* die Teilungen in den Macromeren des D- und C-Quadranten durchweg, d. h. bis zur Bildung des letzten Micromerenquartetts, früher ein als in den beiden anderen; eine ähnliche Ungleichheit in der Teilungsgeschwindigkeit fand z. B. noch MEAD (1897) bei *Amphitrite*; hier teilen sich beim vierten Furchungsschritt meistens alle Zellen synchron, beim fünften eilen 2D und 2d schon deutlich voran, und beim sechsten sind sie den anderen noch mehr voraus. Es lassen sich hierfür noch weitere Beispiele von den Polychäten und den Mollusken anführen, doch sei nur erwähnt, daß unter den letzteren *Trochus* nach ROBERT (1903) sich gerade umgekehrt verhält, indem 3D sich verspätet teilt.

Mit der ungleichzeitigen Teilung der Komponenten eines Quartetts steht ihre ungleiche Größe in Zusammenhang. Schon oben wurde erwähnt (S. 325), daß bei den Polychäten das größere Blastomer des 2- und des 4-Zellenstadiums sich im allgemeinen zuerst teilt; allerdings wurde auch auf Ausnahmen hingewiesen. Das Vorseilen der Abkömmlinge des D-Quadranten in der Teilung trifft wie bei *Clepsine* so auch bei Polychäten meist mit einer beträchtlicheren Größe von D bzw. 2d zusammen; bei *Arenicola* z. B. ist der erste Somatoblast, der hier allerdings in seiner Teilung den Zellen gleicher Generation wenig voraus ist, das größte Blastomer des Keimes.

Es zeigt sich also, daß eine ganze Anzahl von Abweichungen, welche *Clepsine* gegenüber dem idealen Spiraltypus aufweist, in ganz gleicher Art auch bei Anneliden und Mollusken vorkommen. Es ist die Regel, daß eine Zelle sich um so früher teilt, je größer sie ist (KORSCHULT u. HEIDER 1909), auch bei *Clepsine* bestätigt, ebenso wie die von KOFOID (1894) aufgestellte andere Gesetzmäßigkeit, daß nämlich ein absolut größerer Gehalt an Plasma größere Teilungsgeschwindigkeit bedingt. Denn wir sahen ja, daß sich dasjenige Blastomer zuerst teilt, welches das Polplasma enthält. Daß aber bei *Clepsine* sich gewisse Schwierigkeiten ergeben, wenn man alle Unterschiede in der Teilungsgeschwindigkeit auf dieses Prinzip zurückführen will, wurde schon oben (S. 348) besprochen.

Eigenartig aber ist die Abänderung, welche der sechste Teilungsschritt von *Clepsine* erfahren hat, und sie scheint in einem gewissen Zusammenhang mit der Abweichung zu stehen, welche bei dieser Form die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Blastomeren zeigt. Im A-, B- und C-Quadranten ist die Veränderung nicht sehr auffallend; sie besteht darin, daß die Abschnürung eines Micromers unterbleibt und nur die entsprechende Kernteilung durchgeführt wird. Da bei den Polychäten 3A und 3a usw. die gleiche Bedeutung haben, nämlich Entoderm liefern, ist das Unterbleiben der Plasmateilung nicht allzu auffallend, und dieses darf als etwas Sekundäres angesehen werden, weil erstens die Zweikernigkeit eines Blastomers nicht den gewöhnlichen und daher wohl auch nicht den ursprünglichen Zustand darstellt und zweitens die Teilung von 3C zuweilen noch durchgeführt wird. Prinzipieller Art aber ist die Abänderung im D-Quadranten; die Teilung wird hier durchgeführt, aber nicht in der für den Spiraltypus charakteristischen Art, sondern 3D teilt sich äqual in die beiden Urmesodermzellen. Es hat also der D-Quadrant von *Clepsine* alle Entodermanlagen eingebüßt, und zu der

Zeit, wo bei den Polychäten 3D sich in das entodermale Macromer 4D und das allein Mesoderm liefernde Micromer 3d (den zweiten Somatoblasten) teilt, zerfällt bei *Clepsine* 3D in zwei gleiche, Mesoderm erzeugende Teloblasten. Man kann nun die Frage aufwerfen, ob die Teilung von 3D bei *Clepsine* der Abschnürung von 4d bei den Polychäten entspricht und nur abgeändert ist oder ob die sechste Teilung des Macromers des D-Quadranten ganz ausgefallen ist, weil 3D schon dem zweiten Somatoblasten der Polychäten gleichzusetzen ist. Die Teilung von 3D würde also der ersten Teilung des zweiten Somatoblasten homolog sein. Die Frage kann natürlich nicht entschieden werden, auch ist daran zu erinnern, daß von 4d vielfach noch entodermale Zellen ihren Ursprung nehmen. Es sei nur erwähnt, daß schon mehrfach die Ansicht ausgesprochen wurde, daß im Laufe der Phylogenese bestimmte Furchungsschritte gewisser Blastomeren ausgefallen sind; so sind nach der Ansicht von BOVERI (1910b) bei den Nematoden die beiden ersten, meridionalen Teilungen verloren gegangen, und WILSON (1898) hat gleichsam phylogenetische Stufen dieser Rückbildungen von Furchungsschritten gefunden, indem er bei *Spio*, *Aricia* und *Amphitrite* die Abschnürung von rudimentären Entodermzellen vom zweiten Somatoblasten beobachtete. Es ist sehr auffallend, wie groß die Urmesodermzelle von *Clepsine* im Vergleich zu der anderer Anneliden ist; sie muß also (vgl. TREADWELL, 1898) eine besonders große Menge Mesodermmaterial enthalten. Vielleicht ist das unter dem Gesichtspunkte recht verständlich, daß bei *Clepsine* infolge Mangels eines Larvenstadiums die Mesodermstreifen frühzeitig zur Ausbildung der mesodermalen Organe schreiten. Die Mesodermstreifen der Anneliden müssen bekanntlich zu dem Entomesoderm gerechnet werden; da dieses sich bei *Clepsine* aber schon auf dem 4-Zellenstadium von den Entodermanlagen gesondert hat, ist hier seine Natur aus der Ontogenese nicht mehr zu erweisen. Da aber zweifellos das Mesoderm der Rüsselegel dem der anderen Anneliden gleichzusetzen ist, so geht daraus hervor, daß die Homologie dieses Keimblattes infolge Abänderung der Entwicklungsweise ontogenetisch verdunkelt werden kann.

Die Teilungsrichtungen des ersten Somatoblasten variieren bei den Polychäten nach den Arten in hohem Grade. Bei *Nereis* schnürt er nach WILSON (1892) zuerst drei kleine Zellen ab, um sich dann bilateral in zwei gleiche Zellen zu teilen; dann bildet jede wiederum drei kleinere Zellen, um sich dann ebenfalls äqual zu teilen, so daß vier Teloblasten in einer Reihe nebeneinander zustande kommen.

Wohl genauer sind die Schicksale der Zelle 2d von *Arenicola* durch CHILD (1900) bekannt; ohne auf sie einzugehen, sei nur erwähnt, daß zunächst noch dem Spiraltypus folgende, später aber symmetrische Teilungen auftreten. Ganz anders verhält sich der erste Somatoblast von *Clepsine*; alternierende dextrope und läotrope Teilungen sind hier nicht mehr festzustellen, sondern nur noch symmetrische, wobei die „Perpendikularitäts-Regel“ (KORSCHULT u. HEIDER, 1909) sehr schön gewahrt bleibt. Die Herstellung einer bilateralen Symmetrie geschieht in diesem Keimesbezirk also sehr frühzeitig, was vielleicht damit zusammenhängt, daß eigentlich dieser allein dem Embryo einen bilateralen Bau gibt. Es wurden oben die Ergebnisse von WHITMAN und von BERGH angeführt, nach welchen der erste Somatoblast von *Clepsine* außer dem Nervenstrang höchstens einen kleinen Teil des Rumpfectoderms bildet, da die Rumpfepidermis sich von der animalen Micromerenkappe ableiten soll. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß auch bei Polychäten Abkömmlinge von anderen Micromeren am Aufbau des Hyposphären-Ectoderms teilnehmen; wie KORSCHULT u. HEIDER ausgeführt haben, scheint die Ausdehnung der sich von 2d ableitenden somatischen Platte und damit auch ihre Anteilnahme an der Ausbildung des Rumpf-Ectoderms zu variieren; so ist sie verhältnismäßig klein z. B. bei *Podarke* nach TREADWELL (1901). Da bei *Clepsine* aus 2d eine (ectodermale) Muskelschicht, die Ringmuskulatur, entsteht, werden offenbar andere Quellen zur Ausbildung der Rumpfepidermis stärker herangezogen. — Ich habe schließlich noch zu bemerken, daß ich nichts darüber angeben kann, ob sich von einem oder dem anderen der drei ersten Micromerenquartette Mesenchymzellen ableiten.

c) Vergleich mit der Furchung der Kieferegeln.

Die Furchung des Eies von *Nephelis* ist zwar mehrfach untersucht worden, doch können wir uns damit begnügen, die Angaben des letzten Autors auf diesem Gebiete, SUKATSCHOFF (1903), zum Vergleiche zu benützen. Dieser kam zu folgenden Ergebnissen. Die Entwicklung bis zum 8-Zellenstadium verläuft genau wie bei *Clepsine* (nur sind Polplasmen nicht beschrieben). Die vier am animalen Pol liegenden Micromeren liefern das Ectoderm des Kopfbapfens sowie die Schlundwand und die Muskulatur des Larvenschlundes. Von den drei mehr ventralen Macromeren (die als 1A, 1B und 1C zu bezeichnen wären) schnürt merkwürdigerweise 1C gleich eine Entodermzelle in die Furchungshöhle ab, worauf sich dann alle drei bei

der weiteren Entwicklung passiv verhalten, da ihre Kerne degenerieren und ihr Plasma allmählich resorbiert wird. Das vierte Macromer (= 1D) spielt die Hauptrolle bei der Entwicklung; es teilt sich in eine mehr oben und eine weiter unten gelegene Zelle (von SUKATSCHOFF D^1 und D^2 bezeichnet, während nach der neuen Nomenklatur wohl die Namen 2d und 2D angebracht wären). Wiederum sehr auffallend ist, daß jede von ihnen eine Entodermzelle abschnüren soll, und von dieser Quelle soll überhaupt der größte Teil des Darmes seinen Ursprung nehmen; nach BÜTSCHLI (1877) stammt allerdings die eine von diesen Entodermzellen von dem Macromer, welches wir mit 1A bezeichnen müssen. Von D^1 (bzw. 2d) schnüren sich außerdem nach dem animalen Pol zwei kleine Zellen ab, welche SUKATSCHOFF als Neuroblasten ansieht; sie würden also den Telectoblasten $E1^{IV}$ und $E2^{IV}$ von *Clepsine* entsprechen. Weiterhin teilen sich D^1 und D^2 derart, daß jede eine Querzellenreihe von 8 Blastomeren liefert; die von D^2 stammende liegt näher am vegetativen Pol. Die beiden Endzellen der D^2 -Reihe sind Urmesodermzellen, die übrigen sechs liefern larvale Ectodermzellen sowie einen Teil der Darmwand. Das mittlere Paar der weiter gegen den animalen Pol zu gelegenen D^1 -Reihe gibt dem Kopfkeim den Ursprung, und die drei äußeren Zellpaare sind Telectoblasten, indem sie Rumpfepidermis und Ringmuskulatur liefern.

Mit der Entwicklung von *Clepsine* stimmt, wie erwähnt, die von *Nephele* bis zum 8-Zellenstadium vollkommen überein; außerdem gleichen sich beide noch in folgenden Punkten: aus D^1 (= 2d) entstehen alle 4 Paare von Telectoblasten und aus D^2 (= 2D) die Urmesodermzellen; die Micromeren (1a—1d) gehen in die Bildung des Kopfabschnittes auf (bei *Clepsine* verhält es sich wenigstens wahrscheinlich so); der D-Quadrant zeigt eine beschleunigtere Teilung, und schließlich fehlt in ihm ein entodermales Macromer (4D).

In anderen Merkmalen unterscheidet sich die Furchung von *Nephele* nicht nur von der von *Clepsine*, sondern zum Teil auch von jener der Polychäten. Eigenartig ist schon die Entstehung der Neuroblasten zu so früher Zeit; man würde es verständlicher finden, wenn die beiden mittleren Zellen des D^1 -Streifens zu Neuroblasten und die beiden von D^1 (= 2d) nach dem animalen Pol abgeschnürten Blastomeren zu den Stammzellen des Kopfkeimes würden. Weiter ist auffallend gegenüber *Clepsine* die vielseitige Bedeutung der Zelle D^2 (= 2D), da sie außer den Urmesodermzellen noch larvale Epidermis- sowie Entodermzellen liefert; immerhin wäre das noch be-

greiflich, aber eigentümlich ist es, daß die Stammzellen der beiden letzteren Elemente mit den Urmesodermzellen eine ebensolche Querreihe bilden wie die Telectoblasten. Ganz merkwürdig ist schließlich die Abgabe von Entodermzellen von D^1 (= 2d) und D^2 (= 2D).

SUKATSCHOFF hat selbst die Schwierigkeit einer genauen Feststellung der Zellfolgen betont, was ich nach meinen Erfahrungen an dem viel leichter zu untersuchenden *Clepsine*-Ei wohl begreife, und er sagt auch ausdrücklich, daß die Entwicklung von *Nephelis* noch nicht vollständig aufgeklärt ist. So darf man wohl annehmen, daß bei einer Nachprüfung manche der merkwürdigen Abweichungen von *Clepsine* und den Polychäten sich als nicht bestehend erweisen werden. Doch möchte ich damit nicht sagen, daß man eine vollständige Übereinstimmung zwischen *Clepsine* und *Nephelis* zu erwarten hat. So wie sich die Entwicklung von *Clepsine* in manchen auffallenden Merkmalen von der der Polychäten unterscheidet, wird auch die Furchung der Kieferegel ihre Eigenarten besitzen, und aus den bisherigen Angaben möchte ich ebenso wie andere Autoren schließen, daß die Entwicklung von *Nephelis* stärker abgeändert ist als die der Rüsseegel.

Anhangsweise sei noch folgendes bemerkt: über die Furchung von *Branchiobdella* hat SALENSKY (1887) einiges veröffentlicht; danach scheinen nicht nur die Anfangsstadien, sondern auch spätere denen von *Clepsine* sehr ähnlich zu sein. Von der ersten Entwicklung der Oligochäten wissen wir noch sehr wenig. Wenn es aber einem Untersucher wie WILSON (1890) nicht gelang, sich einige Klarheit über die Zellfolgen bei diesen zu verschaffen, so müssen sie einer Untersuchung auch besondere Schwierigkeiten entgegensetzen. Es scheint nach der Darstellung des genannten Autors und auch nach Untersuchungen von VEJDOVSKY (1888) an *Rhynchelmis*, daß diese Schwierigkeiten vor allem in einer großen individuellen Variabilität der Furchungsvorgänge bestehen.

2. Über das Determinationsproblem bei *Clepsine*.

Die für die Spiralfurchung charakteristischen Lagebeziehungen der Blastomeren zueinander kommen bekanntlich nicht erst nach vollzogener Teilung zustande, so daß sie nicht auf die Oberflächenspannungsverhältnisse des ganzen Keimes und der einzelnen Blastomeren zurückgeführt werden können, vielmehr stellen sich die Spindeln von vornherein so ein, wie es der endgültigen Lage der Zellen entspricht. Die eine Möglichkeit der Erklärung, dafür die

Kerne verantwortlich zu machen, ist aussichtslos, weil sie sich auf keine tatsächlichen Feststellungen zu stützen vermag. Man kann aber die Ursachen der Teilungsrichtung bei der Spiralfurchung auch in der Form oder inneren Struktur des Eies und der Blastomeren suchen und also annehmen, daß diese nicht nur die spiraloge Einstellung der Spindeln, sondern auch deren regelmäßig abwechselnde Richtung bedingen. Die leicht feststellbare Form der Blastomeren gibt uns aber für eine solche Erklärung keine Handhabe, so daß es notwendig ist, die schwerer zu erkennende innere Struktur als Ursache der Teilungsrichtung anzusehen. Ohne die Beobachtungen, die man als Stütze hierfür heranziehen könnte, diskutieren zu wollen sei die letztere Hypothese angenommen und damit vorausgesetzt, daß eine in der Grundsubstanz des Eies bzw. der Blastomeren vorhandene spiraloge Metastruktur die spiraloge Richtung der Spindel determiniert und daß bei jedem Furchungsschritt die Richtung der Spiralstruktur und damit die Spiralteilung eine Umkehrung erfährt.

Damit wäre aber bei weitem noch nicht alles erklärt. Denn es treten im Verlaufe der Spiralfurchung Komplikationen auf, auf welche u. a. MEAD (1897) aufmerksam gemacht hat; es gehen nämlich plötzlich gewisse Zellen von der Spiralfurchung zu einer streng bilateral-symmetrischen über, während ihre Schwesterzellen die ursprüngliche Teilungsweise beibehalten. Auch dafür haben wir keine Erklärung, die durch Beobachtung einigermaßen zu beweisen wäre. Wir können nur wieder annehmen, daß mit der Trennung zweier Schwesterzellen die innere Struktur der einen sich so verändert, daß sie sich von nun an in anderer Weise teilt.

Die Spiralfurchung ist aber bekanntlich nicht nur durch die Teilungsrichtung gekennzeichnet, sondern auch noch durch andere Merkmale. Erstens zeigt sich bei ihr eine unverkennbare Polarität hinsichtlich der räumlichen Orientierung der embryonalen Anlagen und der Beschaffenheit der Blastomeren im Embryo. Nach dem animalen Pol hin werden die ectodermalen Micromeren abgeschnürt, während — wenigstens in typischen Fällen — entodermale Zellen den vegetativen Pol umgeben, und in den meisten Fällen sind die animalen Zellen mehr oder weniger kleiner als die vegetativen. Zweitens ist stets in bezug auf entwicklungsgeschichtliche Bedeutung, meistens auch in Beziehung auf sofort vorhandene morphologische Merkmale ein Unterschied ausgebildet zwischen dem D-Quadranten einerseits und den drei übrigen andererseits.

Man muß demnach bei der Spiralfurchung drei räumliche Diffe-

renzierungsrichtungen unterscheiden: 1. eine alternierend spiralige, welche dem Furchungstypus seinen Namen gegeben hat, weil sie die besondere nur ihm zukommende ist; 2. eine polare; 3. eine, die senkrecht zur zweiten verläuft und etwa mit der späteren dorso-ventralen Richtung zusammenfällt. Zur Erklärung der ersten müssen wir uns mit dem begnügen, was oben ausgeführt wurde, dagegen soll die Frage erörtert werden, ob die beiden anderen Differenzierungsrichtungen auf die Plasmastruktur des ungeteilten Eies zurückgeführt werden können, eine Frage, welche bei Eiern mit nicht spiraliger Furchung schon sehr oft behandelt worden ist.

Unterschiede zwischen der animalen und vegetativen Hälfte von Embryonen sind schon seit langer Zeit mit einer polaren Struktur der Eizelle erklärt worden. Ich erinnere nur an die bei den telolecithalen Eiern so deutlich in Erscheinung tretende BALFOUR'sche Regel der Zellteilung. Während aber hier Zellgröße und Teilungsgeschwindigkeit mit dem polaren Eibau in Zusammenhang gebracht wird, tut dies BOVERI (1910 a und b) beim *Ascaris*-Ei hinsichtlich der entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung der Blastomeren; er wies experimentell unzweifelhaft nach, daß die Sonderung der Anlagen bei den ersten Teilungsschritten des *Ascaris*-Eies nur auf polaren Unterschieden im Plasma der Eizelle beruhen kann. Es ist klar, daß auch bei den Anneliden der vielfach nachgewiesene polare Bau des Eies in einem Zusammenhange mit der polaren Verteilung der nach Beschaffenheit und entwicklungsgeschichtlicher Bedeutung unterschiedenen Zellen stehen muß. Daß speziell das Ei von *Clepsine* eine polare Struktur hat in dem Sinne, daß sein Plasma am animalen Pol anders ist als am vegetativen, wird dadurch bewiesen, daß erstens die animale Eihälfte leichter ist als die vegetative und zweitens das animale Polplasma anders geformt ist als das vegetative. Dadurch läßt sich bis zu einem gewissen Grade verstehen, daß die Micromeren sich in ihrer Größe und Bedeutung von den Macromeren unterscheiden; die Verteilung des Dotters kann, weil sie eben eine gleichmäßige ist, hierbei keine Rolle spielen, sondern die Ursachen müssen im Bildungsplasma zwischen den Dotterschollen liegen. Die Kerne und Teilungsapparate können zur Erklärung der Differenzierung von Micromeren und Macromeren nicht herangezogen werden, weil bei der Micromerenbildung wenigstens im Anfang Tochterkerne und Spindelpole gleich groß sind.

Läßt sich aber auch der Unterschied zwischen dem D-Quadranten und den drei anderen, welcher bei der Entwicklung nach dem Spiral-

typus und ganz besonders speziell bei *Clepsine* auftritt, auf den Bau des ungefurchten Eies zurückführen? Es scheint mir, daß zwischen dem Verhalten von *Clepsine* und jenem von *Polyphemus* nach KÜHN (1912) eine auffällige Parallele besteht. KÜHN zeigte erstens, daß bei dieser Cladocere die vom animalen Pol zum vegetativen abnehmende Größe und Teilungsgeschwindigkeit der Blastulazellen unabhängig ist von ihrer Verwandtschaft, aber sich eindeutig beziehen läßt auf ihren Gehalt an animalen resp. vegetativem Eiplasma; zweitens aber ist die geringere Teilungsgeschwindigkeit des einen Quadranten verständlich, wenn angenommen wird, daß dieser mehr vegetatives Eiplasma als die anderen erhält; das aber tritt infolge einer Schrägstellung der ersten Furchungsspindel tatsächlich ein. Man kann nun zeigen, daß unter einer einfachen Voraussetzung auch bei *Clepsine* der ursprünglich rein polare Bau des Eies dazu führen muß, daß ein Quadrant sich von den anderen wesentlich unterscheidet, nämlich der durch eine große entwicklungsgeschichtliche Bedeutung ausgezeichnete D-Quadrant.

Die erste Furchungsteilung vollzieht sich, nachdem im Ei aus unbekanntem Gründen ein animales und ein vegetatives Polplasma entstanden ist; sie verläuft inäqual, indem der eine Spindelpol in die Eiachse, d. h. die Verbindungslinie beider Polplasmen, der andere aber exzentrisch zu liegen kommt. Es ist möglich, daß diese beiden Tatsachen in kausalem Zusammenhang stehen. Wenn die beiden Teilungszentren von vornherein ungleich stark sind (vgl. BONNEVIE, 1910), so wäre es wie bei *Polyphemus* nach KÜHN annehmbar, daß das stärkere sich des leichter teilbaren Bildungsplasmas, also der Polplasmen, in höherem Grade bemächtigt als das andere, so daß es dann notwendig näher an die Verbindungslinie der Polplasmen rücken muß. Daraus würde sich dann die exzentrische Lage der ersten Furchungsspindel ergeben. Da aber eine verschieden starke Ausbildung der beiden Teilungszentren anfangs nicht zu beobachten ist, darf es auch als wahrscheinlicher gelten, daß sie erst allmählich zustande kommt; dies kann aber vielleicht durch den Einfluß der Polplasmen geschehen. Denn da nicht anzunehmen ist, daß die beiden Zentren von vornherein genau symmetrisch zur Verbindungslinie der Polplasmen liegen, wird fast immer eines von ihnen dieser ein wenig benachbarter sein, damit aber auch ein wenig näher an den Polplasmen liegen; und wenn dann der Centropiasmakugel Bildungsplasma zuströmt (vgl. VEJDOVSKY u. MRÁZEK, 1903), wird das den Polplasmen benachbarte Centrosom etwas mehr davon zu-

geführt bekommen. Es wird ein wenig größer, dadurch auch kräftiger und wird daher nun ebenso, wie es oben angenommen wurde, in stärkerem Grade als das andere die Polplasmen in seinen Wirkungsbereich zu ziehen bestrebt sein. Durch Wechselwirkung dieser beiden Momente (stärkere Zufuhr von Plasma zum einen Centrosom größere Anziehung zwischen diesem und den Polplasmen) kommt dann die stark inäquale Ausbildung und exzentrische Lage der Spindel zustande. Daraus aber ergibt sich die früher geschilderte Lage der ersten Furchungsebene und damit die Zuteilung der Polplasmen auf das größere Blastomer CD. Aus denselben Gründen muß sich dann dieses ebenfalls in zwei ungleiche Zellen zerlegen, von welchen wiederum die größere, D, die Polplasmen allein erhält; dagegen ist kein Grund ersichtlich, warum in AB die Spindel heteropol werden sollte, und tatsächlich teilt sich diese Zelle auch äqual. Damit ist die Zusammensetzung des 4-Zellenstadiums aus einem größeren und drei kleineren Blastomeren gegeben, außerdem aber auch ein Unterschied im Bau, weil nur D die Polplasmen erhält. Es ist also D sowohl absolut wie relativ reicher an Bildungsplasma, so daß seine größere Teilungsgeschwindigkeit verständlich ist. In welchen genaueren Beziehungen zu diesen Geschehnissen der Unterschied steht, der nun zwischen D und den drei anderen Blastomeren hinsichtlich ihrer entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung vorhanden ist, bleibt unbekannt.

Wenn man nun keine dieser beiden im Vorstehenden ausgeführten Hypothesen für plausibel hält, so muß man sich auf andere Weise die heteropole Ausbildung der Spindel erklären, denn eine Ursache muß doch dafür vorhanden sein. Da man die Teilungszentren und die Polplasmen dann nicht dafür verantwortlich machen will und Kern sowie der Dotter — dieser wegen seiner gleichmäßigen Verteilung — nicht in Frage kommen können, so bleibt noch die Möglichkeit, in dem das ganze Ei durchsetzenden Bildungsplasma eine in der Richtung der ersten Furchungsspindel orientierte strukturelle Differenzierung anzunehmen, welche die inäquale Beschaffenheit der Spindel hervorruft. Man muß aber dann noch die zweite Annahme machen, daß eine ähnliche Differenzierung, aber in anderer Richtung, aus unbekanntem Gründen in CD auftritt, damit man die ungleiche Teilung auch dieser Zelle erklären kann, muß aber gleichzeitig auch voraussetzen, daß — wiederum aus unbekanntem Gründen — in AB eine solche Orientierung der Struktur des Grundplasmas nicht eintritt, weil diese Zelle sich ja äqual teilt.

Tatsachen, welche eine endgültige Beantwortung dieser Frage ermöglichen, kann man nur durch eine experimentelle Untersuchung dieser Entwicklungsvorgänge gewinnen; wenn eine Verlagerung der Polplasmen ohne Einfluß ist auf die Gestaltung der ersten Spindel und ihre Richtung im Ei, dann käme wohl nur die letzte der drei Erklärungen in Frage.

Im Folgenden soll nun der Versuch unternommen werden, ob auch noch weitere Furchungserscheinungen des *Clepsine*-Eies sich auf die im Ei vorhandenen besonderen Strukturen, also auf die Polplasmen, zurückführen lassen. Nach dem Vorstehenden ist es klar, daß wir dabei wieder nicht zu definitiven Ergebnissen gelangen werden, sondern nur zu Fragestellungen für eine experimentelle Untersuchung. Mit der Erscheinung, daß sich in den vier Quadranten nun erst mit dextroter, dann mit läotroter Teilungsrichtung je ein Micromer abschnürt, müssen wir uns unter dem Hinweis auf die Annahme einer alternierenden spiraligen Struktur in der Grundsubstanz abfinden. Es fragt sich nur, ob wir den Unterschied zwischen den beiden folgenden Teilungen im D-Quadranten, wie er sich in der Größe des gebildeten Micromers zeigt, wieder mit den im Ei sichtbar vorhandenen Strukturen in Zusammenhang bringen können. Wir setzen dabei voraus, daß der innere polare Eibau bedingt, daß an den animalen Pol kleine Zellen abgeschnürt werden. Bei der Bildung von 1d liegt die Spindel ebenso wie in den anderen drei Blastomeren frei im Dotter, ist also dem Einfluß dieser hypothetischen polaren Struktur der Grundsubstanz ebenso wie die anderen Spindeln unterworfen, daher ist 1d ebenso klein wie 1a, 1b und 1c. Bei der nächsten Teilung der Macromeren ist aber die Spindel von 1D, wie früher geschildert, mitten in der hauptsächlich aus den Polplasmen entstandenen Protoplasmainsel gelagert, befindet sich also unter ganz anderen Bedingungen. Ziemlich sicher scheint es, daß durch diesen Umstand die Spindel verhindert wird, so nahe an den animalen Pol zu rücken, wie dies in den anderen Macromeren geschieht; schon dadurch muß es zu einer beträchtlicheren Größe von 2d kommen. Das schließliche Größen- und Lageverhältnis von 2D und 2d kann man also auf die Konkurrenz dreier Entwicklungsfaktoren zurückführen, erstens auf den eben erwähnten Einfluß der die Spindel umgebenden Protoplasmamasse, zweitens auf die hypothetische Spiralstruktur der Grundsubstanz und drittens auf das Bestreben der polaren Struktur, eine Teilung von 1D in ein sehr großes

Macromer und ein sehr kleines Micromer herbeizuführen. Mit dieser Teilung ist wieder ein erheblicher Fortschritt in der Sonderung der embryonalen Anlagen erzielt, da sich hierbei die Stammlinie des Mesoderms von jener der Telectoblasten getrennt hat. Wir sahen, daß die Teilungsgeschwindigkeit von 2D größer ist als die von 2d. Eine Verschiedenheit im relativen Reichtum an Protoplasma kann man nicht sehen, da aber 2D etwa doppelt so groß ist wie 2d, läßt sich die raschere Teilung von 2D im Einklang mit Erfahrungen an anderen Objekten (s. S. 350) auf den absolut größeren Plasmagehalt dieser Zelle zurückführen. Dieser aber ist nach unserer Annahme erklärt, weil die Struktur des Eies dazu führen mußte, daß 2D größer als 2d wird. Der Unterschied in der entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung beider Zellen etabliert sich, weil gemäß der hypothetischen polaren Struktur der Grundsubstanz die nach dem animalen Pol abgeschnürten Micromeren, also auch 2d, Ectodermqualitäten erhalten. Daß aber im Macromer des D-Quadranten, nachdem es wie die übrigen noch ein kleines Micromer abgeschnürt hat, nur Mesodermanlagen stecken, in den anderen Macromeren nur Entodermanlagen, das kann bezogen werden auf den großen Strukturunterschied zwischen dem D-Quadranten und den drei anderen, der sich durch die zwei ersten Teilungen eingestellt hat. Dieser Unterschied mag auch bedingen, daß die drei sehr plasmarmen Entodermmacromeren zu der Abschnürung eines vierten Micromers nicht mehr fähig sind, so daß nur ihr Kern sich teilt, während umgekehrt das sehr plasmareiche Mesodermmacromer 3D jetzt sogar eine äquale Teilung durchführt.

Die vom Spiraltypus abweichende Teilungsweise des Macromers 3D kann aber nicht durch seinen größeren Plasmagehalt erklärt werden; denn beim vorhergehenden Teilungsschritt wurde ja noch in typischer, spiraliger Weise ein Micromer von ihm abgeschnürt. Man könnte daher folgendermaßen argumentieren. Der Plasmareichtum im D-Quadranten bewirkt, daß in demselben alle Entodermanlagen des Kernes unterdrückt werden; daher finden sich nach Abschnürung von 3d im Kerne von 3D nur noch Mesodermanlagen. Das bewirkt, daß bei den folgenden Teilungen die Determination durch das Plasma zurücktritt und die durch den Kern ausgeübte nun allein die entscheidende ist. Das ist so zu verstehen, daß nun der Kern die phylogenetisch ererbte Spiralstruktur des Plasmas umändert in eine bilateral-symmetrische, so daß eine äquale Teilung erfolgt. In ähnlicher Weise wäre auch die veränderte Teilungs-

weise des ersten Somatoblasten zu erklären; die durch die bisherige Furchung zustande gekommene besondere Struktur seines Plasmas bewirkt eine Differenzierung seines Kernes derart, daß in ihm nur noch die Anlagen für das Ectoderm entwicklungsfähig sind. Deren erste Aktion ist eine Beeinflussung des Zellplasmas, die dessen spiralige Grundstruktur aufhebt und dafür eine bilateral-symmetrische hervorruft. Dementsprechend verlaufen auch die folgenden Teilungen, wobei die nicht nur bei der Spiralfurchung, sondern auch bei anderen Furchungsweisen zu beobachtende Perpendikularitätsregel in Erscheinung tritt. Die im Vorstehenden gemachte Annahme, daß von einem gewissen Entwicklungsstadium an nicht mehr das Plasma allein die Teilungsweise bestimmt, sondern daß die unterdessen vom Plasma differenzierten Kerne auf die Plasmastruktur rückwirken und damit auch auf die Teilungsart Einfluß gewinnen, enthält also die Vorstellung, daß die zunehmende Differenzierung während der Entwicklung auf einer abwechselnden verändernden Einwirkung von Kern und Plasma aufeinander beruht (BOVERI, 1910a).

Es wurde schon früher ausgeführt, daß die Lagebeziehungen der Urmesodermzellen und der Stammzellen der Telectoblasten zu den Entoderm-Macromeren durch die sich verändernden Oberflächenspannungsverhältnisse der letzteren sich bis zu einem gewissen Grade mechanisch erklären lassen. Die Ausbildung einer Symmetrieebene im Embryo kann hauptsächlich als die Folge der bilateral-symmetrischen Teilungen in der vom ersten Somatoblasten stammenden Zellfolge angesehen werden.

Wie schon mehrfach betont wurde, soll das Vorstehende nur ein Versuch sein, die Furchung des *Clepsine*-Eies auf experimentell erforschbare Entwicklungsfaktoren zurückzuführen. Ich möchte auch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß bei anderen Anneliden die Teilungen des Eies und seiner Blastomeren in ähnlicher Weise erfolgen wie bei *Clepsine*, ohne daß aber auch ähnliche Strukturen im Ei nachzuweisen sind; an anderer Stelle werde ich darauf näher eingehen.

Literaturverzeichnis.

- BERGH, R. S., 1891, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 52.
- BONNEVIE, KR., 1910, Über die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung, in: *Arch. Zellforschung*, Vol. 5.
- BOVERI, TH., 1910a, Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ-ungleicher Chromosomen-Teilung, in: *Festschrift R. HERTWIG*, Vol. 3.
- , 1910b, Über die Teilung centrifugierter Eier von *Ascaris megalocephala*, in: *Arch. Entw.-Mech.*, Vol. 30.
- BÜRGER, O., 1902, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Clepsine*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 72.
- BÜTSCHLI, O., 1877, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. III. Zur Kenntnis des Furchungsprozesses und der Keimblätterbildung bei *Nephele vulgaris* MOQU. TAND., *ibid.*, Vol. 29.
- CHILD, C. M., 1900, The early development of *Arenicola* and *Sternaspis*, in: *Arch. Ent.-Mech.*, Vol. 9.
- EISIG, H., 1898, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 13.
- GATHY, E., 1900, Contributions à l'étude du développement de l'œuf et la fécondation chez les Annélides (*Tubifex rivulorum* LAM. et *Clepsine complanata* SAV.), in: *Cellule*, Vol. 17.
- GRUBE, A. E., 1844, Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte der Clepsinen, Königsberg.
- KOFOID, C. A., 1894, On some laws of cleavage in *Limax*, in: *Proc. Amer. Acad. Boston*, Vol. 29.

- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1909, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, 3. Lief., Jena.
- KÜHN, A., 1912, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von *Polyphemus pediculus* DE GEER, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat.
- LILLIE, FR. R., 1906, Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetoptorus*, in: Journ. exper. Zool., Vol. 3.
- MEAD, A. D., 1897, The early development of marine Annelids, in: Journ. Morphol., Vol. 13.
- ROBERT, A., 1903, Recherches sur le développement des Troques, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 10.
- ROBIN, CH., 1875, Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinees, in: Mém. Acad. Sc. Paris, Vol. 40.
- SALENSKY, W., 1885, Etudes sur le développement des Annélides. 2e partie. Développement de *Branchiobdella*, in: Arch. Biol., Vol. 6.
- SCHAXEL, J., 1912, Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. Erster Teil. Die Geschlechtszellenbildung und die normale Entwicklung von *Aricia foetida* CLAP., in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Anat.
- SCHLEIP, W., 1913, Die Furchung des Eies von *Clepsine* und ihre Beziehungen zur Furchung des Polychaeteneies, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br., Vol. 20.
- SUKATSCHOFF, B., 1903, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. II. Über die Furchung und Bildung der embryonalen Anlagen bei *Nephele vulgaris* Maoqu. Tand. (*Herpobdella atomaria*), in: Z. wiss. Zool., Vol. 73.
- TREADWELL, A. L., 1898, Equal and unequal cleavage in Annelids, in: Biol. Lect. mar. biol. Lab. Woods Holl, Boston.
- , 1901, The cytogeny of *Podarke obscura*, in: Journ. Morphol., Vol. 17.
- VEJDOVSKÝ, FR., 1881, Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien., math.-nat. Cl., Vol. 43.
- , 1888, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Lief. 1, Prag.
- VEJDOVSKY, FR. und A. MRÁZEK, 1903, Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen am *Rhynchelmis*-Ei, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 62.
- WHITMAN, C. O., 1878, The embryology of *Clepsine*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 18.
- , 1887, A contribution to the history of the germ-layers in *Clepsine*, in: Journ. Morphol., Vol. 1.

- WILSON, E. B., 1890, Embryology of the Earthworm, *ibid.*, Vol. 3.
- , 1892, The cell-lineage of *Nereis*, *ibid.*, Vol. 6.
- , 1898, Considerations on cell lineage and ancestral reminiscence, in: *Ann. New York Acad. Sc.*, Vol. 11.
- , 1904, Experimental studies on germinal localization. 1. The germ-regions in the egg of *Dentalium*, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 1.
- ZIEGLER, H. E., 1895, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 60.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen auf Taf. 26—28 sind, wenn nichts anderes bemerkt ist, gezeichnet mit ZEISS' Apochromat 16 mm, Kompensations-Okular 6, Tubuslänge 16 cm auf Objektischhöhe. Bei den Abbildungen auf Taf. 29 und 30 wurde Kompensations-Okular 4 verwendet.

Auf den farbigen Abbildungen bedeuten: Grün: die Macromeren des A-, B- und C-Quadranten, d. h. die zu dem Entoderm führenden Zellfolgen; Rot: das Mesoderm und die zu ihm führende Zellfolge, d. h. das Macromer des D-Quadranten nach Abgabe des ersten Somatoblasten und die Urmesodermzellen; Gelb: die Zellfolge vom ersten Somatoblasten bis zu den Tectoblasten; Blau: die Micromeren der drei ersten Quartette und ihre Abkömmlinge (mit Ausnahme des ersten Somatoblasten).

Die Abbildungen beziehen sich auf *Clepsine sexoculata*, nur Fig. 11 und 12 auf *Clepsine bioculata*.

Tafel 26.

Fig. 1. Meridionalschnitt durch ein Ei, in welchem die Polplasmen schon ausgebildet sind und die erste Furchungsspindel sich eben anlegt; zu sehen sind außerdem einer der beiden Richtungskörper und der Rest der Wanderspür des weiblichen Pronucleus.

Fig. 2. Meridionalschnitt durch den animalen Eipol bei stärkerer Vergrößerung; Erklärung s. Text.

Fig. 3. Schnitt senkrecht zur Eiachse; Stadium der ersten Furchungsteilung.

Fig. 4. Schnitt durch dasselbe Ei, animales Polplasma getroffen.

Fig. 5. Schnitt senkrecht zur Eiachse durch ein 2-Zellenstadium, vegetatives Polplasma getroffen.

Fig. 6 und 7. Meridionalschnitte durch Stadien der ersten Furchungsteilung.

- Fig. 8. Schnitt senkrecht zur Eiachse, zweite Furchungsteilung.
 Fig. 9. Schnitt parallel zur Eiachse, Telophase der zweiten Furchungsteilung.
 Fig. 10. Schnitt etwa parallel zur Eiachse und zu dem in Fig. 9 abgebildeten Schnitt. Zweite Teilung eben beendet.
 Fig. 11. *Clepsine bioculata*, 2-Zellenstadium; Schnitt senkrecht zur Eiachse. Vergrößerung: Apochromat 8 mm, Kompensationsokular 4.
 Fig. 12. *Clepsine bioculata*, Zweiter Furchungsschritt. Schnitt-richtung und Vergrößerung wie bei Fig. 11.

Tafel 27.

- Fig. 13 und 14. Zwei senkrecht zur Eiachse gerichtete Querschnitte durch ein Stadium von 4 Blastomeren; Schnitt Fig. 13 mehr am animalen Pol gelegen.
 Fig. 15—17. Drei senkrecht zur Eiachse gerichtete Querschnitte durch ein Stadium von 6 Blastomeren; Erklärung s. Text.
 Fig. 18. Schräger Schnitt durch ein Stadium von 6 Zellen; Micromerenspindeln in A und B längsgeschnitten.
 Fig. 19 und 20. Zwei parallele Schnitte durch ein Stadium von 6 Zellen; in Fig. 19 Abschnürung von 1a und 1b.
 Fig. 21. Schnitt, parallel zur Eiachse und von rechts nach links gerichtet, durch ein Stadium von 6 Zellen. Läotrop gerichtete Spindel in 1D.
 Fig. 22—24. Drei parallele, schräg gerichtete Schnitte durch ein Ei, Erklärung s. Text.

Tafel 28.

- Fig. 25. Frontalschnitt (parallel zur Eiachse und von links nach rechts gerichtet); 2D und 2d im Begriffe, ein Micromer zu bilden.
 Fig. 26. Schnitt parallel zur Eiachse, schräg von dorsal rechts nach ventral links (spiegelbildlich umgekehrt, weil von ventral gesehen), Teilung von 2D in 3D und 3d vollendet; 2A im Begriffe drittes Micromer abzuschneiden.
 Fig. 27. Schnitt durch das gleiche Ei, parallel zu vorigem; 2B in Prophase zur Bildung des dritten Micromers.
 Fig. 28. Etwa frontal gerichteter Schnitt, Kern von 3C in Teilung.
 Fig. 29. Schnitt durch dasselbe Ei, parallel zu vorigem; Teilung von 2d in 2d¹ und 2d² vollendet; 3D in Teilung, nur das eine Centrosom getroffen.
 Fig. 30. Schnitt quer zur Eiachse, 3D in Teilung.
 Fig. 31. Schnitt parallel zur Eiachse und von hinten links nach vorn rechts gerichtet. Spiegelbildlich umgekehrt (wie Fig. 27). Mr und Ml in Vorbereitung zur Abschnürung der ersten Mesodermzelle.

- Fig. 32. Schnitt quer zur Eiachse; $2d^2$ eben in El und Er geteilt.
 Fig. 33. Schnitt quer zur Eiachse; El und Er eben geteilt.
 Fig. 34. Etwa frontal gerichteter Schnitt, dasselbe Stadium.
 Fig. 35. Frontalschnitt, spiegelbildlich umgekehrt (wie Fig. 27).
 Erm und Elm geteilt.
 Fig. 36. Frontalschnitt, spiegelbildlich umgekehrt (wie Fig. 27), 3C
 in 4C und 4c geteilt; von Ml gebildeter linker Mesodermstreif (Mstr) an-
 geschnitten.

Tafel 29.

- Fig. 37. 2-Zellenstadium, von der Seite gesehen.
 Fig. 38. 4-Zellenstadium, vom animalen Pol gesehen.
 Fig. 39. Dasselbe, vom vegetativen Pol gesehen.
 Fig. 40. 6-Zellenstadium, vom animalen Pol gesehen.
 Fig. 41. 8-Zellenstadium, ebenso.
 Fig. 42. 10-Zellenstadium, vom animalen Pol und von ventral gesehen.
 Fig. 43. Dasselbe Ei, von der entgegengesetzten Seite.
 Fig. 44. Stadium nach Vollendung des dritten Micromerenquartetts;
 Vermehrung der früher gebildeten Micromeren; Teilung von 2d und 3D;
 vom animalen Pol gesehen.
 Fig. 45. Dasselbe von dem vegetativen Pol.
 Fig. 46. Etwas späteres Stadium, von der dorsalen Seite gesehen.
 Mr und Ml eben voneinander getrennt; ihre Konturen punktiert einge-
 zeichnet.
 Fig. 47. Etwas älteres Stadium: $2d^2$ in Teilung, Ml und Mr bereiten
 sich zur Bildung der ersten Mesodermzellen vor; von der dorsalen Seite
 gesehen.
 Fig. 48. Macromeren 3A und 3B im Begriffe zweikernig zu werden,
 3C ist schon zweikernig; $2d^2$ geteilt in El und Er; von Ml und Mr schon
 Mesodermzellen abgeschnürt (s. folgende Figur). Vom animalen Pol gesehen.

Tafel 30.

- Fig. 49. Dasselbe, vom vegetativen Pol; Grenzen der im Innern
 gelegenen Mesodermzellen punktiert.
 Fig. 50. Etwas späteres Stadium, von der dorsalen Seite; El und
 Er im Begriffe eine kleine Zelle abzuschneiden.
 Fig. 51. Dasselbe von der ventralen Seite, Zweikernigkeit der
 Macromeren 3A—3C sichtbar.
 Fig. 52. El und Er in äqualer Teilung begriffen; von der dorsalen Seite.
 Fig. 53. Dasselbe von der ventralen Seite; weitere Kernvermehrung
 in 3A—3C.

Fig. 54. Stadium mit 4 Telectoblasten, eben durch Teilung aus El und Er entstanden; vom animalen Pol gesehen.

Fig. 55. Dasselbe, vom vegetativen Pol.

Fig. 56. Wenig älteres Stadium, von der dorsalen Seite.

Fig. 57. Stadium mit 6 Telectoblasten, von der dorsalen Seite.

Fig. 58. Stadium mit 8 Telectoblasten, welche schon Zellenreihen erzeugt haben; von der dorsalen Seite.

Fig. 59. Anormales Entwicklungsstadium, von dem animalen Pol gesehen.

Fig. 60. Dasselbe, vom vegetativen Pol; × überzählige Zelle.



*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Augen der Arachnoideen.

II.

Von

Dr. Ludwig Scheuring.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 31–34 und 16 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

V. Die Augen der Phalangiden.

VI. Die Augen der Araneiden.

Einige Bemerkungen über Homologien der Augen der verschiedenen Arachnoidengruppen.

V. Die Augen der Phalangiden.

(Textfig. A—F.)

Die Augen der Phalangiden erfuhren schon dreimal eingehende Untersuchungen. LEYDIG (1862), GRENACHER (1879) und PURCELL (1894) beschäftigten sich mit ihnen. Von diesen 3 Bearbeitungen ist diejenige PURCELL's an Hand eines großen Materials sehr sorgfältig und umfassend ausgeführt, so daß in keinem wichtigeren Punkte bezüglich der Morphologie des Auges irgend eine Unklarheit besteht.

Ich prüfte an verschiedenen Arten — die sowohl der *Leiobunum*- als auch *Acantholophus*-Gruppe (PURCELL) angehörten — die Befunde

PURCELL'S nach und kann sie alle bestätigen. Nur betreffs des feineren Aufbaues der Rhabdome kann ich der extremen Ansicht von PURCELL nicht beipflichten, der keine Stiftchen, sondern Waben sieht. Mir scheint ein prinzipieller Gegensatz dieser beiden Strukturen nicht zu bestehen. Die Konturen der Rhabdome haben das Aussehen einer unruhigen, geknoteten Linie.

Ich versuchte durch genaue Messungen und Experimente einigen Aufschluß über die Wirkungsweise der Augen der Phalangiden zu erhalten.

Dafür kommt in erster Linie ihre Stellung in Betracht. Schon die älteren Beobachter, die sich mit Phalangiden beschäftigten, fanden, daß die Augen dieser Tiere auf einem Türmchen dorsal in der Mitte des Cephalothorax sitzend in der Hauptsache nur Gegenstände sehen können, die sich seitlich von ihnen befinden. Sehr schön äußert sich MARCEL DE SERRES (1813, p. 87) zu diesem Punkte: „Die Augen befinden sich auf der Mitte des Corcelts sehr nahe zusammen, und sind durch eine tiefe Furche von einander getrennt. Sie liegen ein wenig seitwärts von der Hervorragung, welche die lederartige Hülle bildet, so dass sie nur die Gegenstände, die sich über ihnen, zur Seite und nach aussen befinden, zu unterscheiden brauchen. Da sowohl sie selbst, wie die Theile auf denen sie sitzen, unbeweglich sind, so hält es wohl schwer, dass die Phalangien die Gegenstände, welche in gerader Richtung vor ihnen liegen, unterscheiden können.“

Auch JOH. MÜLLER (1826) erwähnt die Phalangiden als Beispiele für eine sehr scharfe Trennung der Sehfelder zweier benachbarter Augen. Mit den zwei großen Augen soll sich nach ihm das Tier nach der Seite hin orientieren, während zwei kleinere „am vorderen Rande des Cephalothorax liegende Augen“ auf die Freßwerkzeuge blicken sollten. Diese beiden kleineren Augen sind nicht vorhanden.

LEYDIG und GRENACHER beschäftigen sich nicht mit der Physiologie der Phalangidenaugen.

PURCELL findet (p. 6): „Die Sehachsen bilden einen rechten Winkel miteinander und liegen in einer Transversalebene des Körpers, so daß sie seitwärts und aufwärts gerichtet sind.“

Ich bemühte mich mit Hilfe des Augenspiegels die Sehfelder der beiden Augen zu bestimmen. Die genaue Festlegung derselben ist hier dadurch erschwert, daß den Augen ein Tapetum fehlt und sie bei Belichtung nur einen schwachen rötlichen Schimmer zeigen. —

Dieser rührt wahrscheinlich von den Glanzkrystallen her, die sich in der Postretina finden (siehe PURCELL p. 35 u. 36). — Es wurden außerdem Zeichnungen des Thorax mit dem Augenhügel von vorn, von oben und von der Seite und Skizzen von Schnitten, die in 3 senkrecht aufeinanderstehenden Ebenen geführt waren, angefertigt.

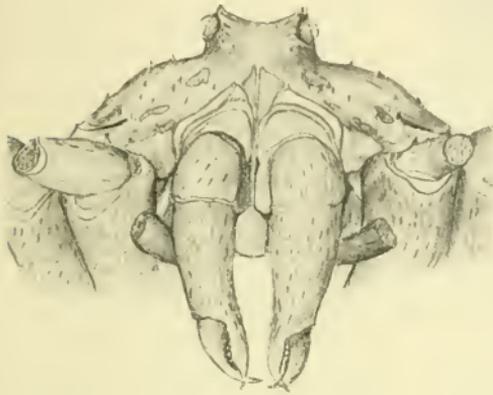


Fig. A.

Cephalothorax von *Phalangium cornutum*.
Ansicht von vorn.

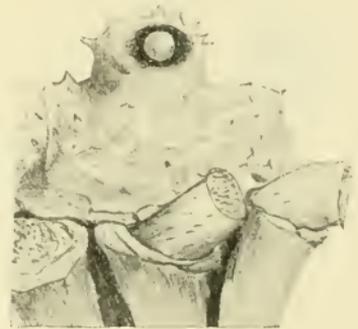


Fig. B.

Cephalothorax von *Phalangium cornutum*.
Ansicht von der Seite.

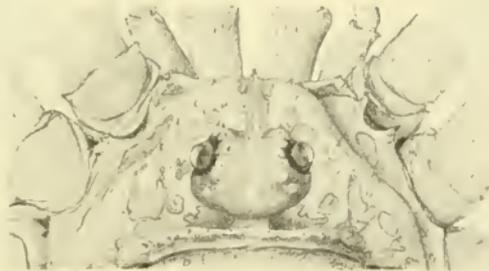


Fig. C.

Cephalothorax von *Phalangium cornutum*. Ansicht von oben.

Aus der Kombination der 3 Methoden ergibt sich für die Sehfelder der Augen folgendes:

1. Größte Ausdehnung des Sehfeldes eines Auges nach der Seite in der Horizontalen 200° .
2. Größte Ausdehnung des Sehfeldes eines Auges nach der Seite in der Vertikalen 200° .

3. Größte Ausdehnung des Sehfeldes eines Auges von vorn nach hinten in der Mediansagittalebene etwa 160° .

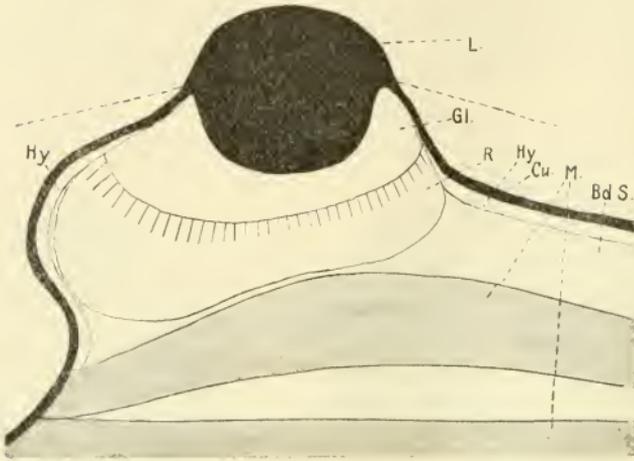


Fig. D.

Sagittalschnitt durch ein Auge von *Phalangium cornutum*.

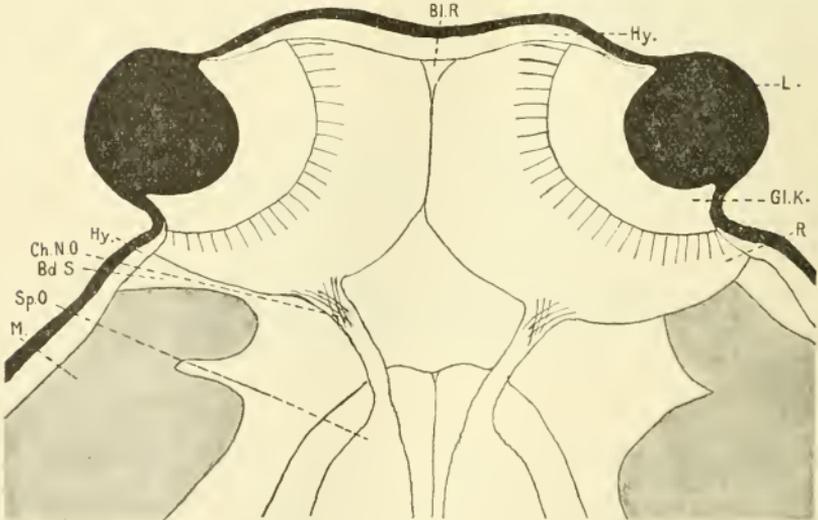


Fig. E.

Querschnitt durch die Augen von *Phalangium cornutum*.

Nach vorn und nach unten, ebenso nach hinten, bleiben also immer — vorausgesetzt, daß das Augentürmchen unbeweglich ist —

größere Partien ungesehen. Die Palpen und Cheliceren bekommt das Tier nie zu Gesicht. Doch vermag es wohl Gegenstände, die sich in einiger Entfernung und etwas seitlich befinden, noch zu sehen.

Allen diesen Mängeln könnte durch große Beweglichkeit des Thorax — wie bei Solifugen — oder noch besser durch Beweglichkeit des Türmchens abgeholfen werden. Ersteres wird durch die Verwachsung von Brust und Hinterleib unmöglich gemacht, und eine Möglichkeit, die Augenhügel zu bewegen, scheint auch nicht zu bestehen. Ein gefesselt Tier wurde unter dem Binokular durch den elektrischen Strom gereizt. Es erfolgte starkes Schlagen mit den Palpen und Versuche sich loszureißen, aber keine Bewegung des die Augen tragenden Aufsatzes.

Ein genaues binokulares Sehen ist für die Phalangiden nur in einem kleinen Bezirk (ungefähr 25°) dorsal möglich. Nach vorne fällt jede Orientierung über Entfernungen von Gegenständen durch den stereoskopischen Effekt weg. REDIKORZEW (1900) behauptete auch schon, daß sich die Phalangiden nach vorne nur durch ihre Palpen orientierten. Denn Weghindernisse gebe es für Tiere von so großer Kletterfähigkeit nicht.

HENKING (1888) fand, daß *Phalangium* in hervorragendem Maße sein zweites Beinpaar zur Orientierung benutzt.

Trotzdem scheinen aber die Augen den Tieren zur Orientierung wesentliche Dienste zu leisten. Ein Kanker weiß sehr geschickt vor der ihn zu ergreifen suchenden Hand zu flüchten, besonders wenn er in den Schatten derselben kommt. Auch der Bau der Retina, der Verlauf der Nervi optici und die komplizierte Struktur des Ganglion opticum lassen dies vermuten.

Was den Nahrungserwerb anbelangt, so könnten die Phalangiden, die ja meist typische Nachttiere sind, hierbei der Augen ent-

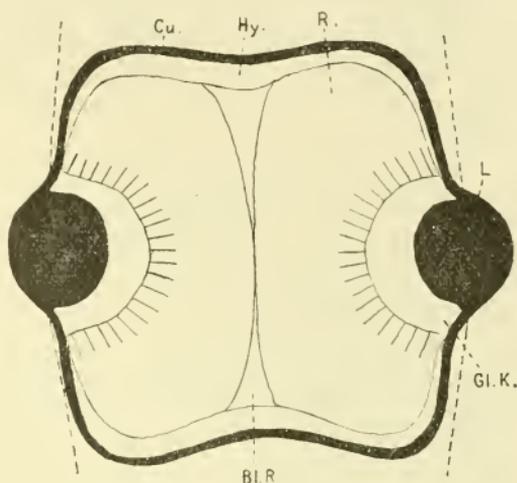


Fig. F.

Horizontalschnitt durch die Augen von *Phalangium cornutum*.

behren. Ihre Nahrung besteht nämlich nach MENGE (1850) und HENKING (1888) aus faulenden Vegetabilien und animalischen Stoffen, die die Tiere mit Hilfe ihres Geruchsvermögens auffinden.

Über den Bau des Gehirns und den Verlauf der Nervi optici sind wir außer durch die Arbeit von LEYDIG sehr gut durch die umfassende Untersuchung von SAINT-REMY unterrichtet (p. 200 bis 206).

Ich kann an Hand einer Reihe von Schnittserien folgende Resultate bestätigen: zu jedem Auge zieht aus einem dorsalen Ganglion ein starker Nerv, dessen Fasern innerhalb des Nerven eine Überkreuzung erfahren. Die Art dieses Chiasmus ist bei verschiedenen Arten verschieden.

SAINT-REMY untersuchte *Phalangium opilio* und fand eine Kreuzung hart vor dem Einstrahlen des Nerven in den Lobus opticus. Gleiche Verhältnisse konnte ich bei Exemplaren aus der Gattung *Phalangium* und *Opilio* finden. — Leider war es mir nur möglich das Genus mit genügender Sicherheit zu bestimmen — *Phalangium cornutum* zeigt dagegen eine Überkreuzung direkt hinter dem Augensulcus. Bei *Acantholophus* wieder ist eine Durchkreuzung kurz vor dem Eintritt in das Ganglion opticum zu beobachten, die aber lange nicht so regelmäßig ist wie bei *Phalangium cornutum*.

Über den physiologischen Wert einer derartigen Überkreuzung der Nervenfasern eines und desselben Auges bin ich mir völlig im Unklaren. Ein binokulares Sehfeld, das damit in Beziehung gebracht werden könnte, ist nur in sehr geringem Maße (höchstens 25°) vorhanden. Es bliebe nur übrig anzunehmen, daß früher ein solches in größerer Ausdehnung bestanden habe. Doch lassen sich innerhalb der ganzen Tiergruppe hierfür keine Anhaltspunkte finden.

Nach Schluß des vorliegenden Manuskripts erhielt ich noch eine Anzahl ausländischer Phalangiden von Herrn Dr. ROEWER aus Bremen. Im ganzen waren es 7 Arten, die jedoch meistens zu schlecht fixiert waren, als daß sie zu histologischen Studien brauchbar gewesen wären. Bei all diesen Arten war der Glaskörper nur sehr gering entwickelt. Betreffs der Retina konnte ich feststellen, daß *Pari-balonius inscriptus* LOWNE, *Acudorsum albimanum* LOWNE, *Trogulus* sp. und *Mermerus beccari* THOR dem *Acantholophus*-Typ angehören. Bei *Biantes filipes* ROEWER, *Ischyropralis* sp. und *Nemastoma* sp. vermute ich die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe, konnte sie jedoch nicht absolut sicher beweisen. Die Augen der 7 Arten zeigten alle

starke Spuren einer Rückbildung; die Rhabdome sind viel größer strukturiert als bei den meisten einheimischen Phalangiden, und ihre Zahl ist hier eine weit geringere als dort.

Obwohl ich bei der Nachuntersuchung mein Augenmerk auch auf etwaige in Rudimentation begriffene Seitenaugen richtete, so fand ich doch niemals Spuren davon.

VI. Die Augen der Araneiden.

(Taf. 31—34 und Textfig. G—O.)

Schon früh lenkten die Augen des Araneiden die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich. Die ersten Arbeiten von SÖMMERING und GAEDE¹⁾, die sich mit den Augen der Araneiden beschäftigten, haben nur historisches Interesse. JOHANNES MÜLLER vergleicht 1826 in seinen „Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane“ das Spinnenaug mit dem der Wirbeltiere. Demgegenüber sucht BRANTS (1838) die Ocellen der Araneiden in Beziehung zu den facettierten Augen der Insecten zu bringen, er korrigiert die irrierte Ansicht MÜLLER'S von einem bikonvexen Glaskörper. Weiter entdeckt er, daß innerhalb der Pigmentschicht hinter dem Glaskörper „durchsichtige Röhren“ liegen, die er mit den hellen Kegeln hinter der Cornea der Insecten (gemeint sind die Krystallkegel) vergleicht. BRANTS findet Augenmuskeln, doch bleibt unerwähnt, bei welchen Augen. Die Muskeln sollen sich von der „Kinnladenmuskulatur abzweigen“.

Nach ZENKER läßt die „Hornhaut“ durch Verdickung der Hautschichten eine Linse nach innen hervorstehen. Diese Linse parallelisiert er dann mit der des Wirbeltierauges.

DUGÈS (1836) fällt zum erstenmal ein Unterschied in dem äußeren Glanz der Augen auf. Er unterscheidet hiernach „les yeux diurnes et les yeux nocturnes“. Die „Iris“ der ersteren (*Salticus*) erscheint oft grün, rot oder braun, der Grund jedoch ist immer schwarz; letztere (*Mygale* und Tarantel) haben ein glänzendes Aussehen („resplendissant comme ceux des chats“).

Die erste Arbeit, in der den Augen der Araneiden eine ausgedehnte Untersuchung gewidmet wurde, ist die von FR. LEYDIG (55) „Zum feineren Bau der Arthropoden“. Er untersucht eine ganze

1) Nach JOH. MÜLLER, Vergleich. Physiol. des Gesichtssinnes, in: Acta Acad. Leop. Carol., Vol. 11, p. 338.

Reihe Spinnen und findet im wesentlichen schon alle Elemente des Spinnenauges, ohne ihnen aber freilich die richtige Deutung zu geben. „Die Linse ist vom morphologischen und histologischen Standpunkt aus nur eine kuglig verdickte Stelle der äusseren Haut“ . . . Sie ist von „Porenkanälen“ durchzogen. — Der „Glaskörper“ (JOH. MÜLLER) ist aus „kolbigen Gallertgebilden“ zusammengesetzt, deren „vorderes Ende an die Linse stösst und deren hinteres sich in das Pigment einsenkt“. Diese „Gallertkolben“ sind kernlos. Sie „harmoniren mit jener Krystallkegelsubstanz des fazettirten Insektenauges“ (p. 436). [Die Ansicht LEYDIG's betreffs der Funktion dieser Krystallkegel deckt sich jedoch nicht mit der heutigen.]

Weiter findet LEYDIG (p. 437) auch die durchsichtigen Röhren (BRANTS), die er mit „den Nervenstäbchen des Insektenauges ohne Rückhalt beides für gleichartige Organe“ erklärt. Er untersucht sie in Wasser und dem Blute der Tiere genauer und gibt auch einige Skizzen davon, die aber, was die Beziehung der „eigentlichen Röhren“ zu einem „scheidenartigen Saum“ anbelangt, einen schematischen Charakter tragen. „Sie erreichen nirgends die Länge, welche sie im fazettirten Auge haben (bei *Epeira diadema* messen sie 0,010“ in der Länge), haben aber öfters, wie z. B. in *Mygale* eine Art feiner Querstreifung, ähnlich wie an den Stäbchen des Frosches und den Stäben vieler fazettirten Augen“ (p. 437).

Weiter kannte LEYDIG „außer den Gallertkolben des Glaskörpers und den stäbchenartigen Gebilde“ . . . noch „zellige Elemente“ hinter dem Glaskörper. Wenn er mit verdünnter Kalilauge das Pigment wegschaffte „so schien es dann an *Epeira diadema* und *Salticus aeneus*, als ob die fraglichen Zellen sich wie bipolare Ganglienkugel verhielten, und ich glaube bemerkt zu haben, dass das untere rohrartig ausgezogene Ende der Zelle in die Conturen des Saumes übergang, welcher das Stäbchen einschloss, während das obere Ende mit den Gallertkolben des Glaskörpers zusammenhing“. (Vermutlich soll sich diese Beschreibung auf die recipierenden Zellen der Seitenaugen beziehen.)

Endlich macht LEYDIG (p. 438) wertvolle Angaben über die Pigmentverhältnisse im Spinnenaug, wenn ihm auch die eigentlichen Pigmentzellen entgehen, und über verschiedene Ausbildung des Tapetums. Letzteres ist bei einigen Spinnen „ein continuirliches, überzieht den Grund des Auges vollständig (*Dysdera*, *Tetragmatha*, *Tegeneria*, *Argyroneta*).“ . . . „Dagegen weisen einige Spinnen das Eigenthümliche auf, dass mitten durch das Tapetum ein schwarzer

Pigmentstreifen in Wellenlinien zieht (*Clubiona*, *Theridium*).“ ... — Bei „*Lycosa saccata* und mehreren Arten von *Epeira*“ (p. 440) steckt das Tapetum „in radiären Streifen (0,007)“ breit zwischen dem dunklen Pigment. Bei *Salticus* und *Thomisus* ist ein solches überhaupt nicht vorhanden.“ — (Wir werden später sehen, wie viel Richtiges in diesen Beobachtungen steckt.)

Auch Muskeln und deren Wirkungsweise beobachtete schon LEYDIG. Sie sollen nicht das Auge hin- und herschieben, sondern es verengern und erweitern. Wie weit dies zutrifft werden wir später sehen. Irrig ist es, wenn er eine durch Muskelkontraktion bewirkte „Verengung des Tapetumgrundes“ beobachtet zu haben glaubt, da die Augen mit Tapetum überhaupt keine Muskeln besitzen.

Muskeln scheint auch BLANCHARD¹⁾ gesehen zu haben.

LEYDIG machte noch seine ganzen Untersuchungen ohne Anwendung von Schnitten und Färbungen. Der Erste, der sich diese Methoden bei seinen Studien zu Nutze machte, war GRENACHER (1879). Seine Arbeit ist grundlegend für alle folgenden geworden, wenn sie auch in vielen Einzelheiten als unrichtig erkannt wurde. Zum erstenmal wird hier ein Dimorphismus der Augen der Spinnen beschrieben.

GRENACHER untersucht *Epeira*, *Lycosa* und *Salticus* und findet, daß bei diesen die beiden mittleren Augen der vorderen Augenreihe evers gebaut sind, während die anderen 6 inversen Bau aufweisen. Nur die ersteren besitzen Muskeln. Zum erstenmal wird hier ein einschichtiger Glaskörper von einer ebenfalls einschichtigen Retina unterschieden. Zwischen beiden bildet er (fig. 15 u. 16, tab. 2) eine trennende Lamelle ab, ohne jedoch dieser in seiner Beschreibung Erwähnung zu tun. Die Retina wird nach GRENACHER aus einer Art stäbchentragender Retinazellen gebildet, deren Form und Bau im einzelnen beschrieben wird. Wir werden später noch oft Gelegenheit haben auf die GRENACHER'sche Arbeit zurückzukommen.

GRABER (1879) ist bei seiner Untersuchung derart von seiner Ansicht, in den Retinazellenserien seien Ganglienzellen zu sehen, voreingenommen, daß er alle von ihm gefundenen Einzelheiten in dieser Hinsicht umdeutet. Immerhin unterscheidet er zum erstenmal ausdrücklich eine „präretinale Zwischenlamelle“ (p. 64), sieht sie aber,

1) BLANCHARD, De l'organisation du règne animal, in: MILNE EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, Vol. 12, p. 239.

ebenso wie die postretinale Membran, als eine cuticulare Augenhülle („Sclera“) an. Seiner Beschreibung sowohl als seinen Zeichnungen ist in der oben angegebenen Richtung zuviel Gewalt angetan, als daß sie hier näher zitiert werden müßten.

SCHIMKEWITSCH (1884) untersucht in einer „Anatomie de l'Epeire“ auch die Augen (p. 10—15). Nach seinen Beobachtungen ist das Auge der Kreuzspinne aus „une partie épithéliale“ (Linse und Glaskörper) und „une partie rétinienne ou neurale“ (Retinazellen) zusammengesetzt. „La partie rétinienne est formée par une assemblage de terminaisons des fibres du nerf optique; chaque terminaison est formée par un renflement de la fibre, lequel supporte, chez l'Epeire, un bâtonnet double et des noyaux.“ Im wesentlichen bringt er nichts Neues. Er findet, daß der „Iris-artige Gürtel“ LEYDIG's bestimmte pigmentierte rundliche Zellen des Glaskörpers sind.

BERTKAU (1886) untersucht eine sehr große Anzahl von Spinnen. Er unterscheidet zum erstenmal die Augen der Araneiden als Haupt- und Nebenaugen. Im wesentlichen bestätigt er die Befunde GRENACHER's und fügt diesen genaue Angaben über die Tapetumverhältnisse der Seitenaugen einzelner Arten hinzu. Auch mit der BERTKAU'schen Arbeit werden wir uns noch zu beschäftigen haben.

Die Arbeiten von LOCY (1886), MARK (1887) und HENTSCHEL (1899) beschäftigen sich ausschließlich mit der Entwicklung der Augen, weshalb ich sie später noch in anderem Zusammenhang zu erwähnen haben werde.

HESSE (1901) wendet sein Hauptaugenmerk auf die feinere Struktur der recipierenden Elemente.

WIDMANN (1907 u. 08) ersetzt die Bezeichnung Haupt- und Nebenaugen durch „invertierte und convertierte Augen“ —. Auf die Darstellung beider habe ich noch so oft einzugehen, daß ich darauf verzichten kann, sie an dieser Stelle zu referieren.

Es mag bei der Fülle von Arbeiten, die sich mit den Augen der Araneiden beschäftigen, als müßig erscheinen, eine erneute Untersuchung über diesen Gegenstand anzustellen. Als ich jedoch bei der Nachprüfung einzelner Angaben auf Widersprüche zwischen meinen Präparaten und früheren Darstellungen stieß und da sich außerdem nur wenig und zerstreute Notizen über die Physiologie der Spinnenaugen finden, unternahm ich es an Hand einer großen Anzahl von Arten aus den verschiedensten Familien sowohl die morphologischen und histologischen Verhältnisse genau zu unter-

suchen als auch durch umfassende Versuche und Messungen etwas über die Wirkungsweise der Augen der Araneiden zu eruieren und Beziehungen zwischen Stellung, Ausbildung und Leistungsfähigkeit der Augen zur Lebensweise aufzusuchen. So wurden dann neben der histologischen Untersuchung Messungen der Brennweite und Verschiebung des Linsenbildes bei verschiedener Gegenstandsweite vorgenommen, Versuche über Pigmentwanderung angestellt, die Sehfelder der einzelnen Augen bestimmt und der Verlauf der einzelnen Augennerven und ihr Einstrahlen ins Gehirn verfolgt.

Die Untersuchungs- und Beobachtungsmethoden sind in dem vorhergehenden I. Teil entweder bereits angegeben oder werden noch bei der Beschreibung der einzelnen Untersuchungen erläutert werden.

Zunächst wenden wir uns den anatomischen und histologischen Verhältnissen der Augen zu. Daß dabei schon hier und da physiologische Fragen gestreift werden, ist selbstverständlich.

Ich untersuchte folgende Arten:

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Steatoda bipunctata</i> (L.) | 18. <i>Segestria sexoculata</i> (L.) |
| 2. <i>Steatoda corrollata</i> (L.) | 19. <i>Trochosa ruricola</i> (DE GEER) |
| 3. <i>Amaurobius ferox</i> (C. L. KOCH) | 20. <i>Pardosa</i> sp. |
| 4. <i>Tegeneria domestica</i> (CL.) | 21. <i>Ocyale (Pisaura) mirabilis</i> (CL.) |
| 5. <i>Tegeneria atrica</i> (C. L. KOCH) | 22. <i>Lycosa</i> (verschiedene Arten) |
| 6. <i>Tegeneria derhami</i> (SC.) | 23. <i>Potamobius (Lycosa) palustris</i> (L.) |
| 7. <i>Meta merianae</i> (SC.) | 24. <i>Tarentula</i> sp. |
| 8. <i>Linyphia pinnata</i> (STR.) | 25. <i>Eresus niger</i> (PET.) |
| 9. <i>Argyroneta aquatica</i> (CL.) | 26. <i>Avicularia avicularia</i> (L.) |
| 10. <i>Epeira diadema</i> (CL.) | 27. <i>Avicularia</i> (verschiedene Arten) |
| 11. <i>Aranea undata</i> (OL.) | 28. <i>Ischnothele ruthenbergii</i> (HBST.) |
| 12. <i>Aranea sexpunctata</i> (L.) | 29. <i>Mygale</i> (verschiedene Arten) |
| 13. <i>Epeira</i> sp. aus Sumatra | 30. <i>Tarentula</i> (verschiedene Arten) |
| 14. <i>Olios</i> sp. | 31. <i>Salticus</i> sp. (aus Sumatra) |
| 15. <i>Misumena calycina</i> (L.) | 32. <i>Salticus scenicus</i> (L.) |
| 16. <i>Xysticus niaticus</i> (L.) | 33. <i>Sitticus pubescens</i> (F.) |
| 17. <i>Oxyptila</i> sp. (<i>citrona</i> ?) | |

Die meisten der einheimischen Tiere sammelte ich mir in der Umgegend von Gießen, Darmstadt und am Bodensee. Nach zahlreichen Versuchen mit den verschiedensten Fixierungsflüssigkeiten verwendete ich zuletzt ausschließlich ein Gemisch von Alkohol-Formol-Eisessig (s. Aug. d. Scorpioniden, p. 554). Daneben wurde in einigen Fällen neben Sublimatgemischen noch die CARNOY'sche Flüssig-

keit (bei jungen Tieren zum Fixieren in toto) und die DUBOSQUEsche Formol-Pikrin-Eisessig-Mischung angewandt.

Salticus sp. aus Celebes, *Mygale* sp., *Olios* sp. und verschiedene *Avicularia*, daneben noch mehrere nicht bestimmte tropische Epeiriden und *Eresus niger* (PET.) stammen aus der Sammlung des Zoologischen Instituts in Gießen.

Ischnothele ruthenbergii (HBST.) wurde mir freundlichst aus der reichhaltigen Sammlung des Senckenbergischen Naturhistorischen Museums zu Frankfurt a. M. überlassen, wofür ich dem Direktor desselben, Herrn Prof. Dr. O. ZUR STRASSEN, auch an dieser Stelle bestens danke.

Für 3 Arten amerikanischer *Aviculariden* bin ich Frl. CORA D. REEVES an der Universität Ann Arbor in Michigan zu Dank verpflichtet.

Avicularia avicularia L. stellte mir in zwei frisch aus dem Kokon geschlüpften, sehr gut erhaltenen Exemplaren Herr Prof. Dr. ALEXANDER PETRUNKEWITSCH aus dem Peabody Museum in Newhaven, Conn., in überaus dankenswerter Weise zur Verfügung.

Argyroneta aquatica sammelte mir und fixierte nach meinen Angaben in bereitwilligster Weise mein Freund Herr Dr. LUDWIG NICK, Assistent an dem Senckenbergischen Naturhistorischen Museum zu Frankfurt a. M.

Von dem Museumsmaterial waren einige Tiere, so *Salticus*, *Eresus*, 2 amerikanische *Avicularia*, sehr gut fixiert, während andere Exemplare, *Mygale*, *Olios*, *Epeiridae*, nur für die gröbere Morphologie, nicht aber für histologische Studien brauchbar waren.

Was die Präparation der Untersuchungsobjekte anbelangt, so wurden sowohl Augen einzeln als auch der ganze Thorax mit den Augen geschnitten. In der Hauptsache wurden Frontal-, Sagittal- und Horizontalschnitte (Schnittrichtung bezogen auf den gesamten Körper) angefertigt; nur in besonderen Fällen, wie z. B. für Querschnitte durch die Rhabdomregion eines Auges, richtete sich die Schnittrichtung nach dem speziellen Zweck.

Zur Einbettung wurde meistens die Celloidin-Paraffinmethode angewandt, durch die es gelang, lückenlose Serien von 5–10 μ Schnittdicke zu erhalten, ohne vorher die Cuticula auf irgendeine Art zu entfernen. Daneben benutzte ich aber auch einfach Paraffin — von verschiedenem Schmelzpunkt — oder Paraffin-Ceresin (siehe BECHER u. DEMOLL, Einführung in die mikrosk. Technik, 1913), nachdem ich vorher das Chitin entfernt hatte. Dies gelingt bei größeren

Arten sowohl nach längerem Härten in Alkohol als auch nach dem Einbetten in Paraffin meistens ganz gut. Diese Methode empfiehlt sich sehr für große Tiere (Aviculariden), während bei kleineren Arten gewöhnlich nicht alle Augen gemeinsam von ihrer Linse befreit werden und es dann schwer ist, einzelne zu orientieren.

Die Schnittdicke der Präparate schwankte zwischen 5—15 μ , wurde aber in vereinzeltten Fällen auf 3 μ herabgesetzt.

Zum Entpigmentieren verwandte ich durchweg HNO_3 in verschiedener Konzentration; doch darf diese nicht allzu hochprozentig sein, weil sich sonst die Schnitte (besonders Celloidinschnitte) sehr gern loslösen und fortschwimmen.

Gefärbt wurde in Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Eisenhämatoxylin nach HANSEN, Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN und Thionin. Damit wurde nach Bedarf Pikrofuchsin, Pikrinwasserblau, Pikrinsäure, Resorcinfuchsin, Eosin und Orange-G kombiniert. Ganz vereinzelt wurde auch die Silberimprägnationsmethode von GOLGI angewandt.

Benennung der Augen.

Seitdem GRENACHER 1879 einen Dimorphismus bei den Augen der Spinnen mit 8 Augen nachwies, wurde nach dem Beispiel von BERTKAU immer zwischen Haupt- und Nebenaugen unterschieden. Hauptaugen sind die evers gebauten, also das mittlere Paar der vorderen Augenreihe. Als Nebenaugen wurden die übrigen 6 bezeichnet. WIDMANN läßt aus verschiedenen Gründen beide Ausdrücke fallen und ersetzt sie durch *invertete* und *converte*. Es sollen diese Ausdrücke Bezug nehmen auf den verschiedenen Bildungsmodus der verschiedenen Augengruppen. Da aber die Art der Entstehung der Augen der Araneiden noch nicht ganz sicher feststeht, so will ich die Ausdrücke Haupt- und Nebenaugen, die sich auch allgemein eingebürgert haben, beibehalten, allerdings mit der ausdrücklichen Bemerkung, daß damit in physiologischer Hinsicht durchaus nicht die größere Wichtigkeit der ersteren ausgedrückt werden soll.

Zur allgemeinen Orientierung über den gröberen Bau der Araneidenaugen sei folgendes vorausgeschickt.

Die Hauptaugen sind zusammengesetzt aus einer bikonvexen, cuticularen Linse und drei zelligen Lagen. Von diesen bildet die äußere (distale) den Glaskörper, der zusammen mit der Linse den dioptrischen

Apparat des Auges darstellt, während die zweite die recipierenden Elemente enthält (Retinazellen) und der dritten eine lichtregulierende (Pigmentzellen) und die übrigen Elemente stützende Funktion (Stützzellen und Postretina) zukommt.

Bei den Nebenaugen kommt dazu noch eine vierte Schicht, das Tapetum.

Ein weiterer Unterschied beider Augengruppen ist der, daß bei den Hauptaugen die recipierenden Elemente vor, bei den Nebenaugen aber hinter den Kernen der Retinazellen liegen. Hiermit hängt auch die verschiedene Innervierung der verschiedenen Retinazellen zusammen.

Schließlich kommen den Hauptaugen Accommodationsmuskeln zu, die den Nebenaugen immer fehlen.

Die Hauptaugen.

Die Linse.

Die Linse, der Hauptbestandteil des dioptrischen Apparats, wurde von allen früheren Untersuchern mehr oder weniger eingehend beschrieben, so daß ich mich darauf beschränken kann, das schon Bekannte zu bestätigen.

Die Linse ist wie die Cuticula eine Absonderung der Hypodermis resp. des Glaskörpers. Ihre geschichtete Struktur läßt stärker und schwächer färbare Chitinlamellen erkennen (Taf. 31 Fig. 5). Gerade wie die gewöhnliche Körpercuticula wird sie aus drei Lagen aufgebaut, die aber innerhalb der Linsenverdickung nie pigmentiert oder gefärbt sind. Die Anteilnahme der drei Schichten in der Linsenbildung ist verschieden. Immer bildet die dritte (proximale) Lage die sich stark färbende Hauptmasse, während die erste (distale) kaum eine Farbe aufnimmt und sich in fast unveränderter Dicke über die beiden anderen hinüberwölbt.

Die Form der Linse ist meist eine bikonvexe bis kuglige. Gewöhnlich ist die innere Krümmung die stärkere. Doch kann gerade die Innenseite in eigentümlicher Weise abgeändert sein. So sagt BERTKAU (p. 592): „Bei den elliptischen Linsen ist die Innenfläche schwächer gewölbt als die Außenfläche; sie kann sogar plan oder konkav sein. Letzteres kommt z. B. an den Scheitelaugen einiger Drassiden vor und ist am stärksten bei *Pythonissa noctura* entwickelt, wo die Linse kaum noch imstande ist ein Bildchen zu

entwerfen.“ Leider hatte ich keine Gelegenheit diese Angaben nachzuprüfen, doch habe ich auch wenig Grund sie zu bezweifeln, da, wie wir (p. 631) gesehen haben, ähnliches bei anderen Arachnoiden zu beobachten ist und hier wahrscheinlich wie dort als Zeichen einer starken Degeneration zu betrachten ist.

Die Außenseite der Linse dagegen wird selten abgeändert; nur bei *Argyroneta aquatica* wird sie in Anpassung ans Wasserleben nahezu plan.

Auf einige Besonderheiten der Linse in der Form werde ich noch bei der Besprechung der Salticiden einzugehen haben.

Irgendwelche Strukturen der Linse, außer der Lamellierung, seien es Porenkanäle (LEYDIG, GRABER, BERTKAU und SCHIMKEWITSCH), seien es Zellzeichnungen (REDIKORZEW (1900) und WIDMANN) konnte ich nicht finden. Auch in polarisiertem Lichte, wo sie doch nach GRABER deutlich hervortreten sollen, zeigten sie sich mir sowohl bei frischen als auch bei fixierten und gefärbten Linsen nie. Auf einigen Präparaten, besonders dann, wenn durch Einwirkung von Formol das Chitin etwas gequollen war, fand ich die Oberfläche der Linse eigentümlich gerunzelt und gefeldert. Vielleicht sind diese Runzeln und Wülste mit den Zellzeichnungen der oben genannten Autoren zu identifizieren.

Bei der Untersuchung in polarisiertem Lichte erwiesen sich alle Lamellen der Linse als vollkommen isotrop.

Um den Brechungsindex der Linse festzustellen, bediente ich mich mit der SCHRÖDER VAN DER KOLK'schen Methode. Dazu wurde einer lebenden Spinne (*Eveira diadema* und *Trochosa ruricola*) der augentragende Teil des Thorax abgeschnitten, die Linse mit einem Pinsel rasch von den Weichteilen gereinigt, in die verschiedenen Einschlußmedien gebracht und sofort, ehe diese Zeit hatten das Chitin zu durchtränken, beobachtet. Eine Linse wurde immer nur für eine Beobachtung gebraucht. Auf diese Art konnte ich den Brechungsindex der gesamten Linse $n = 1,54$ bestimmen.

Ob kleine Unterschiede der Brechungsexponenten der verschiedenen Schichten vorkommen, konnte ich nicht feststellen. WIDMANN glaubt (p. 269), daß die stärker färbbaren Schichten auch die stärker brechenden seien. Meine Beobachtungen geben für diese Annahme keinen Anhalt.

Auch für die Behauptung BERTKAU's (p. 554), wonach eine starke Durchtränkung der Linse, besonders der inneren Teile, mit Perilymphe stattfände, konnte ich keine Anhaltspunkte finden. Ebenso

beruht die Angabe GRENACHER'S (Sehorgane der Arthropoden, p. 48, tab. 2 fig. 18) und BERTKAU'S (p. 594) von einer speziellen kleineren Sammellinse innerhalb der großen auf Täuschung. Nur bei Salticiden konnte ich eine ähnliche Differenzierung der Linse beobachten. LOWNE'S „absolut hohle“ Linse, wie er sie bei *Epiblemum scenicum* [in: Trans. Linn. Soc. London (2) Vol 2, p. 404, tab. 41 fig. 34] beschreibt und abbildet, dürfte sich sicherlich als ein durch Herausreißen eines Teiles der Linse entstandenes Loch in derselben erklären.

Der Glaskörper.

Auch der Glaskörper ist in früheren Arbeiten so eingehend untersucht worden, daß ich älteren Befunden wenig hinzuzufügen habe. — Einzelne besondere Bildungen desselben habe ich später bei *Salticus scenicus* und *S. pubescens* zu erwähnen. — In bezug auf den allgemeinen Bau gilt für weitaus die meisten Spinnen folgendes.

Der Glaskörper (Taf. 31 Fig. 13, 15, 17 *Gl. K*) ist eine besonders ausgebildete Hypodermis, die, wie jene die Cuticula, hier die Linse abscheidet. Die Hypodermiszellen werden länger (2—10 mal so lang) und vollständig durchsichtig, und nur in seltenen Fällen reicht das Pigment der Hypodermis in die unteren Teile der Glaskörperzellen hinüber (bei Formen mit sehr hohem Glaskörper). Das Plasma erfährt eine starke Reduktion und liegt den Zellwänden in verschiedenen dicker Lage an und bildet nur um den am proximalen Ende gelegenen Kern größere Klumpen.

Untersucht man ein frisches, zerzupftes Auge, so heben sich die Glaskörperzellen als stark lichtbrechend ab. Ihre Zellwände sind nicht sichtbar; setzt man nun eine Fixierungsflüssigkeit hinzu, so treten durch Gerinnen des Plasmas die Zellwände deutlich hervor, und man kann beobachten, daß nach innen von dem randständigen Plasma ein stärker lichtbrechendes liegt. Auf Schnitten dagegen zeigen sich von diesem kaum noch Spuren, wahrscheinlich deshalb, weil es von den verschiedenen Reagenzien weg gelöst wird.

Die einzelnen Zellen des Glaskörpers stehen radiär zur Linse. Sie haben die Form eines steilen abgestutzten Kegels. Auf Querschnitten bieten sie Bilder, die an pflanzliches Parenchym oder an Chordagewebe erinnern. Die Kerne der Glaskörperzellen unterscheiden sich von jenen der Hypodermiszellen durch ihre rundere Form und schwächere Färbbarkeit.

An der Seite, unter der Stelle, wo sich die Linsenverdickung von der Cuticula absetzt, verlieren die Glaskörperzellen ihre regel-

mäßige Gestalt und Anordnung; sie werden kürzer, spindelförmig und schieben sich über- und ineinander; ihre Kerne werden länger, rücken in die Mitte der Zellen und nehmen allmählich die Gestalt der Hypodermiszellkernen an. Die ganze Übergangszone erhält einen sehr starken Pigmentbelag. (Pigmentzellen GRENACHER's, p. 43 und BERTKAU's, p. 595.) Es entsteht so die „Iris“ (LEYDIG, p. 439), die die Funktion hat, seitlich eintretendes Licht abzuhalten.

Zwischen Glaskörper und Retina schiebt sich eine dünne Membran, die „präretinale Membran“ (GRABER) ein. Zuerst wurde dieser cuticulare (GRABER), dann zellige (BERTKAU) Beschaffenheit zugeschrieben, bis HENTSCHEL nachwies, daß sie ein Abscheidungsprodukt der Glaskörperzellen ist und mit der Basalmembran der Hypodermis homologisiert werden muß, mit der sie auch in direkter Verbindung steht. WIDMANN schließt sich dieser Ansicht an. Es fällt aber nicht schwer, gerade wie bei Scorpionen usw., noch einen zweiten, freilich weit dünneren Zug, der von den Vorderenden der Retina resp. Pigmentzellen gebildet wird, nachzuweisen. Dieser geht hier in ähnlicher Weise in eine postretinale Membran über wie dort. Eingewanderte Mesodermkerne konnte ich zwischen den beiden Lamellen nicht finden.

Die Retina.

Die Retina, die auf den dioptrischen Apparat folgt, besteht immer aus 2 Arten von Zellen (Taf. 31 Fig. 2, 11, 16, 17 R). Zwischen den eigentlichen Retinazellen (*R. Z.*), die an ihrem distalen Ende die recipierenden „Stäbchen“ tragen, und hinter ihnen findet sich noch ein besonders ausgebildetes Zwischen-, Stütz- oder Pigmentgewebe (*Zw. G* u. *Pg. Z.*). Das Vorhandensein des letzteren, das allein Träger des Pigmentbelages ist, wurde erst von WIDMANN festgestellt, während es von GRENACHER, GRABER, BERTKAU und HENTSCHEL trotz seiner großen Sinnfälligkeit übersehen oder falsch und ungenau gedeutet wurde.

BERTKAU kommt den Tatsachen nahe und vermutet auch richtig die Zugehörigkeit besonderer Kerne zwischen den Retinazellen zu Pigmentzellen. (p. 599) „Zwischen den einzelnen Retinazellen sieht man hier und da längliche platte Kerne, ähnlich aber größer als diejenigen, welche auch in dem Nervus opticus zwischen den einzelnen Nervenfasern resp. -röhren sich finden. Bisweilen drängen sich dieselben hinter den Stäbchen . . . —. Sie gehören hier wahr-

scheinlich zu den Zellen, die das die Stäbchen an ihrer Basis einhüllende Pigment liefern.“

WIDMANN sagt hierzu (p. 272): „Überall setzt sich die Retina aus zwei Arten von Zellen zusammen. Es finden sich nämlich zwischen den eigentlichen lichtempfindlichen Retinazellen, die an ihrem distalen Ende ‚Stäbchen‘ ausbilden, indifferente Zwischen- oder Stützzellen. Nur diese letzteren sind mit Pigment erfüllt, während ich in den Retinazellen selbst nie Pigment beobachtete, wie es GRENACHER, BERTKAU, HENTSCHEL beschrieben.“

Mit GRENACHER sind jedoch alle folgenden Untersucher einig, daß nie „Retinulabildungen“ vorkommen, sondern daß jede einzelne Sinneszelle ihre eigene Rhabdombildung hat. Diese ist aber nicht, wie jener annahm, die gleiche, sondern bei den einzelnen Arten verschieden.

Nach GRENACHER (p. 44) ist eine „feine Längslinie“ in den „so feinen Stäbchen“ der „Ausdruck einer Zusammensetzung aus zwei Hälften, und ich darf zur Begründung dieser Ansicht wohl schon im voraus anführen, daß ich bei allen Augen ächter Spinnen diese Zusammensetzung gefunden habe“.

BERTKAU dagegen sagt (p. 598): „Oft tritt diese Umwandlung“ [Rhabdombildung] „in ganzem Umfange der schlauchartigen Zelle ein . . . In anderen Fällen sind es einige Portionen des wandständigen Plasmas, die die angegebene Umwandlung eingehen und dann erscheinen sie eher als Stäbchen“.

HESSE unterscheidet (p. 447) drei Typen: „Die Stiftchensäume sind also an den Sehzellen auf dreierlei verschiedene Weisen angebracht: entweder umgeben sie das Ende der Zelle ringsum an den Seiten, die Endfläche freilassend, oder sie sitzen der Zelle auf zwei entgegengesetzten Seiten an, oder endlich nur auf einer Seite.“ — Letztere Ansicht erweist sich jedoch, wie wir noch später sehen werden, als irrig.

HESSE's Darstellung, ebenso wie die WIDMANN's, wird im folgenden noch eingehende Erwähnung finden.

Die Form und Ausbildung der Retinazellen ebenso wie die Gestalt der recipierenden Teile derselben sind abhängig von der verschiedenartigen Ausbildung und der verschieden starken Entwicklung des Zwischen-, Stütz- oder Pigmentgewebes, die andererseits wiederum Beziehungen zu der Lebensweise erkennen läßt. Nach dem von mir untersuchten Material kann ich in bezug auf das Verhältnis der Entwicklung des Zwischengewebes zu der Ausbildung

der Rhabdome 7 Typen unterscheiden. Wenn ich auch glaube, daß damit alle Variationen zwischen Pigment- und Retinazellen erschöpft sind, so erscheint es mir doch keineswegs ausgeschlossen, daß kleinere Abweichungen innerhalb der Typen nachgewiesen werden können, sobald man nur eine noch größere Anzahl Familien daraufhin untersucht.

1. Die Pigmentzellen reichen nur bis zu den Rhabdomen, Rhabdombildung an dem ganzen Zellrande (s. oben BERTKAU und HESSE), z. B. *Steatoda bipunctata* (Taf. 31 Fig. 1).

2. Die Pigmentzellen dringen mit Fortsätzen zwischen den rhabdomtragenden Teil der Retinazellen ein; Rhabdombildung nur an den Seiten, mit denen eine Retinazelle an eine andere anstößt (s. oben BERTKAU), z. B. *Amaurobius ferox* (C. L. KOCH), *Tegeneria domestica* (CL.), *Tegeneria derhami* (SC.), *Olios* (Taf. 31 Fig. 2, 3, 4, 5).

3. Pigmentzellen dringen in mehr oder weniger unregelmäßigen Zügen zwischen die rhabdomtragenden Teile der Retinazellen, welche letztere sich in langen Reihen anordnen, ein. Rhabdombildung erfolgt nur noch auf zwei einander gegenüberliegenden, den Pigmentzellen zugekehrten Seiten (s. oben HESSE), z. B. *Meta merianae* (SC.) (Taf. 31 Fig. 6, 7).

4. Typ 4 unterscheidet sich vom 3. nur dadurch, daß durch einwachsendes Zwischengewebe eine Auflösung der langen Rhabdomreihen in kleine Partien erfolgt. Die Rhabdome selber stehen in der Mitte der Zelle und sind zweiteilig (s. GRENACHER), z. B. *Epeira diadema* (CL.), *Aranea sexpunctata* (L.), *Argyroneta aquatica* (CL.) (Taf. 31 Fig. 8, 9, 10).

5. Es erfolgt eine Isolierung jeder Retinazelle durch Pigmentgewebe. Die beiden Rhabdomhälften rücken auseinander, bilden aber nur nach der Außenseite Stiftchen, z. B. *Thomisus*, *Oxyptila citreona*?, *Xysticus niaticus* (Taf. 31 Fig. 11, 12).

6. Jede isolierte Retinazelle bildet zwei voneinander getrennte, einander gegenüberliegende Rhabdome aus.

a) Stützgewebe hinter den Retinazellen mäßig entwickelt, z. B. *Trochosa ruricola*, *Lycosa* sp., *Pardosa* sp., *Potamobius palustris* (L.) (Taf. 31 Fig. 15), *Eresus niger* (PET.).

b) Stützgewebe hinter den Retinazellen sehr stark entwickelt, z. B. *Avicularia avicularia* (L.) (Taf. 31 Fig. 16, 17), *Mygale*, *Tarentula*?, *Ischnothele ruthenbergii* (HBST.).

7. Die Augen der Salticiden (Taf. 32 Fig. 18, 19, 20, 28).

Die 7 Typen lassen sich wiederum in 2 Gruppen unterbringen.

die sich sowohl bezüglich der Innervation des ganzen Auges als auch der einzelnen Retinazellen unterscheiden. Bei Typus 1—4 (alles Netzspinnen) tritt der Nerv von hinten dorsal an die mediolaterale Wand des Augenbeckers heran, etwa in einem rechten Winkel zur Augenachse (WIDMANN p. 273)¹⁾, durchbricht die postretinale Membran, spaltet sich in mehrere Äste auf, die zwischen der Kern- und Rhabdomregion in immer kleiner werdenden Bündeln das Auge durchqueren und an jede Retinazelle Fibrillen abgeben, die mehr oder weniger direkt hinter den Rhabdomen in die Zellen eintreten.

Demgegenüber tritt bei Typus 5—7 der Nerv proximal an den etwas ausgezogenen Augenbecher heran, spaltet sich nach dem Durchbrechen der postretinalen Membran trichterartig auf, und die einzelnen Fasern münden in das sich verjüngende proximale Ende der Retinazellen, derart, daß es den Anschein hat, als ob die Nervenfasern die direkte Fortsetzung der Retinazellen seien (Taf. 31 Fig. 13, 17). Außerdem sind bei den Netzspinnen alle Retinazellen radiär zur Linse gestellt, was bei den Lauf- und Sprungspinnen nicht immer der Fall ist.

Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Gruppen ist, daß alle Arten der ersteren an jedem Hauptauge nur einen dorsalen Accommodationsmuskel besitzen (Taf. 31 Fig. 5), während den anderen immer mehrere, mindestens zwei — einer dorsal und einer ventral — zukommen.

Wir haben schon S. 386 gesehen, daß es schon früher nicht an Versuchen gefehlt hat, gewisse Typen in der Rhabdomausbildung zu unterscheiden. WIDMANN's Darstellung läßt drei Typen erkennen:

1. solche, bei denen „die recipierenden Teile der Zellen allseitig völlig miteinander verwachsen sind“ (p. 279, tab. 15 fig. 11) *Prosthesima pedestris*, *Epeira*, *Zilla*, *Meta*;

2. solche, bei denen „in den Zusammenstoßungslücken zwischen den Zellen das pigmentierte Zwischengewebe bis zu dem Glaskörper vordringt“ (*Tegeneria*, *Amaurobius*, *Theridiium* (p. 279, tab. 15 p. 19);

3. solche, bei denen zwei voneinander getrennte Rhabdome zu beobachten sind. „Wir finden also bei freilebenden Spinnen im invertierten Auge in einer Zelle zwei scharf von einander getrennte recipierende Elemente“ (p. 281, tab. 15 fig. 12 u. 13).

1) Siehe auch BERKKAU, p. 577: „Bei den Hauptaugen tritt der Sehnerv selten in der Axe des Auges ein, gewöhnlich seitlich, so daß der Augenbulbus an dem Nerv sitzt, wie etwa eine Eichelcupula an ihrem Stiel.“

Typus 1: Den ursprünglichen Verhältnissen dürfte dieser Typ, bei dem jede Retinazelle distal in ihrem ganzen Umfange recipierende Elemente ausgebildet, die, durch kein Pigmentgewebe isoliert, aneinanderstoßen, am nächsten kommen.

Unter den von mir untersuchten Arten zeigten zwei demselben Genus angehörende Arten die für den Typus 1 charakteristische Rhabdombildung: *Steatoda bipunctata* und *Steatoda corrolata*.

Ich will hier zugleich genauer auf die Morphologie des ganzen Auges und besonders auf die Gestalt der Retinazellen eingehen, da diese bei den ersten 4 Typen wesentlich dieselben sind.

Die Retinazellen, die radiär zur Linse stehen, haben eine Form, die an die eines „Destillierkolbens“ (WIDMANN p. 273) erinnert (Fig. 2). In den randlichen Partien werden sowohl Anordnung als Gestalt unregelmäßiger. In dem dicken aufgeblasenen Ende liegt der nahezu kuglige Kern, der sich von den tiefer liegenden Kernen der Pigmentzellen sowohl durch seine viel regelmäßigere Form als auch durch seine geringere Färbbarkeit unterscheidet.

Das Plasma der Retinazellen ist nach BERTKAU nicht einheitlich strukturiert: (p. 607) „Unmittelbar hinter den Stäbchen ist auf eine Strecke . . . die Struktur der Zelle eine von der übrigen ganz abweichende: Die Zellen und damit auch die Grenze der einzelnen Zellen gegeneinander werden undeutlich, das Plasma, das bis dahin deutlich als ein Gerüst feiner Fädchen sich darstellte, erscheint als kleine Kügelchen und Tröpfchen.“¹⁾

HESSE beschreibt (p. 444) eine fibrilläre Struktur (Neurofibrillen) der Retinazellen. Dem widerspricht WIDMANN (p. 275) aufs entschiedenste. Nach ihm beruhen die Fibrillen, die HESSE „nur eine Strecke weit“ verfolgen kann, auf einem „alveolären Bau des Plasmas“. Er untersucht die Retinazellen von *Tegenaria domestica* genau und beschreibt diese als typisch für Netzspinnen: (p. 274) „Es könnte allerdings den Anschein erwecken, als seien in das lockermaschige Alveolenwerk des Plasmas Fibrillen eingelagert“ . . . (p. 275) „Doch ist leicht zu erkennen“ [bei 1500 facher Vergrößerung!], „wie durch die streckenweise Aufeinanderfolge der Wände der in die Länge gestreckten Plasmamaschen leicht der Anschein erweckt wird, als seien selbständige isolierbare Fibrillen eingelagert, die man wie HESSE (1901, p. 444) sagt, ‚nur eine Strecke weit verfolgen kann‘.“

1) Ich zitiere an dieser Stelle diese Angaben, obwohl sie sich nicht auf *Steatoda*, sondern auf *Micrommata virescens* beziehen, weil sich nur hier der Verfasser über die Struktur des Retinazellplasmas äußert.

Meine eigene Ansicht über den feineren Bau der Retinazellen deckt sich mehr mit der HESSE's als der WIDMANN's. Der proximale bauchige Teil der Zelle läßt wohl eine feinmaschige Struktur des Plasmas erkennen, doch dürfte das klare Hervortreten der einzelnen Alveolen auf den WIDMANN'schen Figuren durch Schematisieren erreicht sein, da auch Verfasser „im Zeichnen solcher Stukturen noch zu wenig geübt ist“. Weiter distal aber erkennt man in einer ziemlich homogen erscheinenden Grundmasse einige dunklere fädenartige Züge, die ein unregelmäßiges Gewirr bilden und so leicht den Eindruck einer alveolären Struktur hervorbringen können. Möglicherweise kann die homogen erscheinende Grundmasse selbst wieder einen fein alveolaren Bau aufweisen. Ich will hier auch durchaus nicht die Ansicht eines alveolären Baues des Plasmas in Frage stellen, sondern möchte mich nur gegen die Auffassung wenden, daß dieser die allein mögliche Struktur derselben sein könnte. Es ist ganz gut denkbar, daß in einer maschigen plasmatischen Grundmasse noch Fibrillen eingelagert sind.

Der bauchige Teil der Zelle ist stark färbbar und geht allmählich in den weniger stark tingierbaren, engeren, fibrillären Teil über (Taf. 31 Fig. 2). Bei diesen Fibrillen dürfte man es sicherlich mit Neurofibrillen zu tun haben, die aus den unterhalb der Rhabdome in die Zellen eintretenden Nervenfasern stammen. Daß sich auch die fibrilläre Struktur noch unterhalb (proximal) der Nerven Eintrittsstelle findet, wird wahrscheinlich durch die auch von Ganglienzellen her bekannte Erscheinung erklärt, daß alle in die Zelle eintretenden Fibrillen zunächst gegen den Kern verlaufen, ehe sie die Zelle durch ein anderes Neuron wieder verlassen.

Über den Eintritt der einzelnen Nervenfasern in die Retinazelle äußert sich WIDMANN (p. 273) folgendermaßen: „Etwa in der Mitte zwischen Kern und Stäbchen verbindet sich in diesen Augen“ [Augen der Netzspinnen] „die Nervenfasern mit den Retinazellen. Die Zelle macht an dieser Stelle eine leichte Biegung gegen die Nervenfasern hin. . .“. Da aber nach WIDMANN auch „die Nervenfasern eine deutlich wabige Struktur besitzen“, so stellt sich die Verbindung der Nervenfasern mit der Zelle als ein Übergang aus einer feinmaschigen Struktur in die globalveoläre der Retinazelle dar; tab. 15 fig. 9.

Demgegenüber fand ich die Nervenfasern immer aus feinen Fibrillen gebildet und konnte nie eine „feinmaschige Struktur“ in ihnen entdecken. Diese Nervenfasern mündeten in einen tubusartigen Vor-

sprung der Retinazelle und lösen sich in ihr in die schon beschriebenen Fibrillen auf, die man manchmal bis zu dem distalen Ende verfolgen kann.

Wenn HESSE diese Neurofibrillen „immer nur eine Strecke weit verfolgen kann, so ist dies nach meiner Ansicht ganz natürlich, denn da diese feinen Fädchen keinen geraden Verlauf haben, sondern ineinander gewunden und geschlängelt zu den recipierenden Elementen ziehen, so werden sie auf einem Schnitt nie ihrer ganzen Länge nach getroffen sein. Außerdem ist es auch möglich, daß an den Stellen, wo die Fäden deutlich hervortreten, mehrere Fibrillen aneinander liegen, während sich einzelne infolge ihrer Feinheit der Beobachtung entziehen, ein Grund den PÜTTER anführt, um zu erklären, daß es noch nicht einwandfrei gelungen ist, die „Stiftchensäume der Rhabdome in direktem Konnex“ mit Neurofibrillen zu sehen. Dafür, daß man es mit feinen Fibrillenbündeln zu tun habe, spricht auch noch der Umstand, daß die dunklen Linien nie eine klare scharfe Grenze gegen das umgebende Plasma haben.

BERTKAU's Behauptung, hinter den Stäbchen verschwänden die Zellgrenzen der einzelnen Retinazellen (siehe S. 389), hat ihren Grund wohl darin, daß es mitunter nicht leicht ist, bei der fibrillären Struktur des Zellinhaltes die Zellwand von den Fädchen zu unterscheiden.

Kommen wir jetzt zu der Besprechung der recipierenden Elemente der Retinazellen, so treffen wir hier im wesentlichen auf einander widerstreitende Ansichten. Ich muß deshalb an dieser Stelle diesen Auseinandersetzungen mehr Raum zugestehen, als es die Besprechung der Rhabdome des Typus an sich erforderte, da hier schon beide Anschauungen einander gegenübergestellt werden sollen.

Die strittige Frage lautet: Beteiligen sich an dem Zustandekommen der Rhabdome feinste nervöse Elemente, die sogenannten Nervenendplättchen oder Stiftchensäume? Die einen bejahen, andere verneinen dies. Bis jetzt konnte es keine der beiden Ansichten zu allgemeiner Anerkennung bringen.

BERTKAU, PURCELL, WIDMANN sehen nur eine besondere alveoläre Strukturierung des Plasmas, während HESSE und LINK Stiftchenräume als Endigungen der Nervenfibrillen annehmen. Noch andere können überhaupt keine Strukturen unterscheiden, z. B. LANG. Dieser kommt bei der Untersuchung der Augen der Hydrachniden (1905, p. 468) zu folgendem Resultat: „Besondere Strukturverhältnisse

bieten diese Gebilde nicht, nur daß ihre Kontur gegen das Zellinnere etwas verschwommen zu sein scheint“. Zwei Seiten weiter jedoch läßt eine andere Stelle vermuten, daß er mehr der HESSE'schen Ansicht zuneigt. Denn „gegen das Zellinnere“ sollen die Rhabdome „in Spitzen auslaufen, an die die Neurofibrillen büstenartig herantreten“.

Mit dem Bau der recipierenden Elemente der Hauptaugen beschäftigten sich folgende Autoren.

GRENACHER (p. 44) sieht „zuweilen an den Rändern eine höchst feine Querstreifung . . . als Andeutung einer hier sich findenden Blättchenstruktur“.

Nach BERTKAU (p. 598) sind die Stäbchen hier nämlich nichts anderes als das umgewandelte wandständige Plasma des Endteiles der Zelle selbst. Und zwar besteht die Umwandlung darin, daß das Plasma homogen, fester und stark lichtbrechend wird.¹⁾

HESSE (01) untersucht genau die Rhabdome der Hauptaugen von *Steatoda* und *Epeira*, daneben noch die der Nebenaugen einer Reihe anderer Araneiden. Meine Befunde decken sich zum großen Teil mit den seinen, die denen WIDMANN's entgegenstehen.

Er geht bei seiner Betrachtung aus von den Hauptaugen von *Steatoda bipunctata*. Sie gehören, wie erwähnt, dem Typus 1 an, und HESSE (p. 444) sagt hierzu ausdrücklich: „Sie gehören jenem Typus an, den BERTKAU damit gekennzeichnet hat, daß die Umwandlung des Plasmas im ganzen Umfang der Zelle stattfindet²⁾ . . . ‚Die Umwandlung des Plasmas‘ besteht jedoch darin, daß sich am Zellrand ringsum ziemlich starke, eng stehende senkrecht zur Oberfläche der Zelle gerichtete kurze Striche finden, die nach innen an Dicke abnehmen und im Zellplasma verschwinden.“ Jene Striche sollen „in feinste Fibrillen übergehen . . . die das Zellplasma durchziehen . . .

1) HENTSCHEL (1899) beschäftigt sich nicht mit dem Bau der Stäbchen.

2) Wenn WIDMANN jedoch auf p. 281 HESSE's Ansicht folgendermaßen darstellt: „Erst HESSE erkannte bei *Steatoda*, daß zwei einzelne recipierende Elemente im Innern einer Zelle vorliegen“ (p. 445), so zitiert er hier wie auch im Folgenden nicht genau. „Es scheint mir . . . daß die Umbildung des Plasmas auf zwei entgegengesetzte Seiten der Zelle beschränkt ist . . . also zwei Stiftchensäume an entgegengesetzten Seiten der Zelle, dazwischen Zellplasma.“ Denn dieses Zitat bezieht sich nicht auf die Haupt-, sondern auf die Nebenaugen. Außerdem verweise ich auf HESSE's fig. 100, tab. 21, die mit meinen Beobachtungen gut übereinstimmt.

Die Einzelstäbchen sind durch einen Zwischenraum voneinander getrennt und dieser scheint überbrückt von feinen Faserzügen, welche von Zelle zu Zelle laufen; die Fasern scheinen durchaus die Fortsetzung jener Striche zu sein, also mit den im Zellplasma verlaufenden Fibrillen zusammenzuhängen. Die verbindenden Fasern lassen hier und da eine feine Grenze in der Mitte erkennen . . . Jede Zelle trägt einen Besatz von Fäserchen und in der Mitte findet eine enge Berührung der beiderseitigen Säume statt . . . Wir haben also hier feine, über den Zellkörper hinausragende Fasern mit verdickter Basis, den oben sogenannten Strichen, welche sich mit einer feinen Fibrille in den Zellkörper fortsetzen“. Und weiter: „Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich sie“ [die Fibrillen] „als Neurofibrillen und dem entsprechend die Fasern mit ihrer Basalverdickung, die mit ihnen verbunden sind, als einen Stiftchensaum betrachte.“

Demgegenüber faßt WIDMANN das Ergebnis seiner Untersuchung der recipierenden Elemente in Folgendem zusammen (p. 277)¹⁾: „In keinem Falle fand ich die von HESSE (1901) beschriebenen und auf seinen mehr oder weniger schematisierten Abbildungen wiedergegebenen freien Nervenendigungen, ‚die Stiftchensäume‘. Ich muß mich daher der alten Anschauung BERKKAU's anschließen, daß die recipierenden Elemente nur aus ‚umgewandeltem Plasma der Retinazellen bestehen‘. Die Umwandlung besteht darin, daß am Rande der Retinazellen senkrecht zur Zellwand Reihen von stärker brechenden Alveolen entstanden sind (tab. 15 fig. 9, 10, 11, 15)“.²⁾

Im einzelnen läßt, wie schon erwähnt, die WIDMANN'sche Darstellung drei Modifikationen in der Rhabdombildung unterscheiden, die sich aber auf ein Schema zurückführen lassen.

Bei *Epeira*, *Zilla*, *Meta* und *Prothesima* fällt auf (p. 280), „daß zwischen die recipierende Region der Zellen überhaupt kein Zwischengewebe mehr eindringt“. An allen Seiten der sich gegenseitig abplattenden Zellen werden „recipierende Säume“ ausgebildet, „in Gestalt von meist fünf- bis sechsseitigen, untereinander netzförmig zusammenhängenden Hohlprismen . . . An den Berührungsf lächen der Zellen haben die hier“ [d. h. bei *Prothesima*] „meist einwabigen

1) Der ganze Abschnitt ist vom Verfasser gesperrt.

2) Ich lasse hier den Autor in weitgehendem Maße selber sprechen, da seine Ansicht sowohl als auch seine Kontroverse gegen HESSE in vollem Umfange geschildert werden sollen.

Alveolärsäume (fig. 11 *alv*) wiederum dichtere, stärker färbbare Cuticularsäume (*cs*) ausgebildet. Die Alveolenwände der Cuticularsäume (*cs*) sind außerdem dicker als die Alveolensäume (*alv*). Diese Cuticularsäume und auch die Alveolensäume bestehen immer nur aus einer Wabenreihe“. Zwischen den recipierenden Säumen und dem Zellplasma ist eine scharfe Grenze vorhanden.

Zunächst muß ich demgegenüber feststellen, daß *Epeira* und *Meta* gar nicht dem Typus angehören, bei dem sich kein Zwischengewebe innerhalb der Rhabdomregion findet. Klar treten die Pigmentzüge zwischen den Rhabdomen bei Augen hervor, die in Hellstellung der noch später zu besprechenden Pigmentwanderung fixiert sind. Was *Prothesima* anbetrifft, so stand mir diese Art nicht zur Verfügung, doch habe ich nach der Zeichnung WIDMANN'S (tab. 15 fig. 11) keine Veranlassung zu zweifeln, daß bei dieser Art tatsächlich kein Eindringen des Pigmentgewebes zwischen die distalen Enden der Retinazellen stattfindet.

Dann muß ich gestehen, daß es mir trotz eifrigen Suchens nie gelang, Strukturen zu sehen, wie sie WIDMANN beschrieb.

Ich schließe mich deshalb im wesentlichen der Ansicht HESSE'S an, obgleich ich auch hier zugeben muß, daß mir im Präparat die Stiftchensäume nie mit solcher Klarheit entgegentraten wie in den Abbildungen von HESSE.

Auf Quer- und Längsschnitten fand ich immer den Zellrand in helle und dunklere Striche aufgelöst, so daß Strukturbilder zustande kamen, die an einen feinen, engen Lattenzaun erinnerten. Die Zellgrenze ist gewöhnlich deutlich ausgeprägt; senkrecht zur Zellwand stehen dann ringsherum feine Striche, die in ihrem Verlauf nicht gleichmäßig ausgebildet sind. An ihrem Außenende dünn, schwellen sie rasch an und bilden eine Verdickung, die wahrscheinlich als Basalknopf angesprochen werden muß. Hinter diesem werden die Striche wieder dünner und gehen, wie dies auf Längsschnitten (Fig. 3 u. 7) zu beobachten ist, in sehr feine Fibrillen über, ähnlich wie dies HESSE beschrieben hat. Er konnte einen kontinuierlichen Übergang dieser Fäden in die Nervenfasern nicht feststellen. Ich habe S. 390 schon erwähnt, woran dies wahrscheinlich liegt. Deshalb nehme ich keinen Anstand diese Fibrillen mit HESSE als Neurofibrillen anzusprechen.

Vergleicht man meine Befunde mit denen HESSE'S, so entsprechen dessen „feine Faserzüge“, die „den Zwischenraum zweier Einzelstäbchen überbrücken“, den dünnen Außenenden, während seine „Stäb-

chen“ in den Verdickungen zu suchen sind. Diese Verdickung jedoch ist auf all meinen Präparaten nicht so scharf und hart umrissen, wie von HESSE die „Einzelstäbchen“ gezeichnet werden. Vielmehr hatte ich häufig den Eindruck, als ob die Verdickung dadurch zustande käme, daß sich hier eine Reihe kleiner Knoten und Anschwellungen bildeten.

An dem distalen Ende der Retinazellen gehen diese häufig schwach auseinander und haben etwas abgerundete Kanten. Die Ausbildung der recipierenden Elemente erstreckt sich nicht auf die Vorderseite.

Gegen den Rand hin werden die Querschnitte der einzelnen Retinazellen größer und die Struktur der „Stäbchen“ lockerer. Der Grund hierfür dürfte darin liegen, daß das von der Linse entworfene Bild in der Mitte am schärfsten ist und durch eine Häufung der recipierenden Elemente, die durch Kleinerwerden derselben erreicht sind, am stärksten ausgenutzt wird.

Es fragt sich nun, ob sich nicht tatsächlich die beiden Ansichten über den feinsten Bau der „Stäbchen“ vereinigen lassen. Auf jeden Fall scheint mir bei der letzteren (Stiftchensäume) das wichtigste zu sein, daß sich aller Wahrscheinlichkeit nach Neurofibrillen in den Retinazellen finden und daß die dunklen Striche der recipierenden Elemente, „Nervenendplättchen“, sind. Daneben brauchen aber die Alveolarstrukturen keine Phantasiegebilde zu sein, sondern man kann in ihnen die Struktur des zwischen den Nervenenden liegenden Plasmas sehen. Es könnten dann (besonders auf Querschnitten) alveoläre Strukturen gesehen werden, während auf Längsschnitten die Endplättchen stärker hervortreten.¹⁾

Wenden wir uns jetzt dem Zwischengewebe zu, so ist für dieses auch der Name Pigmentgewebe gerechtfertigt, obgleich es bei *Steatoda* zu einer Ausbildung von die Rhabdome umhüllenden Pigmentzylindern nicht kommt. In den Retinazellen selbst fehlt bei allen Spinnen, wie dies zum erstenmal WIDMANN feststellte, jegliches Pigment. Die Farbe des Pigments ist je nach der Dichte orange und hellbraun bis tief dunkel.

Auf den Unterschied der Zwischenzellkerne gegenüber den

1) Ich will hier noch erwähnen, daß mir eine besonders starke Trennungslinie zwischen zwei benachbarten Zellen, wie sie WIDMANN in seinem nicht „stärker färbbaren Cuticularsaum“ beschreibt, nie aufgefallen ist.

Retinazellkernen habe ich schon hingewiesen. Bei *Steatoda* liegen alle Kerne des Zwischengewebes hinter denen der Retinazellen, und ihr längerer Durchmesser liegt ungefähr parallel zu der hinteren Wand des Auges, sie legen sich gelegentlich auch dieser fest an.

Nach hinten scheidet nämlich das Pigmentgewebe die „post-retinale Membran“ ab, die durch Anlagerung von mesodermalem Bindegewebe verstärkt wird, wie dies ja von anderen Arachnoideen her bekannt ist.

Wie die Hauptaugen aller Araneiden einen muskulösen Accommodationsapparat besitzen, so kann auch bei *Steatoda* jedes Auge durch einen sich an die hintere mediolaterale Wand desselben ansetzenden und nach der dorsalen Mittellinie des Körpers verlaufenden Muskel bewegt werden. Jedoch ist er bei dieser Art nur schwach ausgebildet, und ich glaube nicht, daß ihm eine nennenswerte physiologische Bedeutung zukommt. Höchstens ist er imstande, durch Bewegungen des ganzen Augenbeckers nach oben das Gesichtsfeld in mäßigen Grenzen nach unten zu erweitern. Dagegen erscheint es mir ausgeschlossen, daß durch die Rückziehwirkung des Augenmuskels eine Verschiebung der Rhabdomregion und damit eine Einstellung auf verschiedenen Bildabstand bewirkt wird.

Der Typus 2 kommt dadurch zustande, daß sich pigmentiertes Zwischengewebe so zwischen die einzelnen Rhabdome der Art einschiebt, daß es aussieht, als seien die Retinazellen um einzelne Pigmentzellen herum gruppiert (Fig. 4). Eine Veränderung der Rhabdombildung ist damit nicht verbunden; nur unterbleibt eine Ausbildung von Stiftchensäumen (Fig. 2 u. 3) an den der Pigmentzelle zugekehrten Seiten der Retinazellen.

Amaurobius, *Tegeneria* und *Olios* weisen diesen Bau auf.

WIDMANN fand, daß im Gegensatz zu *Prothesima* bei *Amaurobius*, *Tegeneria*, *Theridium* und *Argyroneta* „mehrwabige Säume“ ausgebildet sind (p. 280; fig. 10). — *Argyroneta* muß hier ausscheiden, weil sie einem anderen Typus angehört. — Durch „regelmäßige gleichgroße in Reihen angeordnete Alveolen erreicht die Struktur der recipierenden Elemente eine fast schematische Regelmäßigkeit, die dadurch noch auffallender wird, daß das undifferenzierte Plasma sehr unregelmäßige langgestreckte Alveolen zeigt“ (p. 278; fig. 9). Nach außen liegt ein Cuticularsaum. „Die recipierenden Elemente sind ... stark lichtbrechend, am stärksten der Cuticularsaum“ (p. 279). Dieser soll in gewissen Fällen vermöge seiner hohen Brechkraft durch totale Reflexion verhindern können,

daß ein einmal in die Zelle eingedrungener Lichtstrahl seitlich wieder aus ihr heraustrete.

Demgegenüber kann ich feststellen, daß ich weder von mehrwabigen Säumen noch von einem Cuticularsaum oder auch von einer ausgeprägten Trennungsschicht zwischen zwei aneinander stoßenden Zellen etwas wahrgenommen habe. Denn nur eine feine trennende Linie stellt die Grenze der Retinazellen dar; daß diese aber als Isolator dienen könne, wage ich nicht anzunehmen.

Die Struktur der Rhabdome ähnelt der von *Steatoda* sehr, wie überhaupt die feinste histologische Ausbildung derselben bei allen Spinnen ziemlich die gleiche ist.

Betreffs der Anordnung und Gestalt der Retinazellen ist zu beobachten, daß diese in der Mitte des Augenbeckers zahlreicher sind, was wiederum durch Verringerung ihres Durchmessers erreicht wird.

Die Kerne des Zwischengewebes, dessen Ausbildung man am besten auf nicht ganz entpigmentierten Schnitten studiert, rücken mehr in und vor die Region der Retinazellkerne.

Der Muskel, der von der dorsalen Seite her an die seitliche hintere Augenwand zieht, ist bei *Tegeneria* und *Amaurobius* stärker ausgebildet als bei *Steatoda*, kann aber seiner Lage nach nur eine Verschiebung des Augenbeckers in der Sagittalebene bewirken (Fig. 5).

Bei dem Typus 3, dem *Meta* angehört, gewinnt das Zwischengewebe immer mehr an Ausdehnung und schiebt sich so zwischen die Retinazellen ein, daß es zwei einander gegenüber liegende Seiten derselben flankiert. Dadurch entstehen in abwechselnder Folge mehr oder weniger regelmäßige Reihen von Retina- und von Pigmentzellen (Fig. 6). Die Pigmentzellen legen sich hier wie bei allen folgenden Typen distal über die abgerundeten Retinazellen, so daß nicht mehr diese, sondern Teile der ersteren die zweite Lamelle der „präretinalen Membran“ bilden (Fig. 7 u. 9).

Auch in bezug auf die Ausbildung der recipierenden Teile tritt eine weitere Differenzierung ein. Nicht mehr im ganzen Umkreis der Retinazellen werden Stiftchensäume ausgebildet, sondern diese sind auf die beiden gegen die Pigmentzellen gerichteten Seiten beschränkt (Fig. 7 u. 8). Auf den beiden anderen Seiten stoßen die Rhabdome aneinander, und nur eine sehr feine dunkle Trennungsschicht läßt sich nachweisen.

Auf Längsschnitten durch die Rhabdome (Fig. 7) erkennt man

deutlich die Strichelung der Stiftchensäume. Doch sind die einzelnen helleren und dunkleren Linien in ihrer Kontur nicht gerade und gleichmäßig scharf, sondern fangen ähnlich wie früher mit einem sehr kurzen dünnen Teil an, um dann kräftiger zu werden, wobei sie aber ein fein körneliges Aussehen erhalten. Gegen die Mitte der Zelle zu verlieren sie sich allmählich.

In der Mitte der Zelle zieht in wechselnder Deutlichkeit und Stärke ein feines Bündel von Fibrillen, die sich zu den Stiftchen abzweigen.

Die Rhabdombildung reicht bis dicht an die Zellgrenze. Eine solche ist gegenüber den Pigmentzellen deutlicher ausgeprägt als an den Berührungsflächen zweier Retinazellen. In der Fig. 7 ist die Zellgrenze an der mit * bezeichneten Stelle etwas abgehoben und dadurch besonders deutlich zu erkennen.

Nach WIDMANN dringt bei *Meta* „zwischen die recipierende Region der Zellen überhaupt kein Zwischengewebe“ (p. 280).

Der Typus 4 (*Epeira* und *Argyroneta*) unterscheidet sich von dem vorhergehenden durch eine Auflösung der langen Rhabdomreihen in kleinere Stücke, die dadurch zustande kommen, daß das Pigmentgewebe stellenweise die Rhabdomreihen durchbricht (Fig. 8 u. 9). Die Lage der Stiftchensäume wird insofern etwas abgeändert, als sie sich nicht mehr dicht am Rande der Zelle, sondern mehr median finden. Dadurch wird die Scheidung zweier aneinanderstoßender Rhabdome deutlicher (Fig. 9). In den zentralen Teilen des Auges ist diese Trennung noch deutlicher als in den randlichen. In ihrem feineren Aufbau unterscheiden sich die Rhabdome von *Epeira* usw. jedoch nicht von denen von *Meta*.

GRENACHER hatte bei *Epeira* ein zentrales prismatisches Stäbchen beschrieben, das durch „eine äußerst zarte Längslinie halbirt“ ist und an dem er „zuweilen . . . an den Rändern eine ebenfalls höchst feine sich nicht bis zur Mitte erstreckende Querstreifung gesehen, als Andeutung einer Plättchenstruktur“ (p. 44). HESSE beschäftigt sich eingehend (p. 446) mit den Stäbchen der Hauptaugen von *Epeira diadema*. Er gibt eine detaillierte Beschreibung zweier Stiftchensäume, kann aber nicht erkennen, ob dieses Stäbchen im Sinne GRENACHER'S wirklich nur einer Zelle angehört.

„Dann hätten wir etwas ganz ausnahmsweises: Im Innern einer Zelle zwei mit den sonst freien Enden einander zugekehrten Stiftchensäume — oder ob wir annehmen dürfen, daß hier . . . jedes Mal zwei Zellen eng verschwistert sind und ihre Stiftchensäume unter

Bildung eines Rhabdoms einander zukehren. — So wie es HEIDER für Spinnen überhaupt annehmen möchte“. HESSE neigt, wie p. 447 aus der Beschreibung der Seitenaugen von *Epeira* und wie weiter aus seiner fig. 105 tab. 21 zu ersehen ist, der Ansicht zu, daß 2 Zellen sich hier zu einem Rhabdom zusammenlegen. Der starke Muskel, der bei allen ¹⁾ den eben genannten Gattungen sich dorsal seitlich an das Auge ansetzt, kann eine Bewegung des ganzen Augenbeckers in einer nahezu sagittalen Ebene bewirken und so die Blickrichtung des Auges etwas verschieben, ohne aber eine nennenswerte Verschiebung der Rhabdomregion zu erreichen.

Für das Zurückkehren des Augenbeckers in die Ruhelage bei dem Nachlassen des Muskelzuges darf wohl in erster Linie die Elastizität der Augewand (postretinale Membran) verantwortlich gemacht werden; weiter hat sicher noch das eigentümliche schwammige, von vielen Bluträumen durchsetzte Gewebe, das allseitig die Augen umgibt, die Funktion eines elastischen Polsters und drückt das Auge wieder zurück.

Bezüglich ihrer Lebensweise stehen zwischen den Netz- und

1) WIDMANN erläutert (p. 287) die Wirkungsweise der Akkommodationsmuskeln und wählt als Beispiel *Argyroneta*. „Der eine ventrale Muskel dieser Gattung heftet sich nicht wie sonst an der Stirnwand, sondern merkwürdigerweise an der ventralen Wand der Cephalothorax an. Am Auge inseriert er außerhalb der Medianebene, so daß wir auf demselben Schnitte hier den Nerveneintritt nicht treffen. Auf einem dieser Präparate konnte ich deutlich die Wirkung dieses einen zur Bewegung dienenden Muskels beobachten (Textfig. 4). Die Augenachse war aus ihrer gewöhnlichen Richtung um etwa 15° gedreht, so daß sie nunmehr nach der dorsalen Seite gewendet war. Diese eigentümliche Bewegungsvorrichtung findet wohl ihrem Grund in der Lebensweise der *Argyroneta*, die im Wasser, sowohl in ihrem Kokon als auch beim Schwimmen, immer die Dorsalseite dem Boden zugewendet hat.“

Demgegenüber muß ich feststellen, daß bei *Argyroneta* ebenso wie bei den anderen Sedentarien auch ein dorsaler Muskel entwickelt ist. Ventral zieht wohl auch ein starkes Muskelbündel dicht an dem Auge vorbei, ohne an diesem aber zu inserieren, zu den Cheliceren. Dadurch wurde wahrscheinlich WIDMANN getäuscht. Weiter möchte ich bezweifeln, daß *Argyroneta* im Wasser „immer die Dorsalseite dem Boden“ zuwende. Soweit meine Beobachtungen reichen, ist dies durchaus nicht der Fall, und auch in der einschlägigen Literatur konnte ich keine derartigen Angaben finden. Da vielmehr das Tier am liebsten in stark bewachsenen seichten Gewässern lebt, so sitzt und läuft es weit mehr an den Pflanzenstengeln entlang, als es frei herumschwimmt.

den Laufspinnen die *Misumenoidae*. Sie spinnen keine großen Netze, erwerben aber auch nicht ihre Nahrung im Laufen. Sie sitzen in einem Hinterhalt, z. B. unter Blumen (*Occiptila citronea*), und überfallen von da ihre Beute. Auch in dem Bau ihrer Hauptaugen kommt ihnen eine Mittelstellung zwischen den Sedentariern und den Vagabunden zu. Ich bezeichne sie als Typus 5.

Noch erinnert der Nerven Eintritt (Fig. 11), den schon BERTKAU festgestellt hat, zwischen Rhabdom und Kern, an die Augen der ersten Gruppe, dagegen ist jede Retinazelle von einem Pigmentgewebezylinder umhüllt, ein typisches Merkmal der Netzspinnen. In bezug auf die Rhabdomausbildung stehen *Thomisus* und *Xysticus Meta* nahe. (Man vergleiche die Figg. 8, 10, 12, 14 u. 15.) Deutlich erkennt man bei *Xysticus* Stiftchensäume, die nicht miteinander zusammenhängen. Gegen die Mitte zu bemerken wir eine feine Trennungslinie, die dem Querschnitt der Zelle das Aussehen einer Kaffeebohne gibt (Fig. 12). Bei *Epeira* wird das einzelne Stäbchen von einem Fibrillenbündel innerviert; bei *Xysticus* empfangen beide voneinander gerückten Säume ihre Fibrillen von einem gemeinsamen Bündel; bei *Potamobius* dagegen sehen wir je 2 Säume ein Rhabdom bilden, das von je einem Fibrillenbündel Fasern erhält. Weiter bemerken wir eine starke Vermehrung der Rhabdome.

Noch in einem anderen Punkte ähneln die *Misumenoiden* den *Lycosiden*. Bei *Xysticus* und *Thomisus* sitzen den Augen 2 Muskeln an, wovon der dorsale an der seitlichen Innenfläche inseriert, während der ventrale in der Medianlinie angreift. Es können so beide durch wechselseitiges Anziehen den Augenbecher in der Sagittalebene bewegen, während vielleicht (??) durch gleichzeitige Kontraktion derselben ein Druck auf denselben ausgeübt wird, der ein Verschieben der Rhabdomregion gegen die Linse bewirken könnte.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der Augen der Lauf- und Sprungspinnen über, so lassen sich für diese gegenüber den schon behandelten Formen 2 Hauptunterschiede feststellen, die schon S. 387 erwähnt sind. Zunächst die verschiedene Innervation. HENTSCHEL macht zum (p. 514) erstenmal darauf ausdrücklich aufmerksam und bringt diese „Reversion“ in Zusammenhang mit der Inversion des Augenbechers. WIDMANN beschäftigt sich (p. 284 u. f.) sehr eingehend mit der Verbindungsstelle der Nervenfasern mit der Retinazelle. „Der geschilderte Eintritt des Nerven“ ist „ein Beweis

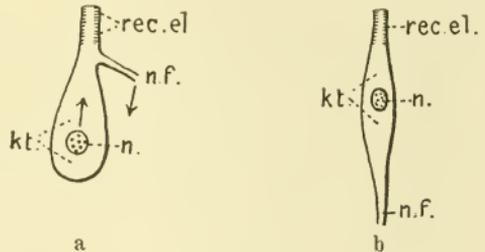
für die Richtigkeit meiner Behauptung, daß die Augen der Netzspinnen phylogenetisch jünger¹⁾ sind als die der freilebenden Spinnen, da die Entwicklungsgeschichte beweist, daß auch die Augen der freilebenden Spinnen ein Stadium durchgemacht haben, auf welchem die der Netzspinnen dauernd stehen bleiben“. Er fand, (p. 286) „daß . . . die Retinazellen der freilebenden Spinnen in ihrer Entwicklung ein Stadium durchlaufen, auf welchem die Nervenfasern von vorn seitlich Zutritt, so dass sie erst sekundär durch die ‚Reversion‘ ihre definitive Gestalt annehmen“.

Da ich bei jungen *Trochosa* und *Lycosa* das Gleiche beobachtete, so schließe ich mich WIDMANN an.

„Diese Umbildung vollzog sich wesentlich in der Weise, daß der bauchige Kernteil der Retinazellen der Netzspinnen (Textfig. G a kt)

Fig. G (nach WIDMANN).

a Schematische Darstellung der Retinazelle eines invertierten Auges einer Netzspinne. *nf* Nervenfasern. *n* Kern. *kt* Kernteil der Zelle. *rec. el* recipierende Elemente. Die Richtung der Pfeile gibt die Verschiebung der einzelnen Elemente beim Übergang in eine Retinazelle eines invertierten Auges einer freilebenden Spinne (b) an.



allmählich verkümmerte, während der Stäbchenteil sich vergrößerte und der Kern (*n*) sich in der Pfeilrichtung nach den recipierenden Elementen (*rec. el*) zu verschob. Die Verkümmernng des ersteren Teiles hatte zur Folge, daß der Nerveneintritt von der Seite nach dem proximalen Pole der Retinazellen verschoben wurde, so daß der der Nerv nun in der Achse ins Auge tritt und in die einzelnen Retinazellen von hinten übergeht“ (Textfig. G b).

Als zweites Unterscheidungsmerkmal finden wir, daß an den Hauptaugen der Vagabunden gegenüber denen der Sedentarien immer mehr als ein Augenmuskel vorhanden ist. In dem einfachsten Fall, d. h. wenn nur 2 vorhanden sind, wirken sie als Antagonisten; sind es mehrere, so stellen sie einen sehr komplizierten Apparat dar.

Weiter ist schon hervorgehoben, daß bei all diesen Formen in jeder Retinazelle 2 Rhabdome entwickelt sind. Außerdem ist die Anzahl der rhabdomtragenden Zellen eine weitaus größere.

1) Ist ein Schreibfehler, muß dem Sinne der WIDMANN'schen Darstellung nach älter heißen.

In bezug auf das Zwischengewebe ist eine Scheidung in eigentliche Pigmentzellen und in postretinale Zellen eingetreten. Diese Scheidung vollzieht sich folgendermaßen (Fig. 16):

Aus der bei der Inversion zu unterst kommenden Lage der Hypodermis (*P. R. M.*) differenziert sich das Zwischengewebe so, daß zunächst die Lamelle zwischen diesem Teil und der späteren Retina resorbiert wird (Reste der Falte). Dann wächst pigmenttragendes Gewebe zwischen die Retinazellen hinein und durchsetzt allmählich diese ganze Region. Nun fangen auch die Kerne an zu wandern. Der größere Teil drängt sich zwischen den Retinazellen hindurch vor deren Kerne und legt sich in die Lücken, die durch das Schlankwerden der rhabdomtragenden Zellen entstehen; sie sind die Kerne der eigentlichen Pigmentzellen. Ein anderer Teil wandert nach hinten und legt sich fest der postretinalen Membran an, wenn sich nicht wie bei den Aviculariden zwischen Retina und der Membran ein starkes eigentümliches Gewebe entwickelt (Fig. 17). Immer bleiben aber die Pigmentzellen und die Postretina miteinander in Verbindung, wie überhaupt die Abgrenzung der einzelnen Zellen des Zwischengewebes keine scharfe ist, sondern das ganze einen mehr syncytialen Charakter hat.

Dem Typus 6 gehören an sämtliche *Lycosidae*, *Eresoidae* und *Theraphosidae*.

Bei allen den hier in Betracht kommenden Gattungen ist die Innervation der Retinazellen und die Ausbildung der Rhabdome die gleiche. Nur in bezug auf das Zwischengewebe nehmen die Theraphosiden den beiden anderen Familien gegenüber eine Sonderstellung ein. Bei ihnen wird nämlich hinter der Retina ein großer bindegewebartiger Komplex ausgebildet, der, wie schon erwähnt, aus dem postretinalen Zellenlager hervorgeht (Fig. 17). Dieses parenchymatöse Gewebe füllt sämtliche Zwischenräume zwischen der Retina und der postretinalen Lamelle aus und findet sich auch zwischen den einzelnen Nervenbündeln, die sich von dem Hauptast abspalten und in dicken Zügen zu den Retinazellen gehen und dann ihre Fasern in das schwach zugespitzte proximale Ende derselben schicken (Fig. 17). Die Kerne dieses Gewebes ähneln denen der Pigmentzellen, sind aber runder als diese und nur in der Nähe der postretinalen Membran abgeplattet.

Der Nerv tritt bei allen Lycosiden, Eresoiden und Theraphosiden in einem einzigen dicken Strang durch die Postretina und spaltet sich hier entweder trichterartig oder nur in mehrere Äste auf, um

seine Fasern in die proximalen Enden der Retinazellen zu schicken (Fig. 13 u. 17).

Von den früheren Untersuchern, die sich mit den Hauptaugen der Lycosiden beschäftigten, erkannte erst WIDMANN in jeder Zelle 2 scharf voneinander getrennte Rhabdome, deren „Wabenstruktur“ er p. 281 eingehend behandelt.

S. 400 war schon kurz die Rede von der Struktur der Rhabdome von *Potamobius*. Die beiden recipierenden Elemente sind ganz ähnlich gebaut wie das einzelne Stäbchen von *Epeira* (Fig. 14). Jede Zelle zeigt im Querschnitt 2 kaffeebohnenähnliche Gebilde (Fig. 15), die in sich geschlossen feine Striche erkennen lassen. Auf Längsschnitten zeigen sie immer einen Aufbau aus Stiftchensäumen, und häufig kann man deutlich einen Übergang der Stiftchen in Fibrillen beobachten, wie das früher schon beschrieben.

Bei einigen Lycosiden (*Trochosa* und *Pardosa*) fand ich eine eigentümliche Anordnung der Retinazellen. Von dorsal und auch noch etwas von der Seite her legen sich Zellen über die mittleren und ventralen so, daß die Rhabdome der ersteren sehr schief liegen (Fig. 13) und die der letzteren nicht bis zu der präretinalen Membran reichen. Diese Überlagerung wird nur dadurch möglich, daß sich bei den überlagernden Zellen der Teil zwischen Rhabdom und Kern sehr stark streckt und dadurch ein schlauchartiges Aussehen erhält. Zunächst dachte ich, als ich diese Verhältnisse zum erstenmal bei einer jungen *Trochosa* fand, es handle sich um ein Kunstprodukt oder eine pathologische Mißbildung, später gelang es mir aber das gleiche bei 8 erwachsenen Tieren und auch bei *Pardosa* auf Längs- und Querschnitten festzustellen. Der physiologische Wert dieser Einrichtung ist mir dunkel.

Weiter fielen mir in den langgestreckten Zellen unmittelbar neben deren Kern dunkle Gebilde auf, die an die Nissl'schen Körper der Wirbeltiere erinnerten. Phasphären, an die ich zunächst dachte, können diese Gebilde sowohl nach ihrer Färbbarkeit als auch nach ihrer wechselnden Gestalt nicht sein (Taf. 32 Fig. 29).

Die Rhabdome der Theraphosiden stehen immer senkrecht zur präretinalen Membran. Um dies zu erreichen, müssen die randlichen Zellen stark umbiegen, und der recipierende Teil setzt sich von dem übrigen Zellkörper in scharfem Knick ab (Fig. 17).

Bei den von mir untersuchten Lycosiden und Theraphosiden fanden sich immer zwei Muskeln, in der gleichen Anordnung wie bei Misumenoiden. BERTRAU beschreibt bei *Micrommata virescens*

und bei *Atypus* vier Muskelzüge. Leider stand mir keine der beiden Arten zur Verfügung, doch habe ich keine Veranlassung, diese Angaben zu bezweifeln, da eine Häufung von Augenmuskeln bei anderen Familien (Salticiden) vorkommt.

Einen ganz eigentümlichen Typus, der auf den ersten Blick gar nicht an ein Spinnenaug erinnert, stellen die Hauptaugen der Salticiden dar. Aus der Textfig. J ist die Lage der Augen zu ersehen. Die Hauptaugen nehmen nahezu die ganze vordere Breite des Thorax ein. Wie die Laternen einer Lokomotive leuchten sie in auffallendem Lichte mit einem graublauen Schimmer aus dem dunklen Chitin hervor.

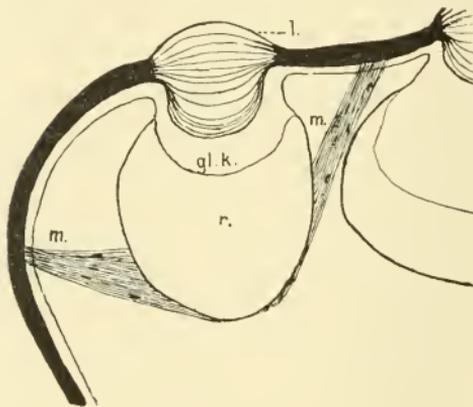


Fig. H.

Sagittalschnitt durch das Hauptauge von *Trochosa ruricola*.

Halbschematisch. 3 aufeinanderfolgende Schnitte auf einen mittleren projiziert.

gl. k Glaskörper
l Linse
m Muskel
r Retina

Trotzdem diese Augen schon durch die Größe ihrer Linsen auffallen, hat sich bis jetzt nur GRENACHER damit beschäftigt. BUXTON bildet wohl sehr gute Längsschnitte durch die Hauptaugen von *Attus* ab, geht aber nicht auf deren Bau ein. Da es mir gelang eine große Anzahl von *Salticus scenicus* und *Sitticus pubescens* zu sammeln, so konnte ich Schnittserien in den verschiedensten Richtungen durch das Auge legen und bin imstande, über alle Punkte ihres feineren Baues zu berichten.

GRENACHER hat (p. 52f.) den Bau der Augen von *Salticus*, die er die „sonderbarsten der Spinnen“ nennt, im großen und ganzen schon richtig geschildert. Alle Teile dieser Augen sind gegenüber denen der anderen Spinnen mehr oder weniger stark abgeändert. Am auffälligsten ist die starke Längserstreckung des Augenschalers. „Die Weichteile treten in Form eines langen cylindrischen Zapfens, der hinten durch die etwas angeschwollene Retina abgeschlossen wird, tief in das Innere des Cephalothorax ein. Die

Länge des ganzen Auges bei Exemplaren von 7—9 mm beträgt ca. 1—1,25 mm und darüber, also ungefähr $\frac{1}{7}$ der gesammten Körperlänge“.

Am wenigsten ist die Linse von der Umformung betroffen, obgleich auch sie ihre einfache bikonvexe Gestalt durch seitliche Verbreiterungen des inneren Teiles verloren hat und eine Form annimmt, wie sie aus Fig. 21 zu ersehen ist.

Diese Verbreiterungen nehmen aber an der Bildproduktion keinen Anteil. Schon GRENACHER hat geltend gemacht, daß nicht die ganze hintere Fläche der Linse optisch wirksam ist. „Der schön gewölbten äußeren Fläche entspricht eine kleine innere, die auf der Schnittfläche eines abgestutzten Kegels, umgeben von einer ringförmigen vertieften Delle gelegen ist. Von der ganzen innern Wölbung kann wohl nur dieser kleine centrale Theil zur wirklichen optischen Geltung kommen, da die ihn rings umgebenden Partien durch ihre unregelmäßige Oberflächenbeschaffenheit kaum Lichtstrahlen, die noch für den Sehaht zu verwenden sind, durchtreten lassen“. Außerdem ist die Brechkraft der randlichen Teile geringer, so daß durch totale Reflexion wohl auch der größte Teil der randlichen Strahlen wieder nach außen zurückgeworfen wird. Weiter dürfte noch dazu kommen, daß die noch später zu erwähnenden Pigmentverhältnisse der Hypodermis und des Glaskörpers derart sind, daß sie nur ein kleines zentrales Strahlenbündel hindurchlassen.

Der von außen sichtbare „lebhaft grünlige Perlmutterschiller“, durch den die Augen sofort auffallen, ist mit Recht nach GRENACHER „wohl auf Rechnung der Linsenstructur zu stellen“ und kann „nicht innern Reflexionen zugeschrieben werden, weil er auch an isolirten Linsen sich noch erhält“. Doch muß ich zugestehen, daß mir, obgleich ich keine andere Erklärungsweise vorschlagen kann, das Zustandekommen dieses Schillerns innerhalb der Linse nicht ganz klar ist, wenn man es nicht ganz auf Rechnung der schon erwähnten totalen Reflexion der Randstrahlen setzen will.

Den größten Anteil an dem Zustandekommen des langen zylindrischen Augenbulbus hat der Glaskörper, dessen Längsdurchmesser seinen Querdurchmesser um das doppelte bis dreifache übertrifft. Er weicht in seiner Ausbildung sehr von dem typischen corneagenen Gewebe der übrigen Araneiden ab. Es tritt hier eine Sonderung in zwei verschiedene Arten von Zellen ein. „Seine nur im Punkte der Durchsichtigkeit übereinstimmenden Elemente sind . . . in zwei hinsichtlich der Form sehr verschieden auftretende Gruppen zu

sondern, von denen die erste zwar die Innenfläche der Linse berührt, aber nicht bis zur Retina reicht; die andere hingegen mit letzterer in Contact steht, aber sich nicht bis zur Linse erstreckt“.

Die ersteren haben eine langgestreckte, schwach geschweifte, nach vorne schwach zugespitzte Gestalt (Fig. 21 u. 25 *Gl. K.*). Nur diese, die mit ihrem Vorderende die Linse erreichen, werden für deren Bildung verantwortlich sein (Fig. 21). „Die innersten, längsten Zellen lassen durch ihre Divergenz nach hinten einen conischen Hohlraum frei, der ausgefüllt wird von den Glaskörperelementen der zweiten Form (*Gk I*, fig. 28), die auf Längs- wie auf Querschnitten den Eindruck eines großzelligen Pflanzenparenchyms machen“.

Die Zellen der ersteren Form erstrecken sich ungefähr bis zu $\frac{4}{5}$ der Länge des ganzen Glaskörpers und sind außer an ihrer Form sofort auch daran zu erkennen, daß sie in ihren basalen Teilen Pigmentanhäufungen tragen (Fig. 21, 22, 25). Außerdem ist ihre Färbbarkeit eine weit stärkere als die der zweiten Art. Besonders in ihren basalen Teilen und in den Übergangsstellen in die Hypodermis (Fig. 21) zu beiden Seiten der Linse tingieren sie sich sehr stark. Auf diese Weise entsteht ein schmaler schlecht färbbarer Kegel in der Mitte (Fig. 22).

Das Pigment liegt in den randlichen Partien des Glaskörpers nicht in kompakter Lage, sondern es schiebt sich längs der Zellwände kulissenartig in den Augenbecher (Fig. 24 u. 25), besonders in den tieferen Teilen des Glaskörpers. Durch diese kulissenartige Anordnung wird eine vollständigere Absorption seitlich kommender Lichtstrahlen erreicht. Denn es handelt sich darum, die Strahlen, die zu Bildpunkten gehören, die außerhalb der Retina fallen, vollständig unschädlich zu machen, d. h. zu verhindern, daß sie durch regelmäßige und unregelmäßige Reflexion an der Augenbecherwand das mittlere Bild, das recipiert werden soll, stören.

Besonders stark ist der Pigmentbelag an den Seiten der Linse (Fig. 21), dort wo Glaskörper und Hypodermis allmählich ineinander übergehen. Hier liegt das Pigment in dichten Klumpen, die ganze Zelle erfüllend. Außerdem ist hier seine Farbe eine dunklere, ähnlich wie die des Hypodermispigments. Alles dies, ebenso wie eine Einschnürung des ganzen Augenbechers hinter der Linse, sind Einrichtungen, die ebenfalls darauf hinzielen, alle Randstrahlen von dem Bilde abzublenden.

Die Farbe des Pigments schwankt von einem gedeckten hell-

bis zu einem tiefen Dunkelbraun (Fig. 24), was aber auch möglicherweise auf einer verschieden starken Anhäufung gleichgefärbter Pigmentkörner beruhen kann. Doch neige ich mehr zu der ersten Ansicht, da beim Entpigmentieren proximal schon alles Pigment verschwunden ist, bis das distale anfängt sich zu lösen, und erfahrungsgemäß dunkle Pigmente immer resistenter sind als helle. Die einzelnen Pigmentkörner ähneln in ihrer polygonalen Gestalt den Chromoplasten mancher Blumen (Fig. 25).

Die Basalmembran der langen Glaskörperzellen wird sehr kräftig, bleibt immer pigmentfrei und bildet einen Teil der „Sclera“ (Fig. 24 und 25).

Bei der zweiten Form der Glaskörperzellen konnte GRENACHER nicht feststellen. „ob sie einfach rundlich-blasige Zellen, oder vielfach durcheinander gewundene Schläuche sind. . . . Auch sie beteiligen sich an der Bildung der äussern Mantelfläche, und zwar an der des hintern Fünftels etwa, wohin die Zellen der ersten Art nicht reichen. Hier kann man deutlich Kerne, die auch stellenweise in den der Retina unmittelbar vorgelagerten Zellen zu bemerken sind, wahrnehmen; ferner ebensolche Pigmentballen, wie sie den andern Zellen zukommen. In einer noch zu besprechenden trichterförmigen Grube der Vorderfläche der Retina sind diese Zellen abgeplattet und aufeinandergeschichtet. Das Pigment fehlt natürlich vor der Retina“. Alle diese Beobachtungen GRENACHER'S entsprechen durchaus den tatsächlichen Verhältnissen. Ich konnte die Kerne vor der Retina, die sich fast der präretinalen Membran anlegen (Fig. 20 u. 26) und dabei sehr flach werden, ebensogut nach weisen wie die peripheren Pigmentanhäufungen. Letztere reichen aber nur eine sehr kurze Strecke in das Innere vor.

In der „inneren Hauptmasse dieses Theiles“ ist es GRENACHER nicht gelungen Kerne ausfindig zu machen. Ich war nicht glücklicher. Immerhin gelang es mir in diesen Zellen schwach dunkelgefärbte blasige Gebilde aufzufinden, die als Zerfallsprodukte von Kernen gedeutet werden könnten (Fig. 25). Ist dies der Fall, so ist die Annahme berechtigt, daß dieser Teil des Glaskörpers aus übereinander geschichteten Zellen besteht und nicht durch Durcheinanderschlingen einiger weniger schlauchartiger Zellen, denen die erwähnten platten Kerne zugehörten, gebildet wird. Gegen letzteres spricht außerdem, daß ich nie eine Umbiegungs- oder Knickungsstelle eines solchen „Schlauches“ gesehen habe.

Diese Glaskörperzellen zeichnen sich durch eine sehr geringe Färbbarkeit aus (Fig. 22), die durch die weitgehende Reduktion des

Plasmas bedingt ist. Den Hauptinhalt dieser Zellen bildet eine wasserhelle Flüssigkeit, die beim Fixieren nur geringe Spuren eines Gerinnsels zurückläßt (Fig. 23 u. 26).

Auch die Struktur der Retina zeigt manches Eigentümliche. GRENACHER konnte sich „über alle Einzelheiten derselben ein völlig klares und abgerundetes Bild“ verschaffen. Seine Beschreibung der äußeren Morphologie entspricht vollkommen den Tatsachen: „Die Retina hat eine sehr ansehnliche Dicke, so dass sie als ein birnförmiger, nach hinten in den Opticus übergehender Anhang des Glaskörpers erscheint. Gegen diesen hin trägt sie eine ziemlich tiefe conische oder trichterförmige Grube, deren tiefste Stelle in der Augenaxe liegt und abgerundet endigt.“ Im einzelnen ist aber die Darstellung GRENACHER's irrig. Wohl kann man wie er drei Schichten in der Retina unterscheiden. „Schnitte durch die Netzhaut zeigen drei anscheinend wieder selbständige Schichten; die vorderste ist durchsichtig und pigmentfrei, die mittlere enthält die von intensiv gefärbtem Pigment umgebenen Stäbchen, während in der hinteren, ebenfalls pigmentirten, eine Menge von Zellkernen auftreten.“ Wenn er aber meint: „Selbstverständlich sind alle diese Schichten nur als aus Differenzirung der einzelnen Zellen, die nur in einer Reihe vorhanden sind, hervorgegangen aufzufassen“, so irrt er sich. In der Retina findet sich nicht nur eine Art von Zellen, sondern drei, sowohl morphologisch als physiologisch verschiedene Zellarten sind hier vorhanden. Die von ihm unterschiedenen Schichten sind die Bildungen zweier Zellarten, nämlich der rhabdomtragenden Retinazellen und der zum Teil pigmentierten Zwischengewebszellen. Die letzteren wie auch die postretinalen Zellen hat GRENACHER übersehen. Wir haben also drei Arten von Zellen und müßten, wenn wir verschiedene Schichten unterscheiden wollten, vier Schichten unterscheiden (Fig. 18, 19 u. 20).

Von diesen vier Schichten ist die hinterste, die Postretina, die einfachste. Eine einzige dünne Zellenlage umschließt alle anderen Teile der Retina und bildet proximal die „postretinale Lamelle“, die als dritter Bestandteil der „Sclera“ sich distal der Basalmembran der Glaskörperzellen anlegt und mit ihr verschmilzt; proximal geht sie in die Nervenscheide über (Fig. 20).

Weit komplizierter sind dagegen die Verhältnisse, wie sie Retina- und Pigmentzellen zeigen. Erstere ähneln in ihrer Gestalt denen der Lycosiden, sind aber feiner und etwas mehr in die Länge gezogen und weit zahlreicher (Fig. 20). Außerdem weisen

sie in den verschiedenen Partien der Retina Unterschiede auf. Immer sind in einer Zelle zwei Rhabdome entwickelt, die nahezu den ganzen Inhalt des distalen Zellteiles ausmachen, und immer erfolgt die Innervation an dem proximalen zugespitzten Ende der Zelle, so daß der Nerv nur eine Fortsetzung derselben zu sein scheint (Fig. 20).

Der Nervus opticus tritt mit einem partiellen Chiasma der Fasern der linken und der rechten Seite in das Auge ein, spaltet sich zwischen Retina und Postretina trichterförmig auf und schickt seine Fasern zu den rhabdomtragenden Zellen (Fig. 20).

GRENACHER bemerkt hierzu:

„Über den Opticus (*N. op.*) weiss ich wenig zu sagen. Er ist ziemlich ansehnlich, und seine Fasern, die sich mehrfach verflechten und kreuzen, treten becherförmig auseinander über die hintere Retinafläche hin, wo sie sich verlieren.“

Die Rhabdome, deren feinere Struktur ich leider wegen ihrer außerordentlichen Feinheit nicht genauer untersuchen konnte, stehen immer nahezu senkrecht zur präretinalen Membran (Fig. 20). Über ihre Ausbildung bemerkt GRENACHER ganz richtig: „Die Stäbchen liegen in einer nach vorn schwach concaven Fläche, die auch unter der trichtertörmigen Vertiefung ohne Modification ihres Characters sich continuirlich hinzieht. Sie sind äusserst schwierig zu untersuchen, sowohl wegen ihrer Kleinheit, als auch wegen ihres geringen Lichtbrechungsvermögens. Die randständigen sind etwas dicker als die centralen, etwa gerstenkornförmig; die in der Mitte gelegenen aber sind sehr dünn und zart, und verlängern sich sehr stark gegen den Opticus.“

Daß auch die seitlichen Stäbchen senkrecht zum Glaskörper orientiert sind, wird — wie bei Theraphosiden — durch eine starke S-förmige Biegung ermöglicht (Fig. 20). Gegen die Mitte zu wird diese immer geringer, und im Zentrum haben die Retinazellen einen geraden Verlauf. Auf Querschnitten zeigen die Rhabdome kaffeebohnenähnliche Bilder (Fig. 28), ähnlich wie die der Lycosiden. Deutlich sind sie immer voneinander geschieden. Feinere Strukturen konnte ich jedoch niemals erkennen. Die Stäbchenregion reicht nicht bis zu dem Rand der Retina; dort findet sich nur pigmentiertes Gewebe. In den Retinazellen selber kommt nie Pigment vor.

Die Retinazellkerne liegen in dem proximalen Teil der Zelle und zeichnen sich gegenüber den Pigmentzellkernen durch runde Gestalt und geringere Färbbarkeit aus.

Ganz besonders eigentümlich sind die Pigmentzellen ausgebildet. Sie schieben sich zwischen die Retinazellen ein und isolieren diese völlig, erlangen aber auch noch vor diesen eine starke Ausbildung und bilden hier GRENACHER's erste Schicht, die er ganz richtig beschreibt, deren Zustandekommen er sich jedoch nicht erklären kann.

„Über das Verhalten der vordersten Schicht (fig. 28 *F*) zu der Retina bin ich nicht völlig in's Reine gekommen. Sie ist von ziemlich ansehnlicher Dicke, ausser im Centrum, wo die Concavität der Retina am tiefsten ist, ziemlich stark lichtbrechend (an erhärteten Präparaten) und fein radiär gestreift oder gestrichelt, als ob sie von einer grossen Anzahl sehr feiner, der Länge nach leicht mit einander verschlungener Fäden zusammengesetzt wäre.“

Und etwas später: „Ob nun von den diese Lage zusammensetzenden Fäden nur einer, oder, wie es mir wahrscheinlicher ist, ein ganzes Bündel zu je einer einzigen Zelle gehört, bin ich zu entscheiden ausser Stande. Sicher scheint mir blos, einmal, dass sie keine fremden, neuen Elemente, sondern directe Ausläufer der Retinazellen sind, und zweitens, dass in ihrem Bereich keine Zellkerne vorkommen.“

Zunächst sind es nicht die „Retinazellen“, sondern Pigmentzellen, die dieses fibrilläre Lager bilden. Die zentralen Teile entstehen durch Fortsätze, die die Pigmentzellen zwischen den Retinazellen hindurchschicken; an den Rändern dagegen, wo diese nicht mehr vorhanden, häufen sich jene. Sie werden den Zellen der Postretina ähnlich und legen sich mit dem faserigen Gewebe weit über das Innere der Retina (Fig. 20). Hierauf bezieht sich bei GRENACHER folgende Stelle: „Die peripheren Zellen scheinen keine Stäbchen zu führen (*RtI*), sondern mit ihren vorderen Enden direkt in die erstgenannte durchsichtige Lage überzugehen.“

Die Kerne der Pigmentzellen liegen in einer Reihe zwischen den Rhabdomen und den Retinazellkernen. Sie haben mehr oder weniger unregelmäßige Gestalt und färben sich gegenüber diesen sehr stark. Die Pigmentkörner sind rundlich und von brauner Farbe. Das Plasma ist fibrillär. Auf den Fibrillenzügen findet die Wanderung des Pigments statt. Dabei dringt aber das Pigment nie bis zu dem prä-rhabdomeren verfilzten Abschnitt der Pigmentzellen vor.

In der Mitte der Retina, der Stelle deutlichsten Sehens, sind die Rhabdome am feinsten und dünnsten, wodurch eine starke Häufung ermöglicht wird. Ihre Länge beträgt hier mehr als das

Doppelte der randständigen. Durch dieses lange Ausziehen wird eine größere Lichtempfindlichkeit erreicht.

Diese Augen erhalten ihr charakteristisches Gepräge dadurch, daß die Retina von der Linse weit abgerückt ist (große Brennweite), ohne aber an Ausdehnung zuzunehmen. Mit der Zunahme der Brennweite steigert sich die Bildgröße. Behält die Retina jedoch wie hier ihre Dimensionen bei, so muß ihr Sehfeld eine Einschränkung erfahren. Ein relativ eng begrenztes Sehfeld ist in physiologischer Hinsicht charakteristisch für diesen Augentypus. Es tritt aber noch ein zweites, für die Funktion günstiges Moment hinzu. Das Bild eines Gegenstandes, das bei kurzer Brennweite in den Bereich von wenigen Rhabdomen fällt, wird bei größerer Brennweite und mithin bei Zunahme der Bildgröße sich über eine sehr viele größere Anzahl von Rhabdomen ausbreiten, falls diese ihre Dimensionen beibehalten. Das Bild wird physiologisch sehr viel weiter aufgelöst, oder, mit anderen Worten, das Auge sieht schärfer. Freilich ist damit auch wieder eine größere Lichtstärke des Bildes nötig, die durch eine weite Öffnung der Linse gegeben wird.

Einzig dastehend unter allen Spinnenaugen sind auch die Hauptaugen der Salticiden in bezug auf ihre Muskulatur. Hier hat sich ein komplizierter Apparat entwickelt, der nicht nur imstande ist, eine vertikale Bewegung des Auges zu bewirken, sondern der sowohl das ganze Auge in der Horizontalen verschieben als auch wahrscheinlich die Retina in engen Grenzen auf verschiedene Bildweiten einstellen kann.

Nicht weniger als sechs Muskeln resp. Muskelpaare nehmen an den Akkommodationsbewegungen teil. Man ersieht ihren Verlauf am besten aus den Textfigg. J1—3.¹⁾ Mit entsprechenden Ziffern sind in dem Quer- und Sagittalschnitt immer die einander zugehörigen Muskelzüge kenntlich gemacht. (Die Numerierung richtet sich nach der Ansatzfolge der Muskeln von vorn nach hinten.)

Von diesen sechs Muskeln entsprechen 2 und 5 den zwei Muskeln der Misumenoiden und Lycosiden, 5 dem dorsalen der Sedentariier.

Eine genaue Beschreibung der Muskeln und ihrer Wirkungsweise soll hier folgen:

1) Die Textfigg. J2—3 sind dadurch erhalten, daß ich aus je einer Quer- und Längsschnittserie (30 bei 3 und 10 bei 2) aufeinanderfolgende Schnitte (Dicke 7 μ) zeichnete und dann alle diese Zeichnungen auf eine mittlere Ebene projizierte.

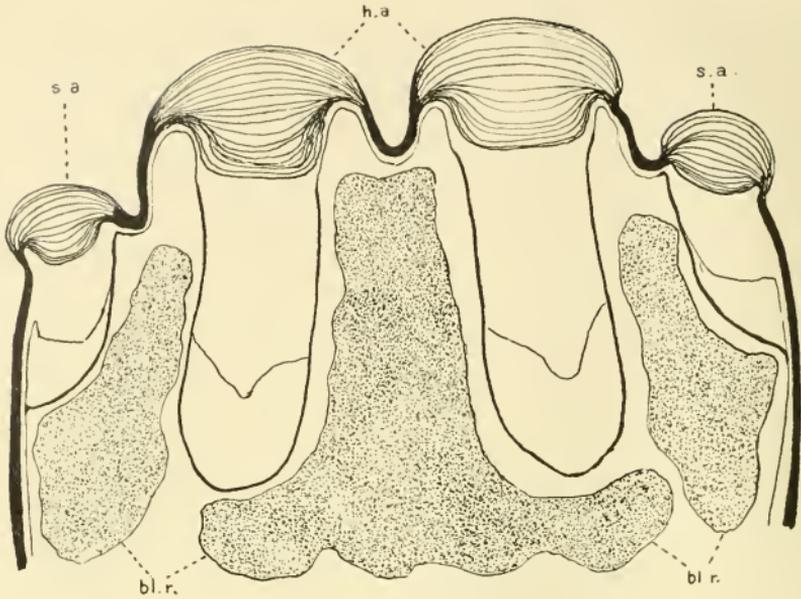


Fig. J1.

Flächenschnitt durch den Thorax von *Salticus scenicus*.
h. a. Hauptaugen. *s. a.* Seitenaugen. *bl. r.* Bluträume.

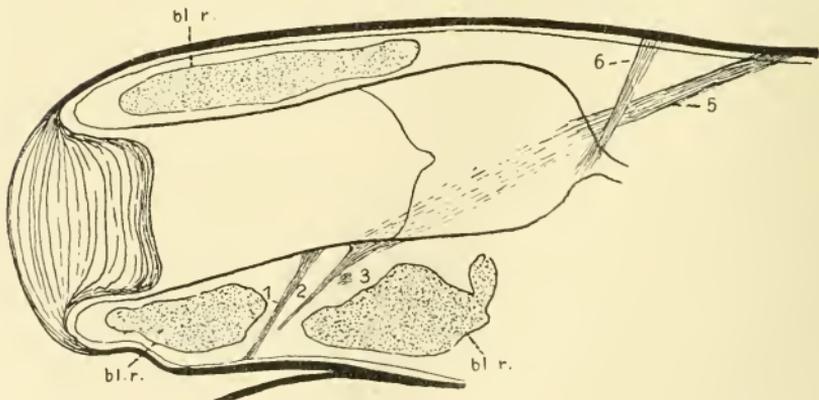


Fig. J2.

Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Salticus scenicus*.
 Schematisch aus 10 Schnitten kombiniert und in eine Fläche verlegt.
bl. r. Blutraum.

No. 1 entspringt ventral, außerhalb der Medianen, zieht steil aufwärts nach hinten und spaltet sich, den Augenbulbus nahezu umfassend, in einen medianen und einen etwas schwächeren seit-

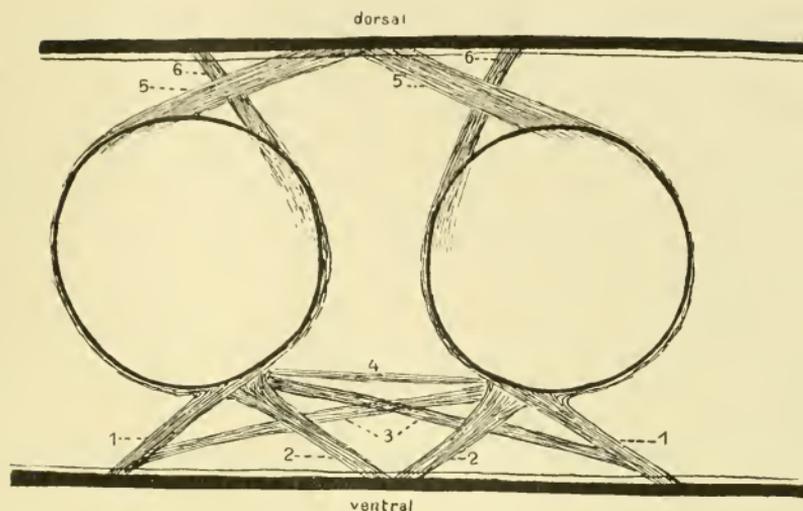


Fig. J3.

Querschnitt durch beide Hauptaugen von *Salticus scenicus*.

Schematisch aus 30 Schnitten kombiniert und in eine mittlere Fläche (direkt vor der Retina) verlegt.

lichen Ast. Die Fasern des ersteren treten mit denen von No. 6 in Verbindung. Dieser zieht von seinem dorsalen Ursprungsort an das hintere Ende der Retina, um sich dort mit der Hauptmasse seiner Fasern anzusetzen. Einige jedoch scheinen in Beziehung zu No. 1 zu stehen.

No. 2 zieht an der ventralen Medianlinie inserierend langsam nach hinten in die Höhe und erreicht in breiter Fläche den Bulbus ungefähr an der Stelle, an der die Retina beginnt. Hier spaltet er sich in ähnlicher Weise wie No. 1 auf, nur daß hier der stärkere Ast der äußere ist. Dieser steht mit Fasern von No. 5 in Verbindung, der, dorsal aus der Medianen kommend, sich nahe dem Hinterende des Bulbus an diesen ansetzt.

No. 3 ist ein Abkömmling von No. 1, ebenso wie sich No. 5 von No. 2 abspaltet.

Wie wirken alle diese Muskeln?

I. Verkürzt sich 2, so wird das Auge nach unten gezogen, die Blickrichtung verschiebt sich nach oben. Tritt die Kontraktion von 4 hinzu, so werden beide Augen einander genähert, die Sehachsen auseinander gerückt. (Dieses Divergieren ist jedoch sicher nicht stark genug, um jedem Auge ein selbständiges Sehfeld zu sichern,

da der binokulare Sehraum der beiden Augen zwischen 60 und 70° schwankt.)

II. Die Verschiebung der Blickrichtung nach oben, wie sie von 2 bewirkt wird, wird verstärkt durch Verkürzung von 1.

III. Treten 1 und 2 allein und gleichzeitig in Kraft, so tritt lediglich eine ventrale Verschiebung des Auges und eine Hebung der Blicklinie ein, ohne Änderung der Divergenz.

IV. Dasselbe tritt in umgekehrtem Sinne ein, wenn sich 5 und 6 allein kontrahieren.

V. Reine Vergrößerung der Divergenz oder besser Verringerungen der Konvergenz wird erzielt durch Kontraktion von 2, 3, 4 und 5. (Dabei kommt 4 nur in Betracht, wenn beide Augen symmetrische Bewegungen ausführen sollen.)

VI. Als Antagonisten dieser Muskelgruppe wirken 1 und 6, die die Konvergenz der Blickrichtung erhöhen. (Diese Bewegung kann auch allein für sich ausgeführt werden.)

VII. 3 wird vermutlich an Stelle von 4 dann in Wirkung treten, wenn nur ein Auge horizontale Bewegungen ausführen soll.

VIII. Schließlich wäre noch möglich, daß durch gleichzeitiges Anziehen von 2 und 5, 1 und 6 ein allseitiger Druck auf den Augenbulbus ausgeübt würde, und daß durch Kontraktion von 5 mit einer Hebung auch ein Nachhintenziehen der Retina verbunden wäre. Es bleibt allerdings fraglich, ob eine Verschiebung der Retina in so geringen Grenzen, wie sie 5 bewirken kann, physiologisch bei der Länge der Rhabdome noch von Bedeutung sein wird.

Wichtig für das Möglichwerden all der verschiedenen Bewegungen ist, daß sich um die Augen und zwischen ihnen große, mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume finden, die als elastisches Polster wirken (Textfig. J1).

Seitenaugen.

Die Seitenaugen wurden von allen früheren Autoren verhältnismäßig besser untersucht als die Hauptaugen. Es mag dies seinen Grund darin haben, daß häufig gerade die Seitenaugen die größten sind und daß sie durch ihre größere Anzahl gegenüber den Hauptaugen dem Beobachter mehr begegnen.

Das wichtigste und auffallendste Moment in der Morphologie der Seitenaugen ist neben deren inversem Bau das Vorhandensein eines Tapetums, durch das sie sich schon rein äußerlich durch starkes Glänzen von den Hauptaugen unterscheiden. Von der Ausbildung

dieser „unterhalb der recipierenden Elemente gelegenen Zellschicht (WIDMANN, p. 288) sind die anderen Teile des Auges stark abhängig.

Ohne vor der Hand auf die Entwicklungsgeschichte der Seitenaugen einzugehen, wollen wir uns deren Bau näher ansehen.

Schon LEYDIG kennt, wie wir S. 376 gesehen haben, drei verschiedene Arten der Tapetum-Verteilung.

BERTKAU¹⁾ unterscheidet dann (p. 599 u. 600) bei den Seitenaugen ebenfalls drei Typen, die durch verschiedene Ausbildung des Tapetums charakterisiert werden:

1. Das Tapetum „bildet eine den hinteren Teil des Augens bulbös quer durchsetzende zusammenhängende Schicht (Sparassiden).“

2. Das Tapetum ist „in Gestalt zweier gegeneinander geneigter Flügel entwickelt, die zusammen einen länglichen trichterförmigen Raum umschliessen“.

3. Die dritte Form besteht aus einem System von Tapetumstreifen die „ungemein an einen Ofenrost“ erinnern.

WIDMANN (p. 289) akzeptiert die beiden letzten Typen. (Der erste erweist sich als falsch, und den beiden fügt er noch einen 3. zu.)

1. Augen mit trichterförmigem Tapetum, bei Netzspinnen.

2. Augen mit rostförmigem Tapetum, bei freilebenden Spinnen.

3.) Die hinteren Mittelaugen von *Epeira* vereinigen die Eigenschaften dieser beiden Typen in sich.

Das Verhalten des frischen Tapetums bei auffallendem und durchfallendem Lichte, ebenso wie das gegen Fixierungsflüssigkeiten, ist von BERTKAU (p. 601 u. 602) und von WIDMANN (p. 296) eingehend beschrieben worden, und ich kann auf die Darstellung beider Autoren, denen ich mich anschließe, verweisen.

Merkwürdigerweise erwähnt aber keiner der Autoren Kerne im Tapetum, mit Ausnahme MARK's, der (p. 80 u. 81) das Tapetum als aus einer eigenen Zellenlage entstehend beschreibt. Die Tapetumkerne sind aber sowohl an jungen als erwachsenen Tieren aller Arten als flache an der Seite liegende Kerne festzustellen. So ist das Tapetum auch nach KISHENOUYE (p. 78) „a secretion products of the ectoderm“.

1) GRENACHER geht auf die Tapetumverhältnisse nicht näher ein.

2) BERTKAU kannte scheinbar auch schon dieses Verhalten und gibt eine Abbildung eines Auges von *Epeira*, die einen Dimorphismus des Tapetums erkennen läßt, in dem Texte aber geht er nicht näher darauf ein.

Der dioptrische Apparat der Seitenaugen der Netzspinnen, denen wir uns zunächst zuwenden, ist von BERKKAU (p. 597) und von WIDMANN (p. 290) untersucht worden; die Angaben beider Forscher bedürfen kaum einer Ergänzung.

Sedentariier. Der Glaskörper der Sedentariier ist nicht radiär, sondern exzentrisch gebaut, d. h. von der einen Seite schieben sich stark verlängerte durchsichtig gewordene Hypodermiszellen zwischen Linse und Retina. Die Dicke dieses Glaskörpers schwankt beträchtlich. Auch rückt manchmal seine Ursprungsstelle etwas unter die Linse. Am dünnsten und am stärksten exzentrisch fand ich ihn bei *Steatoda*. Hier bildet er nur eine ganz dünne fasrige Lage. Bei anderen Arten, z. B. *Tegeneria*, *Epeira*, erreicht er ansehnliche Dicke und läßt die Tendenz erkennen, zu dem radiärsymmetrischen Bau überzugehen.

Ein „Iris“-artiger hypodermaler Ring wird von WIDMANN (p. 291) ebenfalls beschrieben. Ich brauche darauf nicht mehr einzugehen.

Betreffs der Retina bestehen zwischen den Ansichten von BERKKAU und WIDMANN weitgehende Unterschiede. Während nach Ersterem die rhabdomtragenden Zellen ihren Nerven an ihrem distalen dickeren, nach hinten „retortenartig“ umgebogenen Ende empfangen (p. 619, fig. 6, 8 B. tab. 31 u. fig. 13 A, tab. 32), findet Letzterer (p. 293), daß die Nervenfasern (*n. o*) in die Basalteile der Retinazellen (*bs*) übergehen und diese, durch den Tapetumspalt hindurchtretend, dann zu dem distalen, den Kern führenden Enden der Retinazellen hinziehen. Eine andre Verbindung der Basalteile mit dem Kernteil der Zellen ist schon wegen der breiten, sich zwischenlagernden pigmentierten Zwischengewebsschicht völlig ausgeschlossen (fig. 20 *pig. zw.*, tab. 16).“

Es war mir nicht möglich eine sichere Entscheidung zu treffen, wenn mir auch die Ansicht WIDMANN's, daß der Nerv in das proximale Ende des Rhabdoms eintritt, die wahrscheinlichere zu sein scheint. Im übrigen verweise ich auf dessen Darstellung (p. 292 ff.). Nur möchte ich noch erwähnen, daß sich wohl Zwischengewebe bei einigen Formen (*Tegeneria*, *Meta*) findet, daß ich aber nie in ihm Pigment beobachtete; bei anderen Formen (*Steatoda*) fehlt das Zwischengewebe im ventralen Teile des Auges völlig.

Das Plasma der Retinazellen fand ich immer fibrillär und nie so ausgesprochen maschig, wie es WIDMANN zeichnet und beschreibt. Nur in der Nähe des Kernes wird es gröber und läßt feine Waben erkennen (s. hierzu S. 390).

Die Rhabdome schildert WIDMANN (p. 294) folgendermaßen: „Mit ihren recipierenden Teilen treten die Retinazellen in direkte Berührung und bilden an ihren Berührungsflächen die Rhabdomplatten aus“. Diese kommen nach ihm so zustande, daß „das randständige Plasma der Retinazellen zu mehrwabigen Alveolarsäumen differenziert ist, die ihrerseits wiederum an ihren Berührungsflächen stark färbare Cuticularsäume entwickeln“. Ich konnte keine der beiden Säume entdecken. Die Bilder, die ich sah, haben vielmehr die größte Ähnlichkeit mit denen, die HESSE tab. 21 fig. 102 gibt. Die Ausbildung der recipierenden Säume erfolgt immer auf zwei einander gegenüberliegenden Seiten der Retinazelle. Deutlich erkennt man immer, daß ein Strang fibrillären Plasmas beiderseits dunkel konturiert ist. Diese dunkle Kontur stellt sich bei starker Vergrößerung als eine Reihe punktförmiger Gebilde dar, die, da nach außen von ihnen feine Fortsätze stehen, nichts anderes als die Basalkörnchen der Stiftchensäume sind. Die Stiftchensäume zweier Zellen berühren sich (Fig. 30 u. 31). Nach innen konnte ich ihren Übergang in Neurofibrillen nicht genau feststellen, da das Zellplasma an und für sich fibrilläre Struktur zeigt.

Nebenaugen der *Vagabundae*. Betrachten wir die Seitenaugen der freilebenden Spinnen (zunächst Lycosiden und Eresiden), so finden wir bei ihnen eine Ausbildung, wodurch sie in physiologischer Hinsicht weit leistungsfähiger werden als die der Netzspinnen. In erster Linie wird dies durch eine starke Vermehrung der Retinazellen und durch eine absolute Isolierung der einzelnen Rhabdompaare erreicht. Möglich wird die Unterbringung der größeren Anzahl von Retinazellen dadurch, daß sie an Größe abnehmen und sich nicht mehr alle mit ihrem proximalen, postrhabdomären Ende durch einen einzigen Spalt des Tapetums hindurchdrängen müssen, sondern ihnen ein ungezwungener Durchgang durch zahlreiche parallele Schlitzes des Tapetums gestattet wird. Dieses erhält, wie BERKKAU treffend sagt, das Aussehen „eines Rostes“. Ein weiterer Fortschritt ist die stärkere Ausbildung eines ziemlich hohen radiärsymmetrisch zur Linse angeordneten Glaskörpers. Die Vorteile der größeren Brennweite sind bereits besprochen (s. Hauptaugen der Salticiden).

Mit dem Bau der Seitenaugen der Lycosiden haben sich im einzelnen GRENACHER, BERKKAU und HENTSCHEL befaßt. Da ihre Ansichten durch die WIDMANN'sche Untersuchung zum Teil als irrig erkannt sind, will ich davon absehen, sie hier wiederzugeben, um so mehr als dies WIDMANN (p. 297 ff.) ausführlich tut.

Letzterer beschäftigt sich mit allen Teilen des Auges eingehend, und ich kann ihm in weitgehendem Maße, besonders was den dioptrischen Apparat anbetrifft, beipflichten, da sich meine an *Lycosa*, *Pardosa*, *Potamobius*, *Ocyale*, *Trochosa* und *Eresus* gewonnenen Beobachtungen mit seinen Ansichten zum großen Teil decken.

Seiner Beschreibung des Glaskörpers und der Iris (p. 296) kann ich nur noch hinzufügen, daß ersterer in seiner Höhe bei den verschiedenen Arten ziemlich variabel ist und daß letztere bei Formen mit hohem Glaskörper naturgemäß besser ausgebildet sein muß; hier sind denn auch noch die peripheren Glaskörperzellen in ihren basalen Teilen mit einem Pigmentbelag versehen.

Den Bau der Retina beschreibt WIDMANN p. 297—304 und gibt davon auf tab. 16 fig. 25—33 eine Reihe Abbildungen, die aber alle stark schematisiert sind. WIDMANN beschreibt (p. 298) folgendes: „Die Nervenfasern gehen nach dem Eintritt in den Bulbus in die Basalteile der Retina über . . . Die Basalteile, welche durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander getrennt sind, treten zu zweien — d. h. eigentlich in je zwei Reihen — zwischen den Tapetumstreifen hindurch zu den recipierenden Elementen. Auf einem Tapetumstreifen stehen also je zwei Reihen recipierender Elemente. Auch die recipierenden Elemente werden allseitig durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert. Im weiteren Verlauf bleiben die Retinazellen bis zum Glaskörper durch Zwischengewebe getrennt, nur findet sich vor den recipierenden Elementen naturgemäß kein Pigment mehr im Zwischengewebe.“

Abgesehen davon, daß ich mich bezüglich des Nerveneintritts nicht entscheiden konnte, stimmt diese Darstellung völlig mit meinen Befunden überein. Im übrigen kann ich jedoch der Ansicht WIDMANN'S nicht überall folgen. So konnte ich nicht finden, daß „dies vordere pigmentfreie Zwischengewebe . . . zwischen je zwei Retinazellen einen verdickten Streifen bildet, der genau über dem betreffenden Tapetumstreifen liegt und diesem parallel zieht“. Es sollen dann immer die 2 Retinazellen, die durch einen Tapetumspalt traten, auch mit starker Einschnürung „wiederum durch den entsprechenden Zwischengewebsstreifen zu ihren Kernen ziehen“. Dadurch würden auf einem genau medianen Schnitt, der durch den breiten Zwischengewebsstreifen geht, „alle Retinazellen . . . durch den Zwischengewebsstreifen in zwei Teile getrennt sein“.

Dieses gemeinsame Hindurchtreten zweier gemeinsam durch einen Tapetumspalt gegangener Retinazellen durch einen genau über

ihm liegenden Zwischengewebsspalt ist aber unmöglich, weil die Retinazellen, sobald sie aus der Rhabdomregion heraustreten, stark nach der Seite umbiegen (Fig. 35, 36, 37), wie dies auch schon BERTKAU richtig beobachtete, und nur wenige median gelegene Zellen mit ihrem kuglig verdickten Ende direkt über ihrem Rhabdomteil liegen. An den Rändern biegen die Kernteile einiger Retinazellen sogar nach hinten um. Wohl wird die einzelne Zelle an der vor der Rhabdomregion gelegenen Umbiegungsstelle schmaler, und das Zwischengewebe nimmt an Masse zu, so daß auf Querschnitten die Retinazellen in dem sich hier stärker färbenden Pigmentgewebe als helle Inseln erscheinen, die proximal noch reihenförmige Anordnung erkennen lassen. Gegen das Vorhandensein eines besonderen Zwischengewebstreifens, in dem die Kerne liegen sollen, spricht auch, daß die direkt vor dem Rhabdomen liegenden Kerne durchaus keine besondere Anordnung erkennen lassen, vielmehr mit ihrer langgestreckten Achse bald senkrecht, bald schief, bald wagerecht zu der Rhabdomregion, wie sie gerade Platz haben, liegen (Fig. 36 u. 38), während im anderen Fall doch eine bestimmte Lage parallel zu ihr zu erwarten wäre.

Am stärksten ist die Anhäufung des Zwischengewebes in einer medianen Partie, an der auch die meisten Kerne liegen (Fig. 35 u. 36). BERTKAU zeichnet tab. 31 fig. 7a u. 8 in zwei Transversalschnitten von *Dolomedes limbatus* und *Tarentula inquilina* einen medianen Gewebekomplex, von dem die Retinazellen nach links und rechts auseinander weichen. Er glaubt es hier mit einem Blutgefäß zu tun zu haben, eine Annahme, zu der man infolge der lockeren Struktur des Gebildes leicht verleitet werden kann. In Wirklichkeit ist es aber ein starker Zwischengewebskomplex. Auch WIDMANN kennt (p. 299) einen „Zwischengewebstreifen“, der „sich in einer axialen Mittelebene des Auges senkrecht zu den parallelen Zwischengewebstreifen durch das Auge zieht“. In ihm liegen, wie schon erwähnt, weitaus die meisten Kerne des Zwischengewebes, obgleich sie sich auch dann und wann überall zwischen den Retinazellen und besonders am Rande des Augenbeckers finden und sogar vereinzelt auch proximal von den Rhabdomen angetroffen werden.

Das Zwischengewebe stellt sich nach dem vorhergegangenen dar als ein kernarmes, alle Teile der Retina umfassendes syncytiales Gewebe, das aber im prä-rhabdomären Teil stärker ausgebildet ist als im postrhabdomären. Während es hier feine Fibrillen aufweist, auf denen Pigment sitzt und sich nur schwach färbt, ist es dort mehr massig,

wenig strukturiert, immer pigmentfrei und (besonders mit Eisenhämatoxylin) stark färbbar (Fig. 38).

Nach WIDMANN schiebt sich (fig. 27, tab. 16) Zwischengewebe durch jeden Tapetumspalt. Mir scheint es ebenfalls sicher zu sein, daß zwischen den beiden Retinazellen sich Pigmentgewebe durch eine Tapetumlücke drängt (Fig. 32 u. 33).

Durch den medianen Zwischengewebsstreifen, der sich als breites Band zwischen die Rhabdomregion einschiebt und sich im postretinalen Pigmentgewebe fortsetzt, wird diese in der Sagittalen in zwei Hälften geschieden (Fig. 33). Schon GRENACHER (fig. 24, tab. 5) und BERKKAU (fig. 8, tab. 5) waren diese Verhältnisse, nach ihren Abbildungen zu schließen, bekannt, wenngleich sie nicht ganz exakt dargestellt wurden. WIDMANN erwähnt nur, was bereits S. 421 zitiert, beobachtete aber richtig eine alternierende Anordnung der Rhabdome der einzelnen Reihen, was wohl auch schon GRENACHER, nach seiner fig. 26, tab. 11 zu schließen, bekannt war, wenn er dessen auch keine Erwähnung tat.

Das Zustandekommen dieser „alternierenden Anordnung“ (Fig. 38) erklärt sich aus ökonomischen Gründen. Denn durch ein abwechselndes sich ineinander Einschieben keilförmiger Zellen wird der zwischen zwei Tapetumzügen freibleibende Platz am besten ausgenutzt. Die abwechselnde Anordnung läßt sich nach unten und oben noch eine Strecke weit verfolgen (Fig. 38).

Wenden wir uns jetzt den Rhabdomen zu. Seit HESSE'S Untersuchung (p. 445) weiß man, daß sich in jeder Retinazelle zwei einander gegenüberstehende Stäbchen finden. HENTSCHEL hat (p. 517) ein „zweiteiliges“ Stäbchen beschrieben, während GRENACHER und BERKKAU nur ein einziges sahen. WIDMANN läßt sich eingehend über die feinere Struktur dieser Gebilde aus. Ich kann ihm jedoch nur in dem, was er über ihre Form sagt, zustimmen, während ich mich betreffs ihres feineren Baues der HESSE'Schen Ansicht anschließe und mit diesem in den Rhabdomen Stiftchensäume sehe.

Wie WIDMANN zuerst beobachtete, stehen in dem distalen Ende jeder Zelle die Rhabdome einander dicht gegenüber, während sie proximal einen Keil bilden (Fig. 38).

Keiner der früheren Untersucher, mit Ausnahme MARK'S, beschreibt oder zeichnet in dem Tapetum der Lycosiden Kerne. Man kann diese aber mit Leichtigkeit als sehr flachgedrückt an den Seiten liegend nachweisen (Fig. 34 u. 35).

Wie auch schon GRENACHER bekannt, durchbricht der Nervus

opticus die postretinale Membran in mehreren Ästen, die sich sofort innerhalb des Bulbus aufspalten.

Einen ganz ähnlichen Bau wie die Seitenaugen der Lycosiden und Eresiden haben die der Theraphosiden. Der Glaskörper wird hier sehr hoch. Das ganze Auge erhält aber häufig — z. B. bei *Avicularia*, wo die Augen alle zusammen auf eine kleine Erhöhung des Thorax gerückt sind und von da nach der Seite und unten blicken müssen — eine stark asymmetrische Ausbildung. Im übrigen besteht keine nennenswerte Abänderung. Nur scheint auch bei den Seitenaugen dieser Gruppe, gerade so wie bei den Hauptaugen, die Tendenz vorhanden zu sein, das Zwischengewebe stark auszubilden. Denn auch hier finden sich hinter dem Tapetum eine ganze Menge Zwischengewebskerne. Für feinere Untersuchung erwies sich der weitaus größte Teil meines Materials nicht geeignet.

An einem Präparat (Querschnitt durch einen Embryo von *Avicularia*) konnte ich deutlich erkennen, wie — ähnlich wie bei Netzspinnen — hier der Glaskörper asymmetrisch angelegt war und das Tapetum noch eine geschlossene Schicht bildete (Fig. 34). Auf Einzelheiten der Entwicklung will ich jedoch nicht eingehen.

Zwischen den beiden schon besprochenen Augentypen stehen gewissermaßen die hinteren Mittelaugen der Epeiriden. BERTKAU hat schon „die total verschiedenartige Ausbildung der verschiedenen Teile desselben Auges“ bei *Epeira* richtig erkannt. Hier vereinigen sich trichter- und rostförmiges Tapetum in demselben Auge, dergestalt, daß ein Teil der Retina sich wie ein Seitenauge der Netzspinnen darstellt, während der andere ein rostförmig geschlitztes Tapetum aufweist. Die Retinazellen dieses Teiles jedoch ähneln trotzdem mehr denen der Sedentariier als denen der Vagabunden. Ihre Gestalt und ihr Verhalten beschreibt WIDMANN (p. 304—306). Ich konnte alle seine Angaben bestätigen. Nur in bezug auf die recipierenden Elemente bin ich wieder anderer Ansicht und sehe in einer „kästchenförmigen Struktur“ (BERTKAU) keine Alveolen, sondern finde auch hier Stiftchensäume, wie überall bei Spinnen.

Nebenaugen der Salticiden. Über die Nebenaugen der Salticiden liegen nur die Angaben GRENACHER's vor, der aber schon einige Besonderheiten, die diese haben, richtig erkannte.

Was zunächst die Stellung und die Form der Augen anbelangt, so verweise ich auf die Textfigg. K, L u. O1—3. Man ersieht aus ihnen, daß die Hauptausdehnung des Bulbus der vorderen sich von

vorn nach hinten erstreckt und die des hinteren von hinten oben nach vorn unten gerichtet ist. Dadurch kommt eine etwas unsymmetrische Gestalt der Bulben zustande, die besonders bei dem hinteren Auge in Erscheinung tritt (Fig. 40). Dabei zeigt dieses im Gegensatz zu dem vorderen eine Hauptausdehnung in die Breite, während jenes besonders tief ist (Textfig. K u. L).

Die Linse bietet keine Besonderheiten.

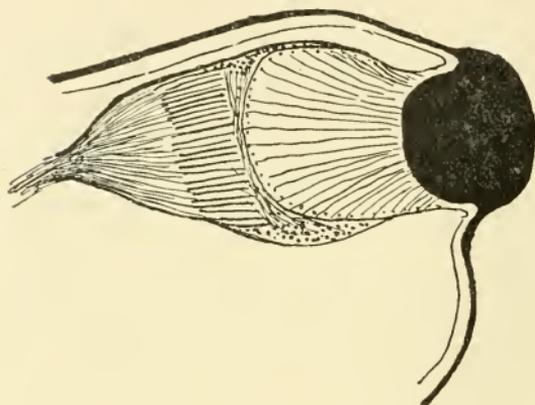


Fig. K.

Fig. K.

Schematischer Sagittalschnitt durch das vordere Seitenauge von *Salticus scenicus*.

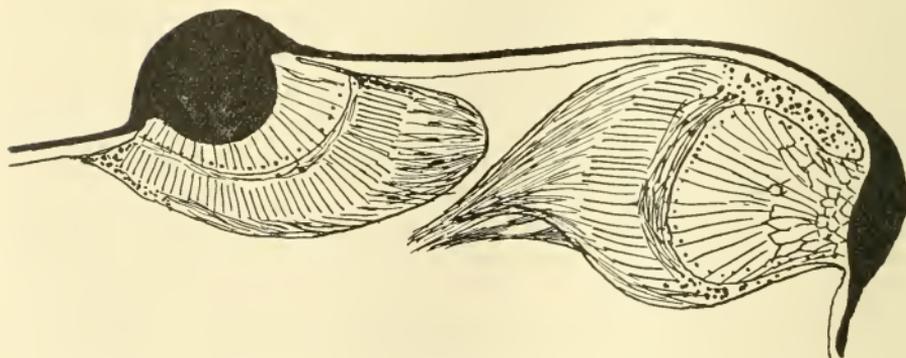


Fig. L.

Fig. L.

Schematischer Sagittalschnitt durch die beiden seitlichen Seitenaugen von *Salticus scenicus*.

Den Glaskörper erkennt GRENACHER (p. 50) im wesentlichen richtig. „Sein Bau, namentlich das Verhalten seiner im Umfange gelegenen Zellen ist der gleiche wie dort“ [gemeint sind die hinteren Seitenaugen von *Lycosa*]; „es ist nur eine starke Entwicklung in der Richtung der Augenaxe, dagegen eine geringere Entfaltung der

Dicke noch hervorzuheben, wodurch seine Gesamtform eine mehr conische wird. Der Mantel des Conus bis zur Retina ist mit reichlich Pigment versehen, das in den Hinterenden der Glaskörperzellen um den Kern herum abgelagert ist; dieses ist durch Salpetersäure zerstörbar, gegen welche das der Hypodermis sich völlig unempfindlich erweist. Die Kerne der Glaskörperzellen sind gross und äusserst deutlich.“ Ich habe dem nur hinzuzufügen, daß besonders bei dem vorderen Auge ähnlich wie bei dem Hauptauge durch kulissenartige Anordnung von Pigmentzügen längs der Zellgrenzen (Fig. 39) der Glaskörperzellen Randstrahlen absorbiert werden können und daß die wandständigen Zellen, nach ihrem dichteren und stärker färbaren Plasma zu schließen (Fig. 39 u. 40), eine ähnliche Wirkung haben wie die randständigen Glaskörperzellen der Hauptaugen (s. S. 406). Dann nehmen die Kerne „nach der Linse hin“ nicht ab, sondern zu. Daß GRENACHER dies nicht richtig beobachtete, hat wohl seinen Grund darin, daß hier die Zellen einen sehr starken Pigmentbelag tragen, der ihm die Kerne verdeckte (Fig. 39 u. 40).

Nach seitlich außen bildet die starke Basalmembran der Glaskörperzellen einen Teil der „Sclera“, die in die postretinale Membran übergeht. Vor der der Retina zeigt die präretinale Membran das gewöhnliche Bild (Fig. 39, 40 u. 41).

„Besonders interessant ist nun die Retina.“ Die Form derselben ist etwas verschieden; während die des vorderen Auges¹⁾ spitz konisch ist „und mit der Spitze in den Sehnerv übergehend erscheint“, ist die der beiden anderen (das mittlere Seitenauge ist nur sehr klein) mehr flach und gleicht einem abgestutzten Kegel, dessen Basis in breiter Fläche fast dem Ganglion opticum aufsitzt und von diesem aus durch mehrere Stränge (mindestens 10—12) innerviert wird (Fig. 40). In beiden Fällen aber „berührt die dem Glaskörper zugewandte Fläche anscheinend diesen nicht unmittelbar, da die Wölbung des letzteren stärker ist, als die correspondirende Aushöhlung ihrer Vorderfläche, und so eine nach der Peripherie hin sich erweiternde spaltenförmige Lücke freibleibt“.

Das Verhalten der Retinazellen, die mit ihrem Kern in ganz eigentümlicher Weise verbunden sind, erkannte GRENACHER ebenfalls richtig (p. 51). „Lange habe ich mich vergeblich abgemüht, die Lage der zu den Retinazellen gehörenden . . . Kerne aufzufinden, und erst der Zufall führte mich auf die Spur . . . In der Region, in welcher

1) GRENACHER untersucht nur dieses.

Glaskörper und Retina zusammenstossen, zieht ringförmig um das ganze Auge herum ein flacher breiter Wulst, der bei noch nicht entfärbten Präparaten sich durch eine besonders intensive Pigmentierung bemerklich macht. Nach geschעהener Entfärbung erkennt man, dass derselbe unter der auch hier dem Auge zukommenden feinen Cuticula (*ct*) [gemeint ist der hier von den Pigmentzellen abgesehiedene seitliche Teil der „Sclera“] gelegen ist, und fast ausschließlich aus einer Anhäufung ganz dicht aneinandergedrängter Zellkerne besteht . . . Man sieht bald, dass diese Kerne zur Retina in einer nähern Beziehung stehen, als ihre relative Lage zu derselben vermuthen lässt. Jener spaltenförmiger Raum nämlich zwischen Glaskörper und Retina ist erfüllt von einer Unzahl äusserst feiner blasser Fäden (*F*, fig. 25), die lockenartig gekräuselt im Ganzen einen centrifugalen Verlauf haben, und über deren Endpunkte bei genauer Untersuchung kein Zweifel mehr obwalten kann. Jeder dieser Fäden entspringt nämlich am Vorderende eines Stäbchens, tritt dann, etwa rechtwinkelig umbiegend, nach aussen, und endigt im Umfange des Auges an einem Kern. Dabei treten diese Fäden bald nach vorn (über den hintern Rand des Glaskörpers), bald nach hinten (über die peripherischen Retinatheile), soweit es eben die Breite der Kernzone erfordert. . . Zwischen diesen feinen Fäden . . . befinden sich ab und zu noch rundliche Lücken, auch ist hier und da (aber im Ganzen selten) ein Kern noch dazwischen nachweisbar, der, wie ich fast sagen möchte, nicht an den Ort seiner Bestimmung gelangte.“

Diese Schilderung GRENACHER's besteht vollkommen zu Recht. In der Deutung der Kerne vor der Retina, die „nicht an den Ort ihrer Bestimmung gelangten“, trifft er jedoch nicht das richtige. Diese unterscheiden sich auffallend durch ihre geringe Färbbarkeit und auch durch ihre Größe und Form von den seitlich gelegenen Retinazellkernen (Fig. 39, 40 u. 41). Hier haben wir die Kerne des Pigment- oder Zwischengewebes vor uns, das sowohl die Kernregion als auch jeden Zellkörper der Retinazellen bis zu dem Nerv hin umspinnt. Denn nicht „in der geringen, jene Kerne umhüllenden Menge Protoplasma“ ist das Pigment eingelagert, da ja die Retinazellen der Araneiden überhaupt nie Pigment tragen. Die Isolierung der Retinazellen erfolgt in folgender Weise (Fig. 42 u. 43). Um jede rhabdomtragende Zelle gruppieren sich immer 6 Pigmentzellschläuche. Beide nehmen dabei mehr oder weniger regelmäßige sechseckige Gestalt an. Von oben nach unten wird der Durchschnitt

der Polygone größer (Fig. 43). Das Plasma der Retinazellen ist entschieden stärker färbbar als das der Pigmentzellschläuche. Merkwürdig ist bei diesen ganzen Verhältnissen nur die verhältnismäßig geringe Anzahl der Pigmentzellkerne.

Das Pigment ist hell- bis dunkelbraun und zeigt in der Rhabdomregion sehr starke Wanderung. Bleibt dagegen in der Kernregion an demselben Platz.

„Die Stäbchen sind immer sehr deutlich, besonders in ihrem vordern Theil, wo sie der Linse gegenüber scharf abgeschnitten sind; nach hinten hin wird es weit schwieriger zu sagen, wie weit sie reichen, weil sie allmählig an Lichtbrechung abnehmen. . . . Ebenso schwierig ist der Übergang der langgestreckten Retinazellen in die Fasern des Opticus zu bestimmen. Die Stäbchen sind sehr nahe an einander gerückt, namentlich in der der Augenaxe benachbarten Region, wo sie auch eine Länge erreichen, welche die der peripherischen um das Doppelte etwa übertrifft; die Dicke derselben ist aber nur ganz unbedeutenden Schwankungen unterworfen. Die durch eine feine Längslinie angedeutete Zusammensetzung aus zwei Hälften ist bei stärkern Vergrößerungen . . . nicht leicht zu übersehen“ (p. 51).

Die „Zusammensetzung aus zwei Hälften“ erweist sich als zwei getrennte Rhabdome, die fast die ganze Zelle erfüllen, deren genaue Struktur zu studieren mir jedoch wegen ihrer Feinheit nicht gelang. Auf Querschnitten bieten sie ähnliche Bilder wie die der Lycosiden, doch konnte ich mit Sicherheit keine Stiftchensäume erkennen, die aber ihre unruhige, dunklere Kontur sehr wahrscheinlich macht (Fig. 45). In ihrem distalen Abschnitt nahe beieinander liegend, rücken sie mit dem Breiterwerden der Zellen weiter auseinander (Fig. 43). Neurofibrillen konnte ich ebenfalls bei der Kleinheit der Elemente nicht nachweisen. Die größere Länge der Rhabdome an den Stellen deutlichsten Sehens fällt besonders bei dem vorderen Seitenauge auf, während der Unterschied bei dem hinteren nicht so stark ist.

GRENACHER fand „auch im Innern der Retina noch Zellkerne. . . . Diese Kerne erscheinen spindelförmig, während sonst überall die der in die Bildung des Auges selbst eingehenden Zellen kugelig oder höchstens etwas länglich sind“. Wegen ihrer „in baumartig verästelte Züge vertheilten Anordnung“ spricht er sie als „das Auge versorgende Blutgefäße [fig. 25 Pg (2)]“ an. Da diese Kerne, die aber durchaus nicht immer „spindelförmig“ sind, sondern vielmehr

eine ziemlich polymorphe Gestalt haben, in einem sich verästelten, eigentümlichen syncytialen Gewebsstrang liegen, so schließe ich mich der GRENACHER'schen Ansicht an, obgleich ich eine Verbindung mit einem Körperblutgefäß nicht beobachten konnte (Fig. 39, 40 u. 41).

Eine postretinale Membran, die von einigen wenigen flachen Zellen abgeschieden wird, geht nach hinten in die Nervenscheide über.

Ein Tapetum nachzuweisen, glückte mir bei den Seitenaugen der Salticiden nicht. Weder zeigten bei der Beobachtung mit dem Augenspiegel am lebenden Tier die Seitenaugen dieser Arten den bekannten hell leuchtenden Glanz, noch ließen sich auf Schnitten Andeutungen eines Tapetums finden.

Eine eigentümliche Struktur begegnete mir in den Seitenaugen von *Xysticus* und *Thomisus*. Hinsichtlich der Lage der Retinazellkerne müssen die Nebenaugen der Misumenoiden in die Nähe der Salticiden gestellt werden, weil eine starke Verlagerung nach außen, besonders der zentralen Kerne, erfolgt. Jedoch scheint diese Zurseiteverlagerung nicht so vollkommen ausgeführt zu sein wie dort, da man auch neben langen blassen Pigmentzellkernen noch dunkle Kerne vor den Rhabdomen findet, die zweifelsohne als zu Retinazellen gehörig gedeutet werden müssen.

Aber eine andere Eigentümlichkeit dieser Augen blieb mir unklar. Fig. 44 stellt einen schiefen Querschnitt durch die Rhabdomregion von *Xysticus* sp. dar. Man sieht im fibrillären Bindegewebe sonderbare rundliche Gebilde, die in ihrer Mitte eine Zeichnung erkennen lassen, die an pflanzliche Intercellularräume erinnert. Eine Erklärung dieser Verhältnisse vermag ich vor der Hand nicht zu geben; da mir an meinem jetzigen Aufenthalt weder Spinnen dieser Art zur Verfügung stehen, noch meine dienstlichen Verpflichtungen es zurzeit gestatten, an Hand einer größeren Anzahl neu anzufertigender Serien diese Strukturen zu studieren, behalte ich mir es vor, sie später nochmals eingehend zu untersuchen.

Zur Physiologie des Spinnenauges.

Schon zur Zeit, da man noch allgemein die Arachniden zu den Insecten stellte, befaßte man sich mit der Frage: sind ihre einzelnen Augen denen der Insecten zu homologisieren, und welche ist ihre Wirkungsweise?

Die ersten derartigen Angaben, die ich mehr wegen ihres historischen Interesses zitiere, finden wir in PORTERFIELD: A treatise on the eye, Edinburgh 1759. Hier lesen wir Vol. 1 p. 95: „The first eminent Thing we found in the House-spiders were their Eyes, which in some were four, in some six, and in some eight, according to the Proportion of their Bulk and Longity of their Legs. This Eyes are placed all in the Forefront of their Head (which is round and without any Neck) all diaphanous and transparent like a Locket of Diamonds, or a Set of round Crystal-beads etc. Neither wonder why Providence should be so anomalous in this animal, more than in any other we know of (Argus's Head being fixed to Arachne's Shoulder.)

For Ist, Since they wanting a Neck cannot move their Head, it is requisite that Defect should be supplied by a Multiplicity of Eyes. 2dly, Since they were to live by catching so nimble a Prey as a Fly is, they ought to see her every way, and to take her perfectum (as they do) without any motion would have scarred away so timorous an Insect.“¹⁾

MÜLLER (1826) findet p. 336 u. 337 in den Augen der Spinnen eine Stütze seiner Theorie, wonach bei Tieren, die mehrere Augen besitzen, sich die Sehfelder der einzelnen Augen nicht decken dürfen. Wohl stellt er eine Überdeckung der einzelnen Sehfelder bei *Epeira* fest, aber da deren Größe nur gering ist, „so kann bei theilweiser Deckung keine bedeutende Störung des Gesichtes eintreten, indem nur dasjenige Auge deutlich sieht, in dessen Sehgrenzen die Objekte geboten werden“.

Dieser Ansicht schließt sich PARSON (p. 127) an.

Einige zum Teil recht treffende Bemerkungen macht DUGÈS in seinen „Observations sur les Aranéides“.

Nach DUGÈS (1836) sind die oberen Augen analog den Ocellen der Insecten; die beiden seitlichen, die ja häufig nahe zusammenrücken, entsprechen den Facettenaugen. Er beschäftigt sich auch mit den Sehfeldern: „La direction la plus ordinaire de ces différents Stemmates vient à l'appui de ces analogies, car indépendamment de leur inclinaison générale en dehors, les plus voisins de la ligne médiane ceux qui rapellent le plus les yeux simples

1) PORTERFIELD zitiert hier Angaben eines Dr. POWER aus: Observat. 8, da ich aber dieses Original nicht finden konnte, gebe ich die Stelle aus PORTERFIELD wieder.

des insectes regardent les antérieurs en avant, les postérieurs en haut. Quant aux latéraux les antérieurs regardent en bas, les postérieurs en arrière.“

Er findet auch, daß die Blickrichtungen der verschiedenen Augen nach verschiedenen Seiten gehen und daß ein Zusammenhang zwischen deren Ausbildung und der Lebensweise der Tiere besteht:

1. Spinnen, die in dunklen Röhren oder in Ritzen leben, haben ihre Augen dicht zusammengedrängt auf der Stirn („*Mygale*, *Atypus*, *Filistates*, *Clothos*, *Segestria* und *Dysdera*“).

2. Solche, die sich in nur kurze Röhren zurückziehen, sonst aber ein großes Netz bauen, haben die Augen am Vorderrande des Kopfes auseinanderstehend („*Aranea*, *Micrommata*, *Clubiona*“).

3. Bei Spinnen, die sich frei in der Luft auf ihren Netzen befinden („*Epeira*, *Theridium*“), stehen die Augen auf kleinen Vorsprüngen, die eine größere Divergenz unter sich zulassen. Am ausgesprochensten ist diese Stellung bei *Thomisus*, „qui se tiennent en embuscade sur les fleurs, l'ocelle latéro-postérieure du Thomise citron est tellement dirigé en arrière qu'on n'aperçoit, par devant, que son support“.

4. Bei den Laufspinnen endlich („*Salticus*, *Eresus*, *Lycosa*“) sind die Augen noch zerstreuter.

Spätere Forscher, die sich mit dem Bau der Spinnenaugen beschäftigten, befassen sich nicht mit den Sehfeldern und Blickrichtungen der einzelnen Augen. Auf einige, die Untersuchungen über ihre Sehweite anstellten, haben wir noch zurückzukommen.¹⁾ Erst PETRUNKEWITSCH machte genaue Messungen über die Sehfelder einiger junger Aviculariden und über die Änderung derselben beim erwachsenen Tier.

Um die Sehfelder der einzelnen Augen der Spinnen zu bestimmen, verfuhr ich nach der schon früher geschilderten Weise. Im ganzen protokollierte ich die Spiegelungen von 48 Arten. Ich verzichte darauf, alle diese Protokolle hier zu bringen, und

1) RÁDL (1910) scheint sich mit hierbei gehörigen Dingen zu befassen. Denn EMANUEL TROJAN zitiert in einer Arbeit „Das Auge von *Palaemon squilla*“, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 88, p. 31 RÁDL: „Auch bei den Spinnen mit vollzählig entwickelten Augen betrachtet er je ein Medianauge mit zwei Nebenaugen zusammen als Doppelauge.“ Die Originalarbeit RÁDL's ist polnisch und konnte deshalb von mir nicht berücksichtigt werden.

beschränke mich darauf, einige typische als Beispiele wiederzugeben.

Bei allen Arten mit ganz wenig Ausnahmen, wo schon die Hauptaugen allein die ganze Vorderfront des Thorax einnehmen (*Attus*), fallen die Sehfelder der Hauptaugen immer innerhalb der der vorderen Seiten- (*Oxyptila*, *Xysticus*, *Tegeneria*) oder hinteren Mittelaugen (*Amaurobius*, *Pholcus*, *Ocyale*), häufig in die der beiden Augengruppen (*Argyreta*, *Clubiona*). An und für sich kommen den Hauptaugen schon binokulare Sehfelder von 15—60° zu. Und hier können wir beobachten, daß der binokulare Sehraum um so kleiner ist, je weniger Aktivität die Tiere zeigen, und daß die Augen dieser Tiere auch die am wenigsten vollkommen ausgebildeten sind. Sowohl was Häufigkeit und Feinheit der Rhabdome und Isolierung der recipierenden Elemente durch Zwischengewebe anbelangt, als auch was wir an Bewegungsvorrichtungen beobachten können, stimmt hier gut überein mit der Größe oder Kleinheit der Sehfelder. Eine scheinbare Ausnahme davon machen die *Lycosiden*, die nur eine verhältnismäßig schwache Überkreuzung der Sehfelder haben. Denn man sollte vermuten, daß gerade diese befähigt sein müßten, in einem großen Umkreis Entfernungsorientierungen vorzunehmen, und gerade sie haben binokulare Sehfelder von nur 10—15°. Aber dieses Minus wird aufgehoben durch die schlankere Form des Tieres und die weit größere Gelenkigkeit des Thorax, der gestattet Fixierbewegungen auszuführen.

Bei Salticiden erreicht das binokulare Sehfeld der Hauptaugen wieder 70—80°. Wir haben schon S. 411 ff. Gelegenheit gehabt, auf den Muskelapparat und die hohe Ausbildung dieser Augen einzugehen. Dies alles ermöglicht dem Tiere im Verein mit dem beweglichen Thorax ein genaues Entfernungsschätzen, das sich auch aus all seinen sehr geschickten und präzisen Bewegungen erkennen läßt. Bei *Segestria*, wo die Hauptaugen fehlen, rücken die vorderen Seitenaugen mehr in die Mediane und erhalten hier allein nach vorn ein binokulares Sehfeld, an das sich ergänzend die übrigen anschließen.

Ich sagte oben, daß die Hauptaugen innerhalb des Bereiches der vorderen Seitenaugen oder hinteren Mittelaugen liegen. Haben nun die Hauptaugen ein binokulares Sehfeld, so kommt ein solches auch den Seitenaugen zu.

Überall hat das binokulare Sehfeld der Seitenaugen eine gleiche oder sehr ähnliche Erstreckung wie das der Hauptaugen. Nach hinten ist das Einzelsehfeld der nach vorn sehenden Seitenaugen

größer als das der mittleren Vorderaugen. An jenes schließen sich die Sehfelder der übrigen Seitenaugen derart an, daß es nicht mehr zu einer nennenswerten Überdeckung kommt, daß vielmehr eine einfache lückenlose Ergänzung der einzelnen Sehfelder stattfindet. Direkt nach hinten vermögen die Tiere nur in den seltensten Fällen zu blicken. Einzelne Werte sind aus den angefügten Protokollen zu ersehen.

Die Nervi optici der Augen nehmen ihren Ursprung aus dem am oberen vorderen Ende des Gehirns gelegenen Ganglion opticum. Die Struktur desselben ist von SAINT-REMY für eine ganze Reihe von Araneidenfamilien beschrieben. Ich kann jedoch hier nicht auf alle Einzelheiten seiner Untersuchung eingehen, sondern begnüge mich mit der Feststellung der für mich wichtigen Punkte. Nach SAINT-REMY läßt das Ganglion opticum einen oberen und unteren Lappen erkennen; von dem ersteren aus werden die Hauptaugen innerviert, in den letzteren strahlen die Nerven der Nebenaugen ein. Ohne hier auf die Homologisierungs- und Analogisierungsversuche SAINT-REMY's einzugehen, sei nur hervorgehoben, daß beide in enger Beziehung miteinander stehen und daß auch die einzelnen „lobules“ der linken und rechten Hälfte durch eine „masse médullaire transversale“ miteinander verbunden sind. Der Nerv der Hauptaugen zieht von dem Auge ventral zwischen dem, der zu den Seitenaugen geht — alle drei Nervenäste der Seitenaugen vereinigen sich zu einem Stamm —, zu dem oberen Teil des Ganglion opticum, nach SAINT-REMY ohne mit dem Seitenaugennerven eine Kreuzung einzugehen. Eine solche konnte ich ebenfalls nicht beobachten. Aber die Nervenfasern strahlen so dicht neben denen der Seitenaugennerven in das Gehirn ein, daß wohl eine direkte Verbindung derselben angenommen werden darf.

Ich lasse nun einige Spiegelungsprotokolle folgen.

Anaerobius feror.

- | | | |
|-----|--------|---|
| I. | V.M.A. | Binokulares Sehfeld 10—15° (schätzungsweise). |
| | H.M.A. | Binokulares Sehfeld 15°. |
| | | Verschwindet nach 15°, Gesamtsehfeld 20°. |
| | V.S.A. | Gerade noch sichtbar — verschwinden nach 5°. |
| | H.S.A. | Erscheinen nach 15°. |
| | | Verschwinden nach 160°, Sehfeld 145°. |
| II. | V.M.A. | Gerade noch sichtbar. |
| | H.M.A. | Gerade noch sichtbar. |
| | | Verschwinden nach 60°, Sehfeld 60°. |

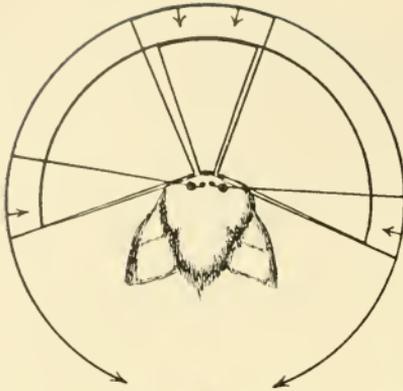
- H.S.A. Erscheinen nach 50° .
 Verschwinden nach 125° , Sehfeld 75° .
 V.S.A. Erscheinen nach 125° .
 Verschwinden nach 170° , Sehfeld 35° .
 III. V.M.A. Erscheinen nach 85° .
 Verschwinden nach 180° , Sehfeld 95° .
 V.S.A. Erscheinen nach 20° .
 Verschwinden nach 105° , Sehfeld 85° .
 H.M.A. Erscheinen nach 80° .
 Verschwinden nach 230° , Sehfeld 150° .

I. *Argyroneta aquatica*.

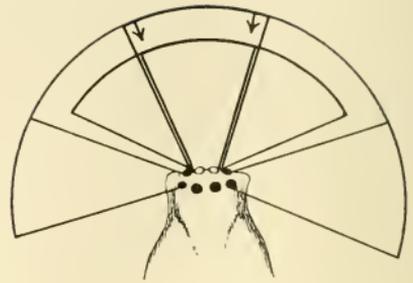
- I. V.M.A. Binokulares Sehfeld 45° (schätzungsweise).
 Verschwindet nach 120° , Sehfeld 145° .
 V.S.A. Binokulares Sehfeld 50° .
 Verschwindet nach 125° , Sehfeld 175° .
 H.M.A. Binokulares Sehfeld 20° .
 Verschwindet nach 100° , Sehfeld 110° .
 H.S.A. Erscheint nach 110° .
 Verschwinden nach 180° , Sehfeld 70° .
 II. V.M.A. Binokulares Sehfeld $60-65^{\circ}$ (schätzungsweise).
 Verschwinden nach 80° , Sehfeld 110° .
 H.M.A. Binokulares Sehfeld 75° .
 Verschwinden nach 95° , Sehfeld 135° .
 H.S.A. Erscheinen nach 60° .
 Verschwinden nach 90° , Sehfeld 30° .
 V.S.A. Erscheinen nach 80° .
 Verschwinden nach 160° , Sehfeld 80° .
 III. V.S.A. Erscheinen nach 25° .
 Verschwinden nach 120° , Sehfeld 95° .
 V.M.A. Erscheinen nach 20° .
 Verschwinden nach 205° , Sehfeld 185° .
 H.S.A. Zeigen sich vorübergehend bei 210° .
 H.M.A. Erscheinen nach 70° .
 Verschwinden nach 235° , Sehfeld 165° .

Tegeneria atrica.

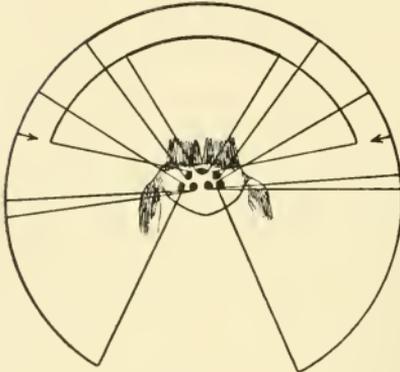
- I. V.M.A. Binokulares Sehfeld $45-50^{\circ}$.
 Verschwinden nach 75° , Sehfeld 100° .
 V.S.A. Binokulares Sehfeld 50° .
 Verschwinden nach 80° , Sehfeld 105° .
 H.S.A. Erscheinen nach 15° .
 Verschwinden nach 150° , Sehfeld 135° .
 H.M.A. Erscheinen nach 20° (matt).
 Verschwinden nach 35° , Sehfeld 15° .



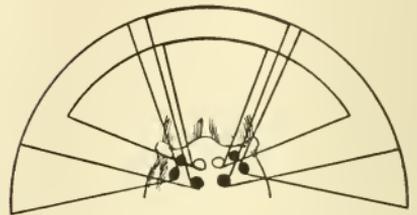
a



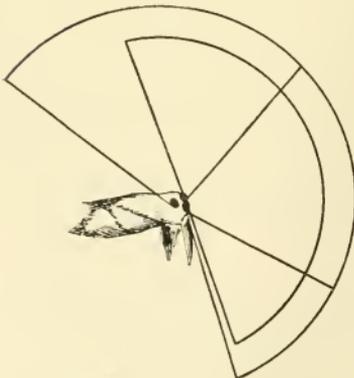
a



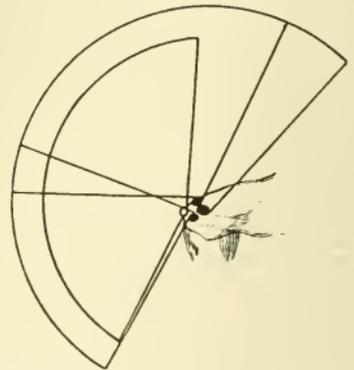
b



b



c



c

Fig. N.

Bei den Figg. M, N, O sind auf dem inneren Kreis die Sehfelder der Hauptaugen, auf dem äußeren die der Nebenaugen abgetragen.

Fig. M.

Fig. M. Ansicht und Erstreckung der Sehfelder von *Argyroneta aquatica*. a von oben, b von vorn, c von der Seite.

Fig. N. Ansicht und Erstreckung der Sehfelder von *Tegenaria atrica*. a von oben, b von vorn, c von der Seite.

- II. V.M.A. Binokulares Sehfeld 30⁰.
 Verschwinden nach 70⁰, Sehfeld 85⁰.
 H.M.A. Binokulares Sehfeld 35⁰.
 Verschwinden nach 80⁰, Sehfeld 100⁰.
 H.S.A. Erscheinen (schwach) nach 35⁰.
 Verschwinden nach 115⁰, Sehfeld 80⁰.
- III. V.M.A. Erscheinen nach 25—30⁰.
 Verschwinden nach 200⁰, Sehfeld 170⁰.
 V.S.A. Erscheinen nach 25⁰.
 Verschwinden nach 125⁰, Sehfeld 100⁰.
 H.M.A. Erscheinen nach 110⁰.
 Verschwinden nach 230⁰, Sehfeld 120⁰.
 H.S.A. Erscheinen nach 230⁰ (schwach).
 Verschwinden nach 245⁰, Sehfeld 15⁰.

Clubiona sp.

- I. V.M.A. Binokulares Sehfeld 50⁰ (schätzungsweise).
 Verschwindet nach 100⁰, Sehfeld 125⁰.
 V.S.A. Binokulares Sehfeld 60⁰.
 Verschwinden nach 90⁰, Sehfeld 120⁰.
 H.S.A. Erscheinen nach 40⁰.
 Verschwinden nach 170⁰, Sehfeld 120⁰.
- II. V.M.A. Binokulares Sehfeld 30⁰ (schätzungsweise).
 Verschwindet nach 70⁰, Sehfeld 85⁰.
 H.M.A. Binokulares Sehfeld 45⁰.
 Verschwindet nach 90⁰, Sehfeld 113⁰.
 H.S.A. Erscheinen nach 45⁰.
 Verschwinden nach 105⁰, Sehfeld 60⁰.
 V.S.A. Erscheinen nach 90⁰.
 Verschwinden nach 100⁰, Sehfeld 10⁰.
- III. V.M.A. Erscheinen nach 35⁰ (schätzungsweise).
 Verschwinden nach 200⁰, Sehfeld 165⁰.
 V.S.A. Erscheinen nach 40⁰.
 Verschwinden nach 125⁰, Sehfeld 85⁰.
 H.M.A. Erscheinen nach 135⁰.
 Verschwinden nach 270⁰, Sehfeld 135⁰.

Pholcus opilionides.

- I. V.M.A. Binokulares Sehfeld 15⁰ (schätzungsweise).
 Verschwinden nach 45⁰, Sehfeld 53⁰.
 V.S.A. Schwach rötlich, Sehfelder berühren sich.
 Verschwinden nach 90⁰, Sehfeld 90⁰.
 H.M.A. Binokulares Sehfeld 20⁰.
 Verschwinden nach 50⁰, Sehfeld 60⁰.

- II. V.M.A. Binokulares Sehfeld 25⁰ (schätzungsweise).
Verschwinden nach 30⁰, Sehfeld 42⁰.
H.M.A. Binokulares Sehfeld 65⁰.
Verschwinden nach 50⁰, Sehfeld 82⁰ (schlecht festzustellen,
da schon vorher H.S.A. leuchten und der Übergang zu
diesen kontinuierlich ist).
H.S.A. Erscheinen nach 30⁰.
Verschwinden nach 120⁰, Sehfeld 90⁰.
- III. V.S.A. Erscheinen nach 10⁰.
Verschwinden nach 90⁰, Sehfeld 80⁰, geht in das von
H.M.A. über.
V.M.A. Erscheinen nach 70⁰ (schätzungsweise).
Verschwinden nach 200⁰, Sehfeld 130⁰.
H.M.A. Erscheinen nach 80⁰.
Verschwinden nach 210⁰, Sehfeld 130⁰, geht in das von
H.S.A. über.
H.S.A. Erscheinen nach 200⁰.
Verschwinden nach 250⁰, Sehfeld 50⁰.

Oxyptila citronea.

- I. V.M.A. Binokulares Sehfeld 25—30⁰ (schätzungsweise).
Verschwinden nach 80⁰, Sehfeld 95⁰.
V.S.A. Binokulares Sehfeld 35⁰.
Verschwinden nach 90⁰, Sehfeld 107⁰.
H.S.A. Erscheinen nach 75⁰.
Verschwinden nach 155⁰, Sehfeld 80⁰.
- II. V.M.A. Sehen nicht mehr nach oben.
H.M.A. Sehfelder berühren sich.
Verschwinden nach 55⁰, Sehfeld 55⁰.
H.S.A. Erscheinen bei 50⁰.
Verschwinden nach 90⁰, Sehfeld 40⁰.
V.S.A. Erscheinen nach 70⁰.
Verschwinden nach 125⁰, Sehfeld 55⁰.
- III. V.S.A. Erscheinen nach 10⁰.
Verschwinden nach 120⁰, Sehfeld 110⁰.
V.M.A. Erscheinen nach 20⁰ (schätzungsweise).
Verschwinden nach 170⁰, Sehfeld 150⁰.
H.M.A. Erscheinen nach 165⁰.
Verschwinden nach 270⁰, Sehfeld 105⁰.

Nysticus niaticus.

Vorderseite des Cephalothorax eckig, die großen V.S.A. auf Wülsten.

- I. V.M.A. Binokulares Sehfeld 30—35⁰ (schätzungsweise).
Verschwinden nach 90⁰, Sehfeld 105⁰.
V.S.A. Binokulares Sehfeld 45⁰.
Verschwinden nach 100⁰, Sehfeld 123⁰.

- H.M.A. Werden gerade noch für kurze Zeit gestreift.
H.S.A. Erscheinen nach 100° .
Verschwinden nach 185° , Sehfeld 85° .
- II. V.M.A. Gerade noch sichtbar.
H.M.A. Binokulares Sehfeld 15° .
Verschwinden nach 45° , Sehfeld 53° .
H.S.A. Erscheinen nach 40° .
Verschwinden nach 110° , Sehfeld 70° .
V.S.A. Erscheinen nach 80° .
Verschwinden nach 120° , Sehfeld 40° .
- III. V.S.A. Erscheinen nach 20° .
Verschwinden nach 120° , Sehfeld 100° .
V.M.A. Erscheinen nach 30° (schätzungsweise).
Verschwinden nach 180° , Sehfeld 150° .
H.M.A. Erscheinen nach 125° .
Verschwinden nach 215° , Sehfeld 90° .
H.S.A. Erscheinen nach 200° .
Verschwinden nach 260° , Sehfeld 60° .

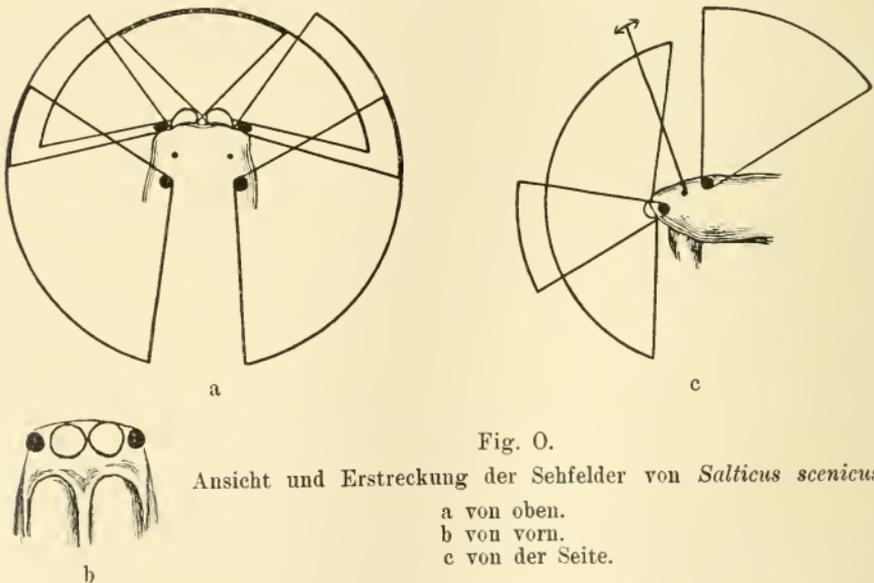
Ocyale mirabilis.

- I. V.M.A. Schwaches binokulares Sehfeld ca. $5-10^{\circ}$.
Verschwinden nach 40° , Sehfeld 45° .
H.M.A. Binokulares Sehfeld 20° .
Verschwinden nach 50° , Sehfeld 60° .
V.S.A. Erscheinen nach 10° .
Verschwinden nach 80° , Sehfeld 70° .
H.S.A. Erscheinen nach 55° .
Verschwinden nach 180° , Sehfeld 125° .
- II. H.M.A. Schwaches binokulares Sehfeld.
Verschwinden nach 60° , Sehfeld 60° .
H.S.A. Erscheinen nach 55° .
Verschwinden nach 120° , Sehfeld 65° .
- III. V.S.A. Erscheinen nach 25° .
Verschwinden nach 85° , Sehfeld 60° .
V.M.A. Erscheinen nach 70° (schätzungsweise).
Verschwinden nach 160° , Sehfeld 90° .
H.M.A. Erscheinen nach 70° .
Verschwinden nach 225° , Sehfeld 155° .
H.S.A. Erscheinen nach 230° .
Verschwinden nach 270° , Sehfeld 40° .

Salticus scenicus.

Die V.M.A. sind stark entwickelt und nehmen die ganze Vorderfront des Cephalothorax ein. Die Linsen zeigen einen starken Cornealreflex von sichelförmiger Gestalt. Die übrigen 6 Augen (Seitenaugen) zeigen jedoch keinen Tapetumglanz. Bestimmung ungenau.

- I. V.M.A. Binokulares Sehfeld 80° .
 Verschwindet nach 100° , Sehfeld 140° .
 V.S.A. Erscheinen (ohne Glanz) nach 45° .
 Verschwinden nach 105° , Sehfeld 60° .
 H.S.A. Erscheinen nach 80° .
 Verschwinden nach 170° , Sehfeld 90° .
- II. V.M.A. Sehfelder nach oben nur unbedeutend. (Das Tier macht mit dem Thorax ausgedehnte Fixierbewegungen.)
 H.S.A. Schwaches binokulares Sehfeld.
 Gesamtsehfeld ca. 110° .
 H.M.A. Erscheinen noch schwach sichtbar.
 Sehfeld ca. 40° .
- III. V.M.A. Sehen senkrecht nach unten.
 Sehfeld 180° (schätzungsweise).
 V.S.A. Erscheinen (ohne Glanz) nach 50° .
 Verschwinden nach $90-100^{\circ}$ (schätzungsweise).
 H.M.A. Erscheinen nach 170° .
 H.S.A. Erscheinen nach 180° (schätzungsweise).
 Verschwinden nach 240° , Sehfeld 60° .



Die Frage, ob die Spinnen kurz- oder fernsichtig sind, ist schon früher diskutiert worden, ohne daß man hier zu einem definitiven Resultat gekommen wäre. Aus den vielen Angaben, die sich zerstreut hin und wieder in der Literatur finden, ist es unmöglich, sich eine Vorstellung darüber zu machen. Mit MÜLLER (1826)

sind sich weitaus die meisten Forscher, LUBBOCK, LEUCKART, GRABER, und dann in neuerer Zeit besonders PLATEAU einig, daß die Augen der Spinnen „nur myopisch sind“ und daß eine Bildwahrnehmung nur auf 3—4 cm möglich sei. Demgegenüber sprechen ihnen andere, PECKHAM und RAINBOW, größere visuelle Fähigkeiten zu (ersterer 8—15 cm, letzterer sogar 30 cm und mehr). Ich selbst habe nur wenige einschlägige Versuche gemacht, bin aber auf Grund dieser geneigt, mich der PECKHAM'schen Ansicht anzuschließen.

Nach Messungen, die ich an frisch abgetrennten Linsen von *Epeira*, *Tegeneria* und *Lycosa* machte, fällt das Bild bei kurzem Gegenstandsabstand (1—2 cm) etwa mit dem Anfang der Rhabdomregion zusammen. Bei *Tegeneria* beträgt dieser 0,1166 mm. Bei zunehmendem Gegenstandsabstand bis zu 10—15 cm verschiebt sich der Bildabstand um 0,0253 mm (bei *Epeira*), um von da ab keine meßbaren Verschiebungen erkennen zu lassen. Die Verschiebungen liegen immer noch innerhalb der Rhabdomregion, die bei *Tegeneria* 0,026, und bei *Epeira* 0,029 mm breit ist.

Wenn aber das Bild stets in die distale Zone der Rhabdome fällt, welchen Abstand auch das Objekt haben mag, so darf man wohl auch annehmen, daß das Spinnenaugen infolge seiner Kleinheit und daher kurzen Brennweite auf die verschiedenen Entfernungen ziemlich gleich gut eingestellt ist. Anders verhält es sich schon bei den langgezogenen Hauptaugen von *Attus*. Hier ist der Abstand der Retina von dem Mittelpunkt der Linse weit größer. Hier muß schon eine merkliche Bildverschiebung eintreten, die aber durch die größere Länge der Rhabdome ausgeglichen wird.

Diese Tiere sehen sicher auf größere Entfernungen, wie man schon aus dem Benehmen der Tiere schließen kann, die schon von weitem aufmerken, wenn die Hand sich nach ihnen ausstreckt. Sofort machen dann die Tiere durch Aufrichten des Thorax Fixierbewegungen.

Die Messungen der Bildverschiebung und des Bildabstandes sind allerdings nicht genau genug, um eine definitive Entscheidung zu erlauben, ob die Spinnenaugen kurzsichtig oder ob sie zum Teil kurzsichtig, zum Teil fernsichtig oder ob sie für alle Entfernung sehtüchtig sind. Die Messungen lassen mehr die letztere Annahme wahrscheinlich erscheinen.

Beobachtungen über Pigmentwanderung bei Araneiden.

Eine ganze Reihe von Spinnen, sowohl Sedentariier als Lycosiden und Salticiden, wurden zur Untersuchung über Wanderung des Retinapigments verschieden lange, $\frac{1}{2}$ —2 Stunden, der grellen Sonne ausgesetzt, während andere Tiere gleiche Zeiten im Dunkeln gehalten wurden. Dann wurden sie meist in heißem absoluten Alkohol oder Formol-Alkohol-Eisessig rasch fixiert. Beide Flüssigkeiten führen bei vorher angeschnittenen Tieren fast momentan den Tod herbei.

Auf diese Weise gelang es mir, z. B. bei *Tegeneria*, *Amaurobius*, *Meta*, *Epeira*, *Lycosa* und *Attus*, ein Wandern des Retinapigments festzustellen.

Schon früher, 1890, beschreibt SZCZAWINSKA (p. 556—569) „des changements dans la position du pigment dans l'obscurité et à la lumière“ bei *Lycosa hortensis* und *Epeira diadema*. Die Verfasserin verfährt bei ihren Untersuchungen aber sehr oberflächlich; ohne die morphologischen Verhältnisse zu berücksichtigen, beobachtete sie das Verschieben von 2 oder 3 Pigmentzonen zueinander. Ihre Figuren, (tab. 17 fig. 12 u. 13) sowohl als auch ihre Beschreibung sind falsch. Was man nach ihrer Beschreibung als Hellstellung ansehen müßte, ist Dunkelstellung und umgekehrt.

Bei der Besprechuug der Pigmentwanderung müssen wir die der Haupt- und Nebenaugen trennen, da bei den letzteren ein die Wanderung erschwerender Faktor, das Tapetum, hinzukommt.

Bei allen von mir daraufhin untersuchten Arten konnte ich Pigmentwanderung in den Hauptaugen finden, mit Ausnahme von *Steatoda*, wo sie ja auch völlig unmöglich ist, da Pigmentgewebe nicht zwischen die Rhabdomregion eindringt. Bei den anderen müssen wir unterscheiden zwischen den Typen, bei denen das Zwischengewebe gleichmäßig ausgebildet ist, und dem Typus, wo eine Sonderung in Pigmentzellen, die dann einen besonders starken Pigmentbelag erhalten, und in gewöhnliches schwach pigmentiertes Zwischengewebe eingetreten ist. Im ersteren Falle, *Amaurobius*, *Tegeneria*, *Meta*, spielt sich eine Verschiebung der Pigmentkörner in dem ganzen Gewebe ab, in letzterem, *Xysticus*, *Lycosa*, *Salticus*, vollzieht sich die Pigmentwanderung hauptsächlich in den Pigmentzellen.

Wird ein Tier der ersten Gruppe starkem Licht ausgesetzt, so wandern langsam Pigmentgranula nach den Zwischengewebszotten und -streifen (s. S. 393) zwischen die Rhabdome. Dagegen ist keine

entgegengesetzte Bewegung zu beobachten, wenn man *Amaurobius*, *Tegeneria*, *Meta* aus diffusem, gewöhnlichem Tageslichte — die Tiere leben meist in Ställen und in Wohnungen an Stellen, in die selten direktes Sonnenlicht fällt — längere Zeit in vollständige Dunkelheit bringt. Bei *Epeira*, wo bei gewöhnlichem Lichte einige Pigmentkörner zwischen den Rhabdomen liegen, kommt es auch hier zu einer schwachen Rückwärtsbewegung, und die Granula sammeln sich dann klumpig hinter den Stäbchen an.

Weit ausgesprochener und viel rascher setzt die Pigmentwanderung bei den *Lycosiden* ein. Bei Belichtung werden hier die um den Kern herumliegenden Teile der Pigmentzellen völlig pigmentfrei, und alle Granula häufen sich zwischen den Rhabdomen an, und da Zwischengewebe sich noch vor die Rhabdome schiebt, bilden sie auch hier häufig einen dünnen Schleier. Bei gewöhnlicher, mäßiger Helle reichen Pigmentkegel zwischen die Rhabdome bis zur Hälfte ihrer Länge. In der Dunkelheit ziehen sich auch noch diese alle in die Nähe des Kernes zurück und bieten die Rhabdome in ihrer ganzen Ausdehnung dem Lichte dar. In den proximalen Teilen des Zwischengewebes, in denen auch noch Pigment liegt, das eine Strecke weit sogar noch den Nerven begleitet, zeigt sich keine Bewegung.

Ähnlich reagieren die Pigmentkörner des Hauptauges von *Salticus*. Nur legt sich in den zentralen Teilen nie Pigment vor die Rhabdome, wohl aber legt sich von den seitlichen Pigmentzellen, die, wie wir gesehen haben, in der Hauptsache das prä-rhabdomäre Polster bilden, eine dünne Pigmentbedeckung über die äußeren Rhabdome. Außerdem zeigen die Pigmentkulissen des Glaskörpers eine wenn auch nur sehr schwache Pigmentwanderung.

Die Zeiten, die die verschiedenen Arten brauchen, um auf den Wechsel der Beleuchtung zu reagieren, sind recht verschieden. Genaue Werte dafür zu erhalten, ist sehr schwer und erfordert viel Mühe, da man, um exakte Vergleichsresultate zu erhalten, mit gleichen Lichtintensitäten experimentieren muß, außerdem eine Unzahl Schnitte angefertigt werden müssen; ich begnügte mich deshalb mit ungefähren Angaben. Die Zeit schwankt zwischen $\frac{1}{2}$ und 1 Stunde für *Amaurobius* und *Tegeneria*; 25–40 Minuten für *Meta* und *Epeira*; für *Lycosiden* von Mittel zur Hellstellung 10–20 Minuten; von Mittel zu Dunkel 15–25 Minuten und für *Salticus* Mittel zu Hell 5–10 Minuten, von Mittel zu Dunkel 10–15 Minuten.

Weit weniger ausgesprochen findet eine Pigmentwanderung in den Nebenaugen statt. Hier konnte ich bei *Steatoda*, *Amaurobius*,

Tegeneria und *Meta*, die alle Augen mit trichterförmigem Tapetum haben, vor und in der Rhabdomregion nie Pigment finden. Es ist auch kaum möglich, daß, da das prä-rhabdomäre Zwischengewebe mit dem post-rhabdomären nur an den Seiten des Augenbeckers in Verbindung steht — s. S. 416 —, Pigmentkörner auf diesem Umwege wandern. Die Rhabdome der Nebenaugen sind bei diesen Arten also schonungslos den Sonnenstrahlen ausgesetzt, was jedoch bei der Lebensweise der Tiere, die zum Teil wie *Amaurobius* und *Tegeneria* ausgesprochene Nachttiere sind oder wenigstens wie *Steatoda* und *Meta* immer an Stellen leben, die selten direkte Sonnenbestrahlung haben (in Ställen, Kellern) wenig oder gar nicht ins Gewicht fällt. Auch die Pigmentwanderung in den Hauptaugen dieser Arten geht ja sehr langsam vor sich.

Anders mit den „Nebenaugen“ der Lycosiden, Eresiden und Salticiden.

Bei den beiden ersteren drängt sich, wie wir S. 420 gesehen haben, zwischen je zwei Retinazellen auch ein feiner Zwischengewebsstrang durch einen Tapetumspalt. Auf diesen schmalen Straßen nimmt postrhabdomäres Pigment seinen Weg, um bei greller Beleuchtung in die Rhabdomregion einzuwandern und sich bis zu deren distalem Ende zwischen die einzelnen Stäbchen zu legen. Nie konnte ich aber beobachten, daß ein Lichtschirm auch vor den Rhabdomen sich ausbreitet. Im Dunkeln zieht sich das Pigment hinter das Tapetum zurück oder bildet nur noch direkt vor ihm kurze, dichte, dunkle Zapfen um die proximalen Stäbchenenden. Die Zeiten, die die Granula zu ihrer Wanderung brauchen, sind ungefähr die gleichen wie bei den Hauptaugen.

Bei *Salticus*, wo es mir nicht gelang, einen Tapetumrost zu finden, gehen die Bewegungen rascher und exakter vor sich, ähnlich wie wir dies bei den Hauptaugen sehen.

Einige Bemerkungen über Homologien der Augen der verschiedenen Arachnoidengruppen.

Es hat bisher nicht an Versuchen gefehlt, die verschiedenen Augentypen miteinander zu homologisieren. Um eine Übersicht über alle zu dieser Frage geäußerten Ansichten zu geben, lasse ich eine vollständige Aufzählung der hierfür in Betracht kommenden Arbeiten folgen. In den meisten Fällen habe ich darauf verzichtet, zu den einzelnen Theorien Stellung zu nehmen, und nur hin und wieder

sind Einwürfe gemacht. Wenn auch den entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten ein großer Raum zugestanden wurde, obgleich ich nicht imstande war hier neue Tatsachen beizubringen, so erklärt sich dies daraus, daß die meisten Theorien auf ontogenetischen Grundlagen aufbauen.

Wenn ich versuche auf Grund meiner Befunde neue Homologiereihen aufstellen, so weiß ich wohl, daß diese noch nicht als völlig gestützt betrachtet werden können. Besonders bedürfen sie noch der entwicklungsgeschichtliche Nachprüfung, die ich mir für später vorbehalte.

LANKESTER u. BOURNE (1883, p. 207) vergleichen das zentrale Auge von *Limulus* mit den Mittelaugen der Scorpioniden. Ihre Ansicht über die Verwandtschaft der beiden werden wir noch später eingehend kennen lernen; ich will mich deshalb hier darauf beschränken festzustellen, daß sie beide Organe als homologe Gebilde betrachten.

LOCY (1886, p. 87 ff.) beschäftigt sich eingehend mit der Entwicklung der Augen der Spinnen. Für die Hauptaugen beschreibt er ausführlich die Invagination einer verdickten Epidermispartie. Und auch für die Seitenaugen findet er, daß sie sich genau in derselben Weise entwickeln wie die Hauptaugen. Aber die eingefalteten Partien erleiden nicht dieselben Umwandlungen wie dort: „In the first place, the two layers remain permanently separated by the development of a much folded chitinous layer . . . [gemeint ist das Tapetum], secondly, while the retina is developed as in the anterior eyes, from the cells of the inverted portion of the infolded region, the bacilli do not arise in the ends of the cells which adjoin the vitreous body, but at the opposite or posterior ends . . . (Clearly however the retina is developed out of the middle layer, as in the previous case).“

BERTKAU (1886, p. 628) schließt sich der Ansicht Locy's an, wonach in der Bildung der Haupt- und Seitenaugen kein Unterschied zu konstatieren ist. Die „dem Lichte abgewandte Stellung der Stäbchen“ erklärt er als durch die Ausbildung eines Tapetums bedingt. Er will „die jetzt das Tapetum entbehrenden Arten . . . von Arten mit Tapetum“ ableiten.

MARK (1887) behandelt in einer ausführlichen Arbeit die einfachen Augen der Arthropoden. Von seinen Ausführungen, die sich mit den möglichen Bildungsweisen der einfachen Augen, sowohl der einschichtigen als auch der dreischichtigen, befassen, interessieren uns

nur die, die von den Ocellen der Spinnen und Scorpione handeln. Hier betont er ausdrücklich die Tatsache, daß auch die Seitenaugen der ersteren aus einer Inversion hervorgehen (s. Lócy) und deshalb nicht mit den Seitenaugen der Scorpione homologisiert werden können. Die Tatsache, daß bei den Seitenaugen die Stäbchen proximal ausgebildet werden, erklärt er aus dem Vorhandensein eines Tapetums, dem er als Erster celluläre Natur zuschreibt, und sieht diese Art der Rhabdombildung als eine sekundäre an, die sich aus der Inversion eines schon funktionierenden Auges ergeben habe. Die Innervation der Retinazellen ist ebenfalls keine ursprüngliche. (Wir hatten ja schon Gelegenheit diese Behauptung als zutreffend anzuerkennen.)

PARKER (1887, p. 201) konstatiert die „striking similarity in the structure and development of the median eyes in scorpions and the anterior median eyes in spiders“. Bezüglich der Inversion der beiden Augen schließt er sich der Ansicht von MARK an, wonach die Inversion derselben sich zu einer Zeit vollzogen habe, da die Augen schon funktioniert hätten.

Nach KORSCHULT u. HEIDER (1890, p. 597) „müssen wir“ die Augen der Arachniden „für zusammengesetzte Augen halten, wenn auch nur für reducirte“. Die relativ einfachsten Verhältnisse zeigt das Seitenauge der Scorpioniden. Aber obwohl dieses die Merkmale eines einfachen Auges hat, so ist es doch wegen seines inneren Baues und „seiner auffallenden Übereinstimmung“ mit den Seitenaugen von *Limulus* „nicht als ein solches anzusehen“. Dort sind (WATASE) eine Anzahl Ommaditien-ähnlicher Einzelaugen unter einer Linse vereinigt. Beim Scorpion sind „jederseits mehrere Seitenaugen vorhanden. Von diesen ist jedes als ein Complex von Einzelaugen aufzufassen, und alle zusammen entsprechen einem Seitenauge des *Limulus*.“ Dagegen zeigen sowohl die Mittelaugen von *Limulus* als die der Scorpioniden einen mehrschichtigen Bau. Infolge dieser Mehrschichtigkeit können sie nicht auf die Seitenaugen zurückgeführt werden, „obwohl beide Augen andererseits große Übereinstimmung mit einander zeigen. Beide, sowohl die Seiten- wie die Mittelaugen des Scorpions erscheinen als zusammengesetzte Augen, welche aber, die einen mehr, die anderen weniger, die Tendenz zum Zerfall der Einzelaugen und zur Bildung eines einheitlichen Auges erkennen lassen.“ Dieser Tendenz weiter folgend sind die Augen der Spinnen auf der Stufe angelangt, bei der „die Einzelaugen als solche gar nicht oder kaum mehr zu unterscheiden sind“. Es müssen demnach die Augen der Araneiden als höher entwickelt angesehen werden.

„als sie es ihrem Bau nach zu sein scheinen“. In ihrer Entwicklung zeigen sie „die grösste Übereinstimmung mit den Augen (und zwar den Mittelaugen) der Scorpione, abgesehen davon, dass sie sich auch durch ihre Lage als homologe Bildungen zu erkennen geben.“ Die Mehrschichtigkeit derselben entsteht durch einen Einfaltungsprozeß; und schon deshalb ist KORSCHULT geneigt „auch das Spinnenaug als zusammengesetztes Auge zu betrachten“. Einen weiteren Grund für diese Annahme glaubt er in der Zweiteiligkeit der Stäbchen des Spinnenauges sehen zu dürfen (GRENACHER). Was die Beziehungen der einzelnen Paare der Spinnenaugen zueinander anbetrifft, so steht der Annahme, in den vorderen Mittelaugen der Spinnen Homologa zu den Hauptaugen der Scorpione zu sehen, gegenüber, daß auch die hinteren Mittel- und die Seitenaugen „ungefähr den gleichen Entwicklungsgang aufweisen, wie die vorderen Mittelaugen, während die Seitenaugen der Scorpione auf sehr einfache Weise gebildet werden. Daher möchte man eher sämtliche Augen der Spinnen auf einen Zerfall der Mittelaugen in einzelne Complexe zurückführen, wie er in ähnlicher Weise für die Seitenaugen des Scorpions angenommen wurde.“ In diesem Falle würden Seitenaugen den Spinnen gänzlich fehlen. Bei der Einfaltung der Arachnidenaugen erfahren die Elemente der Retina eine Umordnung: „der früher nach aussen gekehrte Theil der Zellen, ist jetzt nach innen gerichtet. Er trägt die Stäbchen und behält sie auch bei den sog. Nebenaugen . . . der Spinnen.“

Betreffs der Innervierung irren aber die Angaben von BERTKAU, die den Ausführungen zugrunde gelegt sind, und machen somit auch diese hinfällig. Bei den Hauptaugen haben die einzelnen Elemente neben einer Umlagerung auch noch eine Umformung erfahren; die Stäbchen werden hier an der distalen Seite der Retinazelle ausgebildet. Als Grund für das Unterbleiben dieser Umformung glaubt KORSCHULT ebenfalls (mit BERTKAU und MARK) das Tapetum der Seitenaugen ansprechen zu dürfen.

Nach KISHINOUE (1891 u. 1893) ist „the development of the posterior median eyes connected with that of the brain“ (91, p. 83) und von der Entwicklung der übrigen Augen, die ebenfalls ihrem Ursprung nach dermal sind, völlig verschieden. In der zweiten Arbeit jedoch versucht KISHINOUE die Seitenaugen der Spinnen mit dem zusammengesetzten Auge ihrer Vorfahren — er sieht diese in *Limulus* und Verwandten — zu homologisieren. „I am inclined to believe that . . . the lateral eyes of the spiders are separated,

enlarged, and modified ommatidia of a compound eye of their ancestor.“ KISHINOUE findet nämlich jetzt, daß „all the lateral eyes of spiders, . . . arise from a common thickening of the epiblast on each side at the posterior external corner of the lateral vesicle. . . . The thickening is slightly invaginated and consists of cells arranged in many irregular rows“. Nach der Reversion differenzieren sich diese Kernreihen in drei Gruppen, die den retinalen Teil des Auges bilden. Auf späteren Stadien werden diese verdickten Partien, die ursprünglich im Verbands der Hypodermis liegen, durch eine ringförmige Furche von dieser losgeschnürt, tiefer gelagert und von dem umliegenden ectodermalen Gewebe wieder überwachsen, das auf diese Weise den Glaskörper bildet. Da PARKER auch bei Scorpioniden schon eine gemeinsame Anlage (Verdickung der Hypodermis) für die Seitenaugen gefunden hatte und da außerdem die Zahl der Seitenaugen bei Spinnen und Scorpioniden eine wechselnde ist, sieht KISHINOUE seine Annahme genügend gestützt. Den Grund für die Aufspaltung der Ommatidien der zusammengesetzten Augen in einfache glaubt er in einer Veränderung der Lebensbedingungen zu finden, die darin bestanden haben soll, daß das Tier seine umherlaufende Lebensweise aufgab und seine Beute im Hinterhalt liegend erwarb.

PURCELL (1894, p. 43—45) findet, daß die Augen der Phalangiden „am ehesten mit den Augen der Scorpioniden übereinstimmen; d. h. mit den Hauptaugen, denn die Seitenaugen „haben kein Homologon bei den Phalangiden“. Die Entwicklung der Mittelaugen dagegen „verläuft . . . in ganz ähnlicher Weise wie bei den Augen der Phalangiden“, d. h. durch Inversion (PARKER, LANKESTER u. BOURNE). Außerdem scheint ihm für diese Homologie die Tatsache zu sprechen, daß sowohl hier wie dort eine Rhabdombildung aus 5 Zellen eintritt. Was echte Spinnen anbetrifft, so läßt PURCELL im Anschluß an PATTEN und KISHINOUE—es war ihm anscheinend nur dessen erste Arbeit bekannt—und an einige eigene Untersuchungen die Seitenaugen aus einer „becherförmigen ectodermalen Einsenkung entstehen“. Sie sind deshalb denen der Scorpioniden gleichzustellen; die Hauptaugen der Spinnen dagegen sind (MARK, LOCY, PATTEN, KISHINOUE und KORSCHULT u. HEIDER) echte inverse Augen und aus drei Schichten aufgebaut. Es kann deshalb nicht zweifelhaft sein, daß diese den Phalangidenaugen homolog sind. Bestärkt wird PURCELL in seiner Ansicht noch dadurch, daß er in den randständigen, den ganzen Umkreis der Retinazelle umfassenden Rhabdomen

einiger Vogelspinnen, die sich mit denen der anliegenden Zelle vereinigen, eine echte Retinulabildung erblickt. PURCELL kommt zu dem Schluß, „daß die vorderen Mittelaugen der Spinnen, die Augen der Phalangiden und die Mittelaugen der Skorpione, sowie jedenfalls die Mittelaugen von *Limulus* eine Reihe von homologen Gebilden darstellen, welche durch eine invertierte Retina mit Retinulae oder wenigstens Rhabdomen charakterisiert sind“.

BRAUER (1895) beschäftigt sich in seinen „Beiträgen zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions, II“ auch mit der Entstehung der Augen (p. 421 ff.). Die Mittelaugen legen sich gleichzeitig mit dem Gehirn an. Hinter der Scheitelgrube grenzt sich eine Ectodermverdickung gegenüber der Gehirnanlage ab. Die Stärke dieser Verdickung ist nicht gleichmäßig, sondern die dem Gehirn anliegenden Teile sind schmaler als die vorderen. Hier geht die Verdickung kontinuierlich in die Hypodermis über, „wird aber auch gegen diese durch eine Einknickung schärfer abgegrenzt“. Nach einer Zellvermehrung erfolgt eine Bewegung der ganzen Anlage. „Der hintere Theil beginnt sich zu erheben, während der vorderste seine Lage beibehält und dadurch erhält die oberflächliche vorher ganz glatte Verdickung eine konkave Einstülpung. . . . Die Erhebung setzt sich . . . noch weiter fort, so dass bald die Verdickung zu der Oberfläche der Kopflappen nicht mehr wie früher parallel liegt, sondern auf diesen senkrecht steht.“ Weiter wird dann der oberste Teil gegen den Mund zu umgekippt, bis die Verdickung dem Kopflappen aufliegt. Durch diese Bewegung werden die Schichten der Verdickung völlig entgegengesetzt gelagert, „was zuerst aussen lag, liegt innen“ (p. 422). . . . Die Verdickungen sind die Anlagen der Mittelaugen, und durch die Umkehrung erfolgt die Inversion.

Die Seitenaugen bilden (p. 423) sich aus einem schmalen Wulst jederseits am Kopf (LANKESTER, PARKER, KOWALEVSKY u. SCHULGIN). Es ist dies eine einfache Ectodermverdickung, die aber keine Inversion erleidet.

Eine ähnliche Bildungsweise wie die Hauptaugen der Skorpione haben die Mittelaugen der Pedipalpen. Nach PEREYASLAWZEWA (1897 u. 1901) differenzieren sie sich aus dem vorderen, oberen Teil der Gehirnanlage, und nach GOUGH (1902) vollzieht sich die Bildung der Augen der Pedipalpen so, wie sie BRAUER für die Skorpioniden beschreibt.

HENTSCHEL (1899) sieht die Hauptschwierigkeit bei der Homo-

logisierung der sogenannten Hauptaugen der Spinnen mit den einfachen Augen anderer Tiergruppen in dem Umstand, „dass die Stäbchen in den Retinazellen . . . nicht an den ursprünglich (in der Epidermis) nach aussen gerichteten, sondern an den innern, dem Licht ursprünglich abgewandten Zellenden liegen. Erst in Folge einer Einstülpung kommt die betreffende Schicht in eine Lage, die dennoch die sich ausbildenden Stäbchen dem Lichte zugewandt sein lässt“ (p. 513). Die Entwicklung der Hauptaugen beginnt damit, daß sich an dem vorderen Ende eine von unten nach oben gerichtete taschenförmige Einstülpung bildet, deren äußere Wand sich an das davor liegende Epithel anlegt, sich verdickt und nach der Inversion und ihrer völligen Abschnürung die Retina bildet. Die hintere Wand hat sich in der Zwischenzeit stark verdünnt und wird zur postretinalen Membran. Aus der außerhalb der Retina in ihrer ursprünglichen Lage verbleibenden Schicht entwickelt sich der Glaskörper. Parallel der Inversion läuft eine Verschiebung des Augennerven, der nicht mehr am hinteren Ende in die Zelle eindringen kann, sondern die Einstülpung mitmachen muß und nun in einem Bogen von dorsal her in die Retina mündet. (Vgl. hiermit die weiteren Verschiebungen der Nerven Eintrittsstelle bei den Lycosiden.)

Bezüglich der Nebenaugen gelangt HENTSCHEL zu anderen Resultaten als LOCY und MARK. Die ersten Anlagen des zukünftigen Auges stellen sich als eine schwache, „von einem ringförmigen Graben begrenzte Einsenkung“ dar, die von den Rändern allmählich überwachsen wird, „so dass sie diese mehr und mehr überdecken“ (p. 525). Diese Überwucherung, aus der der Glaskörper entsteht, ist keine gleichmäßige, sondern erfolgt hauptsächlich von der dorsalen Seite her. Inzwischen „vertieft sich allmählich der zwischen diesem Randepithel und dem Boden der Einsenkung entstehende ringförmige Graben zu einem tiefen Spalt, einer engen, den Boden der ursprünglichen Einsenkung umgebenden Tasche, die sich in der Weise einstülpt, daß sie sich mehr und mehr unter der Einsenkung zusammenwölbt und diese nach innen abschliesst“ (p. 525). Aber auch diese Spaltbildung erfolgt nicht gleichmäßig von allen Seiten her, sondern vorherrschend von der ventralen, „also in gerade entgegengesetzter Richtung zu der stärksten Überwachsung“. Es hat fast den Anschein, als ob dadurch der ganze Augenbecher von ventral her unterwölbt würde. „Die in der angegebenen Weise nach innen vordringende Einstülpung schliesst sich am Grunde des Auges, soweit dies der dort eintretende Nervenstrang gestattet . . . zusammen“

(p. 525). Aus den beiden auf diese Weise unter die Retina gelangenden Zellschichten bilden sich das Tapetum und die postretinale Membran. Die Zellen der eingesunkenen Partie haben in der Zwischenzeit an ihrem proximalen Ende Stäbchen ausgebildet. An die distalen Enden der Retinazellen treten die Nervenfasern heran.

Vergleicht man diese Darstellung mit den Befunden von LOCY und MARK, so fällt es hier nicht schwer, vereinende Gesichtspunkte zu finden. Es fragt sich nämlich nur, inwieweit die Bildungsweise der Seitenaugen nach der Darstellung und den Schemata von HENTSCHEL nicht auch als auf einer Inversion beruhend aufgefaßt werden kann. Die Unterwachsung der Retina von unten her und die Überwachsung derselben von dorsal legt den Gedanken an eine Invagination ohne Invaginationshöhle recht nahe.

LANG (1905, p. 482) vergleicht die Hydrachnidenaugen mit den Seitenaugen der Scorpioniden und findet eine weitgehende Übereinstimmung in dem Bau der beiden. Sowohl in der Entwicklung als auch in der Rhabdombildung zeigen sich weitgehende Homologien, selbst die perineuralen Zellen (PARKER) findet LANG wieder.

SCHIMKEWITSCH (1903 u. 1906 p. 65 ff.) beschäftigt sich in zwei Arbeiten mit der Entwicklung der Augen der Pedipalpen (*Thelyphonus*) und fügt einige Betrachtungen allgemeiner Natur an. Er findet, daß die Medianaugen „in Gestalt von Vertiefungen an der unteren Oberfläche des Stirnfortsatzes der Larve entstehen“ (p. 65), und sieht in diesem Stirnfortsatz das Verschmelzungsprodukt einer paarigen Falte, wie sie PEREYASLAZEWA bei anderen Pedipalpen beschreibt und wie sie auch von Scorpioniden bekannt sind. „Der Umstand, daß dieser Fortsatz . . . in Beziehung zu der Entwicklung der Augen steht“ (p. 65), läßt SCHIMKEWITSCH in ihm ein Homologon zu dem Augenstiele der Crustaceen sehen. Aus dieser Annahme ergibt sich für ihn: „Erstens sind die Seitenaugen bei den einen Arachniden invertiert, bei anderen dagegen nicht invertiert. Zweitens sind die Vorderaugen bei den Araneida und Scorpionida eigentlich nicht invertiert, indem ihre Stäbchen nach außen zu vor den retinalen Kernen liegen, allein der Nerv tritt zu einem solchen Auge anfänglich nicht von der unteren Seite des Auges, sondern an die hintere Seitenfläche desselben heran und kann erst später an die Oberfläche verlagert werden, wie dies aus den Beobachtungen und Erwägungen von PARKER, MARK und KORSCHOLT (1890) hervorgeht“. . . . Es sind nach SCHIMKEWITSCH „die medianen Augen von *Thelyphonus* ebenso wie die medianen Augen der Scorpioniden und die vorderen medianen Augen der

Araneida, von dem nicht invertierten Typus; ebenso sind die Seitenaugen bei *Thelyphonus*, gleich den entsprechenden Augen der Scorpionida, ebenfalls nicht von dem invertierten Typus“ (p. 65). Dagegen gehören aber die Seitenaugen der echten Spinnen dem invertierten Typus an. Den sukzessiven Übergang eines nicht invertierten Auges in ein invertiertes haben schon PARKER, MARK und KORSCHOLT dargestellt. Danach ist es möglich zu unterscheiden zwischen „primär nicht invertierten Augen (Seitenaugen der meisten Arachniden) und sekundär nicht invertierten Augen (mediane Augen der Scorpioniden und Pedipalpen und vordere Augen der Araneida)“. Um diese Annahme zu begründen, nimmt SCHIMKEWITSCH (p. 67) an, „daß die Augen der Arachnida ursprünglich auf einem Augenhügel lagen, welcher wahrscheinlich das Resultat der Verschmelzung eines Paares von Augenstielen darstellte“. Einen solchen ursprünglichen Augenstiel sieht er in dem Augentürmchen der Pantopoden, auf dem vier invertierte Augen, zwei vordere und zwei hintere, sitzen. Der augentragende Vorsprung auf dem Cephalothorax der Phalangiden und Solifugen ist schon schwächer ausgebildet. Die Rückbildung des Türmchens in die flache Erhebung des augentragenden Teiles des Thorax der Araneiden, Scorpioniden und Pedipalpen ist nach SCHIMKEWITSCH „wahrscheinlich in der Weise vor sich gegangen, daß das Hügelchen mit seiner vorderen Fläche an das Integument anwuchs und mit demselben verschmolz“. Durch dieses Umkippen kamen die vorderen Augen zwischen die jetzige Unterseite des Türmchens und den Thorax zu liegen, von wo sie wieder nach der dorsalen Fläche des Tieres wanderten und „wo sich an der Stelle ihrer Berührung mit dem Integument neue Linsen gebildet haben“. Bei dieser Wanderung sollen sich in die invertierten Augen in nicht invertierte umgewandelt haben. Die hinteren Augen, die, da sie nicht wanderten, auch keine Umwandlung durchmachten, sind bei den Scorpioniden und Pedipalpen verschwunden und nur bei den Araneiden erhalten geblieben. Demnach hätten also die „mittleren Augen der Scorpionida und der Pedipalpa, sowie die vorderen Augen der Araneida . . . während ihrer phylogenetischen Entwicklung drei Stadien durchgemacht: ein primäres nicht invertiertes Stadium, ein invertiertes Stadium und endlich ein sekundäres nicht invertiertes Stadium“ (p. 69).

Als Grund für das Anwachsen des Augentürmchens an den Thorax führt SCHIMKEWITSCH die starke Zunahme der Augenganglien an.

SOKOLOW (1911, p. 375) hält es bei einem „Vergleich der Pantopodenaugen mit den Augen anderer Arthropoden“ für „richtiger, die Pantopoden als eine selbständige Gruppe zu betrachten“, und nicht auf Grund des Augenbaues Verwandtschaften mit den Arachniden suchen zu wollen. Eine „gewisse Ähnlichkeit“ mit den Nebenaugen der Spinnen ist wohl zu finden. Diese aber von jenen abzuleiten, unterläßt er. Auch in bezug auf den Bauplan der beiden Augentypen ist er nicht mit SCHIMKEWITSCH derselben Ansicht. Während jener die Augen der Pantopoden mit Rücksicht darauf, daß die Kerne der Retina vor den Stäbchen liegen, als invertiert ansieht, glaubt SOKOLOW ihnen konvertierten Bau zuschreiben zu müssen (p. 373). Dann würde, wenn die Hypothese von SCHIMKEWITSCH richtig wäre, die Ausdrucksweise umgeändert werden müssen und die nach SCHIMKEWITSCH nicht invertierten Augen würden zu invertieren; die ganze Umbildung selbst stellte sich aber als wesentlich einfacher heraus. Diese Augen haben dann „wahrscheinlich nur zwei Stadien durchgemacht: ein konvertiertes (nicht invertiertes) und ein invertiertes Stadium.“

WIDMANN (1907 u. 1908) will die Ausdrücke Haupt- und Seitenaugen nicht auf die Augen der Spinnen übertragen und schlägt aus „anatomischen, biologischen und besonders ontogenetischen Gründen“ die Bezeichnungen „invertierte Augen für die beiden vorderen Mittelaugen (Hauptaugen)“ und „vertierte Augen für die übrigen sechs Augen“ vor. Diese Ausdrücke sollen einen Hinweis auf die Entstehung enthalten und „sind hauptsächlich nach der Entwicklung der Augen“ gewählt. Diese Benennungen sollen auch „auf die Ocellen der übrigen Arachnoideen passen, da fast überall außer zwei invertierten Augen noch mehrere convertierte vorkommen, soweit die Entwicklungsgeschichte bekannt ist“ (p. 265). Die invertierten Augen der Arachniden sind nach WIDMANN alle durch Inversion aus der Hypodermis hervorgegangen, während die konvertierten lediglich einer Einsenkung ihre Entstehung verdanken (vgl. HENTSCHEL). Wie die Augen der übrigen Arachniden nach dieser Nomenklatur zu benennen wären, gibt WIDMANN nicht an. Da die Entwicklungsgeschichte der Augen selbst bei den oft untersuchten Spinnen immer noch nicht klar ist, so kann auch diese Nomenklatur, wenigstens vorderhand, nicht angenommen werden.

POLICE (1908, p. 61—65) geht bei seinen Betrachtungen über die Verwandtschaft der Skorpionenaugen mit denen der Arachniden und den Ocellen der Insecten von seiner Ansicht aus, nach der auch die Seitenaugen der Skorpione durch eine Inversion entstehen.

Wir haben schon früher gesehen, daß die Ansicht von einem dreischichtigen Bau dieser Organe irrig ist. Es sind damit auch alle die daran anknüpfenden theoretischen Erwägungen überflüssig.

Sehen wir uns nochmals alle die verschiedenen Auffassungen genauer an, so werden wir finden, daß bis jetzt die, die in den Hauptaugen der Scorpione, der Pedipalpen, der Spinnen und der Phalangiden eine homologe Reihe sah, noch keinen Widerspruch erfahren hat. Weiter ist dann auch die von LANG betonte Homologie der Seitenaugen der Scorpione mit den Augen der Pseudoscorpione noch nicht angezweifelt worden.

Es wurden bisher homologisiert:

1. Die Hauptaugen der Scorpioniden:

- a) mit den Mittelaugen von *Limulus*
LANKESTER u. BOURNE, KORSCHOLT u. HEIDER,
- b) mit den Mittelaugen der Spinnen
MARK, PARKER, BERTKAU, PURCELL, POLICE, WIDMANN,
- c) mit den Seitenaugen der Scorpioniden (beide Degeneration eines zusammengesetzten Auges)
KORSCHOLT u. HEIDER,
- d) mit den Augen der Phalangiden
PURCELL, WIDMANN,
- e) mit den Hauptaugen der Pedipalpen
BRAUER und PEREYASLAWZEWA,
- f) mit den Mittelaugen der Spinnen und Pedipalpen
SCHIMKEWITSCH.

2. Die Seitenaugen der Scorpioniden:

- a) mit den Augen der Hydrachniden
LANG,
- b) mit den Seitenaugen der Spinnen
BERTKAU, HENTSCHEL, WIDMANN,
- c) mit den Seitenaugen der Pedipalpen
BRAUER, PEREYASLAWZEWA, SCHIMKEWITSCH,
- d) mit den Hauptaugen der Scorpioniden
POLICE.

3. Die Mittelaugen der Spinnen:

- a) mit den Seitenaugen der Spinnen
LOCY, MARK, BERTKAU, PARKER, HENTSCHEL.

Die Herkunft der Arachnidenaugen wollen wir aus dem Kreise unserer Betrachtung ausschließen, da mir, um diese Frage zu erörtern, die nötigen vergleichenden Untersuchungen fehlen. Wohl möchte ich aber eine Reihe von Augentypen in anderer Weise miteinander homologisieren, als dies bisher geschah. Feststehend ist die Homologie der Mittelaugen der Scorpioniden mit den Mittelaugen der Pedipalpen. Hierfür brachten auch meine Untersuchungen neue Beweise. Als Fortsetzung dieser Reihe jedoch auch die Mittelaugen der Spinnen anzugliedern, wie dies bis jetzt getan wurde, scheint mir nicht richtig. Vielmehr besteht nach meinen Befunden eine viel größere Verwandtschaft der Mittelaugen der Scorpioniden und Pedipalpen mit den Seitenaugen der Araneiden als mit den Hauptaugen derselben.

Man wird mir einwerfen, die Seitenaugen der Spinnen hätten ein anderes Tapetum als die Hauptaugen der Skorpione. Doch darf man der Ausbildung eines Tapetums keine allzu große Bedeutung beimessen. Fehlt es doch den Augen der Pedipalpen ganz, die im übrigen denen der Scorpione völlig gleichen. Ferner fehlt es auch unter den Spinnen einer Gruppe, den Attiden und Salticiden, während es bei den Lycosiden und Misumenoiden seiner Auflösung entgegengeht.

Man könnte ferner einwenden, daß bei den Spinnen die Lage des Kernes eine präbacilläre ist und daß bei den Scorpioniden und Pedipalpen der Kern der Retinazelle hinter dem Rhabdom liegt. Hier erhält jede Zelle ihre recipierenden Elemente, dort treten immer eine Gruppe von Zellen zusammen und bilden ein gemeinsames zentrales Rhabdom. Die Lage des Kernes aber zu dem recipierenden Teil bietet gerade die Stütze für meine Behauptung. Wir haben gesehen, daß bei *Xysticus* und *Salticus* eine weitgehende Verlagerung des Kernes nach außen von dem recipierenden Teil der Retinazelle erfolgt und daß dabei sogar einige Kerne noch proximal von der Rhabdomregion zu liegen kommen. Bei den Scorpioniden und Pedipalpen konnten wir nun feststellen (Vol. 33, p. 562), daß man in der Retinazelle vier Abschnitte zu unterscheiden hat. Es erweckt dort den Anschein, als ob der rhabdomtragende Teil der proximale sei und als ob die übrigen drei nach hinten umgebogen seien, wodurch die ursprünglich proximale recipierende Region zur distalen wurde und der Kern scheinbar eine postbacilläre Lage erhielt. Mit dieser Anschauung vertragen sich die Innervierungsverhältnisse sehr gut. Bei den Scorpionen und

Pedipalpen läuft der Nerv dem unteren Teil der Retinazelle entlang, um kurz vor dem Rhabdom in die Zelle einzutreten. Bei den Seitenaugen der Spinnen konnte ich nicht mit völliger Sicherheit feststellen, ob die Nervenfasern proximal vom Rhabdom in die Zellen eintreten oder ob sie zunächst an diesem vorbeiziehen und erst an seinem distalen Ende sich mit ihm verbinden. Jedoch habe ich aus meinen Präparaten mehr den Eindruck, als ob ersteres der Fall sei.

Auch die Retinulabildung in den Hauptaugen der Scorpione und Pedipalpen ist kein Beweis gegen die Verwandtschaft mit den Seitenaugen der Araneiden. Die Frage, ob Retinulabildungen auf eine Höherentwicklung oder auf eine Degeneration hinweisen, ist noch nicht geklärt. Während mit LANKESTER u. BOURNE KORSCHOLT u. HEIDER in dem zusammengesetzten Rhabdomen Reste eines im Zerfall begriffenen zusammengesetzten Auges sehen, glaubt HESSE die Retinulabildung als eine fortschreitende Entwicklung des einfachen allseitigen Stiftchensaumes auffassen zu dürfen. Die HESSE'sche Ansicht scheint mir die wahrscheinlichere, da es mir leichter erklärlich erscheint, daß eine Zelle in ihrem ganzen Umfange licht-rezipierende Elemente ausbilden kann, als daß diese Fähigkeit schon von vornherein auf nur einzelne Stellen derselben beschränkt gewesen sein soll.

SOKOLOW (1911) betont in seiner Arbeit: Über die Augen der Pantopoden (p. 373), daß die Lage der Stäbchen eine variable sein kann. „Denn die Stäbchen können sich bald an der Stelle der Retinazelle, mit der sich der Nerv verbindet, bald am entgegengesetzten Ende entwickeln, und zwar unabhängig davon, ob die Retinazellen von außen oder innen innerviert werden“ (SOKOLOW ist geneigt, mit BERTKAU als Grund für die verschiedenartige Entwicklung das Tapetum anzusehen).

Was die Bildungsweise anbelangt, so entstehen die Hauptaugen der Scorpione und Pedipalpen sicherlich durch Inversion, die Seitenaugen der Spinnen jedoch lassen eine solche in der gleichen Weise nicht erkennen. Doch habe ich S. 447 schon darauf hingewiesen, daß man in ihrem Bildungsmodus, wie er sich nach HENTSCHEL darstellt, wohl eine abgeänderte Inversion erblicken kann. Auf jeden Fall müßte hier eine erneute Untersuchung die Sache unter diesem Gesichtspunkt nochmals nachprüfen.

Dagegen vermag ich nicht positiv zu entscheiden, ob wir in diese Reihe auch die Augen der Phalangiden mit einbeziehen

dürfen. Auf jeden Fall gelang es mir nicht, auf Macerationspräparaten ähnliche Verhältnisse wie bei Scorpionen und Pedipalpen zu beobachten. Die Entstehung der Phalangidenaugen erfolgt durch Inversion. Die Innervierung der einzelnen Retinazellen, die hier zu Retinulae zusammentreten, ist eine proximale.

Den Mittelaugen der Spinnen dürfen wir wohl die Hauptaugen der Solifugen als Homologa an die Seite stellen. Eine höhere Differenzierung der ersteren bestände in der Ausbildung von Pigmentzellen, während als Neuerwerb der letzteren das große Sinnespolster hinter der Retina anzusehen wäre. Sicherlich sind die Seitenaugen der Solifugen gleichen Ursprungs mit den Mittelaugen derselben.

Die Seitenaugen der Scorpione, die aus einer einfach eingesenkten Hypodermispartie entstehen, wurden bisher immer mit den Nebenaugen der Spinnen homologisiert. Diese Annahme muß jetzt fallen. Nach LANG steht nur fest, daß die Seitenaugen der Scorpione den Augen der Hydrachniden homolog sind. Wahrscheinlich darf man sie auch mit den Seitenaugen der Pedipalpen in eine Reihe stellen. Nur sind letztere durch das Auftreten eines Tapetums umgebildet. Besonders ist die Lage der Stäbchen eine andere geworden. Phylogenetisch glaube ich mir die Sache so erklären zu dürfen, daß sich in einem Tapetumtrichter, der sich zuerst bildete, die proximal innervierten Retinazellen eingebogen haben.

Dagegen neige ich mehr zu der Annahme, daß bei den Seitenaugen der Spinnen die Retinazellen schon funktionierten, als sich ein Tapetum bildete. Dafür spricht nach meiner Ansicht der Umstand, daß hier die Innervierung der Retinazellen durch das Tapetum hindurch erfolgt.

Weiter ergibt sich aus meinen Untersuchungen, daß wir den Seitenaugen der Pedipalpen die Augen der Pseudoscorpioniden an die Seite stellen dürfen.

Wenn ich nun zum Schlusse nochmals meine Resultate zusammenfasse, so darf nach ihnen als feststehend angenommen werden:

1. Die Homologie der Hauptaugen der Scorpioniden mit den Hauptaugen der Pedipalpen und den Seitenaugen der Araneiden.
2. Die Homologie der Seitenaugen der Scorpione mit den Augen der Hydrachniden.
3. Die Homologie der Seitenaugen der Pedipalpen mit den Augen der Pseudoscorpioniden.

4. Die Homologie der Haupt- und Seitenaugen der Solifugen.

Anzunehmen wäre dann ferner noch die Homologie der Seitenaugen der Scorpioniden mit den Seitenaugen der Pedipalpen und die Homologie der Hauptaugen der Spinnen mit den Augen der Solifugen (und den Augen der Phalangiden?).

Es sei mir nun noch gestattet, einige Fragen zur Diskussion zu stellen, die mir nicht ohne Interesse zu sein scheinen, für deren Beantwortung zurzeit aber noch die nötigen Unterlagen fehlen.

Entwicklungsgeschichtlich werden die verschiedenen Augen der Arachnoideen nie zu gleicher Zeit angelegt. Bei den Gruppen, die Haupt- und Seitenaugen haben, erscheinen jene zuerst, so z. B. bei den echten Spinnen.

Dies scheint mir darauf hinzuweisen, daß wir in dem Typus, der durch die Hauptaugen der Araneiden repräsentiert wird, die phylogenetisch ältesten Augen des Arachniden-Stammes vor uns haben.

Die Seitenaugen der Spinnen und ihre Homologa stellten dann eine zweite Bildung dar, die durch nachträgliche Inversion eines schon funktionierenden eversen Auges entstand. Durch das sekundäre Auftreten eines Tapetums wurde dann die Verlagerung der Stäbchen vor dasselbe bedingt; bei dessen Wegfall oder anderweitigem Ersatz konnte durch eine Umbiegung des distalen Teiles die Lage der Rhabdome wieder eine scheinbar proximale werden.

Für die Trennung beider Typen darf vielleicht auch die Tatsache geltend gemacht werden, daß anscheinend eine Tendenz besteht, bei den einzelnen Gruppen der Arachniden immer einen der Typen rein auszubilden. Sowohl bei den Scorpionen als auch bei einzelnen Spinnenfamilien müssen die älteren weichen, während bei Solifugen und Phalangiden diese allein sich erhalten haben.

Als vollkommene Neubildungen muß man dann sowohl die Seitenaugen der Scorpioniden und die Augen der Hydrachniden als auch die Seitenaugen der Pedipalpen und die Augen der Pseudoscorpioniden ansehen.

Am Schlusse meiner Arbeit ist es mir ein Bedürfnis, nochmals denen, die mich mit Material unterstützt haben, meinen besten Dank auszusprechen. Ohne ihre Hilfe würde es mir überhaupt nicht möglich gewesen sein, meine Untersuchung so weit auszudehnen. Aber auch den Herren, die mir mit Rat und Tat beistanden und deren Interesse an der Arbeit immer unvermindert blieb, gebührt mein Dank. Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. SPENGLER

schulde ich für mannigfaltige Anregungen und Ratschläge meinen besten Dank. Herr Privatdozent Dr. S. BECHER half mir bei der Anfertigung der mikrophotographischen Aufnahmen. Besonders bin ich aber Herrn Privatdozenten Dr. R. DEMOLL verbunden, der mir nicht nur mit seiner reichen Sachkenntnis auf histologischem und sinnesphysiologischem Gebiet stets mit unermüdlicher Bereitwilligkeit zur Seite stand, sondern der sich auch der großen Mühe unterzog, mein Manuskript durchzusehen.

Literaturverzeichnis.

- BERTKAU, PH., 1885, Über den Bau der Augen bei Spinnen, in: Verh. naturhist. Ver. Rheinland Westfalen, Jg. 42, Sitz.-Ber., 1885, p. 218—225 u. 282—284.
- , 1886, Beiträge zur Kenntniss der Sinnesorgane der Spinnen. I. Augen der Spinnen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 27, 1886, p. 589—631, tab. 31 u. 32.
- BLANCHARD, De l'organisation du règne animal, in: MILNEEDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, Vol. 12, p. 239.
- BRANTS, A., 1838, Bijdragen tot de Kennis van de eenvoudige oogen der geledede dieren, Articulata, CUV., in: Tijdschr. nat. Geschied., Vol. 4, 1837 u. 1838, p. 135—153 u. 1 Taf.
- BRAUER, A., 1895, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. II., in: Z. wiss. Zool., Vol. 59, p. 351—435, tab. 21—25.
- BUXTON, B. H., 1912, The origin of the Vertebrate eye, in: Arch. vergleich. Ophthalmol., Vol. 2, p. 405—423, tab. 14—25 u. 12 Textfig.
- DEMOLL, R., 1909, Die Augen von *Alciopa cantrainii*, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., 1909, p. 651—686, tab. 52 u. 4 Textfig.
- DUGÈS, A., 1836, Observations sur les Aranéides, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 6, 1836, p. 159—218.
- GOUGH, L. H., 1902, The development of *Admetus pumilio*, KOCH, a contribution to the embryology of the Pedipalps, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 45, p. 595—628, tab. 32 u. 33.
- GRABER, V., 1880, Über das unicorneale Tracheatenaug, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 17, 1880, p. 58—93, tab. 5—7.
- GRENACHER, H., 1879, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879, 188 pp. u. 11 Taf.

- HENKING, 1887, Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 45, p. 1—103.
- HENTSCHEL, E., 1899, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat. 1899, p. 509—534, tab. 26. u. 27.
- HESSE, R., 1901, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, 1901, p. 347—473, tab. 16—21 u. 2 Textfig.
- KISHINOUE, K., 1891, On the development of Araneina, in: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, Vol. 4, 1891, p. 55—88, tab. 11—16.
- , 1891, On the lateral eyes of Spiders, in: Zool. Anz., Vol. 14, 1891, p. 381—393 u. 2 Textfig.
- KORSCHULT, E. u. K. HEIDER, 1890, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Jena 1893, Heft 2.
- LANG, P., 1895, Über den Bau der Hydrachnidenaugen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905, p. 453—494, tab. 27 u. 28 u. 3 Textfig.
- LANKESTER, RAY and A. J. BOURNE, 1883, The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpio and Limulus, in: Quart. Journ. microsc. Sc., (N.S.), Vol. 23, p. 177—212, tab. 10—12.
- LEUCKART, R., 1874, Organologie des Auges, in: GRAEFE u. SAEMISCH, Handbuch d. gesammten Augenheilkunde, Vol. 2, Abth. 1.
- LEYDIG, F., 1855, Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1855, p. 376—480.
- , 1864, Das Auge der Gliederthiere, Gratulationsschrift d. naturw. Fac. z. 30jähr. Doktorjubiläum von C. E. v. BAER, Tübingen 1864.
- , 1864, Tafeln zur vergleichenden Anatomie, Tübingen.
- LINK, E., 1909, Über die Stirn- und Seitenaugen der Neuropteren und Lepidopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., 1909, p. 213—242, tab. 18—20 u. 5 Textfig.
- LOCY, W., 1886, Observations on the development of Agalena naevia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 12, No. 3.
- LOWNE, TH. B., 1878, On the compound vision and the morphology of the eye in Insects, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 2, p. 404, tab. 41, fig. 34.
- LUBBOCK, J., 1889, Die Sinne und das geistige Leben der Thiere, insbesondere der Insekten. Übersetzt von W. MARSHALL, Leipzig, 299 pp. u. 188 Textfig.
- MARK, E. L., 1887, Simple eyes in Arthropods, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 13, 1887, p. 49—105, tab. 1—5.
- MÜLLER, JOH., 1826, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes der Menschen und der Thiere, Leipzig.
- , 1829, Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen, in: Arch. Anat. Physiol. 1829, p. 38—64.

- PARKER, J. H., 1887, The eyes in Scorpions, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 15, p. 173—208, 4 Taf.
- PARSON, G., 1831, An account of the discoveries of MÜLLER and others in the organs of vision of Insects and the Crustacea, in: Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 4, 1831.
- PECKHAM, G. W. and E. G., 1887, Some observations on the mental powers of Spiders, in: Journ. Morphol., Vol. 1, 1887, p. 383—419.
- , 1894, Sense of sight in Spiders with some observations on the color sense, in: Trans. Wisconsin Acad. Sc., Vol. 10, p. 231—262.
- PEREYASLAWZEWA, S., 1901, Développement embryonnaire des Phrynes, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 13, p. 117—304, tab. 1—14.
- PETRUNKEVITCH, AL., 1907, Studies in adaption. I. The sense of sight in Spiders, in: Journ. exper. Zool., Vol. 5, p. 275—309 u. 6 Taf.
- PLATEAU, F., 1897, Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes, II part, Vision chez les Arachnides, in: Bull. Acad. Sc. Belgique, Ann. 57 (3), Vol. 14, 1897, p. 545—596 u. 1 Taf.
- POLICE, G., 1907, Sugli occhi dello Scorpione, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat., 1908, p. 1—70, tab. 1—2 u. 3 Textfig.
- PORTERFIELD, W., 1759, A treatise on the eye, the manner and phenomena of vision, Edinburgh.
- PURCELL, FR., 1894, Über den Bau der Phalangidenaugen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58, 1894, p. 1—53, tab. 1 u. 2.
- PÜTTER, A., 1908, Organologie des Auges, in: SAEMISCH, Handb. ges. Augenheilk., 2. Aufl., Leipzig, Teil 1, Vol. 2, 10. Kap., 395 pp., 212 Textfig., 10 Taf.
- RAINBOW, W. J., 1900, Notes and observations on the range of vision in some Araneidea, in: Rep. 7. Meet. Australasian Assoc. Advanc. Sc., p. 655—661.
- REDIKORZEW, W., 1900, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68, 1900, p. 581—625, tab. 39 u. 40 u. 7 Textfig. Auch Diss. Heidelberg.
- SAINT-REMY, G., 1890, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5 bis, Suppl. 1887—1890, 274 pp., 14 Taf. u. 10 Textfig.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1884, Étude sur l'anatomie de l'épeire, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 17, Art. No. 1, 94 pp., tab. 1—8.
- , 1903, Über die Entwicklung von *Thelyphonus caudatus* L., in: Zool. Anz., Vol. 26, p. 665—685 u. 6 Textfig.
- , 1906, Über die Entwicklung von *Thelyphonus caudatus* L., verglichen mit derjenigen anderer Arachnoiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, p. 1—95, tab. 1—8 u. 11 Textfig.

- DE SERRES, M., 1813, Mémoires sur les yeux composés et les yeux lisses des Insectes, Montpellier. Deutsch von R. F. DIEFENBACH, Berlin 1826.
- SÖMMERING, W., 1818, De oculorum hominis animalumque sectioni horizontali, Göttingen.
- SOKOLOW, J., 1911, Über den Bau der Pantopoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 98, p. 339—380, tab. 17 u. 18 u. 1 Textfig.
- SZCZAWINSKA, W., 1890, Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et recherches sur le mouvement du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides, in: Arch. Biol., Vol. 10, 1890, p. 523—566, tab. 16 u. 17.
- WIDMANN, E., 1907, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen, in: Zool. Anz., Vol. 31, p. 155—762 u. 7 Textfig.
- , 1908, Über den Bau der Augen einiger Spinnen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 90, p. 258—312, tab. 15—17 u. 4 Textfig.

Erklärung der Abbildungen.

<i>B. M</i> Basalmembran	<i>Pg. Z</i> Pigmentzelle
<i>Cu</i> Cuticula	<i>Pg. Z. K</i> Pigmentzellkern
<i>Fl</i> Fibrille	<i>P. R</i> Postretina
<i>Gl. K</i> Glaskörper	<i>P. R. K</i> postretinaler Kern
<i>Gl. K₁</i> langgestreckter Glaskörper von <i>Salticus</i>	<i>P. M.</i> postretinale Membran
<i>Gl. K₂</i> wabiger Glaskörper von <i>Salticus</i>	<i>Pr. M</i> präretinale Membran
<i>Gl. K. K</i> Glaskörperzellen	<i>Pr. R. Z</i> präretinale Retinazellen (von <i>Salticus</i>)
<i>Hy</i> Hypodermis	<i>R</i> Retina
<i>L</i> Linse	<i>R. Z</i> Retinazelle
<i>M</i> Mesoderm	<i>R. Z. K</i> Retinazellkern
<i>M. Z</i> mesodermale Zelle	<i>Rh</i> Rhabdom
<i>M. Z. K</i> Kern von Mesodermzellen	<i>St</i> Stiften
<i>Mu</i> Muskel	<i>T</i> Tapetum
<i>N</i> Nerv	<i>T. K</i> Tapetumkern
<i>N. F</i> Nervenfasern	<i>X</i> Zwischengewebepolster vor der Retina von <i>Salticus</i> .
<i>N. Fl</i> Neurofibrille	<i>Zw. G</i> Zwischengewebe
<i>Pg</i> Pigment	<i>Zw. G. K</i> Zwischengewebe Zellkern
<i>Pg₁</i> Glaskörperpigment von <i>Salticus</i>	
<i>Pg₂</i> Retinapigment von <i>Salticus</i>	

Tafel 31.

Fig. 1. Querschnitt durch *Steatoda bipunctata*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges (halbschematisch). 7,5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 440 : 1. Ok. 1, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 2. Teil eines Sagittalschnittes durch ein Hauptauge von *Amarobius ferox*. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 10 μ . 440 : 1. Ok. 1, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat, gezeichnet bei 825 : 1. Ok. 3, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges von *Tegenaria domestica*. 7,5 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN, entpigmentiert. 1010 : 1. Ok. 4, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 4. Schiefer Querschnitt durch *Tegenaria domestica*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges (halbschematisch). 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 825 : 1. Ok. 3, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 5. Seitlicher Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Amaurobius ferox*. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 200 : 1. Ok. 1, Obj. C. Z. EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch *Meta merianae*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges (schematisch). 7,5 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 440 : 1. Ok. 1, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 7. Querschnitt durch *Meta merianae*. Teil eines Längsschnittes durch die Rhabdomregion eines Hauptauges. 5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, entpigmentiert. 1360 : 1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch *Aranea undata*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, halbentpigmentiert. 440 : 1. Ok. 1, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 9. Teil des vorhergehenden Schnittes stärker vergrößert. 1010 : 1. Ok. 3, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 10. Querschnitt durch *Aranea undata*. Längsschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges. 7,5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, entpigmentiert. 1010 : 1. Ok. 3, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 11. Teil eines Querschnitts durch ein Hauptauge von *Xysticus naticus*? 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, halbentpigmentiert. 1010 : 1. Ok. 3, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 12. Querschnitt durch *Xysticus naticus*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges. 7 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1360 : 1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 13. Medianer Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Trochosa ruricola*. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 200 : 1. Ok. 1, Fluorit Obj. 4,5 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 14. Sagittalschnitt durch *Potamobius (Lycosa) sp.* Längsschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges. 7 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1360 : 1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 15. Querschnitt durch *Potamobius (Lycosa) palustris*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges. 5 μ . Eisenhämatoxylin

nach HEIDENHAIN. 1360:1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Mygale* (jung). 5 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 440:1. Ok. 1, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Avicularia* sp. 10 μ . Entpigmentiert. Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 95:1. Ok. 1, Fluorit Obj. 9 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Tafel 32.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Sallicus scenicus*. 5 μ . Hämalan nach BÖHMER-HANSEN. ca. 200:1. Ok. 3, Fluorit Obj. 9 mm W.

Fig. 19. Sagittalschnitt (etwas schief) durch die Retina eines Hauptauges von *Sallicus scenicus*. 5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. ca. 400:1. Ok. 1, Fluorit-Ölimmersion W. Phot.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch die Retina eines Hauptauges von *Sallicus scenicus*. 5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 620:1. Ok. 2, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch die Linse des Hauptauges von *Sallicus scenicus*. 10 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 160:1. Ok. 3, Fluorit Obj. 9 mm. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 22. Querschnitt durch den Glaskörper eines Hauptauges (ungefähr in $\frac{3}{5}$ seiner Länge) von *Sallicus scenicus*. 10 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 300:1. Ok. 1, Fluorit Obj. 3,2 mm. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch den proximalen Teil des Glaskörpers von *Sallicus scenicus*. 5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 623:1. Ok. 2, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 24. Horizontalschnitt durch *Sallicus scenicus*. Seitliche Partien des Glaskörpers nach der Retina. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 300:1. Ok. 1, Fluorit Obj. 3,2 mm. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch die seitlichen Partien des Glaskörpers eines Hauptauges von *Sallicus scenicus*. 5 μ . Unentpigmentiert, Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 1010:1. Ok. 4, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W.

Fig. 26. Schiefer Sagittalschnitt durch die äußere Zone der Glaskörpereinsenkung eines Hauptauges von *Sallicus scenicus*. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 620:1. Ok. 2, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 27. Ansatz einer Muskelfaser an die Augenwand eines Hauptauges von *Sallicus scenicus*. 10 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 620:1. Ok. 2, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 28. Querschnitt durch das dorsale Ende einer Retinazelle aus

einem Hauptauge von *Sallicus scenicus*. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 5 μ . 2500:1. Ok. 18, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 29. Proximalende mit Nerveneintritt einer Retinazelle von *Trochosa ruricola* mit eigentümlichem Nebenkern?? 5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1360:1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Tafel 33.

Fig. 30. Querschnitt durch *Meta merianae*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Seitenauges. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1010:1. Ok. 4, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch *Meta merianae*. Längsschnitt durch die Rhabdomregion eines Seitenauges (seitlich). 7,5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1010:1. Ok. 4, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 32. Querschnitt durch *Trochosa ruricola*. Längsschnitt durch die Rhabdomregion eines Seitenauges. 7,5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1010:1. Ok. 4, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch *Trochosa*. Flächenschnitt durch die Rhabdomregion eines Seitenauges. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 240:1. Ok. 2, Fluorit-Obj. 4,5 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 34. Querschnitt durch einen Embryo von *Mygale*. Anlage eines Seitenauges. 5 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 825:1. Ok. 3, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 35. Teil eines Querschnittes durch ein Seitenauge von *Potamobius (Lycosa) palustris*. 10 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 200:1. Ok. 1, Fluorit-Obj. 4,5 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 36. Sagittalschnitt durch ein Seitenauge von *Potamobius (Lycosa) palustris*. 10 μ . Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 440:1. Ok. 1, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 37. Teil eines Querschnittes durch ein Seitenauge von *Potamobius (Lycosa) palustris*. 7,5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 825:1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 38. Teil eines etwas schiefen Querschnittes durch ein Seitenauge von *Potamobius (Lycosa) palustris*. 10 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 620:1. Ok. 2, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 39. Sagittalschnitt durch *Sallicus scenicus*. Längsschnitt durch das vordere Seitenauge. 7,5 μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 380:1. Ok. 2, Fluorit-Obj. 3,2 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 40. Querschnitt von *Sallicus scenicus*. Querschnitt durch das hinterste Seitenauge. $7,5 \mu$. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 200 : 1. Ok. 1, Fluorit-Obj. 4,5 mm. EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 41. Sagittalschnitt durch *Sallicus scenicus*. Schiefer Flächenschnitt durch das äußerste Seitenauge. $7,5 \mu$. Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN. 440 : 1. Ok. 1. Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Tafel 34.

Fig. 42. Schräger Sagittalschnitt durch *Sallicus scenicus*. Teil eines schrägen Querschnittes durch das hintere Seitenauge. $7,5 \mu$. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 825 : 1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 43. Etwas schiefer Flächenschnitt durch die Rhabdomregion des vorderen Seitenauges von *Sallicus scenicus*. 5μ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1360 : 1. Ok. 5, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 44. Teil eines Querdurchschnittes durch ein Seitenauge von *Xysticus naticus*. $7,5 \mu$. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 1010 : 1. Ok. 4, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W. ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 45. Teil des in Fig. 43 abgebildeten Schnittes. 2500 : 1. Ok. 18, Fluorit-Ölimmersion 1,8 mm W.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden (*Macrobiotus lacustris* Duj.).

Von

Wanda v. Wenck.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 35–38 und 10 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung.
 1. Historisches.
 2. Technisches.
 3. Material.
- II. Embryonalentwicklung bis zur Gastrula.
 1. Eireifung.
 2. Schicksal der Richtungskörper.
 3. Furchung.
 4. Gastrulation.
- III. Postembryonale Entwicklung.
 1. Postembryonale Entwicklung der Weibchen.
 2. Erneuerung des Zahnapparats (Simplexformen).
 3. Encystierung.
Anhang: Rote Macrobioten.
- IV. Allgemeines.
 1. Zusammenfassung der Ergebnisse.
 2. Verwandtschaftsbeziehungen der Tardigraden.

I. Einleitung.

1. Historisches.

Die Entwicklungsgeschichte der Tardigraden ist zuerst von KAUFMANN an *Macrobotus* DUJARDIN (1851) untersucht worden. Seine Beobachtungen erstreckten sich auf die ganze Embryonalentwicklung von der Ablage des Eies bis zum Ausschlüpfen des fertigen jungen Tieres. Die KAUFMANN'sche Arbeit bringt sehr gute Zeichnungen, unter denen ich besonders die Wiedergabe eines aus dem Ei kriechenden *Macrobotus* wie die eines eierlegenden Weibchens hervorheben möchte. Bei der Behandlung der Embryonalentwicklung dagegen, sowohl bei den Abbildungen wie bei deren Deutung, sind dem Autor allerlei Irrtümer unterlaufen, die sich aus dem damaligen Stande der Untersuchungstechnik erklären lassen. KAUFMANN mußte sich begnügen, die Entwicklung der Macrobioten am lebenden Ei zu verfolgen, und es ist bei der Kleinheit des Objekts leicht verständlich, daß er auf diese Weise grobe Fehler machen konnte.

Erst viel später wurde die Untersuchung der Tardigradenentwicklung durch v. ERLANGER (1895a) an *Macrobotus macronyx* wieder aufgenommen. Dieser behandelte in seiner Arbeit die Gastrulation und die Organanlage; die Furchung beschrieb er kurz darauf in einer vorläufigen Mitteilung (1895b), der keine ausführliche Arbeit folgte.

Er benutzte hauptsächlich Totalpräparate, die in Glycerin aufgehellt wurden. Seine Färbungen ergaben ihm keine günstigen Resultate, denn „Eier, die von ihrer besonderen Eihülle zufällig befreit waren, färbten sich diffus, und die Kerne traten niemals deutlich hervor. Dasselbe gilt auch von Eiern und Embryonen, welche auf Schnittserien nachgefärbt wurden“. Von den letzteren scheint er keinen ausgiebigen Gebrauch gemacht zu haben, denn seine Zeichnungen sind nur nach Totalpräparaten angefertigt und so stark schematisiert, daß sie kein Bild der tatsächlichen Verhältnisse geben.

Aus diesem Grunde unternahm ich es, seine Ergebnisse nachzuprüfen und sah mich zu besonderer Vorsicht genötigt, als ich dabei entdeckte, daß v. ERLANGER einige Stadien vollständig übersehen hatte und andere infolge fast ausschließlicher Anwendung von Totalpräparaten vollkommen falsch deutete. Er benutzte für seine Untersuchungen zwar eine andere Art als ich, aber ich glaube nicht,

daß die erwähnten Unterschiede hierdurch hervorgerufen wurden. Um Fehler möglichst zu vermeiden, ging ich sehr sorgsam vor und begnügte mich mit der Untersuchung der Embryonalentwicklung bis zur Vollendung der Gastrula. Diese Beschränkung war ferner geboten, da das Material sich als ziemlich schwierig in der Behandlung erwies. Einerseits haften den Tieren Sandkörnchen an, die schwer zu entfernen sind und die Schnitte oft zerreißen, andererseits kann man die Eier bei ihrer Kleinheit (sie sind 70—80 μ lang), nicht orientieren, sondern muß sich auf den Zufall verlassen. Es war also eine außerordentlich große Menge von Material für die Arbeit nötig.

Es ist selbstverständlich, daß ich mich nicht mit der Behandlung von Totalpräparaten und lebenden Eiern zufrieden gab, sondern meine Beobachtungen an Schnittserien machte, welche die Verhältnisse mit wünschenswerter Deutlichkeit erkennen lassen. Dabei ergab sich ferner der Vorteil, daß diese sich leicht durch ein Plattenmodell oder zeichnerische Rekonstruktion zum Totalbild vereinigen lassen: bei einer Schnittdicke von 5 μ besteht eine vollständige Serie von Längsschnitten durch ein Ei infolge der Zusammenschrumpfung beim Fixieren etc. schon aus 6, eine Querschnittserie aus 10 einzelnen Schnitten. Außer der Embryonalentwicklung der Tardigraden habe ich auch die postembryonale Entwicklung des Weibchens genauer beobachtet und die Schilderung durch Mikrophotographien nach lebenden Tieren zu unterstützen gesucht. Es ist in den bisher vorliegenden Arbeiten dieses Teiles der Entwicklung selten und dann nur flüchtig gedacht worden, so daß ich die Gelegenheit gern ergriff, diese Periode eingehender zu behandeln.

Als zur Entwicklung gehörig betrachtete ich auch die Erneuerung des Zahnapparats, die zum ersten Male von REUKAUF (1912) beobachtet worden war. Der genannte Autor hatte die Frage offen gelassen, welche Rolle die sogenannte „Speicheldrüse“ bei der Neubildung der Zähne spielt; ich habe mich bemüht, dieses Problem zu lösen.

Das Auftreten vieler encystierter Tiere gab mir auch Anlaß, die von LAUTERBORN, RICHTERS und MURRAY gegebenen Berichte nachzuprüfen. Besonders interessierte hier das Problem, ob nach längerem Verweilen in encystiertem Zustand die Gewebe der Tiere der Histolyse anheimgefallen waren, wie MURRAY angibt.

Ich möchte an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Geheimrat WEISMANN, der mir dieses Thema gütigst überließ,

und Herrn Prof. DOFLEIN, für das freundliche Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, herzlich danken. Ganz besonders bin ich Herrn Prof. SCHLEIP verpflichtet, der mir die Anregung zur vorliegenden Arbeit gab und mir in liebenswürdigster Weise mit seinem erfahrenen Rat bei Überwindung mancher Schwierigkeiten zur Seite stand. Ferner möchte ich es nicht unterlassen, Herrn Priv.-Doz. Dr. KÜHN für manchen wertvollen Wink aufrichtig zu danken.

2. Technisches.

Zur Fixierung der Tiere und der Eier benutzte ich hauptsächlich VOM RATH'S Gemisch von Pikrinsäure, Sublimat und Eisessig. Die Lösung wurde kalt angewendet, die zu fixierenden Objekte 5 Tage lang darin belassen und nachher mit 70 %igem Alkohol 24 Stunden lang gut ausgewaschen.

Ganz gute Resultate ergaben auch Versuche mit BOVERI'S Pikrin-Essigsäure, ZENKER'Scher Flüssigkeit und mit einem Gemisch von 2 Teilen Alc. abs., 3 Teilen Aq. dest., 1 Teil Eisessig und Sublimat bis zur Sättigung. Osmiumgemische erwiesen sich als ungünstig für die spätere Färbung der Schnitte.

Nach der Fixierung mußten die Tiere durch häufiges Waschen in Alkohol von den ihnen anhaftenden winzigen Sandkörnchen möglichst befreit werden, da diese, wie erwähnt, das Haupthindernis zur Erlangung vollständiger Schnittserien sind. Ferner war auf gutes Entwässern der Eier vor dem Einbetten zu achten, da sie das in ihnen enthaltene Wasser nur langsam abgeben.

Die Tiere mit Eisäcken oder schon losgelöste Eisäcke wurden zusammen in großen Mengen eingebettet. Natürlich kann man auf diese Art die Schnittrichtung nicht beeinflussen, aber unter den vielen Embryonen befindet sich immer eine ausreichende Anzahl, die in günstiger Weise geschnitten sind. Das benutzte Paraffin hatte seinen Schmelzpunkt bei 58°; die Schnittdicke betrug 5 μ . Zeitweilig bediente ich mich auch der Celloidin-Paraffin-Methode, die ebenfalls zu guten Resultaten führte.

Zur Färbung der Schnitte benutzte ich DELAFIELD'Sches Hämatoxylin mit sehr gutem Erfolg; ebenso lieferte EHBlich's Hämatoxylin klare Bilder. Eisenhämatoxylin ließ die Zellgrenzen nicht hervortreten, ebenso wie Boraxkarmün keine besonders guten Resultate ergab. Doppelfärbungen erwiesen sich auch nicht als günstig, so daß ich auf sie schließlich ganz verzichtete.

3. Material.

Das zu meinen Untersuchungen benutzte Material stammt aus dem Alt-Rheingebiet bei Breisach. Ich fand dort *Macrobotus lacustris* DUJ. an den verschiedensten Stellen und beinahe das ganze Jahr hindurch. Zur Zeit des tiefsten Wasserstandes vom Januar bis März traten die Tiere in großen Mengen am Rande kleiner Wasserbecken auf, die sich beim Fallen des Stromes gebildet hatten. Der Boden dieser Tümpel war mit feinem Schlamm bedeckt und überzog sich zu der angegebenen Zeit mit einer olivenbraunen Decke von Algen (Diatomeen, Desmidiaceen und dazwischen Oscillarien). Auch auf grobsandigem, feuchtem Boden fand ich Macrobioten, niemals jedoch auf steiniger Unterlage. Im April und Mai steigt der Rhein erheblich und macht es unmöglich, an den genannten Tümpeln Material zu sammeln. In diesen Monaten fand ich aber in einem langsam fließenden Bach am rechten Rheinufer nahe dem Städtchen Burkheim viele Macrobioten, doch ließ die Ergiebigkeit dieses Fundortes ebenfalls mit dem weiteren Steigen des Rheines nach. Von Ende Juni bis Anfang September waren alle Nachforschungen erfolglos. In den ersten Septembertagen begann der Rhein wieder zu sinken, und es gelang mir, im Weidengestrüpp bei Breisach in flachen Pfützen wieder Material zu finden.

Auf einer Exkursion nach Bellingen, nahe dem Isteiner Klotz, traf ich im November auch vereinzelte Macrobioten derselben Art in kleinen halbausgetrockneten Tümpeln an.

Die Hauptzeit für das Erscheinen von *Macr. lac.* liegt also in den Wintermonaten von Januar bis März, es ist dies auch die Hauptzeit der Fortpflanzung. Ich glaube, daß das massenhafte Auftreten der Tiere mit dem Erscheinen der oben erwähnten Algen zusammenhängt, die ihnen als Nahrung dienen. Das plötzliche Verschwinden und Wiederaufleben der Tardigraden erkläre ich mir dadurch, daß die Tiere sich encystieren, um so die Hungerperiode überstehen zu können. Dieses Dauerstadium kann schon bei sehr jungen Tieren eintreten; nie aber habe ich gefunden, daß ein Ei seine Entwicklung unterbrochen hätte, um sie erst zu günstiger Zeit zu vollenden. Eine Bildung von „Dauereiern“, wie man sie z. B. bei niederen Krebsen findet, ist bei Macrobioten des Süßwassers nicht beobachtet worden. ZACHARIAS (1886) hat zwar festgestellt, daß Eier einer im Wasser lebenden nicht näher bestimmten Tardigradenart eine kurze Trockenperiode (8 Tage) gut überstehen können. Sein Experiment

war aber nicht danach eingerichtet, daß es als Beweis für das Vorkommen von wirklichen „Dauereiern“ dienen könnte.

An günstiger gelegenen Orten, wo die reichliche Nahrung den Tieren länger zur Verfügung steht, halten sie sich bis in den Sommer hinein, encystieren sich aber auch hier mit dem Eintritt ungünstiger Bedingungen.

Diese Vorgänge konnte ich in den Aquarien, in welchen ich die Macrobioten hielt, gut verfolgen. Mit dem Abnehmen der Algenflora trat jedesmal eine Periode der Encystierung ein.

Im Herbst sprengen die Tiere ihre Cystenwände und kommen wieder zum Vorschein. Ihre Zahl ist nicht so groß wie in den ersten Monaten des Jahres. Die Nahrung der Herbsttiere besteht aus Vaucheriafäden, die aber zu dieser Zeit nicht sehr reichlich vorhanden sind.

Es war allgemein bekannt, daß die Macrobioten des Süßwassers im Frühjahr zur Fortpflanzung schreiten. Es wurde sogar von Rywosch (1896) u. A. die Vermutung ausgesprochen, daß das Erscheinen der Männchen auf diese Zeit beschränkt wäre. Ich konnte feststellen, daß die Männchen sowohl im Frühjahr wie im Herbst vorkommen, und zwar zu beiden Jahreszeiten in prozentual gleicher Menge.

Auffällig war das Auftreten rotgefärbter Tiere derselben Art, eine Erscheinung, auf die ich weiter unten genauer eingehen werde.

Beim Sammeln des Materials schöpfte ich die Oberfläche des Bodens ab und goß den Schlamm zu Hause in Glasschalen aus. Die Macrobioten zeigten sich ausgesprochen positiv phototropisch, indem sie sich an der Lichtseite des Gefäßes ansammelten, doch nur solange dasselbe nicht direkt von der Sonne bestrahlt wurde. Dem direkten Sonnenlicht entzogen sie sich durch Flucht unter die Algendecke des Bodens.

Ein eigenartiges Verhalten zeigten die in den Monaten Januar und Februar des Jahres 1913 gefundenen Tiere: sie pflegten an der Glaswand des Gefäßes bis zum oberen Rand der Flüssigkeit emporzuklettern und sich in so großen Mengen festzusetzen, so daß sie dort einen weißen Streifen bildeten. Die bevorzugten Ansammlungsorte zeichneten sich weder durch reicheren Pflanzenwuchs noch durch besondere Beschaffenheit des Wassers aus, das in allen Teilen gleichfrei von Fäulnis war; ich habe die Ursache dieses Verhaltens der Tiere nicht näher untersucht.

II. Embryonalentwicklung bis zur Gastrula.

1. Eireifung.

Die Vorgänge der Eireifung bei Tardigraden wurden von v. ERLANGER (1895 b) an Eiern von *Macr. macronyx* untersucht. Leider fügte er seiner vorläufigen Mitteilung, der keine ausführliche Arbeit mehr folgte, keine Abbildungen bei; seine Beschreibung gibt die Verhältnisse im wesentlichen richtig wieder. Später hat HENNEKE (1911) die Ovogenese der Tardigraden geschildert, und zwar bis zur Ausbildung der ersten Richtungsspindel. Er beschränkte sich gänzlich auf Textabbildungen und schilderte auch nicht alle Stadien.

Meine Untersuchungen beginnen mit der letzten Phase der Ovogenese, nämlich den Richtungsteilungen. Zu dieser Zeit sind die Eier so herangewachsen, daß sie sich im Ovar durch den gegenseitigen Druck polygonal abplatteten. Sie besitzen noch keine Membran. Das Ei ist von einer Wabenstruktur mit feiner Granulation in den Wänden (Plasmamicrosomen) gleichmäßig durchzogen, während der Inhalt der Waben fast farblos erscheint (Fig. 1). Das Ei zeigt keine sichtbare polare Differenzierung. Es ist, wie v. ERLANGER schon angegeben hat, sehr dotterarm. Stark färbbare Dotterkügelchen, wie HENNEKE sie beschreibt, fand ich nicht vor. Der Kern, der zunächst noch von einer Membran umschlossen ist, liegt etwa im Zentrum des Eies. Der Nucleolus, dessen Zerfall nach HENNEKE schon in jüngeren Oocyten beginnt, ist hier ganz geschwunden. Deutlich erkennt man die bei diesem Stadium schon herausdifferenzierten Chromosomen, die in einem nur schwach färbbaren Fadennetz im Kernbläschen aufgehängt erscheinen; ihre Gestalt ist kurz und gedrungen. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich die fünf Chromosomen als bivalent ansehe, denn, abgesehen davon, daß sie ganz deutlich aus zwei Teilen bestehen, habe ich oft genug an den Blastomerenkernen der Embryonen in durchaus einwandfreien Polansichten von Äquatorialplatten die Zahl zehn für die Chromosomen der somatischen Zellen feststellen können. In dem Kern der Oocyte befinden sich also fünf Doppelchromosomen. HENNEKE bezeichnet sie nicht als solche, sondern spricht zunächst nur von „Körnchen“, welche möglicherweise Chromosomen seien; nach meiner Ansicht kann hier gar kein Zweifel über ihre Natur bestehen, da sie ganz charakteristisch ausgebildet sind und nichts anderes im Kern liegt, was eine Verwechslung möglich macht.

Bei dem folgenden Stadium (Fig. 2) hat sich die Kernmembran aufgelöst, und es bildet sich an ihrer Stelle ein heller Hof, in dessen Mitte die erste Richtungsspindel sich befindet. Dunkle ungleichmäßige Plasmastränge durchziehen diesen Hof und bilden die Verbindung zwischen der Teilungsfigur und dem vorhin erwähnten Wabenwerk, dessen Hohlräume sich in der Umgebung der hellen Zone radiär zur Spindel stellen. Eine solche radiäre Struktur um den Kern der Ovocyte ist von einer Anzahl von Objekten beschrieben, z. B. bei *Angiostomum nigrovenosum* (SCHLEIP, 1912). Die dunklen Plasmastränge zeigen die Granulationen in stärkerem Maße als das Wabenwerk, während die Spindelfasern homogen sind. Die Chromosomen bieten jetzt das bekannte Bild von stark in die Länge gezogenen Ringen. HENNEKE hat die Ovogenese nicht bis zu diesem Stadium verfolgt. v. ERLANGER schreibt, daß er die erste Richtungsspindel an lebenden Eiern kurz vor der Ablage gesehen habe und daß sie gleich danach verschwunden wäre. Ich halte diese Angabe nach meinen Präparaten für unrichtig, da sowohl abgelegte wie im Ovar befindliche Eier die Spindel besaßen. An fixierten Eiern glaubte v. ERLANGER auch Centrosomen nachweisen zu können, die ich aber nicht gefunden habe.

Nach der Ablage nehmen die Eier die Form eines Rotationsellipsoids an. Sie sind noch hüllenlos und werden sofort von den Spermatozoen umschwärmt. Dieser Vorgang ist auch von KAUFMANN, v. ERLANGER und HENNEKE beobachtet worden. v. ERLANGER sah auch das Eindringen des Spermatozoons am lebenden Objekt. Unmittelbar nach der Befruchtung bildet das Ei eine Dottermembran. Normalerweise dringt nur ein Samenfaden ein, doch kommen gelegentlich Fälle von Polyspermie vor, wie Fig. 3 zeigt. Es sind hier zwei Spermatozoen in dasselbe Ei eingetreten, dessen erste Richtungsspindel am entgegengesetzten Pol liegt und in dem abgebildeten Schnitt nicht getroffen ist. Nach dem Eindringen zieht sich der Kopf zu einem dicken Klumpen zusammen, um den herum ein helles Bläschen mit feiner Membran entsteht. Die im Anfang nur kleine Strahlung schreitet bei der Wanderung gegen den Eikern voran. Was aus überbefruchteten Eiern wird, habe ich nicht feststellen können. Zu derselben Zeit, wo das Spermatozoon an einem Pol eindringt, schreitet die erste Richtungsspindel am anderen zum Vollzug der ersten Reifeteilung. Dabei stellt sie sich senkrecht zur Eioberfläche ein und gibt den ersten Richtungskörper ab, der nicht ausgestoßen wird, sondern ebenso wie späterhin der zweite im Eiplasma nahe

dem Rande liegen bleibt. Beide grenzen sich durch eine dunkle Plasmaschicht gegen dieses ab. Der zweite Richtungskörper wird ohne Dazwischentreten eines Ruhestadiums gleich nach dem ersten gebildet (Fig. 4). Jeder erhält fünf Chromosomen, die man zuerst deutlich erkennen kann; sie ballen sich aber bald zu zwei bis drei Chromatinbrocken zusammen, die etwa in der Mitte des Körperchens liegen. Eine Kernmembran ist nicht zu erkennen. Über die Reduktionsfrage kann ich mich nicht genauer äußern.

2. Schicksal der Richtungskörper.

Das Schicksal der Richtungskörper zeigt verschiedene Eigentümlichkeiten, die mich veranlassen, ausführlicher über sie zu berichten. v. ERLANGER hat schon über ihre Fähigkeit, mehrfache Teilungen durchzumachen, geschrieben, doch hat er sie nur bis zum Zwei-Zellenstadium verfolgt.

Die beiden Richtungskörper, die, wie vorhin erwähnt, nahe dem Pol im Eiplasma liegen, beginnen bald nach ihrer Ausbildung sich zu teilen. Die Teilungen verlaufen mitotisch. In der Prophase (Fig. 5) differenzieren sich die Chromosomen heraus und ordnen sich zu einer Äquatorialplatte an. In dieser kann man sehr gut ihre Fünfzahl feststellen. Die Chromosomen sind kurz und stäbchenförmig; eine Spaltung ist an ihnen nicht erkennbar. Anaphasen habe ich leider nicht gefunden. In der Telophase lockern sich die Chromosomen auf und bilden sich zu Caryomeren um. Eine deutlich ausgebildete Spindel konnte ich bei den Teilungen nicht feststellen. Der erste Richtungskörper eilt bei der Teilung voran, so daß häufig schon bei dem Zwei-Zellenstadium neben dem zweiten zwei Tochterzellen des ersten liegen. In einigen Fällen folgten die Teilungen der beiden Richtungskörper so schnell aufeinander, daß beim Zwei-Zellenstadium schon vier vorkamen (Fig. 6). Die Vermehrung der Richtungskörper ist hiermit noch nicht beendet; man kann fünf oder sogar sechs Tochterzellen finden. Bei diesen älteren Stadien sah ich keine Teilungsfiguren mehr; ihre Kerne befanden sich im Ruhestadium. Die Höchstzahl von sechs Tochterzellen kann schon auf dem Acht-Zellenstadium erreicht werden. Die Vermehrung der Richtungskörper bei *Macr. lac.* erinnert in mancher Beziehung an die Mitteilungen von MÜLLER-CALÉ (1913) über das Verhalten des Richtungskörpers bei *Cypris incongruens*. Auch hier ist ein starkes Teilungsvermögen zu konstatieren; die Teilungen verlaufen mitotisch.

MÜLLER-CALÉ konnte auch eine Spindelfigur feststellen, was mir, wie gesagt, nicht gelungen ist.

Obgleich die Richtungskörper nicht ausgestoßen werden, sondern, wie schon erwähnt, im Eiplasma bleiben, wandern sie nach der Vollendung der ersten Furchungsteilung an die erste Furche. Sie legen sich dort entweder an den Schnittpunkt der zweiten mit der ersten, indem sie rechts und links der zweiten anliegen, oder sie bilden, hintereinander gereiht, eine Kette auf der ersten Furche. Es können Verzögerungen in der Wanderung der Richtungskörper auftreten. Zu derselben Zeit, wo einige von ihnen schon am Ei-äquator angelangt sind, verlassen andere erst gerade den Pol, während wieder andere sich zwischen diesen beiden Punkten befinden. Sie bilden auf diese Weise eine Kette, die vom Äquator zum Pol reicht. Gelegentlich können die Richtungskörper sich bei frühen und auch bei älteren Furchungsstadien regellos über die Ei-oberfläche zerstreuen. Späterhin zerfallen die Richtungskörper. Man sieht gelegentlich, daß sie sehr klein geworden sind (Fig. E) und das Chromatin nur durch spärliche kleine Caryomeren vertreten ist. Es ist anzunehmen, daß die Richtungskörper allmählich von den Furchungszellen wieder resorbiert werden.

Das Verschwinden der Richtungskörper kann ausnahmsweise beim Acht-Zellenstadium eintreten; in den meisten Fällen aber erhalten sie sich bis zum Stadium 32 oder 64. Noch ältere Stadien zeigten keine Richtungskörper mehr.

3. Furchung.

Nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers formen die Chromosomen des weiblichen Vorkernes sich zu Caryomeren um und wandern in lockerem Zusammenhang miteinander auf die Eimitte zu. Ebenso verwandelt sich die Chromatinmasse des männlichen Pronucleus in Caryomeren. Ich habe diese Vorgänge nur am lebenden Ei beobachten können; unter meinen Schnittpräparaten fand ich leider keines, das dieses Stadium zeigte. Auch v. ERLANGER erwähnt diese Veränderung der Kerne. Er spricht von ihrem „Anwachsen durch Aneinanderlagerung von Bläschen“ und gibt an, daß er die Ausbildung von Astrosphären und Centrosomen gesehen habe, sagt aber nichts Näheres darüber. Ich habe am lebenden Objekt keine Strahlungen feststellen können.

Erster Teilungsschritt. Die Vorkerne treffen in der Mitte des Eies zusammen, wo, nach ihrer Aneinanderlagerung,

die erste Furchungsspindel ausgebildet wird. Sie stellt sich in der Metaphase schräg zur Längsachse des Eies (Fig. 5). Diese sehe ich als primäre Eiachse an, denn an ihrem einen Ende liegt die Bildungsstätte der Richtungskörper. Die Spindel dreht sich im späteren Verlauf der Teilung so, daß ihre Achse in der frühen Telophase genau in der Richtung der primären Eiachse liegt (Fig. 7). Die erste Furche steht daher senkrecht zu dieser; sie beginnt während der Telophase der ersten Teilung einzuschneiden und wird erst während der Prophase des zweiten Furchungsschritts vollständig ausgebildet. Sie zerlegt das Ei in zwei adäquale Blastomeren, liegt also im Äquator. Die Spindel der ersten Furchungsteilung zeigt an beiden Polen gleichstark entwickelte Strahlungen aus dunklem granuliertem Plasma. In der Mitte einer jeden liegt ein kleiner heller Hof, das Centrosom; Centriole waren nicht nachzuweisen. In der Metaphase der ersten Teilung sieht man die zehn Chromosomen als kurze, gebogene, dicke Stäbchen, zur Äquatorialplatte angeordnet, liegen. In der Telophase werden die Chromosomen zu Caryomeren umgebildet (Fig. 7), die nicht zu einem einheitlichen Bläschen verschmelzen.

Zweiter Teilungsschritt. In der späten Telophase der ersten Teilung verläuft die Längsachse der Spindel in einem Bogen, wie das häufig bei einseitigem Einschneiden der Furche in das Ei beobachtet ist. Auch wenn die Kerne sich aufs neue zur Teilung, der zweiten, vorbereiten, sind sie noch durch einen Spindelrest miteinander verbunden. In Fig. 8 sieht man die Prophase des zweiten Furchungsschrittes. Es ist von jeder Teilungsfigur aber nur eine Sphäre sichtbar, da die andere nicht in der Schnittebene liegt. Die Spindeln stehen nun mit ihren Längsachsen so, daß sie gegen die Teilungsebene konvergieren (Fig. 8). Diese Konvergenz bleibt in der Metaphase zunächst noch erhalten (Fig. 9). Während des zweiten Teilungsschrittes drehen sich die Spindeln aber weiter, bis sie parallel zur ersten Furchungsebene liegen. Dabei können sie sich, von einem Längspol aus betrachtet, unter bald größerem, bald kleinerem Winkel kreuzen.

Am lebenden Ei sieht man eine deutliche Phasendifferenz, wie auch KAUFMANN und v. ERLANGER angeben. Zunächst erreichen die Spindeln in beiden Blastomeren zu gleicher Zeit das Stadium der Metaphase (Fig. 9). Dann durchläuft das eine Blastomer die Anaphase schneller als das andere, so daß zwischen seinen beiden Tochterzellen schon die zweite Furche ausgebildet ist, während die Teilung

des anderen noch auf einem früheren Stadium verharret. Hierdurch kommt ein Drei-Zellenstadium zustande. Ich nehme an, daß diese Phasendifferenz nur kurze Zeit bestehen bleibt, denn unter meinen Schnittpräparaten fand sich kein Beispiel dafür. Bald holt die zurückgebliebene Zelle die erste in der Furchung ein, so daß ein reguläres Vier-Zellenstadium am Ende des zweiten Teilungsschrittes entsteht (Fig. 10).

Die beim zweiten Teilungsschritt ausgebildete Furche schneidet die erste etwa unter rechtem Winkel. Aber infolge der, wie oben erwähnt, mehr oder minder gekreuzten Lagen der Teilungsebenen bilden sich Brechungsfurchen aus. Die Entstehung dieser Brechungsfurchen habe ich auch am lebenden Ei verfolgt. Sie kommen dadurch zustande, daß zwei Zellen sich an dem einen Schnittpunkt der zweiten mit der ersten Furche breit aneinander legen und dabei die beiden übrigen Blastomeren auseinanderdrängen; an dem anderen Schnittpunkt verhalten sich die 4 Zellen dann gerade umgekehrt.

KAUFMANN gibt eine Abbildung eines Vier-Zellenstadiums mit Brechungsfurchen, bezeichnet aber das Auftreten derselben als Ausnahme. v. ERLANGER hat schon richtig die Brechungsfurchen als regelmäßige Vorkommnisse geschildert.

Als primäre Eiachse hatte ich die Längsachse des Eies definiert. Als Furchungsachse nehme ich aber die Verbindungslinie zwischen den Mitten der Brechungsfurchen an. Die Furchungsachse steht also nach dieser Erklärung senkrecht zur Eiachse. Wenn man sich zu dieser etwas ungewöhnlichen Anschauung nicht bequemen will, muß man annehmen, daß die erste Teilungsebene äquatorial und die zweite wenigstens annähernd meridional zur primären Eiachse verläuft. Der ursprüngliche Richtungskörperpol des Eies ist weiterhin nicht mehr zu erkennen, da die Richtungskörper sich verlagern und meistens an eine der beiden Brechungsfurchen gelangen. Diese Stelle bezeichne ich fürderhin der besseren Darstellung halber als animalen Pol der Furchungsachse. Dieser ist aber, da die Richtungskörper bisweilen zerstreut liegen, nicht immer festzustellen (vgl. auch weiter unten).

Die Caryomeren schwellen in der Prophase der zweiten Teilung zu großen Bläschen an (Fig. 8). In der Metaphase erscheinen die Chromosomen als kurze dicke Stäbchen (Fig. 9), und die in der Telophase daraus entstehenden Caryomeren sind kleiner als auf dem Zwei-Zellenstadium.

Dritter Teilungsschritt. Beim dritten Teilungsschritt

drehen sich die Spindeln wieder und zwar so, daß bei Ansicht in der Richtung der ersten Teilungsebene die Spindelrichtungen je zweier Schwesterzellen sich überkreuzen. Es konvergieren nämlich immer zwei Spindeln von verschiedener Abstammung gegen die gemeinsame Brechungsfurche ihrer Blastomeren. Vom animalen Pol betrachtet, liegen die diesem zugeneigten beiden Spindeln höher als die zum entgegengesetzten konvergierenden. Kleinere individuelle Unterschiede in der Stellung werden durch das Bestreben der Spindeln veranlaßt, ihre Achse in die Richtung der größten Längenausdehnung des Blastomers einzustellen.

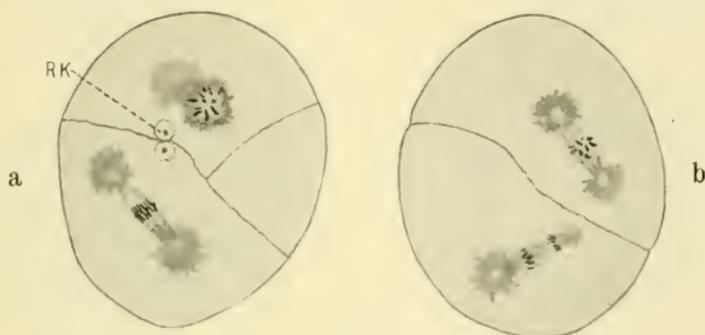


Fig. A.

Vier-Zellenstadium. Sämtliche Kerne in zwei Längsschnitten. Jede Figur aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert.

KAUFMANN und v. ERLANGER geben an, daß der dritte Teilungsschritt in allen vier Blastomeren zu gleicher Zeit abläuft. Diese Ansicht ist irrig. Die Phasendifferenz wird hier im Gegenteil recht deutlich, wie Fig. Aa u. b zeigen. Hier sind in jeder Figur je zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte derselben Serie kombiniert. Der dem Beschauer und dem animalen Pol zugewandte Teil der Spindeln ist dunkler gehalten als der dem vegetativen nähere. Zwei von ihnen sind noch in Metaphase, eine in beginnender, eine in später Anaphase der Teilung. Andere Präparate zeigen eine Pro-, eine Meta- und zwei frühe Telophasen. Eine Phasendifferenz ist hier also sicher vorhanden. Das Ende des dritten Teilungsschrittes wird natürlich durch das Acht-Zellenstadium gebildet. Aber infolge der geschilderten Phasendifferenz kann es vorkommen, daß noch zu dieser Zeit eine Zelle ungeteilt ist. Ihr Kern kann noch auf dem Ruhestadium verharren, während die anderen schon den Schritt ganz beendet haben. Wir erhalten dann Sieben-Zellenstadien. Unter

diesen fand ich solche, deren Blastomeren nur Ruhekerne enthielten (Fig. 11a, b). Fünf der Kerne sind in Telophase; die beiden anderen haben ihre Strahlungen verdoppelt, sie stehen in Prophase. Hier muß also eine der Blastomeren weit hinter den anderen zurück-

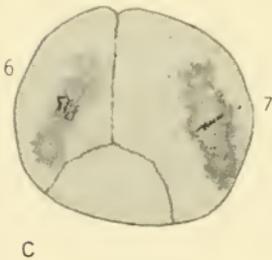
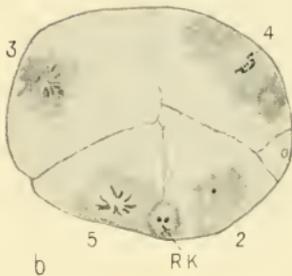
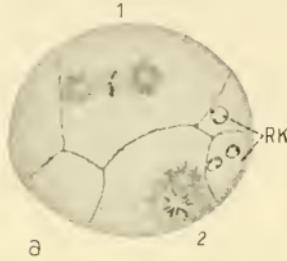


Fig. B.

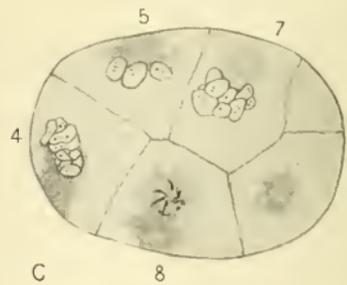
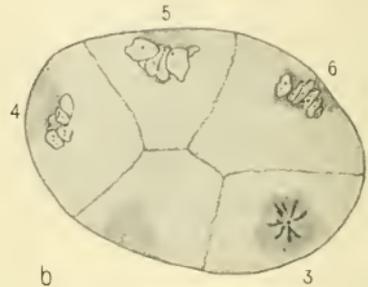
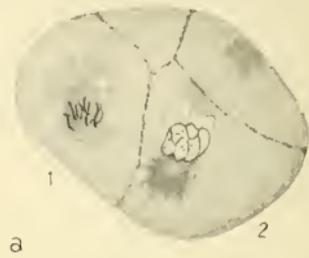


Fig. C.

Fig. B. Sieben-Zellenstadium. Sämtliche Kerne des Eies in drei Längsschnitten. b mittlerer Schnitt, komponiert aus zwei Schnitten. a obere, b untere Kuppe.

Fig. C. Acht-Zellenstadium. Sämtliche Kerne in drei Längsschnitten. a obere, b untere Kuppe.

geblieben sein und noch die Prophase des dritten Teilungsschrittes durchlaufen. Die in Telophase befindlichen haben diesen Schritt gerade vollendet. Die zweite Spindel in Prophase ist diesen weiter vorangeilt und steht schon im vierten Teilungsschritt. Welche der

beiden Prophasen die verzögerte, welche die voraneilende ist, kann man nicht unterscheiden. Einen ebenso großen Gangunterschied von fast einer ganzen Phase zeigt das in Fig. Ba—c dargestellte Sieben-Zellenstadium. Hier befindet sich ein Kern in eben beginnender Anaphase des dritten Teilungsschrittes. Die anderen sechs haben diesen schon beendet und stehen in Metaphase des vierten. Die Phasendifferenz ist nicht immer so scharf wie in den beschriebenen Fällen ausgeprägt. Ich fand Acht-Zellenstadien, in denen der größte Gangunterschied nur etwa einen halben Teilungsschritt betrug (Fig. Ca—c). Es befinden sich hier vier Kerne in Telophase der dritten Teilung. Die anderen sind schon zum vierten Furchungsschritt übergegangen. Einer von ihnen ist in Pro-, drei sind in Metaphase. Ich habe nun leider nicht einwandfrei feststellen können, ob die Verzögerung stets in demselben Blastomer, d. h. in ein und demselben Eibezirk, auftritt. Andere Stadien beweisen, daß die Phasendifferenz auch gelegentlich wieder ausgeglichen werden kann. Man findet nämlich solche auch mit acht Ruhekerne. Es scheinen hier also Variationen zu bestehen, die nicht näher zu erklären sind.

Die Lage der neuen Furchen, die am Ende des dritten Teilungsschrittes ausgebildet werden, konnte ich nicht sicher feststellen, denn die Blastomeren verschieben sich offenbar gegeneinander.

v. ERLANGER gibt an, daß schon auf dem Acht-Zellenstadium eine Furchungshöhle gebildet wird, eine Zeichnung gibt er dazu nicht. Seine Ansicht ist irrig; die Zellen liegen im Innern des Eies fest aneinander und bilden eine solide Morula.

Die Caryomeren vergrößern sich in der Prophase des dritten Teilungsschrittes wieder etwas; doch sind die Kerne, wie stets in sich furchenden Eiern, kleiner geworden. Die Caryomeren jeder Zelle verschmelzen am Ende des dritten Teilungsschrittes wiederum nicht zu einem einheitlichen Kernbläschen.

Vierter Teilungsschritt. Die Spindeln liegen während des vierten Teilungsschrittes der Oberfläche des Eies benachbart und folgen ihrer Krümmung. Ihre Richtung ist also parallel zu dieser. Die Kerne weisen wieder eine Phasendifferenz auf, wie sie schon bei Behandlung des Überganges vom Vier- zum Acht-Zellenstadium besprochen wurde. Bemerkenswert ist, daß jetzt diese Unterschiede innerhalb des Teilungsschrittes niemals wieder ganz ausgeglichen werden. Den Abschluß des vierten bildet deshalb nie ein Stadium von sechzehn in gleicher Teilungsphase befindlichen

Kernen. Es kommen bestenfalls solche vor, bei denen sechzehn Ruhekerne vorhanden sind (Fig. Da—c). Aber die in der Nähe des animalen Pols gelegenen zeigen durch ihre großen Caryomeren an, daß sie schon wieder in Prophase sind. Die übrigen stehen in später oder früher Telophase. Am vegetativen Pol sieht man sogar noch den Spindelrest zwischen den Tochterkernen. Eine solche Regelmäßigkeit, wie sie sich hier in der Verteilung der Kerne in verschiedener Phase auf der Eioberfläche zeigt, tritt gewöhnlich nicht

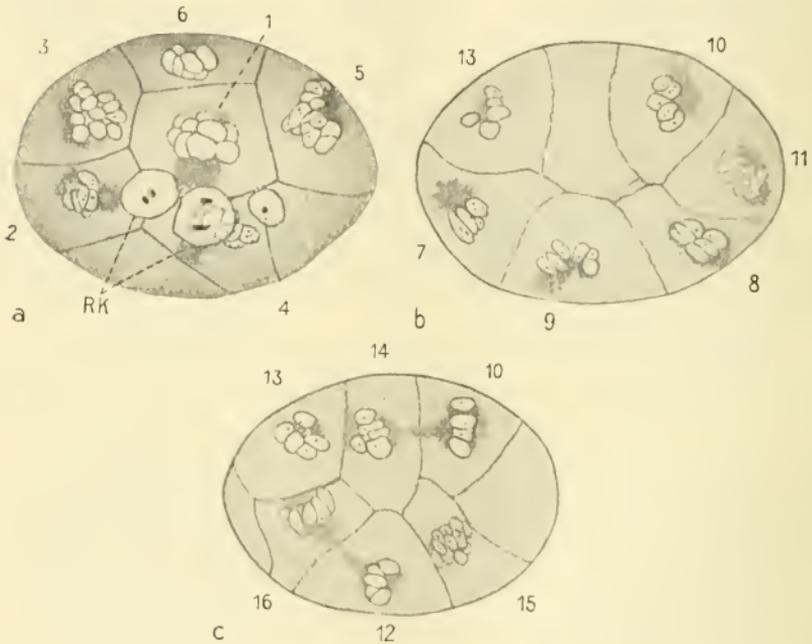


Fig. D.

16-Zellenstadium. Sämtliche Kerne in drei Längsschnitten. a Kuppe des Eies, kombiniert aus zwei Schnitten. b mittlerer, c letzter Schnitt.

auf; diese Anordnung ist ganz zufällig. In der Regel wird das 16-Zellenstadium gar nicht ausgebildet. Die Phasendifferenz kann so groß sein, daß sie nicht mehr ausgeglichen wird. Wir erhalten dann keinen deutlichen Abschluß, sondern sofort den Übergang zum fünften Teilungsschritt, nämlich 17-, 18-, 19- und 20-Zellenstadien (Fig. Ea—d).

Der Verlauf der neuen Furchen ist nicht mehr mit Sicherheit festzustellen. Die Zellen sind annähernd gleichgroß, aber von un-

regelmäßiger Gestalt. Eine Furchungshöhle wird auch jetzt nicht ausgebildet.

Fünfter und sechster Teilungsschritt. Auf dem fünften und sechsten Teilungsschritt stellen sich die Spindeln im allgemeinen wieder parallel zur Oberfläche. Beim sechsten Schritt treten aber auch radiär gestellte Spindeln auf, über die später berichtet wird. Der Beginn beider Schritte kann aus den vorhin angegebenen Gründen nicht immer genau fixiert werden. Das vorhin erwähnte 17-Zellenstadium bildet den Übergang vom vierten zum fünften Schritt (Fig. Ea—d).

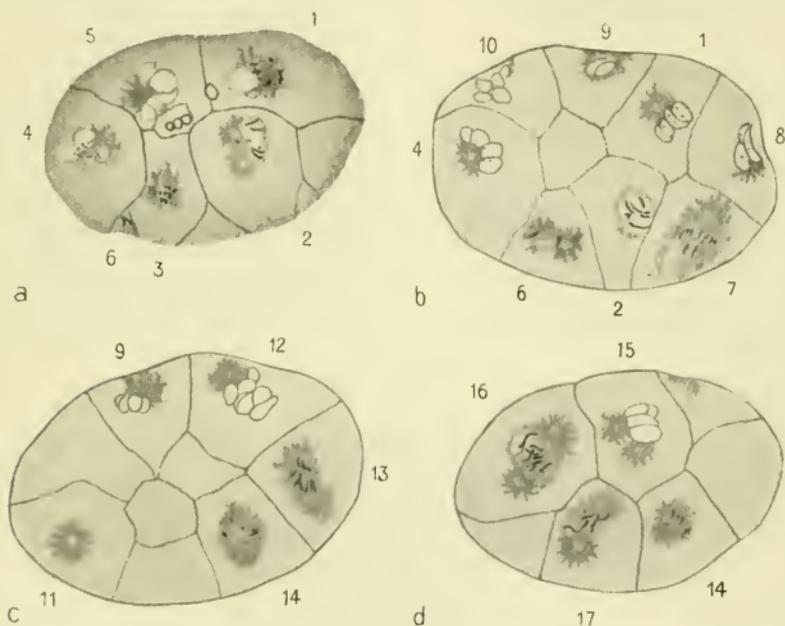


Fig. E.

17-Zellenstadium. Sämtliche Kerne in vier Längsschnitten. a obere Kuppe, kombiniert aus zwei Schnitten. d untere Kuppe.

Eins der Blastomeren hat hier schon den fünften Teilungsschritt vollendet. Vermutlich sind dabei die Zellen neun und zehn gebildet (Fig. Eb). Mit Sicherheit läßt sich dies allerdings nicht feststellen, da die Kleinheit der Kerne die Unterscheidung von Pro- und Telophase außerordentlich erschwert. Man kann im übrigen sieben Pro- und acht Metaphasen zählen. Der Abschluß des fünften Teilungsschrittes ist wieder nicht scharf ausgeprägt, denn wir finden kein 32-Zellenstadium mit 32 Ruhekernen. Es sind nur Übergänge

vorhanden, nämlich Stadien von 27, 28, 29 und 34 Blastomeren. Auf einem Stadium von 27 Zellen (Fig. Fa—e) befindet sich ein Teil der Kerne schon auf dem sechsten Furchungsschritt, während die übrigen erst den fünften vollenden.

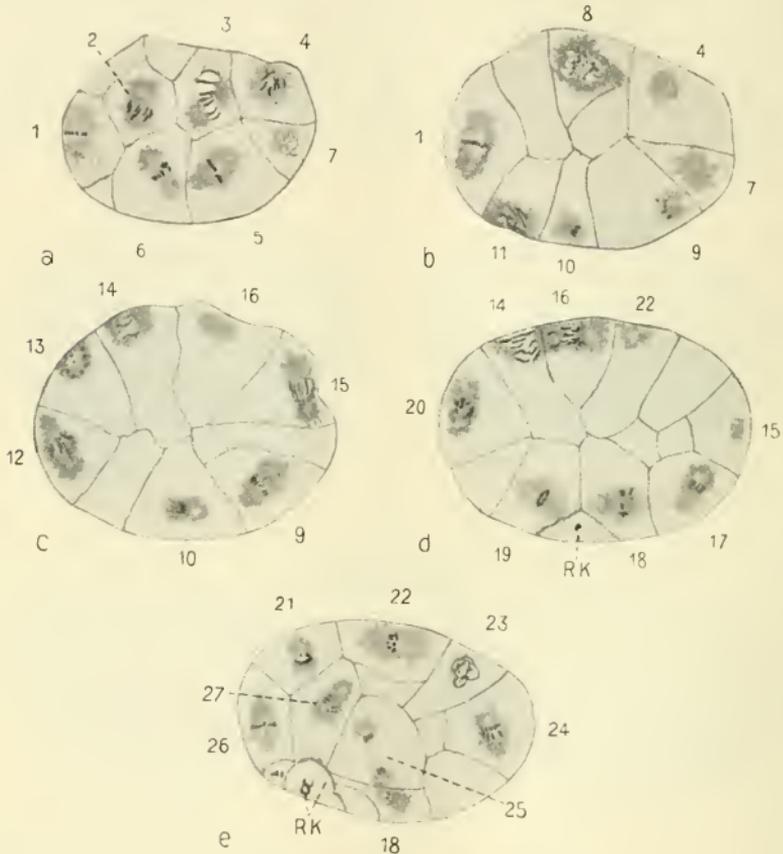


Fig. F.

27-Zellenstadium. Sämtliche Kerne in fünf aufeinanderfolgenden Längsschnitten.

Der Verlauf der Furchung hat sich als durchaus unregelmäßig erwiesen. Eine Gesetzmäßigkeit in der Phasenverschiebung ließ sich nicht feststellen, es ließ sich nicht einmal nachweisen, daß Kerne gleicher Phase benachbart wären. Die einzelnen Blastomere sind noch immer adäqual. Sie unterscheiden sich jetzt aber in der Form, denn die Zellen der vegetativen Hälfte sind stets höher als die der animalen. Dadurch bekommt die Morula einen deutlich polaren Bau

(Fig. Fc, d, Fig. Ha, b). Die Kerne, die durch die vielen Teilungen bedeutend kleiner geworden sind, sehen durch die starke Konzentration des Chromatins dunkler aus. Die Caryomeren verschmelzen auch jetzt noch nicht miteinander in den Ruhestadien.

Während des sechsten Teilungsschrittes pflegt die Gastrulation zu beginnen. Stadien von ungefähr 40 Zellen müssen wir etwa als das Ende der Furchung betrachten. Ganz genau läßt sich dieser Abschluß nicht feststellen, denn es gibt Embryonen von 56 Blastomeren, bei denen schon eine Anzahl Zellen ins Innere gewandert ist, andererseits hat bei solchen von 64 häufig der Gastrulationsprozeß noch nicht begonnen.

In Übereinstimmung mit KAUFMANN und v. ERLANGER konnte ich feststellen, daß die Furchung total und adäqual ist. Als Endstadium sah KAUFMANN eine Morula an. v. ERLANGER glaubte, wie schon erwähnt, eine Blastula mit geräumiger Furchungshöhle feststellen zu können. Wie meine Ausführungen ergeben, stimme ich KAUFMANN bei. Der Embryo besteht aus einem soliden Zellenhaufen, einer Morula. Nur ganz ausnahmsweise zeigen die Embryonen Andeutungen einer Furchungshöhle (Fig. 14a, b). Der in Fig. 13 eingezeichnete Hohlraum ist durch Reißen des Schnittes verursacht.

4. Gastrulation.

Die Gastrulation beginnt, wie schon gesagt, in der Regel während des sechsten Teilungsschrittes. Zu dieser Zeit hat der Embryo noch die Form eines Rotationsellipsoids und weist noch keine Andeutungen der späteren ventralen Einkrümmung auf.

Die Entodermzellen entstehen, indem sich einige Spindeln radiär stellen, wie in Fig. 14a, b und Gb dargestellt ist. Die eine der nach vollendeter Teilung entstandenen Tochterzellen kann hier nicht mehr an die Oberfläche gelangen und muß also im Innern des Embryos liegen bleiben. Radiär gestellte Spindeln habe ich fast nur am animalen, in einem Fall aber auch am vegetativen Pol gefunden. Diese letztere Tatsache enthält schon einen Hinweis darauf, daß die Entodermbildung durch multipolare Abgabe von Zellmaterial in das Innere stattfindet. Diese Annahme gewinnt durch eine andere Tatsache noch an Wahrscheinlichkeit. Die hohen Zellen des vegetativen Pols (Fig. 12, 13, 14a, Ha u. b) haben ihre Höhe eingebüßt, nachdem eine Anzahl von Entodermzellen gebildet ist. Es liegt die Vermutung nahe, daß diese durch tangentielle Teilung aus den hohen Zellen entstanden sind. Einen Nachweis kann ich dafür allerdings

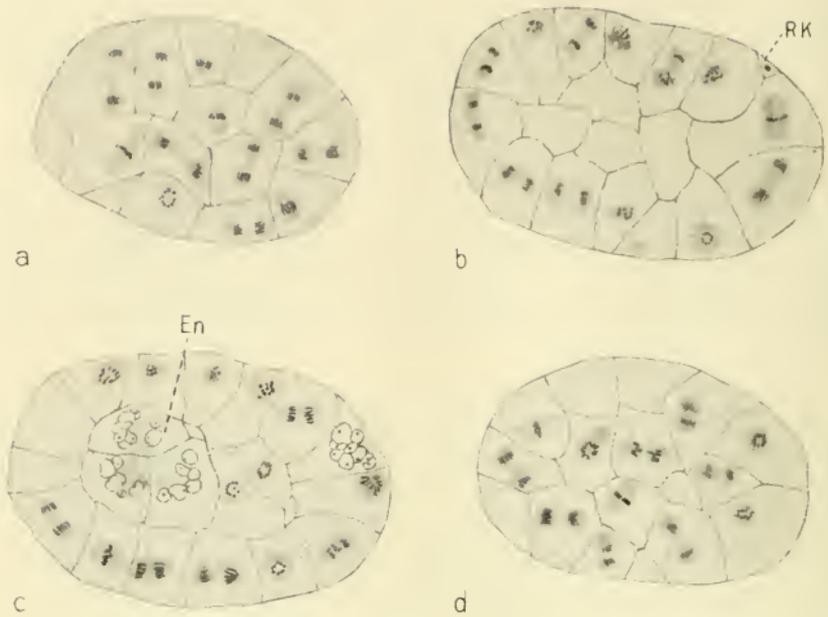


Fig. G.

56-Zellenstadium. Entodermbildung. a—c drei aufeinanderfolgende Längsschnitte der Serie. d letzter Schnitt.

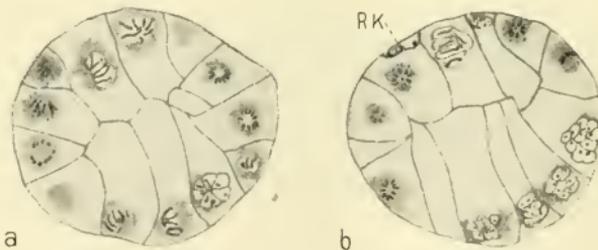


Fig. H.

60-Zellenstadium. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte der Serie.

nicht erbringen. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt also bei den Tardigraden Entodermbildung durch eine Art Moruladelamination vor. Der Ansicht v. ERLANGER's, daß das Entoderm durch Invagination entsteht, kann ich nach meinen vorstehenden Ausführungen nicht beipflichten. Ebenso wenig aber kann ich KAUFMANN zustimmen, der die Bildung einer Keimscheibe annimmt, von der sich das untere Blatt abspaltet.

Allmählich tritt ein deutlich wahrnehmbarer Unterschied zwischen den Ectoderm- und den von ihnen umschlossenen Entodermzellen hervor. Die äußere Schicht läßt sich dunkler färben und hat chromatinreichere Kerne (Fig. 15 a u. b) als das hellere Entoderm. Die Zellen unterscheiden sich auch durch Größe und Form. Die äußeren sind durch häufigere Teilungen bedeutend kleiner geworden als die inneren, die sich nur langsam vermehren (Fig. G a—d). Sie ordnen sich zu einem Epithel an, während die des Entoderms einen regellosen Haufen bilden und ein ziemlich starkes Abrundungsbestreben haben.

Der Urmund wird gebildet, wenn Ectoderm und Entoderm schon deutlich gesondert sind. Er entsteht als Spalt zwischen den Ectodermzellen (Fig. 15 b). Allmählich weichen hier auch die darunterliegenden Entodermzellen auseinander und ordnen sich epithelial an, so daß hiermit der Urdarm gebildet ist. Dieser steht durch den Urmund mit der Außenwelt in Verbindung, während er nach dem entgegengesetzten Längspol zu blind endigt und sich flaschenartig erweitert. Um die Lage des Urmundes zu bestimmen, wurden ältere Entwicklungsstadien zum Vergleich herangezogen, denn sie läßt sich auch dort noch feststellen. Es zeigte sich, daß der Urmund auf derselben Seite, wie später die Anlagen der Gliedmaßen, also ventral gelegen und dem hinteren Pol genähert ist. v. ERLANGER'S Beobachtungen und die meinen stimmen hier überein. Die Entodermzellen ordnen sich, wie oben gesagt, epithelartig um den Urdarmkanal an und lagern sich fest an das Ectoderm, von dem sie sich aber auch weiterhin deutlich unterscheiden.

Nur dicht vor dem Urmund tritt die Sonderung der beiden Keimblätter nicht deutlich hervor (Fig. 16 a, b; Fig. 17). An dieser Stelle wird eine Gruppe von Zellen später als alle anderen aus der äußeren Schicht herausdifferenziert. Ich habe nicht bemerkt, daß sie durch radiäre Teilungen in das Innere gelangen, konnte also nicht feststellen, ob sie Abkömmlinge einer oder mehrerer Zellen sind. Wo man sie zuerst deutlich erkennt, liegen sie, wie in Fig. 17, schon zu einer Gruppe zusammengeschlossen. Sie bilden einen Teil der ventralen Wand des Urdarms (Fig. 17, 18, 19, 20 e, f, 22), in dessen Lumen sie infolge der Größe ihrer Zellen weit vorspringen. Diese Gruppe gelangt ins Innere, wenn in den übrigen Teilen die Einwanderung schon lange beendet ist. Zwischen diesen zuletzt eingedrungenen Zellen und den früheren besteht ein großer Unterschied im Aussehen und in der Anordnung. Die neugebildete kleine

Gruppe fällt durch Größe und glasige Beschaffenheit ihrer Zellen auf (Fig. 17, 18, 19), die ein starkes Abrundungsbestreben haben und sich nie zum Epithel anordnen. Sie vermehren sich anscheinend nicht. Ihre Caryomeren verschmelzen nie zu einem einheitlichen Kernbläschen, wie die des Ectoderms und Entoderms zu tun pflegen. Diese neuhinzugekommenen Zellen weisen in ihrem Äußern und ihrem Verhalten große Übereinstimmung mit der von BRAUER (1894) für *Euscorpio* beschriebenen Genitalanlage auf. Ich halte die Gruppe daher für Urkeimzellen. v. ERLANGER scheint diese Zellen nicht gesehen zu haben; zum mindesten hat er ihren Charakter nicht erkannt. Er gibt auf einem seiner Bilder (fig. 11 seiner Arbeit) einen Längsschnitt durch den Urdarm mit auffallend hohem, aber einschichtig angeordnetem Epithel am hinteren Ende der ventralen Darmwand. Er sagt auch nur: „Die ventralen Zellen des Urdarms sind ansehnlicher als die dorsalen.“ Ich habe Grund zu vermuten, daß diese von mir als Urkeimzellen angesprochene Gruppe später die Gonade wirklich liefern wird. Obgleich die Zellen zunächst zwar an der ventralen Seite der Urdarmwand liegen, ist eine Umlagerung auf die dorsale aber sehr wohl möglich. Sie kann so vor sich gehen, wie BRAUER für die Genitalanlage von *Euscorpio* beschreibt. Ich fand jedenfalls bei älteren Embryonen, daß die dorsale Anlage der Gonade in ihrem histologischen Bau große Übereinstimmung mit der Urkeimzellengruppe aufwies. Nach v. ERLANGER soll die Gonade aus einer dorsalen Ausstülpung der Mitteldarmwand hervorgehen.

Der Embryo beginnt nun durch lebhaftes Zellteilungen, besonders im dorsalen Teil, in die Länge zu wachsen, wie Fig. 17 zeigt. Auffällig ist hier die regelmäßige Anordnung der Mitosen. Diese Erscheinung hat eine gewisse Ähnlichkeit mit der bei *Polyphemus pediculus* (KÜHN, 1912), *Cypris incongruens* (MÜLLER-CALÉ, 1913) und bei einigen Copepoden (AMMA, 1911) auftretenden Mitosenwelle. Man sollte nun annehmen, daß ebenso wie bei den erwähnten Arten auch bei den Tardigraden diese Beobachtung an allen Embryonen zu machen sei. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Eine derartig regelmäßige Anordnung der verschiedenen Teilungsphasen kommt verhältnismäßig selten zur Ausbildung, wie ein Vergleich mit einer Anzahl anderer Schnittserien bewies.

Da die Eihülle nicht dehnbar ist, muß das Längenwachstum eine ventrale Einkrümmung zur Folge haben. Der Embryo verliert dadurch die Form des Rotationsellipsoids. Die Urdarmwand liegt allseitig dem Ectoderm fest an. Das Lumen ist im vorderen Ab-

schnitt flaschenartig erweitert. In diesem Teil verläuft der Urdarm in Richtung der Längsachse; nach hinten biegt er fast rechtwinklig zum Urmund um (Fig. 17). v. ERLANGER gibt an, daß der Urdarm zu dieser Zeit schon aus drei gesonderten Abschnitten besteht, die dem späteren Vorder-, Mittel- und Enddarm entsprechen. Das ist nicht ganz zutreffend. Aus dem mittleren Teil des Urdarms gehen allerdings der Magendarm und vermutlich auch die beiden Abschnitte des Enddarms hervor. Der vordere Teil des Verdauungstractus aber entsteht aus einer ganz anderen Zellengruppe, die später besprochen wird. Die Ausbildung des Enddarms habe ich nicht verfolgt, da die von mir behandelten Stadien zu jung dafür waren. Der Urmund stellte bis dahin die Verbindung mit der Außenwelt her. Er wird zur Zeit der ventralen Einkrümmung geschlossen; später bricht in seiner Nähe der After durch, wie ganz alte Embryonen erkennen lassen.

Die Umbiegung geht immer weiter; sie beeinflußt hauptsächlich den hinteren Abschnitt des Embryos, der dadurch schließlich gegen den vorderen umgeschlagen wird. Bei der Einkrümmung wird das hintere Ende in seiner Form verändert, d. h. es wird länger und schmaler. Das vordere behält seine Gestalt bei und erscheint dadurch auf Quer- und besonders Frontalschnitten mächtiger. Ein Vergleich der Fig. 20 b mit Fig. 20 d, e, f und die Figg. 21 u. 22 mögen als Beweis für das oben Gesagte dienen. Der hintere Teil des Embryos hat nun seine größte Ausdehnung in dorsoventraler Richtung, wie Sagittalschnitte sehr deutlich zeigen (Fig. 18, 19). Die Einkrümmung wird endlich so stark, daß bei Querschnitten durch das Hinterende der Urdarm in zwei deutlich getrennten Schenkeln getroffen wird (Fig. 20 d).

Gleich zu Beginn der Einkrümmung bemerkt man an der ventralen Seite des Vorderendes eine Vorwölbung des Ectoderms in das Imere. Es ist wahrscheinlich, daß die Einstülpung durch vermehrte Zellteilung an dieser Stelle veranlaßt wird, doch gelang es mir nicht, Mitosen nachzuweisen. Der Urdarm wird dabei vom vorderen Pol zurückgedrängt. Allmählich vergrößert sich die Einsenkung und schiebt sich, einem eingestülpten Handschuhfinger vergleichbar, von der Mitte nach vorn unter die ventrale äußere Ectodermschicht. Sie liegt dieser dicht an (Textfig. J). Die eben geschilderten Verhältnisse werden auch durch die Querschnittserie (Fig. 20 a—h) veranschaulicht, die so angeordnet ist, daß Fig. 20 a den Schnitt eben unterhalb des vorderen Pols wiedergibt und Fig. 20 h

den durch den entgegengesetzten. Nach dieser Querschnittserie ist der Sagittalschnitt (Textfig. J) konstruiert worden. Die ectodermale Einstülpung hat, wie oben erwähnt, ein nach vorn gerichtetes, blind endigendes Rohr mit deutlichem Lumen, das Stomodäum, ergeben (Fig. 20 a bis c), das in der Mitte des Embryos an der ventralen Seite in eine Art Rinne ausmündet. Der Urdarm wird durch dieses in dorso-ventraler Richtung zusammengedrückt, so daß er seine drehrunde Form und sein Lumen einbüßt. Nun umgibt er wie ein Halbzylinder das Stomodäum (Fig. 20 a, b). Hinter dessen Mündungs-

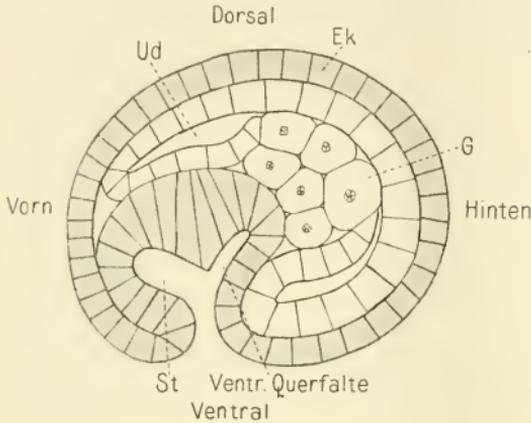


Fig. J.

Sagittalschnitt durch einen Embryo Schematisch.
Nach Fig. 20a—h konstruiert.

stelle nimmt der Urdarm seine alte Form wieder an (Fig. 20 d).

Frontalschnitte des in Fig. 20 (a—h) dargestellten Stadiums sind in den Figg. 21 und 22 wiedergegeben. Von der ventralen Seite betrachtet, liegt der in Fig. 21 dargestellte Schnitt höher als der in Fig. 22 abgebildete. Der vordere Teil des Embryos erscheint, wie schon erwähnt, in Frontalansicht breiter als der hintere. Dieser zeigt, wie die ectodermale Körperwand die Wandzellen des eben angeschnittenen Urdarms umgibt. Im vorderen Teil ist das Stomodäum in seiner ganzen Ausdehnung von der Mitte des Embryos bis zum blinden Ende sichtbar. Das Lumen ist nicht getroffen; man sieht die Verbindung zwischen der äußeren Körperwand und der Einstülpung. Zu beiden Seiten derselben bemerkt man den zusammengepreßten Urdarm. Es sind Reste des Lumens zwischen seiner dorsalen und ventralen Wand zu erkennen. In dem in Fig. 22 dargestellten Schnitt ist die dorsale Wand der ectodermalen Einstülpung getroffen. Da er nicht ideal frontal liegt, kann man auch hier erkennen, daß sie mit der äußeren Körperschicht in Zusammenhang steht. Selbstverständlich sieht man den Urdarm zu beiden Seiten. Wir bemerken außerdem in dieser Figur die Urkeimzellen, welche vom Entoderm halbmondförmig umgeben werden. Mit diesen

zusammen bilden sie, wie schon früher gesagt, die Wand des hinteren Urdarmabschnitts (Fig. 22).

Schnitte durch ältere Stadien geben Aufschlüsse über das weitere Schicksal der bis jetzt vorhandenen Anlagen. Das Material war leider nicht sehr reichhaltig, so daß ich keine vollständige Schilderung geben kann. Das Stomodäum liefert den Vorderdarm, d. h. Mundrohr, Zahnapparat mit seinen Drüsen (sog. Speicheldrüsen) und den Schlundkopf. Die besonders große Menge des nach innen verlagerten Ectoderms ist erklärlich durch die außerordentliche Ausdehnung der später daraus hervorgehenden Organe. Ob auch Gehirn und Augen aus diesem Zellenkomplex entstehen, vermochte ich nicht zu entscheiden. v. ERLANGER hat diese sehr wichtige Zellengruppe vollständig übersehen. Er läßt den ganzen Vorderdarm, wie schon gesagt, aus dem Urdarm hervorgehen. Kleine Verdickungen des dorsalen und ventralen Ectoderms sollen nach ihm die Anlage von Gehirn, Auge, Bauchmark und Speicheldrüse repräsentieren. Ich kann leider nur über Herkunft der letzteren sichere Auskunft geben. Die Speicheldrüse geht nicht aus dem Urdarm, sondern, wie oben erwähnt, aus dem Stomodäum hervor. Ich möchte mit v. ERLANGER vermuten, daß der Urdarm zur Bildung des mittleren Keimblattes beiträgt. Ich glaube aber nicht, daß die Urdarmdivertikel, die das Cölom liefern, zuerst am Hinterende abgeschnürt werden, sondern im Gegenteil am vorderen Pol. Der Urdarm erleidet nämlich, wie wir gesehen haben, am Vorderende durch die ectodermale Einsenkung eine Umformung zu einem Halbzylinder, die eine Divertikelbildung an diesem Ende wahrscheinlich macht. Der hintere Teil des Urdarmes ist zu dieser Zeit noch ganz unverändert.

III. Postembryonale Entwicklung.

1. Postembryonale Entwicklung der Weibchen.

Verschiedene Autoren (KAUFMANN, LANCE u. A.) machen Angaben über jugendliche Stadien von Macrobioten. Abbildungen der verschiedenen Altersstufen sind aber bis jetzt nicht gegeben worden.

Es war bei dem sehr reichlichen Material, das ich besonders im Januar und Februar 1913 fand, sehr leicht, sämtliche Altersstadien zu finden und im Bild festzuhalten. Die Tiere wurden leicht chloroformiert, was sie recht gut vertragen können, und photographiert. Da die Bilder bei verschiedenen Vergrößerungen gemacht

sind, so ist zur Veranschaulichung der Größenverhältnisse einigen Bildern ein Maßstab beigefügt, dessen Länge das richtige Größenverhältnis der verschiedenen Altersstadien anzeigt.

Die Eier von *Macrobotus lac.* bleiben im Eisack, d. h. der abgestreiften Haut des Weibchens, liegen, auch nachdem das Weibchen ihn abgeworfen hat. Fig. 23 zeigt einen solchen Eisack mit Tierchen, die teils noch in der Eischale gefangen, teils schon ausgeschlüpft sind und ein Tier, das gerade im Begriff ist, auszukriechen (Fig. 23 a). Die Tiere machen vor dem Ausschlüpfen stoßende Bewegungen mit den Zähnen und versuchen, den Körper zu strecken. Endlich wird die Eihülle durch die Dehnung gesprengt. Der Kopf des Tierchens und häufig auch gleich das erste Beinpaar kommen heraus; der übrige Teil des Körpers wird rasch nachgezogen. Die Tiere verlassen das Ei vorwärtskriechend.

Die eben ausgeschlüpften Jungen kriechen lebhaft im Eisack umher und geraten schließlich einmal an die vordere Öffnung, durch die sie den Weg ins Freie finden.

In ihrem Aussehen ähneln junge Macrobioten schon ganz den ausgewachsenen Exemplaren, nur sind sie natürlich bedeutend kleiner; ihre Länge beträgt nur 144 μ gegen 880—900 μ bei den alten. Sie sind vollständig durchsichtig, auch der Darm ist noch farblos. Ihre Kleinheit erschwert es, in der Abbildung (Fig. 23) deutlich ihre innere Organisation zu erkennen. Zum Vergleich mit ausgewachsenen Tieren eignet sich deshalb besser (Fig. 24) die Abbildung eines nur wenig größeren, in der inneren Anatomie mit den jüngsten durchaus übereinstimmenden Tieres. Dieses hat schon Nahrung zu sich genommen, wie an dem dunkel gefärbten Darm zu erkennen ist. Vergleicht man diese Abbildung mit denen älterer Exemplare (Fig. 26—29), so sieht man, daß Haut und Krallen der jungen feiner und zarter sind; ferner, daß der Kopfabschnitt, von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Schlundkopfrand gerechnet, relativ größer ist, nämlich 1:6 gegen 1:7 bei älteren Tieren. Die Extremitätendrüsen füllen, wie auch v. ERLANGER bemerkt, die halbe Extremität aus, und ebenso erscheinen die sog. Speicheldrüsen relativ sehr groß. KAUFMANN gibt an, daß die Blutkörper junger Tiere kleiner seien als die ausgewachsener; ich habe diesen Größenunterschied nicht gefunden; dagegen ist natürlich die Zahl der Blutkörper bei jungen bedeutend geringer. Die Augen sind schon bei den Jungen schwarze bohnenförmige Flecken, und auch der komplizierte Zahnapparat ist vollständig fertig. Der Schlundkopf hat noch

kuglige Form und wird erst später oval. Seine Chitinversteifungen bestehen aus drei Reihen von je zwei Stäbchen; zwischen jedem vorderen und hinteren Stäbchen ist ein Zwischenraum, der später mehr, aber nie vollständig verschwindet. Die sogenannte Speicheldrüse umrahmt den Schlundkopf vollständig. Der Ösophagus ist kurz und besteht aus flachen Zellen. Der Darm, der bei eben ausgeschlüpften Tieren glashell ist, färbt sich bald durch aufgenommene Nahrung braun. Am lebenden Tierchen sieht man an der Stelle, wo der Darm in die Cloake mündet, deutlich die Anhangsdrüsen und die sehr kleine Gonade. Diese liegt dem Darm als ein unpaares Säckchen auf, das durch zwei Aufhängefäden nach vorn spitz ausgezogen ist. Die Gonade besteht aus kleinen gleichartigen Zellen, wie auch LANCE (1896) u. A. angeben. Erst wenn die Tierchen beträchtlich herangewachsen sind, etwa bis zur Länge von 380 bis 400 μ (Fig. 25), kann man ein stärkeres Wachstum der Gonade konstatieren; sie ist dann ca. $\frac{2}{3}$ so lang wie der Magendarm, doch immer noch erfüllt von gleichartigen Zellen, in welchen sich kleine hellglänzende Körner befinden, ähnlich den in den Blutkörpern aufgespeicherten Fettkörnchen. Bei gut ernährten Tieren findet während des Wachstums eine erhebliche Zunahme der Blutkörper statt, so daß sie oft ganz vollgestopft davon erscheinen (Fig. 26).

Einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung der Gonade stellt Fig. 27 dar; im Ovar fallen einige Zellen durch Größe und dunklere Farbe auf, es sind die späteren Eizellen. KAUFMANN und HENNEKE erwähnen ebenfalls dieses Stadium.

Die Zellen des Ovars weisen keine besondere Anordnung auf. Sie bilden weder ein Epithel, noch sondern sie sich in Ei- und Nährfächer oder ordnen sich zu Reihen an.

Wenn die Eier heranwachsen, verdrängen sie die übrigen klein gebliebenen Zellen und legen sich zu mehreren aneinander. Allmählich dehnen sie das Ovar mächtig aus, so daß der Darm ganz zusammengedrückt wird. Die Eier sind dunkelgrau gefärbt und haben einen runden hellen Fleck in der Mitte, den Kern (Fig. 28). Die kleinsten Tiere mit reifen Eiern hatten eine Länge von 480 μ ; die größten können 900 μ lang werden.

Die Eiablage ist immer mit einer Häutung verbunden. Ich habe wohl sechszigmal gesehen, wie Eier abgelegt werden. Ein eierlegendes Weibchen pflegt ganz starr, oft etwas dorsalwärts eingekrümmt, dazuliegen, bis das Ei aus dem Ovar in die Cloake tritt. Jetzt zieht sich das Tier kräftig zusammen und drängt so das Ei

zur Cloakenöffnung hinaus. Die Eier werden dabei stark deformiert, nehmen aber dann sofort ihre ellipsoidale Gestalt an. KAUFMANN gibt eine sehr hübsche Abbildung von dem Austritt des Eies aus der Cloakenöffnung, während meine Abbildung (Fig. 29) die Ruhepause nach Ablage eines Eies zeigt.

Nicht immer wird die alte, als Eisack dienende Haut vor der Eiablage abgestreift, sondern oft erst durch die abgelegten Eier allmählich vom Körper des Muttertieres abgezogen. In einem Fall riß die alte Haut nicht wie sonst vor der Mundöffnung auseinander, sondern Tier und Eier waren in der alten Haut gefangen. Durch die heftigen Bewegungen des Muttertieres lagen schließlich die Eier vorn im Sack vor der Mundöffnung des gefangenen Tieres, zum Teil hinter ihm. Falls die Haut nicht nachträglich an einer Stelle reißt, müssen solche Tiere natürlich zugrunde gehen.

Über die Begattung gehen die Ansichten auseinander. v. ERLANGER meint, daß der Same durch die alte Afteröffnung des Eisackes eindringe und durch die pumpenden Bewegungen des Weibchens zu den Eiern befördert werde; HENNEKE glaubt, daß die Männchen Löcher in den Eisack bohren, sich über die Löcher legen und den Samen durch diese hineinspritzen. Mir ist es nicht gelungen, diese Frage zu lösen, obwohl ich verschiedentlich copulierende Tiere gesehen habe. Die Männchen pflegen die Weibchen schon aufzusuchen, noch ehe diese die Eiablage begonnen haben, und verlassen sie meistens erst, nachdem die Eiablage lange beendet ist. Während dieser Zeit klammern sie sich mit ihren Vorderbeinen fest an das Weibchen oder die abgestreifte Haut an, und man sieht sie lebhaft die Zähne gegen die Haut führen; ob sie die Haut durchbohren, kann ich nicht sagen. Wie Fig. 30 zeigt, sitzen häufig viele Männchen an einem Weibchen; ich habe bis zu neun Männchen gleichzeitig zählen können. Den Austritt des Spermas habe ich leider nie beobachtet, doch zeigen Schnitte, daß das Sperma in der abgestreiften Haut sich um die Eier ansammelt; — wie es in den Eisack gelangt ist, habe ich aber nicht entscheiden können.

Die Weibchen von *Maer. lac.* können mehr als einmal zur Eiablage kommen, denn ich habe oft Weibchen gesehen, die statt eines Sackes mit Eiern deren zwei nachschleppten (Fig. 31). In dem vorderen Sack pflegten erst vor kurzem abgelegte Eier, in dem hinteren ältere, ziemlich weit ausgebildete Embryonen zu sein.

Die Männchen von *Maer. lac.* sind, wie Fig. 32 deutlich zeigt, ca. halb so groß wie die Weibchen und fallen auf durch den hellen,

von Sperma erfüllten Hoden (Fig. 33) und die eigentümlich stark gekrümmte Kralle des ersten Beinpaars (*kr*, Fig. 33), die von RYWOSCH entdeckt und von HENNEKE zum erstenmal abgebildet wurde.

2. Erneuerung des Zahnapparats (Simplexformen).

PLATE hat 1888 zum erstenmal eine sogenannte Simplexform beschrieben. Das Tier, das er als besondere Art, *Doyeria*, auffaßte, ähnelte außerordentlich dem *M. hufelandii*, unterschied sich aber von diesem durch die anscheinend rudimentären Zähne, eine „birnförmige“ Zellenanlage um das Mundrohr und das Fehlen der Speicheldrüsen.

RICHTERS (1904b) faßte derartig abgeänderte Tiere als Parallelformen der betreffenden Arten auf und unterschied sie von diesen als Simplexformen.

Ogleich man oft Simplexexemplare fand, kam man doch der Lösung der Frage nach ihrer Bedeutung nicht näher, hauptsächlich wohl, weil selten eine große Anzahl von Tardigraden auf einmal zu haben ist.

REUKAUF (1912), der eine Menge von Macrobioten und darunter eine große Anzahl von Simplexformen im Belvederepark zu Weimar fand, hat das Verdienst, das Rätsel gelöst zu haben.

Er fand, daß nur Macrobioten, die nahe vor der Häutung stehen, unvollständige oder keine chitinenen Mundteile haben, daß sie dieselben aber nach einiger Zeit wieder erlangen, sich häuten und bei guter Ernährung den Vorgang öfter zeigen. Er fand auch das ausgestoßene Gebiß in dem Kulturtropfen.

Am Schlusse seiner Abhandlung stellt er folgende Frage: „Sollten sie (die sogenannten Speicheldrüsen und die Anhangsdrüsen des Enddarmes) nicht vor allem die Aufgabe haben, die für die Neubildung der chitinösen und kalkigen Teile des Verdauungskanals nötigen Stoffe zu liefern, wie ja auch die in den Fußenden liegenden Drüsen wohl nur im Dienste der Neubildung der Krallen bei der Häutung stehen?“

Da ich in den Monaten Februar und März 1913 eine Anzahl von Simplexformen fand, so isolierte ich einige Tiere nach dem Beispiel von REUKAUF. Es waren Exemplare der verschiedenen Altersstufen, deren Größe zwischen 784μ und 224μ schwankte.

Unter den 18 isolierten Tieren starben einige schon bald, ohne nennenswerte Veränderungen der Mundwerkzeuge gezeigt zu haben. Die überlebenden zehn Tiere befanden sich zur Zeit der Isolierung in

verschiedenen Stadien der Zahnausbildung. Es waren Tiere da, welche weder Zähne noch Zahnträger, noch Chitinversteifungen im Schlundkopf hatten (Fig. Ka und Fig. 37), ferner solche, bei denen nur Zahnspitzen, Zahnträger und Chitinstäbchen ausgebildet

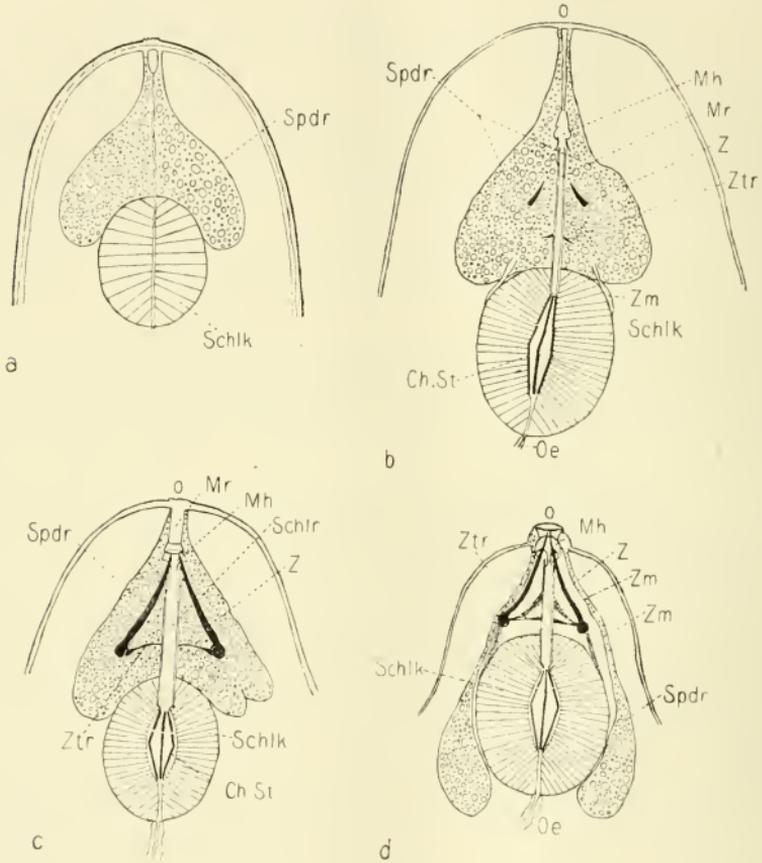


Fig. K.

Neubildung des Zahnapparats bei *Macr. lacustris*. Schematisch. Nicht eingezeichnet sind Gehirn, Augen, Muskulatur des Kopfes. a Speicheldrüse und Schlundkopf nach Ausstoßung der Chitinteile. Speicheldrüse vor dem Schlundkopf. b Neubildung der Zahnspitzen, der Zahnträger, der Mundröhre und der Chitinstäbchen im Schlundkopf. c Vollendung der chitinen Bestandteile des Zahnapparats. d Neubildung des Zahnapparats beendigt. Speicheldrüse wieder in normaler Lage.

waren (Fig. Kb), und schließlich solche, die schon einen vollständigen Zahnapparat und Chitinversteifungen hatten. Gemeinsam war allen drei Stadien die eigentümliche paarige Drüsenanlage vor dem Schlundkopf, die in den beiden letzten Stadien die Zahnspitzen und Zahn-

träger, resp. den ausgebildeten Zahnapparat umhüllt, und das Fehlen der beiden sonst rechts und links vom Schlundkopf liegenden (Fig. Kd) sogenannten Speicheldrüsen. Eine gute Abbildung des mittleren Simplexstadiums gibt PLATE in seiner Abhandlung von 1889. Man sieht darauf sehr gut die Drüse mit den Zahnsitzen und jederseits hinten an der Drüse ein muskelähnliches, am Schlundkopf befestigtes Band, das ich auch beobachtet habe.

Es fand sich nun, daß die obenerwähnten isolierten zehn Tiere in kurzer Zeit sämtlich ihren vollständigen Zahnapparat ausbildeten, genau wie die von REUKAUF beobachteten. Zum Teil folgte auf diese Neubildung auch am dritten oder vierten Tage die Häutung, zum Teil gingen die Versuchstiere vor der Häutung ein.

Zur Ausbildung der Zähne scheinen nicht viel mehr als 24 Stunden nötig zu sein. Zuerst bilden sich, wie auch REUKAUF sagt, die Spitzen (Fig. Kb, Fig. 36), und zu gleicher Zeit entstehen als vorläufig noch frei in die drüsige Masse endigende feine Ästchen die Zahnträger am Grunde des Schlundrohres sowie die Chitinaussteifungen des Schlundhofes.

Dann wachsen die Zähne in der Richtung von der Spitze zur Furca, die Chitinaussteifungen verdicken sich (Fig. Kc). Endlich ist der Apparat fertig, liegt aber noch in der drüsigen Masse. Sieht man die Tiere nach einigen Stunden wieder an, so findet man, daß diese Masse vor dem Schlundkopf verschwunden ist, dafür aber die Speicheldrüsen auf jeder Seite des Schlundkopfes wieder vorhanden sind (Fig. Kd). Die Vermutung liegt nun sehr nahe, daß die paarig gelappte Drüsenmasse, die während der Zahnbildung vor dem Schlundkopf liegt, und den Zahnapparat umhüllt, mit den „Speicheldrüsen“ identisch ist. Dafür spricht, daß die enormen Speicheldrüsen nach LANCE im Aufbau ihrer Zellen mit denen der Matrix, die die Cuticula liefern, übereinstimmen. Ferner habe ich einmal bei einem Tier beobachten können, wie die drüsige Masse auf einer Seite des Schlundkopfes zur Hälfte noch den Zahnapparat umfaßte, während die hintere Hälfte seitlich den Schlundkopf bis zur Mitte einrahmte. Die Speicheldrüse der anderen Seite umfaßte ihn vollständig, und keine Spur von drüsigen Massen war auf dieser Seite mehr am Zahnapparat zu sehen. Nach einiger Zeit fand ich bei diesem Exemplar auch, daß beide Speicheldrüsen in normaler Weise den Schlundkopf umgaben.

Leider habe ich diese Beobachtungen aus Mangel an geeignetem Material nicht weiter ausdehnen können. Der Regelmäßigkeit der

Erscheinung wegen möchte ich aber doch an der oben geschilderten Rückwärtswanderung der Speicheldrüse nicht zweifeln.

Das von PLATE gezeichnete Muskelband zwischen jedem Drüsenlappen und dem Schlundkopf gehört zu dem Muskelapparat der Zähne.

Daß die Zähne wirklich von der Speicheldrüse ausgeschieden werden, möchte ich annehmen, da sie wie auch die Zahnträger von der Drüsenmasse während der Ausbildung vollständig umgeben werden und die Drüse ihre Rückwanderung erst antritt, wenn die Zähne vollständig fertig sind. Über Herkunft der Chitinversteifungen des Schlundkopfes vermag ich nichts auszusagen.

Nach dem Gesagten ist die Bezeichnung „Speicheldrüse“ nun wohl nicht mehr angebracht. Ich möchte vorschlagen, Munddrüse dafür zu setzen, ein Name, der durch die Lage des Organs gerechtfertigt ist. Es erscheint mir vorläufig nicht zweckmäßig, es nach seiner Funktion zu bezeichnen, da noch nicht festgestellt ist, ob ihm nicht neben der Absonderung der Zähnchen noch andere Aufgaben zufallen.

Die Vorwärtswanderung der Munddrüsen habe ich nicht gesehen, da die isolierten Tiere nicht wieder zur Abwerfung des Gebisses und zu einer neuen Häutung kamen, sondern eingingen, nachdem sie 14 Tage lang unverändert geblieben waren.

Meine Beobachtungen sind leider nur von so geringem Umfange, daß sie nur als weitere Bestätigung der REUKAUF'schen Entdeckungen anzusehen sind. Vielleicht geben sie Anregung zu genaueren Untersuchungen über die Rolle der sogenannten Speicheldrüsen.

3. Encystierung.

Seitdem LAUTERBORN (1906) in einer kurzen Notiz über Cysten von *Macr. macronyx* berichtete, sind Cysten vieler anderer Tardigraden, darunter auch solche von *Macr. lac.*, von RICHTERS (1909) u. A. beschrieben worden, am eingehendsten die von *M. dispar* durch MURRAY (1908).

LAUTERBORN schildert die Encystierung von *M. macronyx* wie folgt: „Hier sah ich auch — leider nur ein einziges Mal — einen *Macrobiotus*, bei dem sich unter meinen Augen der eigentliche Körper des Tieres überall von der umhüllenden Cuticula abhob, sich zu einem ellipsoidalen Körper kontrahierte, der dann eine dicht anliegende Hülle absonderte. Innerhalb dieser Hülle waren anfangs noch einige schwache hin- und herschiebende Bewegungen sichtbar.

die nach einer Stunde etwa völlig zur Ruhe kamen. Die Chitinstäbchen des Kauapparats blieben stets gut sichtbar. In den ersten Tagen stand die Cuticula des Tieres mit der Cyste durch zahlreiche Einfaltungen in Verbindung; später schrumpfte sie mehr und mehr zusammen, so daß schließlich die Oberfläche der Cyste mit einem Gewirre von Stacheln und Leisten bewehrt zu sein schien, ganz nach Art gewisser Dauereier von Rotatorien.

Bemerkt sei noch, daß das Tier, an dem ich diesen Vorgang beobachtete, sich von den übrigen Exemplaren dadurch unterschied, daß der Magen nicht wie gewöhnlich goldbraun, sondern völlig farblos war; die dicke Körperhaut war in zahlreiche Querfalten gelegt. Aehnliche Tiere sah ich in dem Materiale noch mehrfach.“

Den von LAUTERBORN geschilderten Vorgang habe ich häufig beobachten können, da sich unter meinem Material viele Cysten fanden. Es waren solche in allen Größen, wie folgende Tabelle zeigt:

Größte Länge der äußeren Haut	Länge der Cyste
164 μ	80 μ
208	192
+ 208	208
240	208
240	176
+ 256	256
320	208
320	256
480	322

RICHTERS (1909) gibt an, daß er Cysten von 146–176 μ fand; aus meiner Tabelle geht hervor, daß sie noch bedeutend stärkere Größenunterschiede aufwiesen.

In bezug auf die beiden mit + bezeichneten Exemplare ist zu bemerken, daß sie sich nicht in der Länge kontrahiert hatten, sondern nur die Beine eingezogen waren; eine eigene ellipsoidale innere Hülle war vorhanden.

Die Tiere, welche sich zur Encystierung vorbereiteten, waren leicht zu erkennen an dem farblosen Darm und der sie sackartige umschließenden alten Cuticula. Diese hatte nicht, wie es bei der Häutung der Fall ist, einen breiten Querriß vor dem Munde bekommen, sondern dort war nur die kreisrunde Mundöffnung mit daranhängenden Stückchen der abgerissenen Chitinauskleidung des Mundrohres zu sehen. Das Tierchen bewegte seinen Kopf lebhaft

in dem von der Cuticula gebildeten Sack hin und her, ohne sich jedoch von ihr befreien zu können. Ich isolierte 14 in diesem Stadium befindliche Macrobieten und fand, daß acht Tiere sich schon nach wenigen Stunden encystiert hatten, die übrigen gingen in den folgenden Tagen ein, ohne Cysten gebildet zu haben. Die Encystierung vollzog sich in der von LAUTERBORN geschilderten Weise. Ich konnte noch einen Tag lang in dem ellipsoidalen Körper die Krallen der Beinchen erkennen, dann aber wurde es schwer, diese zu sehen, da das Tier die Beine mehr und mehr einzog. In diesem Stadium und noch viel später konnte man, wie auch die Abbildungen (Fig. 34, 35) z. T. zeigen, Augen und Zahnapparat gut erkennen, ebenso die dunklen grauen Klumpen, die die Lage des Darms verraten; alles übrige wird verdeckt von den stark granulierten Blutkörpern. Eine 14 Tage nach der Encystierung durch Deckglasdruck aufgequetschte Cystenhülle ließ ein Tier mit sämtlichen wohl erhaltenen Organen hervortreten. Die Haut des Tieres war sehr zart, die Krallen gegen das Bein zurückgeschlagen, Zahnapparat und Schlundkopf normal. Der Darm war fein längsgestreift, und seine Zellen enthielten dicke runde Ansammlungen von Körnern, die den in den Blutkörpern auftretenden Körnchen gleichen; nur war eine viel größere Menge von Körnchen vorhanden. Die Blutkörper kamen in großer Anzahl vor und waren stark granuliert. Die Gonade habe ich nicht gesehen, da das Tier sich zu rasch nach dem Ausquetschen veränderte.

MURRAY (1908) hatte an *M. dispar* dieselbe Beobachtung gemacht. „When a cyst is broken open after its completion, we find within it the animal much as it was before encystment, only smaller, and possessing all its organs, teeth, pharynx, claws etc.“

An älteren Cysten dagegen glaubte er eine Veränderung des Organismus feststellen zu können.

„Cases broken open about a week after their completion, are found to enclose the elliptical yellow cyst as before, but these no longer contain complete animals.“

If the contents of a cyst can be squeezed out without rupture, there appears an almost amorphous mass, without trace of limbs, claws, teeth or pharynx.“

Ich kann mich MURRAY'S Ansichten nicht anschließen, denn meine Untersuchungen lehrten das Gegenteil. Cysten, die ich mehrere (4) Wochen nach der Encystierung öffnete, zeigten noch vollkommen wohl erhaltene Organe, auch war die ganze ursprüngliche Körperform noch deutlich erhalten; ich konnte auch hier am lebenden Tier keine

Anzeichen von Histolyse entdecken. Ebenso wenig fand ich Spuren eines solchen Prozesses in einer Cyste, welche vom 18. März bis zum 1. Juli in einem kleinen Aquarium gelegen hatte. Beim Öffnen der Cyste zerquetschte ich leider das Tier etwas, aber doch war zu erkennen, daß Zahnapparat, Schlundkopf, Darm, Augen und Gehirn unverändert vorhanden waren; auch die Beine mit ihren Krallen waren an den unverletzten Teilen zu sehen. Die Körperflüssigkeit zeigte hier und da jene feinen hellen Körnchen, die in den Blutkörpern zu sein pflegen und durch ihre lebhaften Bewegungen ins Auge fallen. An diesem Objekt konnte ich der Verletzung der Blutkörperchen wegen nichts über Veränderungen ihres Inhaltes feststellen, dagegen war mir eine solche bei Cysten, die ich etwa einen Monat nach der Encystierung geöffnet hatte, aufgefallen. Die Blutkörper, die sonst frei in der Leibesflüssigkeit flottieren und gewöhnlich zu Anfang der Encystierung voller Fettgranula sind, waren in solchen Cysten dick aufgequollen und enthielten wenig körnige Substanz. Nur einige dem Darm aufgelagerte Körperchen zeigten noch den gewöhnlichen Körnchengehalt. Sie waren es auch, die bei der lebenden Cyste den Eindruck hervorgerufen hatten, daß der Darm dunkler als das übrige Tier sei, ein Eindruck, den man auch bei Betrachtung der Bilder gewinnt (Fig. 34).

An Schnitten prüfte ich meine Beobachtungen nach und fand, daß in jüngeren Cysten (Fig. 39 a, b) die Organe, wie ja selbstverständlich, sehr schön zu erkennen sind und unverändert erscheinen und daß auch die Blutkörper normal aussehen; die Fettgranula lösen sich natürlich in Xylol auf und sind nicht mehr zu finden.

Vergleicht man nun die Schnitte durch eine ältere Cyste (Fig. 40a u. b) mit dieser, so sieht man, daß allein die Blutkörper sich verändert haben. Sie sind aufgequollen durch die Ausbildung einer riesigen Vacuole, die ihre Kerne und das Plasma an die Zellwand preßt und die Blutkörper so ausdehnt, daß sie sich gegenseitig abplatteten.

Nach diesen Befunden muß ich annehmen, daß eine Histolyse während der Encystierung der Tardigraden nicht eintritt, sondern daß das Tier sich einfach von den in den „Blutkörpern“ aufgespeicherten Fettvorräten ernährt und nach Aufzehrung der Reservestoffe erwacht.

Über einen etwas abweichend vom gewöhnlichen Typus verlaufenen Fall von Encystierung bei *Macr. lac.* möchte ich ferner berichten. Im Oktober 1912 fand ich ein Tier, das sich augen-

scheinlich zur Encystierung anschickte und das ich zwecks Beobachtung isolierte. Am nächsten Morgen lag es unbeweglich und hatte die Beine aus der alten Cuticula heraus- und an sich gezogen. Zugleich hatte es eine zweite innere Hülle ausgeschieden (Fig. La).

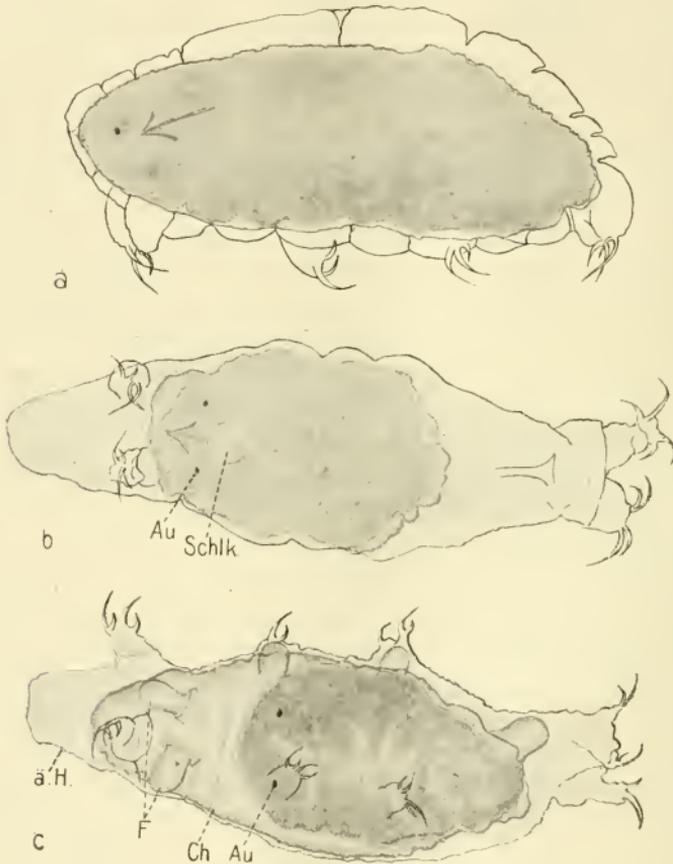


Fig. L.

Encystierung von *Macr. lacustris*. a Beginn der Encystierung. Die alte Haut hebt sich von der neugebildeten Körperhaut ab. Beine angezogen. b dasselbe Tier, stark kontrahiert. c dasselbe Tier. Die neugebildete innere Haut (Cysten-hülle *Ch*) hat sich abgehoben und zeigt die Umhüllung der halb eingezogenen Fußstümpfe.

Plötzlich kontrahierte das Tier sich in der äußeren Haut, wobei die innere Hülle die Bewegungen mitmachte, d. h. diese lag dem Tier noch immer fest an (Fig. Lb). Nach 2 Tagen hatte sich die innere Hülle ausgedehnt und von dem Tier abgehoben (Fig. Lc), und dabei

wurden eigentümliche Ausstülpungen an der inneren Haut sichtbar, die ich nie an anderen Cysten von *Maer. lac.* beobachtet habe. Die Größenverhältnisse der Häute und des Tieres waren

äußere (alte) Haut	480 μ
innere	392 μ
Tier	232 μ

Es waren im ganzen acht Vorwölbungen vorhanden, welche der Lage nach den acht Beinchen entsprachen. Auch in ihrer Form glichen sie der chitinigen Cuticula, welche die Beinchen des normalen Tieres bekleidet, doch waren sie vorn abgerundet und hatten keine Krallen. Eine Öffnung war auf der Kuppe der Säckchen nicht zu entdecken.

Fig. Lc zeigt die Cyste mit den Hautsäckchen; man sieht besonders deutlich die beiden dem ersten Beinpaar entsprechenden. Von den beiden mittleren Beinpaaren hebt sich je ein Säckchen seiner Durchsichtigkeit wegen von dem darunter liegenden dunklen Tier nicht ab. Von dem letzten Paar ist in dieser Lage nur eine Ausstülpung zu sehen, die andere wurde aber bei der Drehung des Tieres auch beobachtet.

MURRAY beschreibt bei *M. dispar* etwas Ähnliches: „On the ventral side are six little conical stumps, the remnants of three pairs of legs. When the cyst has just been formed there are claws on those little stumpy legs, but after short time it is found, that they have been withdrawn through small openings at the ends of the legs. I was never so fortunate as to witness the withdrawing of the claws.“

Die Abweichungen in den Beobachtungen MURRAY's an den Cysten von *M. dispar* und meinen an dieser Cyste von *Maer. lac.* bestehen nach dem vorhin Gesagten also in folgendem:

Die Cyste von *M. dispar* hat drei Paare von Beinstümpfen, die von mir beobachtete vier; MURRAY fand Öffnungen auf den Kuppen der Säckchen, durch die die Krallen zurückgezogen sein sollen, ich fand keine Öffnungen.

Was das Zustandekommen dieser Stümpfe angeht, möchte ich annehmen, daß dieses Tier die Beine unvollständig eingezogen hatte, als es sich encystierte, und bei Ausscheidung der Hülle die Krallen schon umgeschlagen waren, wie ich es an dem vorhin beschriebenen ausgequetschten Tier beobachtet habe. Die Cystenhülle, welche ebenso wie die Körperhaut von der Hypodermis ausgeschieden wird, konnte in diesem Fall nicht eirund werden, wie bei dem normaler-

weise vollständig kontrahierten Tiere, sondern mußte in ihrer Form auch die Beinstümpfe wiedergeben.

Das Auskriechen dieses Tieres konnte ich leider nicht beobachten, da es, nachdem ich es 6 Wochen in einer feuchten Kammer gehalten hatte, doch einging.

Die Dauer der Encystierung scheint variabel zu sein. Ich setzte Tiere in Kulturgefäße und fand, daß sie nach 3—4 Tagen alle, Alte wie Junge, encystiert waren. Schon nach 8 weiteren Tagen fand ich eine leere Cystenhülle vor, während alle anderen Tiere noch encystiert waren.

Leider habe ich niemals das Ausschlüpfen aus den Cysten gesehen und auch nur drei leere Hüllen gefunden. Man konnte an ihnen erkennen, daß das Tier, gleich den von MURRAY beobachteten Cysten, die Cystenhülle hinten auf dem Rücken gesprengt hatte, vermutlich also ebenso wie *M. dispar* rückwärts kriechend die Hülle verlassen hatte.

Über die Ursachen der Encystierung kann ich nichts Neues oder Genaueres aussagen, da ich keine Versuche in dieser Richtung gemacht habe. Ich möchte mich aber der Ansicht MURRAY's anschließen, der die Encystierung für eine Schutzvorrichtung hält, bei den von mir beobachteten Tieren vermutlich zur Überdauerung einer Hungerperiode.

Anhang. Rote Macrobieten.

Unter den im Januar und Februar in Breisach gesammelten Tardigraden fanden sich hin und wieder rotgefärbte Exemplare. Genaue Untersuchungen ergaben, daß alle Farbenabstufungen von hellem Gelbrosa bis zu intensivem Ziegelrot vorkommen.

Die rote Färbung ist gleichmäßig im ganzen Tier verteilt; die inneren Organe sieht man an solchen Tieren sehr deutlich, da sie farblos geblieben sind. Da die Haut des Tieres vollkommen durchsichtig ist und auch die Blutkörper farblos sind, so lag die Vermutung nahe, daß die Leibesflüssigkeit Sitz der Farbe sei. Durch Zerquetschen des Tieres unter dem Deckglas ließ sich die Richtigkeit dieser Annahme feststellen, denn die austretende Flüssigkeit war rot, die Blutkörperchen farblos.

Zwischen den normalen farblosen Macrobieten und den roten Tieren bestehen keine erheblichen anatomischen Unterschiede. Sowohl Krallen wie Schlundkopf, Zahnapparat und Darmkanal stimmen genau überein; nicht überein stimmen die Form der Blutkörper und

der Inhalt des Ovars. Auffallend ist, daß es mir, obwohl ich ca. 60 rote Tiere untersuchte, nicht gelang, ein einziges zu finden, dessen Ovar normal aussehende Eier enthielt. Das Ovar bietet etwa den Anblick des normaler Weibchen nach der Eiablage. Es ist schmal und klein, häufig auch biskuitförmig in der Mitte eingeschnürt und in den meisten Fällen von kleinen hellglänzenden Zellen erfüllt, deren Kerne nicht zu entdecken waren. Bei einigen Tieren fanden sich außer den kleinen Zellen runde, stark lichtbrechende Tropfen, und nur in einem einzigen Fall sah ich im Ovar drei eiartige dunkel Gebilde, die aber anscheinend kernlos waren.

Abweichend vom normalen Typus sind auch die Blutkörper. Beim normalen Tier sind es runde, scharf umrissene Körper mit feiner, aber deutlicher Zellmembran, deutlichem Kern und im Plasma eingelagerten, mit Sudan stark färbbaren glänzenden Kügelchen. Beim roten Tierchen sehen die Blutkörper eigentümlich zerklüftet aus und sind leichter deformierbar (Fig. 38). Die Fettkügelchen scheinen nur lose untereinander verbunden zu sein, ein Kern ist nicht zu sehen. Erst wenn die Blutkörper aus einem Riß der Körperhaut in das umgebende Wasser ausströmen, sieht man eine zarte Umgrenzungslinie hervortreten, ähnlich der feinen Membran der Blutkörper farbloser Macrobioten, doch keinesfalls so deutlich wie diese.

Ferner ist beim roten Tier die Zahl der Blutkörper, wie ich mich vielfach überzeugen konnte und wie auch ein Vergleich der Abbildungen eines roten und eines normalen Tieres lehrt, bedeutend geringer.

Ich fand in dem Leibessaft der roten Tiere Bacterien, die sich mit Methylenblau am Trockenpräparat gut nachweisen ließen, doch es stellte sich heraus, daß die farblosen Tiere eine ungleich größere Anzahl von Bacterien in ihrem Körpersaft beherbergen. Ob zwischen der geringen Zahl der Bacterien und der roten Farbe ein Zusammenhang besteht, habe ich nicht feststellen können. Die Tatsache, daß Tardigraden oft Bacterien enthalten, ist schon von PLATE beobachtet worden.

Die Körperflüssigkeit enthält ferner bei vielen roten Tieren ganz mattglänzende Tropfen, die ich bei farblosen nicht finden konnte. Über die Natur dieser Tropfen läßt sich nichts Bestimmtes sagen: für Öltropfen halte ich sie nicht, da sie das Licht nur sehr schwach brechen. Es ist fraglich, ob diese Tropfen Ursache der Rotfärbung sind.

Es blieb noch übrig, festzustellen, ob in der Körperflüssigkeit irgendwelche Farbstoffe gelöst wären. Versuche, die ich nach dieser Richtung hin anstellte, verliefen ergebnislos. Ich zerquetschte Tiere unter dem Deckglas bei Anwesenheit von möglichst wenig Wasser vorsichtig, so daß der Darm unverletzt blieb. Die austretende Körperflüssigkeit ließ ich langsam eintrocknen, um eventuell auskristallisierende Farbstoffe zu erhalten; die Flüssigkeit verdunstete jedoch, ohne irgendwelche Spuren von Krystallen zu hinterlassen.

Unter den roten Tieren fanden sich sowohl rote Weibchen wie Männchen; auffallenderweise war keines von ihnen kleiner als 400 μ , dagegen viele Weibchen größer, bis zu ca. 900 μ . Junge Tiere von roter Farbe fand ich also nicht; diese Tatsache würde dafür sprechen, daß die rote Farbe nicht ererbt ist, sondern mit zunehmendem Alter entsteht. Ferner spricht dafür, daß ich rote Weibchen fand, die in der abgestreiften Haut Embryonen nachschleppten, welche sämtlich farblos waren.

Als Beweis dafür, daß die rote Farbe keinen allzu tiefgehenden Unterschied zwischen farblosen und roten Individuen ausmacht, kann die Tatsache angesehen werden, daß ich unter den mit einem weißen Weibchen copulierenden Männchen neben mehreren farblosen auch ein rotes fand.

Simplexformen und Cysten finden sich bei den roten Tieren wie bei den weißen in genau derselben Form. Aus den mitgeteilten Tatsachen darf man wohl schließen, daß die Unterschiede zwischen den roten und den farblosen Individuen rein physiologische und keine Rassenunterschiede sind.

IV. Allgemeines.

1. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die in den vorangehenden Kapiteln behandelten Ergebnisse meiner Arbeit fasse ich hier der Übersicht wegen noch einmal kurz zusammen.

1. Mit KAUFMANN und v. ERLANGER übereinstimmend stellte ich fest, daß die Furchung der Tardigraden total und adäqual ist. Entgegen der Ansicht der genannten beiden Autoren fand ich, daß die Teilungsschritte nicht synchron erfolgen, sondern daß sich Phasendifferenzen zwischen den verschiedenen Blastomeren ausbilden.

2. Wie KAUFMANN konnte auch ich als Endstadium der Furchung eine Morula feststellen, während v. ERLANGER eine Blastula angibt.

3. Über den Vorgang der Gastrulation weichen die Meinungen KAUFMANN'S und v. ERLANGER'S untereinander bedeutend ab. Ich schließe mich keiner dieser Ansichten an, denn meine Untersuchungen ergaben ein ganz anderes Bild.

KAUFMANN glaubte an eine allmähliche superfiziell werdende Furchung mit nachfolgender Keimblätterbildung durch Delamination aus der „Keimscheibe“.

v. ERLANGER nimmt Urdarmbildung durch Invagination an. Der Urdarm soll dann durch Divertikelbildung das Cölom und durch dorsale Ausstülpung die Keimdrüse liefern, während das Nervensystem, die Speicheldrüsen und das Mundrohr aus einzelnen ectodermalen Wandverdickungen hervorgehen.

Ich fand, daß die Bildung des Entoderms durch Delamination aus der Morula erfolgte. Der Urmund wird erst später angelegt; mit ihm zugleich bildet sich das Urdarmlumen aus. Dicht vor dem Urmund differenzieren sich zuletzt aus der äußeren Schicht die Urkeimzellen heraus und treten in die ventrale Wand des Urdarms ein. Alsdann erfolgt der Schluß des Urmunds während der ventralen Einkrümmung des Embryos und während zur selben Zeit am vorderen Drittel sich das Ectoderm an der späteren ventralen Seite ins Innere vorwölbt. Diese Einstülpung liefert das Stomodäum, das in der vorderen Hälfte des Embryos liegt und vom Urdarm halbzylinderartig umfaßt wird. Diese von v. ERLANGER nicht angegebene Einsenkung liefert später den Vorderdarm bis zum Schlundkopf eingeschlossen, mit allen Anhängen.

4. Gemeinsam mit v. ERLANGER nehme ich an, daß das Mesoderm aus Divertikeln des Urdarms gebildet wird.

5. Die postembryonale Entwicklung verläuft sehr einfach. Die Tiere wachsen unter mehrfachen Häutungen, deren Zahl bis jetzt nicht einwandfrei festgestellt ist, heran, ohne dabei eine Metamorphose durchzumachen. Ich habe Grund anzunehmen, daß auch nach Eintritt der Geschlechtsreife das Wachstum noch nicht beendet ist. REUKAUF'S (1912) Angabe, daß mit den Häutungen bisweilen die Erneuerung des Zahnapparats verbunden ist, konnte ich bestätigen und ferner feststellen, daß die chitinigen Teile des Zahnapparats von den als „Speicheldrüsen“ bezeichneten paarigen Organen zu beiden Seiten des Schlundkopfes geliefert werden. *Macr. lacustris* ist imstande, sich in den verschiedensten Altersstadien zu encystieren, wie schon RICHTER'S (1909) vermutete. Die Organe der encystierten Tiere verfallen nicht der Histolyse, wie MURRAY (1908) es annahm.

2. Verwandtschaftsbeziehungen der Tardigraden.

Man hat die Hoffnung ausgesprochen, den Tardigraden einen festeren Platz im System geben zu können, wenn man Genaueres über ihre Entwicklungsgeschichte erfahren hätte. Meine Untersuchungen sind leider zu lückenhaft, da ich die Entwicklung nicht weit genug verfolgt habe, als daß ich etwas Abschließendes sagen dürfte. Immerhin ist es doch wohl von Wert, auch auf Grund dieser Ergebnisse Vergleiche anzustellen.

RICHTERS (1909) hat den Vorschlag gemacht, die Tardigraden „unter Anerkennung gewisser Anklänge an die Nematoden, die als Reminiscenzen an gemeinsame Stammformen gelten dürfen, als nächste Verwandte der Anneliden aufzufassen“. Er begründet seine Ansicht damit, daß „Tardigradenkralle und Annelidenborste durchaus nach demselben Grundsatz gebaut“ seien. Weiter führt er das Vorhandensein von Kopf-, Rumpf- und Aftercirren bei einigen Arten als Beweis für die enge Verwandtschaft dieser beiden Gruppen an. Ferner scheint ihm auch die Ähnlichkeit zwischen dem Schlundkopf der Tardigraden und der Nematoden eine Veranlassung zu sein, sie nicht zu den Arthropoden zu stellen, wie dies andere Forscher getan haben (vgl. weiter unten).

Eine ähnliche Anschauung vertreten BÜTSCHLI (1876) und v. ERLANGER (1895a), die auch eine nähere Verwandtschaftsbeziehung zwischen der Gruppe der Würmer, speziell der Nematoden, und den Tardigraden zu erkennen glaubten. BÜTSCHLI fügte sie, auf Grund der anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse des Schlundkopfes und Zahnapparats besonders, seiner Gruppe der Nematohynchen zu, und v. ERLANGER schloß sich, wie schon gesagt, BÜTSCHLI'S Ansicht an. Sie hielten auch eine engere Verwandtschaft zwischen Tardigraden und Rotatorien für wahrscheinlich, wie dies schon früher DUJARDIN (1838 u. 1851) und DOYÈRE (1840) getan hatten. Auf Grund der Entwicklungsgeschichte kann man den Bärtierchen weder ihren Platz bei den Anneliden und Nematoden noch bei den Rotatorien geben, da ihre Furchung gar keine Anklänge an den so charakteristischen Spiral- bzw. Bilateraltypus zeigt. Ferner ist sie undeterminiert. Wenn nun die Tardigraden wirklich von annelidenähnlichen Vorfahren abstammten, so müßten sie früher wohl den determinativen Typus gezeigt haben, und es ist bei der Kleinheit und der Dotterarmut ihrer Eier und der kurzen Entwicklungszeit

durchaus unwahrscheinlich, daß sie diesen dann verloren haben sollten.

Die meisten Autoren haben sich dahin entschieden, die Tardigraden wegen ihres Körperbaues im erwachsenen Zustand zu den Arthropoden zu stellen. Über ihren Platz innerhalb dieser Gruppe aber bestehen Meinungsverschiedenheiten. BASSE (1905) hielt sie für sehr primitiv und gab ihnen deshalb ihren Platz als niederste der gesamten Arthropodengruppen. PLATE (1889) und nach ihm LANCE (1897) stellten die Bärtierchen an den Anfang des Tracheatenstammes. PLATE begründet seine Ansicht damit, daß er bei Tardigraden: 1. vier mit Krallen versehene Beinpaare, 2. zwei MALPIGHI'sche Drüsen, 3. Mangel des Flimmerepithels gefunden habe. LANCE wies ihnen sogar einen Platz über den Onychophoren an, da sie den höheren Tracheaten ähnlicher seien als diese. v. KENNEL (1891) betrachtete sie als reduzierte Arthropoden, die auf dem Larvenstadium stehen geblieben seien, wodurch er das Vorhandensein ungegliederter Fußstummel zu erklären suchte. Die Lage des Schlundkopfes erscheint ihm vergleichbar mit der der ersten vier Segmente bei einigen Dipterenlarven, wo sie eingestülpt sind und den Ösophagus bilden.

In fast allen Lehrbüchern sieht man die Tardigraden der Gruppe der Arachnoiden zugeordnet. Es ist ihre äußere Ähnlichkeit mit den Milben, besonders das Vorhandensein von vier Beinpaaren, die O. FR. MÜLLER (1785) dazu veranlaßt hat, ihnen diesen Platz zu geben. Die Aufstellung einer näheren Verwandtschaftsbeziehung zwischen Arachnoiden und Tardigraden ließe sich vielleicht aber auch durch die entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse begründen. Ohne weiteres läßt sich die Embryonalentwicklung beider Gruppen allerdings nicht in Übereinstimmung bringen, da die der Arachnoiden durch den großen Dottergehalt der Eier zunächst ein wesentlich anderes Bild bietet. Man muß, um einen Vergleich durchführen zu können, die Annahme machen, daß die Tardigraden von Vorfahren mit dotterreicheren Eiern abstammen, deren Dottergehalt aber sekundär wieder geschwunden ist. Läßt man diese Annahme gelten, so darf man wohl Keimplatte (Cumulus primitivus) und Blastoderm (BRAUER, 1894, SCHIMKEWITSCH, 1906, KAUTZSCH, 1909) mit der Morula der Tardigraden vergleichen. Hier wie dort wird das untere Blatt aus einer durch Abplattung vom äußeren entstandenen Zellschicht gebildet. Allerdings erleidet der Vergleich dadurch eine Beschränkung, daß bei Arachnoiden das untere Blatt tatsächlich nur an der eigent-

lichen Keimscheibe abgespalten wird, während beim Tardigradenembryo die Entodermbildung multipolar erfolgt. Deutlicher tritt die Beziehung bei der Anlage der Urkeimzellen zutage, die bei Tardigraden in derselben Weise wie bei *Euscorpio* (BRAUER, 1894) und bei Phalangiden (FAUSSEK, 1892) schon frühzeitig aus der äußeren Schicht herausdifferenziert werden und auch sonst große Ähnlichkeit aufweisen, wie schon früher erwähnt.

Von SCHULTZE (1834) u. a. sind die Bärtierchen den Crustaceen zugeordnet worden. Gewisse Ähnlichkeiten zwischen beiden Gruppen lassen sich wohl auch hier finden, besonders, wenn man die Entwicklung der Wintereier einiger Daphniden (VOLLMER, 1912) zum Vergleich heranzieht. Unter der oben gemachten Voraussetzung des sekundären Dotterverlustes kann man die Bildung der Dotter- und der Urkeimzellen bei diesen Crustaceen mit der des Entoderms und der Geschlechtszellen bei Tardigraden als übereinstimmend ansehen.

Literaturverzeichnis.

- BASSE, A., 1905, Beiträge zur Kenntniss des Baus der Tardigraden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 80.
- BRAUER, A., 1894, 1896, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Scorpions, I. u. II., *ibid.*, Vol. 57 u. 59.
- BÜTSCHLI, 1876, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus, *ibid.*, Vol. 26.
- DOYÈRE, 1840, Mémoire sur les Tardigrades, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 14 u. 17.
- DUJARDIN, 1838, Mémoire sur un ver parasite . . . sur le Tardigrade et sur les Systolides, *ibid.* (2), Vol. 17.
- , 1851, Observations zoologiques. II., *ibid.* (2), Vol. 20.
- V. ERLANGER, 1895a, Beiträge zur Morphologie der Tardigraden (*M. macronyx*), 1. Zur Embryologie eines Tardigraden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 22.
- , 1895b, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden, *Macr. macronyx*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 15.
- , 1895c, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Tardigraden, in: Verh. Ges. Naturf. Aerzte, 66. Versamml., 2. Teil, 1. Hälfte.
- FAUSSEK, 1892, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 12.
- GREEFF, R., 1865, Ueber das Nervensystem der Bärthierchen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 1.
- , 1866, Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Bärthierchen, *ibid.*, Vol. 2.

- HENNEKE, 1911, Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden (*M. macr. DUJ.*), in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 97.
- KAUFMANN, J., 1851, Ueber die Entwicklung und systematische Stellung der Tardigraden, *ibid.*, Vol. 3.
- KAUTZSCH, G., 1909, Ueber die Entwicklung von *Agelena labyrinthica*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 28, Anat.
- V. KENNEL, 1891, Abstammung der Tardigraden, in: *SB. Naturforscherges. Dorpat*, Vol. 9.
- KORSCHULT u. HEIDER, 1909, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allg. Teil.
- KÜHN, A., 1912, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von *Polyphemus pediculus* DE GEER, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 35, Anat.
- LANCE, D., 1896, Contribution à l'étude anatomique et biologique des Tardigrades (Genre *Macr. SCHULTZE*), Thèse, Paris.
- LAUTERBORN, 1906, *Macr. macronyx* (Encystierung), in: *Verh. deutsch. zool. Ges.*, 16. Vers.
- MÜLLER, O. F., 1785, Von dem Bärthierchen, in: *Arch. Insektengesch.*, Heft 6, Zürich.
- MÜLLER-CALÉ, 1913, Ueber die Entwicklung von *Cypris incongruus*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 36, Anat.
- MURRAY, J., 1908, Encystment of Tardigrada, in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. 45.
- PLATE, L., 1889, Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 3, Anat.
- REUKAUF, E., 1912, Ueber das Simplexstadium und die Mundwerkzeuge der Macrobioten, in: *Zool. Anz.*, Vol. 39.
- RICHTERS, F., 1901—1902, Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Umgebung von Frankfurt a. M., in: *Ber. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt 1901—1902*.
- , 1903, Eier und Eiablage der Tardigraden, in: *Verh. deutsch. zool. Ges.*, 13. Vers.
- , 1904a, Eier der Tardigraden, in: *Ber. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt*, Vol. 45.
- , 1904b, Arktische Tardigraden, in: *Fauna arctica*, Vol. 3.
- , 1909, Tardigradenstudien I., Süßwasser-Macrobioten, in: *Ber. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt*.
- RYWOSCH, 1892, Einige Beobachtungen an Tardigraden (*M. macr.*), in: *SB. naturf. Ges. Dorpat*, Vol. 9.
- , 1896, Zur Biologie der Tardigraden, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 16.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1906, Ueber die Entwicklung von *Thelyphonus caudatus*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 81.

- SCHLEIP, W., 1911, Das Verhalten des Chromatins bei *Angiostomum nigrovenosum*, in: Arch. Zellforschung, Vol. 7.
- SCHULTZE, C. A. S., 1834, Ueber *Macr. Hufelandii*, in: Isis (OKEN).
- VOLLMER, C., 1912, Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei, in: Z. wiss. Zool., Vol. 102.
- ZACHARIAS, O., 1886, Können die Rotatorien und Tardigraden nach vollständiger Austrocknung wieder aufleben oder nicht? in: Biol. Ctrbl., Vol. 6.

Erklärung der Abbildungen.

Bemerkung. Alle Zeichnungen für die Embryonalentwicklung sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat in Objektischhöhe entworfen. Apochromat 1,5; Komp.-Ok. 6; Tubuslänge 160 mm. Die dem Beschauer näher gelegenen Partien der Teilungsfiguren sind dunkler gehalten als die übrigen. Ectoderm durch dunkle Tönung gekennzeichnet. Der den Photographien beigegebene Maßstab gibt 100fache Vergrößerung an. Die Textfigg. A—H haben die Vergrößerung 800.

<i>ADr</i> Anhangsdrüse des Darms	<i>Kr</i> Krallen
<i>Au</i> Auge	<i>Mh</i> Mundhöhle
<i>aH</i> äußere Cystenhülle = alte Haut	<i>Mr</i> Mundrohr
<i>Blk</i> Blutkörper	<i>O</i> Mundöffnung
<i>Ch</i> Cystenhülle	<i>Oe</i> Ösophagus
<i>Ch. St</i> Chitinstäbchen	<i>Rk</i> Richtungskörper
<i>D</i> Darm	<i>Rsp</i> Richtungsspindel
<i>Ek</i> Ectoderm	<i>SchlK</i> Schlundkopf
<i>En</i> Entoderm	<i>SchlR</i> Schlundrohr
<i>Extr. dr</i> Extremitäten Drüse,	<i>St</i> Stomodäum
<i>F</i> Fußstümpfe der Cystenhülle	<i>Ud</i> Urdarm
<i>Fh</i> Furchungshöhle	<i>Um</i> Urmund
<i>G</i> Urkeimzellen	♂ <i>Vk</i> männlicher Vorkern
<i>Gh</i> Gehirn	<i>Zm</i> Zahnmuskel

Tafel 35.

Fig. 1. Ovocyte vor Ausbildung der ersten Richtungsspindel. Chromosomen herausdifferenziert. Zwei Chromosomen aus oberem Schnitt projiziert.

Fig. 2. Ovocyte mit erster Richtungsspindel. Drei Chromosomen aus unterem Schnitt projiziert.

Fig. 3. Polyspermie. Zwei männliche Vorkerne. Weiblicher Vorkern nicht getroffen.

Fig. 4. Zweite Reifeteilung. Metaphase der zweiten Richtungsspindel, schräg. Daneben erster Richtungskörper.

Fig. 5. Längsschnitt. Metaphase der ersten Furchungsteilung. Am Pol erster Richtungskörper in Prophase. Zweiter nicht eingetragen. Kombiniert aus vier Schnitten.

Fig. 6. Schräger Schnitt durch Zwei-Zellenstadium. Vier Richtungskörper.

Fig. 7. Längsschnitt. Telophase der ersten Furchungsteilung.

Fig. 8. Längsschnitt. Prophase der zweiten Teilung.

Fig. 9. Längsschnitt. Zweiter Teilungsschritt. Spindeln in Metaphase.

Fig. 10. Längsschnitt. Vier-Zellenstadium. Vier Kerne in Telophase. Ein Kern nicht mehr getroffen, einer aus oberem Schnitt projiziert.

Fig. 11a u. b. Sämtliche Kerne in zwei Schnitten. Sieben-Zellenstadium mit sieben Ruhekernen. Richtungskörper.

Fig. 12. Querschnitt durch ein 32-Zellenstadium.

Fig. 13. Längsschnitt durch ein 38-Zellenstadium. Hohlraum im Innern künstlich durch Reißen des Schnittes entstanden.

Fig. 14a u. b. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch ein 40-Zellenstadium. Entodermbildung.

Fig. 15a. Zwei aufeinanderfolgende Sagittalschnitte.

Tafel 36.

Fig. 15b. Bildung des Urmunds.

Fig. 16a u. b. Ende der Gastrulation. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch eine Gastrula. Urkeimzellen.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch eine Gastrula. Beginn der Bildung des Stomodäums.

Fig. 19. Etwas seitlich von der Medianebene geführter Sagittalschnitt durch eine Gastrula.

Fig. 20a—h. Serie von acht aufeinanderfolgenden Querschnitten. Embryo mit vorgeschrittener Stomodäumbildung. a Schnitt durch vorderen Pol. Blindes Ende des Stomodäums; Urdarm. b Zweiter Schnitt. c Mündung des Stomodäums nach außen; Urdarm. d Vierter Schnitt. Beide Schenkel des umgebogenen Urdarms getroffen. e Fünfter Schnitt. Beide Schenkel des Urdarms; Urkeimzellen. f Sechster Schnitt. g Siebenter Schnitt. Umbiegungsstelle des Urdarms am hinteren Pol. h Achter Schnitt. Wand des Urdarms am hinteren Pol.

Fig. 21. Frontalschnitt durch dasselbe Stadium wie in Fig. 20.

Fig. 22. Frontalschnitt durch dasselbe Stadium wie in Fig. 20. Weiter dorsal gelegen als Fig. 21.

Tafel 37.

Fig. 23. Abgelegte Haut mit Eiern, ausgeschlüpften Jungen und leeren Eischalen. Ein Tier ist im Begriff auszuschlüpfen (a). 100 : 1.

Fig. 24. Junges Tier. 250 : 1.

Fig. 25. Junges Weibchen. 140 : 1.

Fig. 26. Junges Weibchen, in der Gonade differenzieren sich die Eizellen heraus. 175 : 1.

Fig. 27. Junges Weibchen. Deutlich hervortretende Eizellen im Ovar.

Fig. 28. Reifes Weibchen. 150 : 1.

Fig. 29. Weibchen bei der Eiablage. Die abgelegten Eier befinden sich in der abgestreiften Haut. 100 : 1.

Fig. 30. Die (kleineren) Männchen bei der Begattung eines reifen Weibchens.

Fig. 31. Weibchen mit zwei Eisäcken verschiedenen Alters. Die älteren Embryonen kenntlich an der helleren Farbe. 50 : 1.

Fig. 32. Weibchen mit Eisack und Männchen zum Größenvergleich. 100 : 1.

Fig. 33. Männchen mit charakteristischer Krallen am ersten Beinpaar (*Kr*) und großer Gonade. 200 : 1.

Fig. 34. Encystierter *Macr. lacustris*. Erkennbar sind Auge, Zähnchen, Schlundkopf und Darm (dunkle Anhäufung von Blutzellen). 100 : 1.

Fig. 35. Seitliche Ansicht derselben Cyste. 100 : 1.

Fig. 36. Junges Tier. Simplex. Zahnspitzen schon neugebildet, Speicheldrüse vor dem Schlundkopf. 330 : 1.

Fig. 37. Simplex von *Macr. lac.* Schlundkopf schmal, zusammengefallen infolge mangelnder Chitinstäbchen.

Fig. 38. Rotes Weibchen.

Tafel 38.

Fig. 39a. Schnitt durch den vorderen Teil eines eben encystierten Tieres. Gezeichnet mit Komp.-Ok. 4 und Apochromat 1,5.

Fig. 39b. Schnitt derselben Serie durch das Hinterende des Tieres.

Fig. 40a. Schräger Längsschnitt durch Vorderende einer älteren Cyste.

Fig. 40b. Schnitt derselben Serie. Hintere Hälfte der Cyste getroffen.



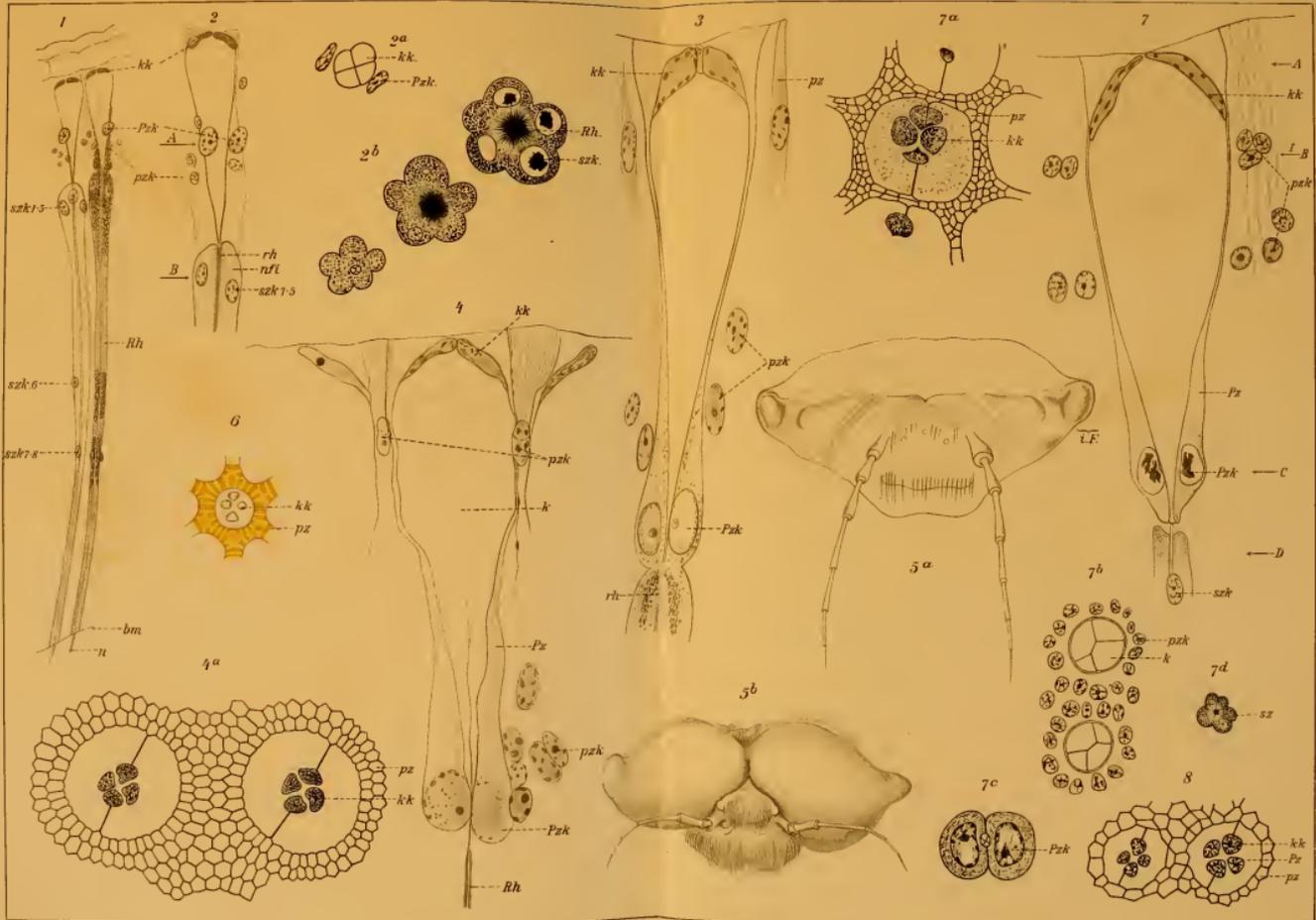




Fig. 1.
Testudo fabulata
1:1

Tr. art.

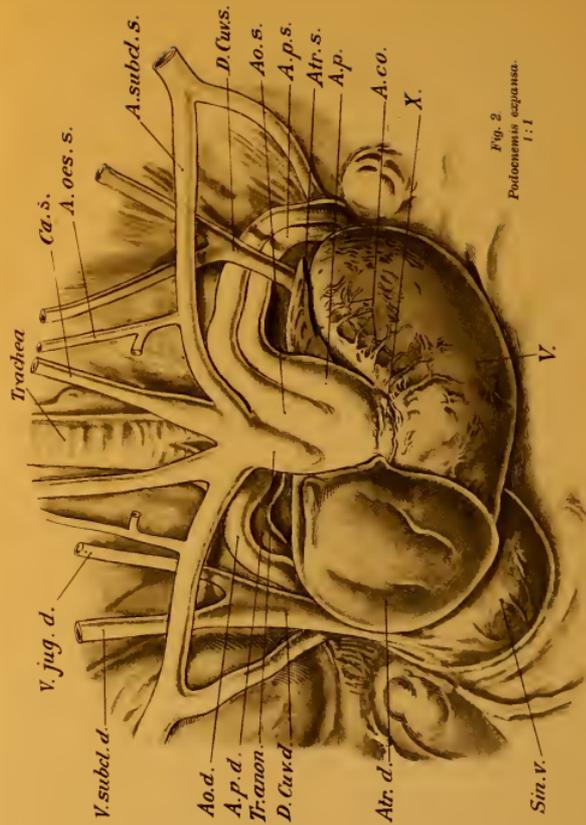


Fig. 2
Podocnemis expansa
1:1

Trachea

V. jug. d.

V. subcl. d.

Ao. d.

A. p. d.

Tr. anon.

D. Cuv. d.

Atr. d.

Sin. V.

Ca. s.
A. oes. s.

A. subcl. s.

D. Cuv. s.

Ao. s.

A. p. s.

Atr. s.

A. p.

A. co.

X.

V.

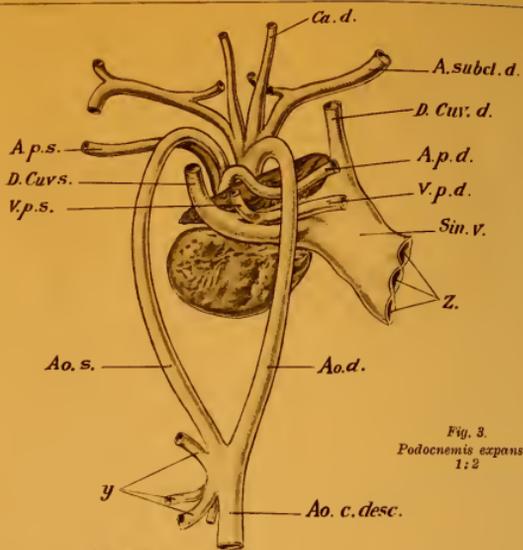


Fig. 3.
Podocnemis expansa.
1:2



Fig. 6.
Testudo graeca.
1:1



Fig. 7.
Testudo graeca.
1:1

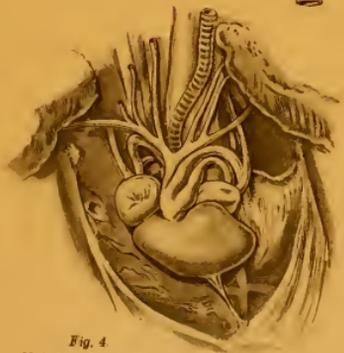


Fig. 4.
Chelodina longicollis.
1:1



Fig. 5.
Chelodina longicollis.
1:1



Fig. 8.
Testudo tabulata.
1:1

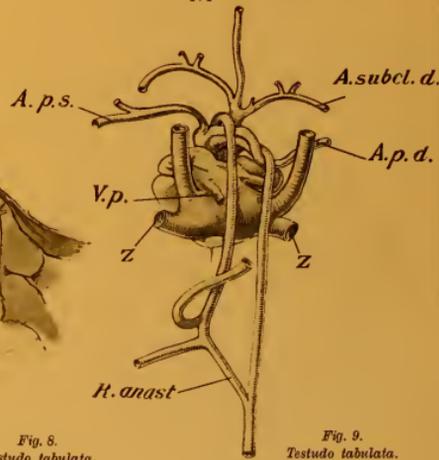


Fig. 9.
Testudo tabulata.
1:1

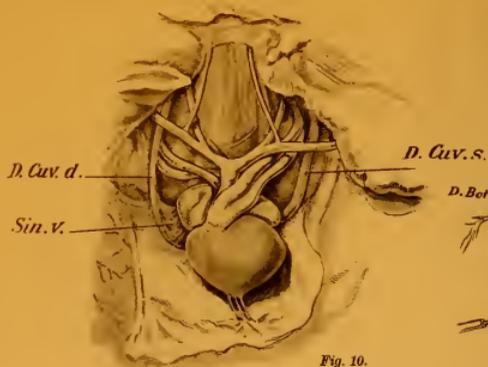


Fig. 10.
Cinizys belliana.
1:1

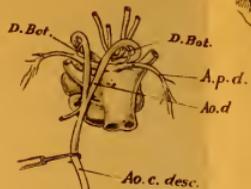


Fig. 13.
Dermochelys coriacea.
1:1

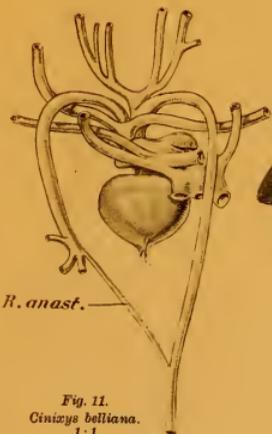


Fig. 11.
Cinizys belliana.
1:1

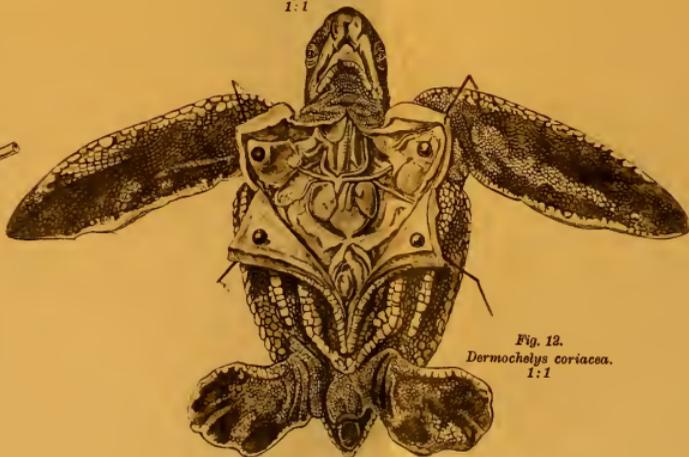


Fig. 12.
Dermochelys coriacea.
1:1

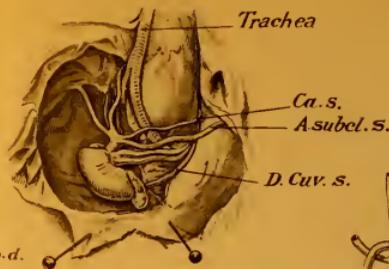


Fig. 14.
Trionyx spinifer.
1:1

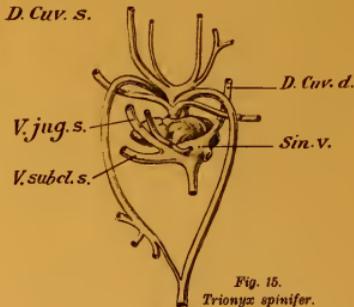


Fig. 15.
Trionyx spinifer.
1:1

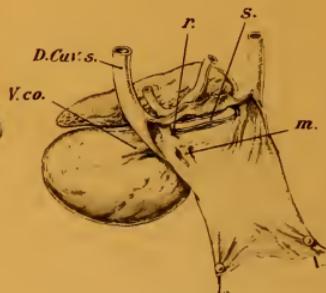


Fig. 16.
Podocnemis expansa.
1:1



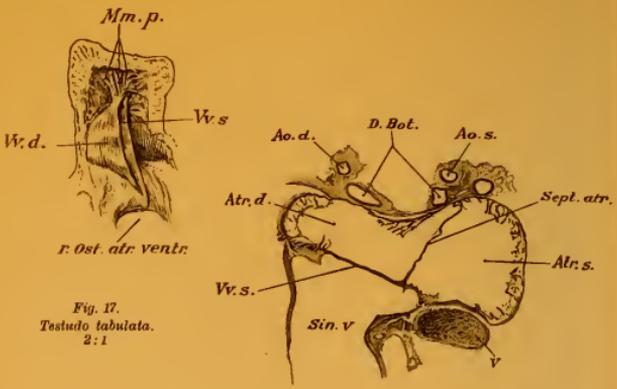


Fig. 17.
Testudo tabulata.
2:1

Fig. 19.
Dermochelys coriacea.
4:1

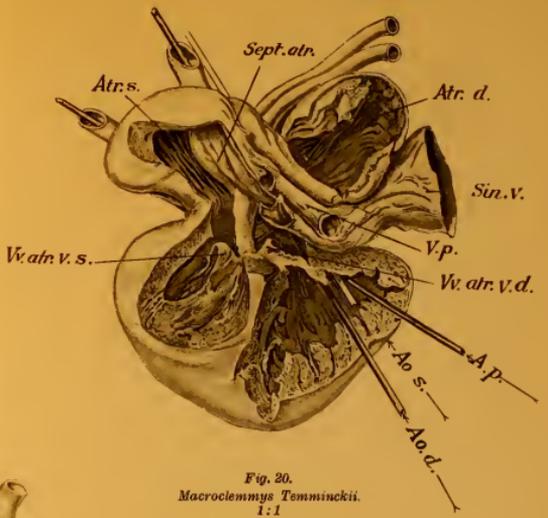


Fig. 20.
Macrolemmys Temminckii.
1:1

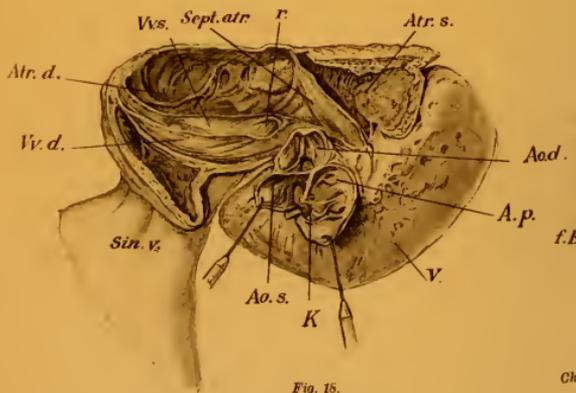


Fig. 15.
Podocnemis expansa.
1:1

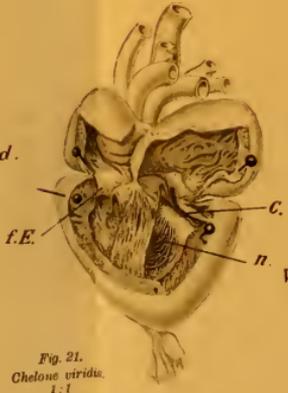


Fig. 21.
Chelone viridis.
1:1

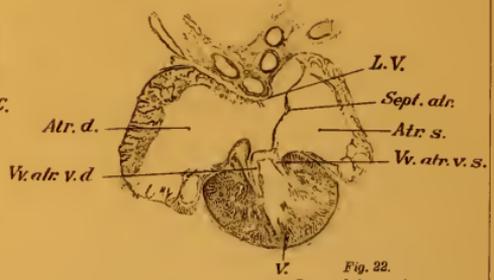
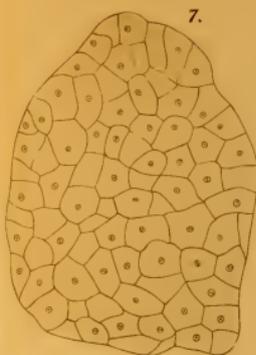
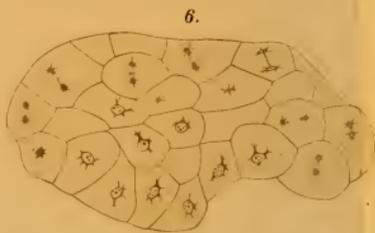
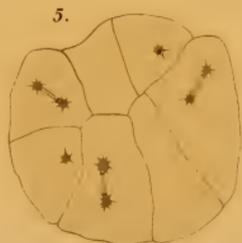
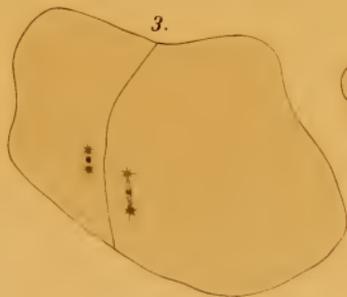


Fig. 22.
Dermochelys coriacea.
7:2



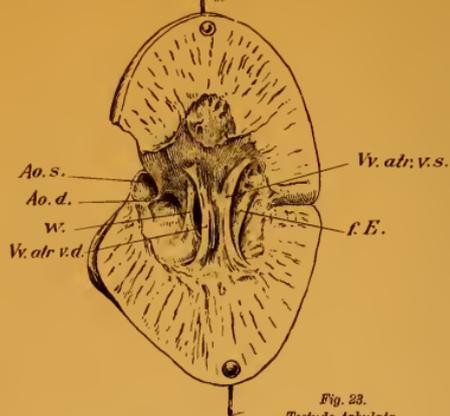


Fig. 23.
Testudo tabulata.
2:1

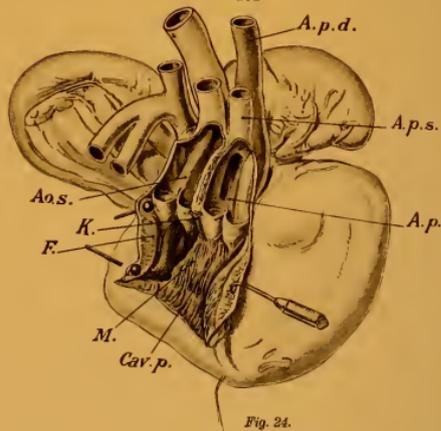


Fig. 24.
Macrolemmys Temminckii.
1:1

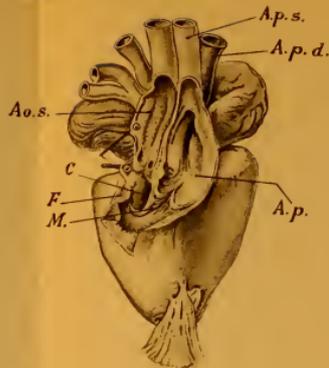


Fig. 25.
Chelone viridis.
1:1

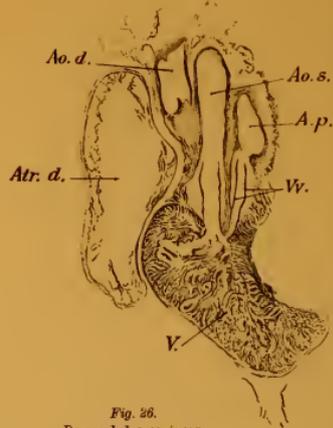


Fig. 26.
Dermochelys coriacea.
5:1

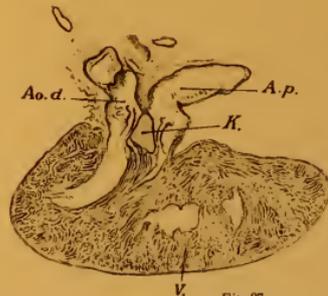
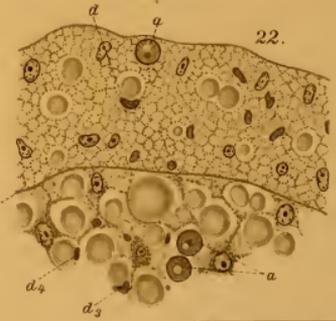
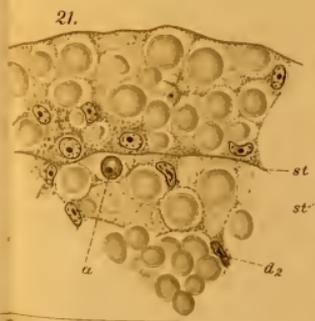
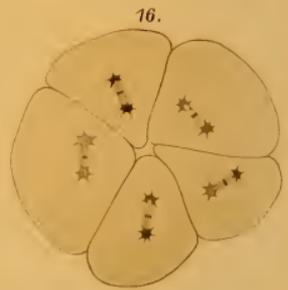
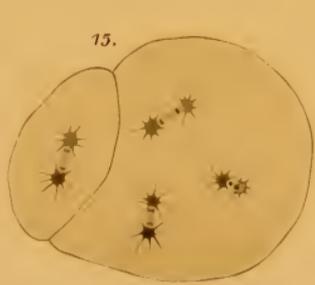
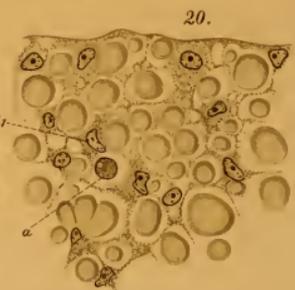
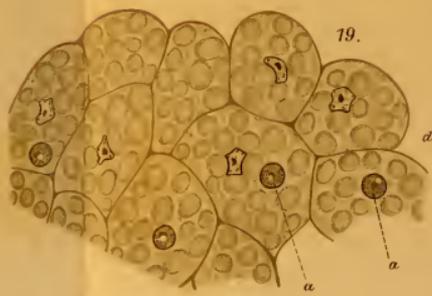
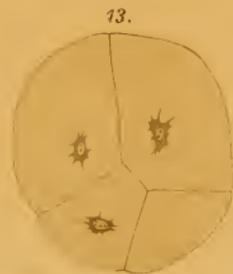
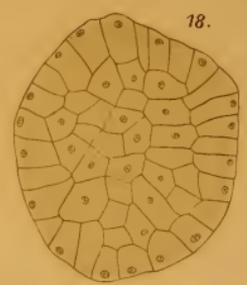
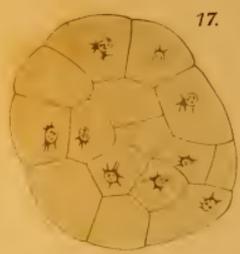
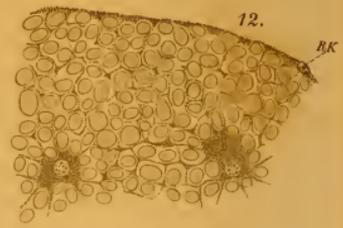
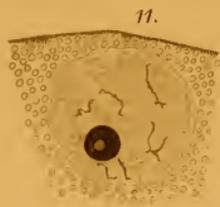
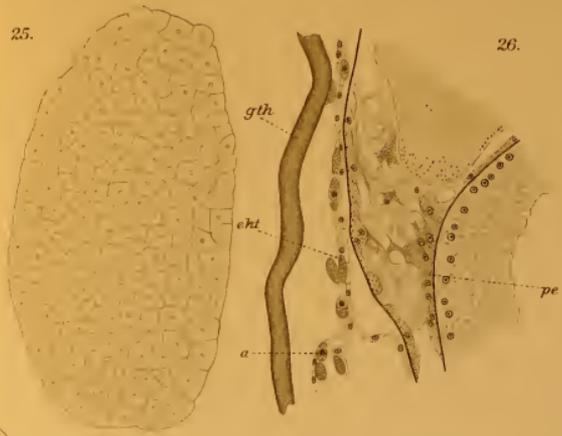
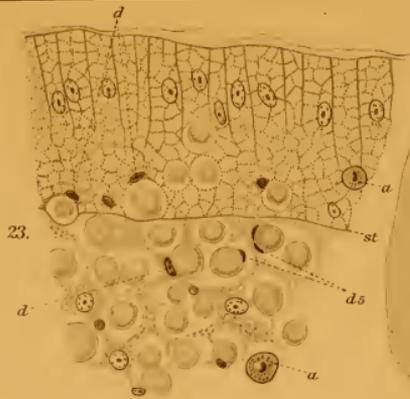
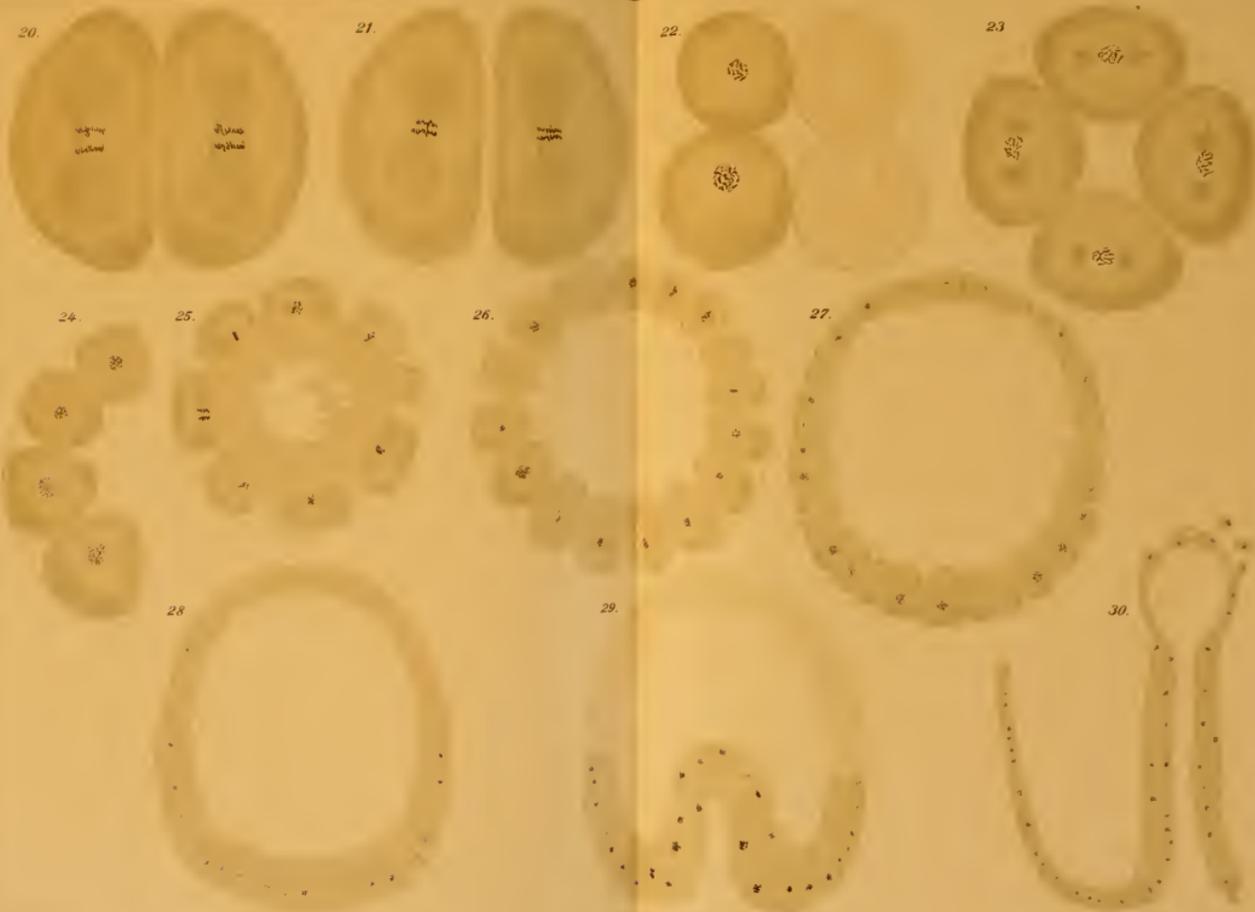


Fig. 27.
Trionyx spinifer.
7:2

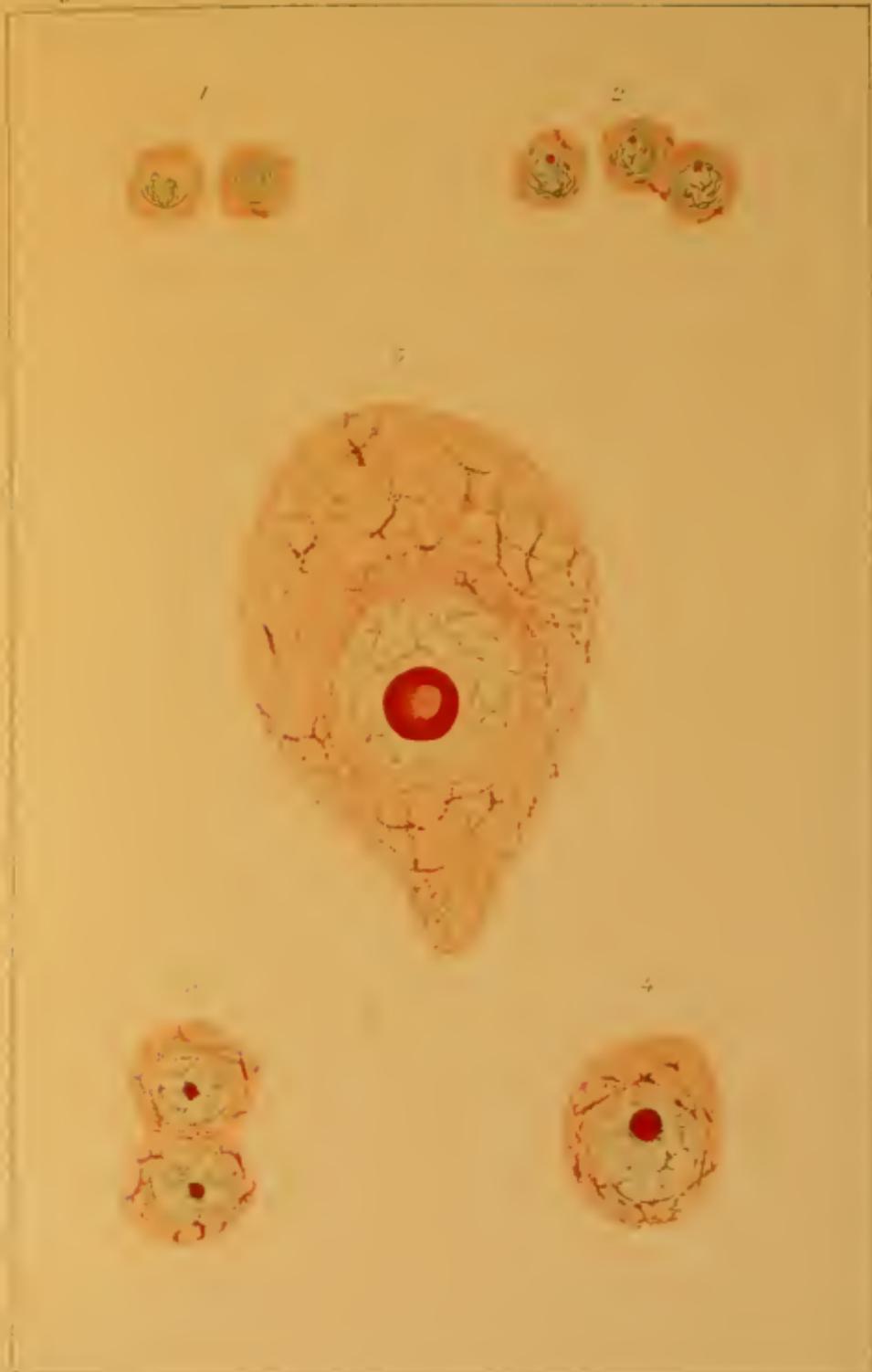


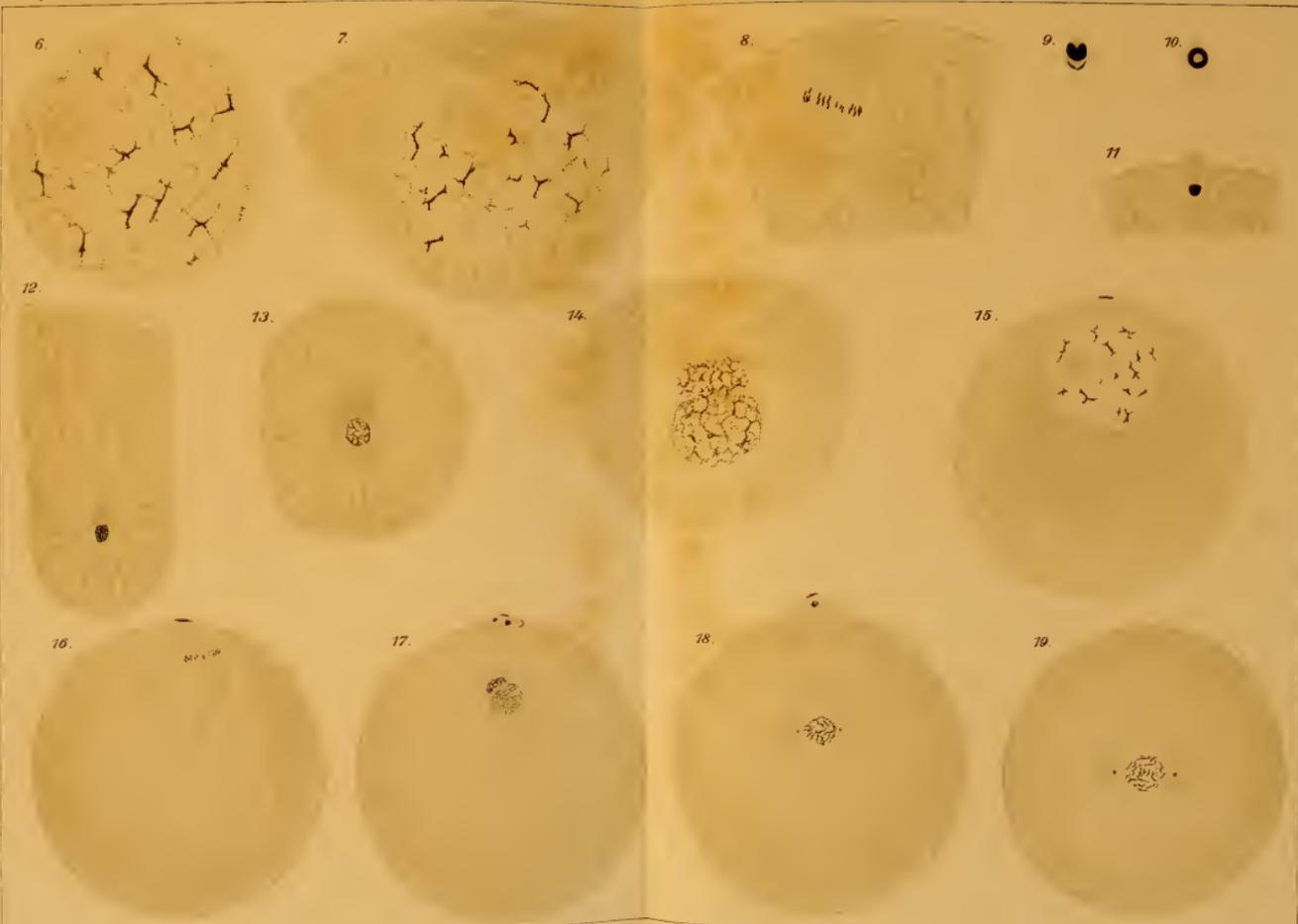


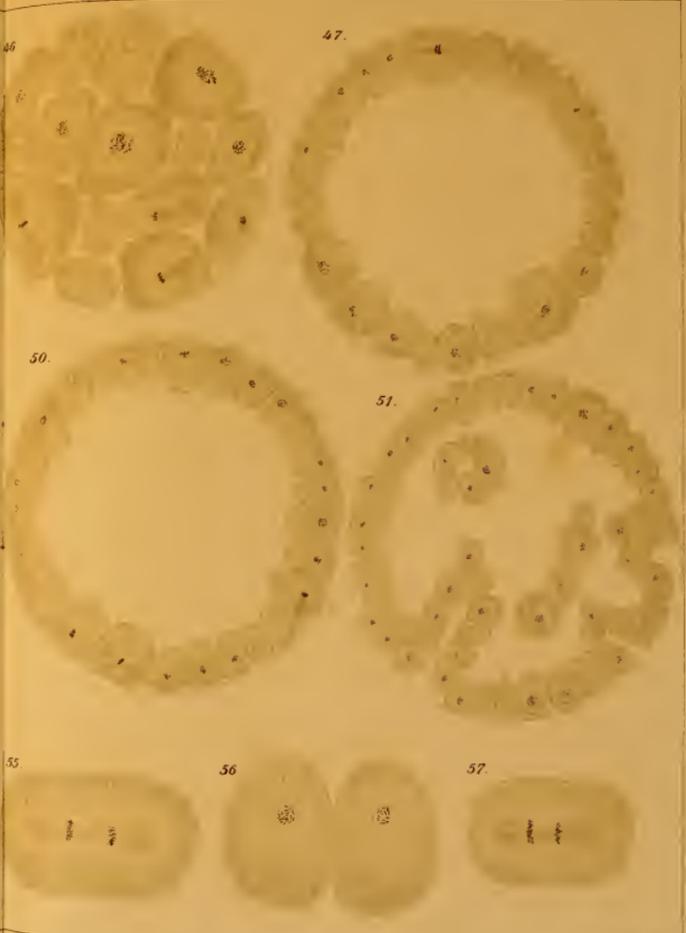




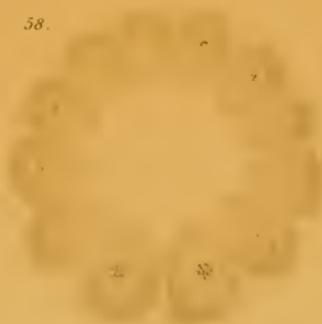




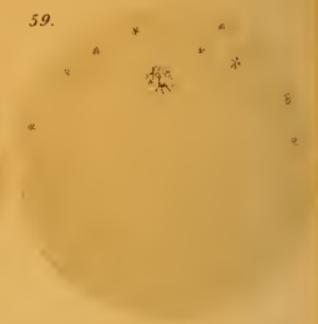




58.



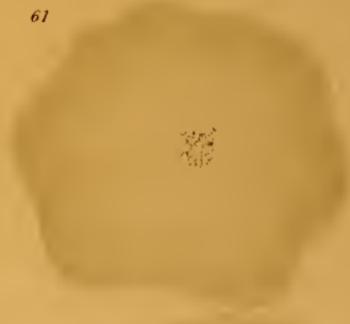
59.



60.



61.



62.



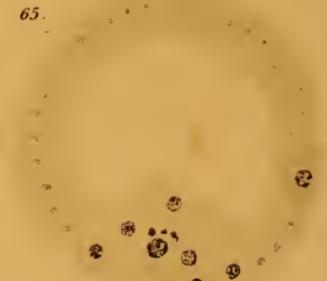
63.



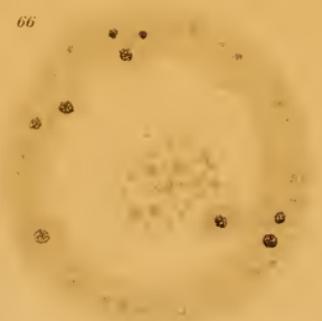
64.



65.



66.



67.



68.



69.



70.

71.

72.

73.





1



2



7



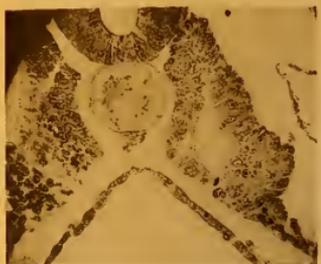
8



3



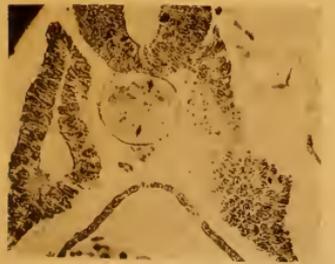
4



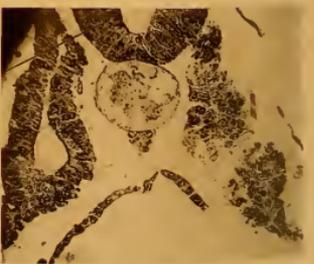
9



10



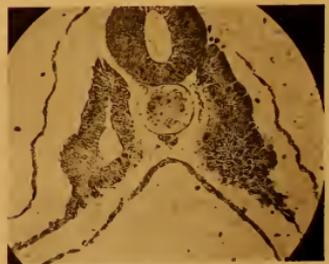
5



6



11

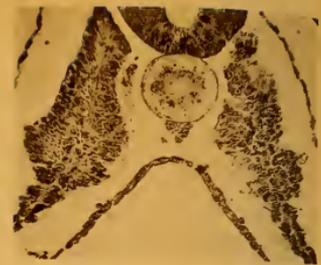


12

Burlend.



13



14



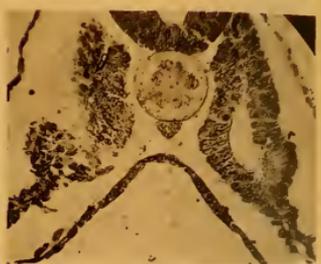
19



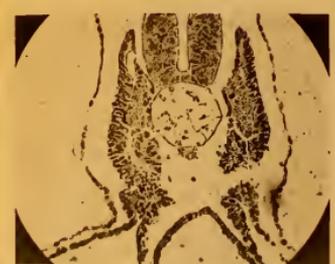
20



15



16



21



22



17



18



23

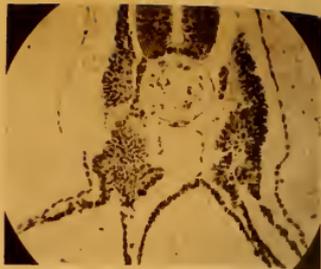


24

Burlend.



25



26



31



32



27



28



33



34



29



30



35



36

Burlend





37



38



39



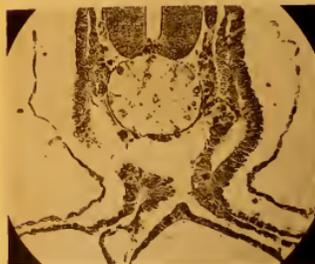
40



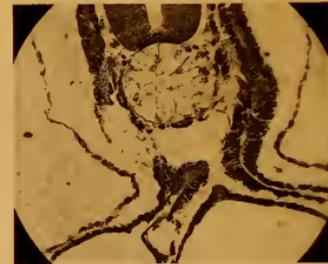
41



42



43



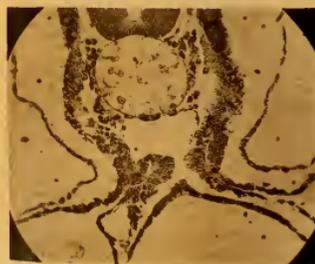
44



45



46



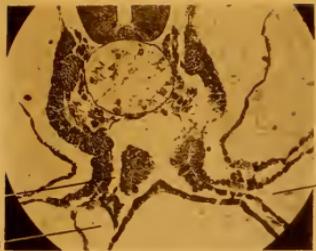
47



48

Burlend.





49



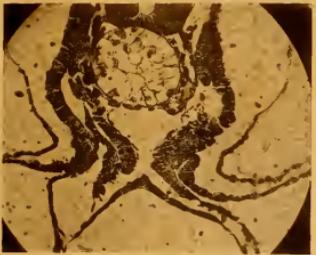
50



55



56



51



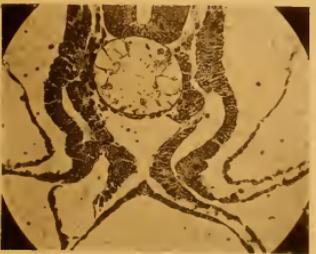
52



57



58



53



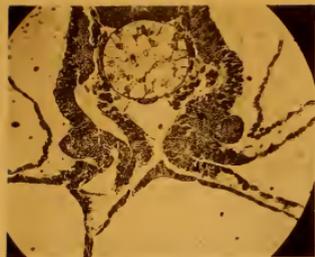
54



59



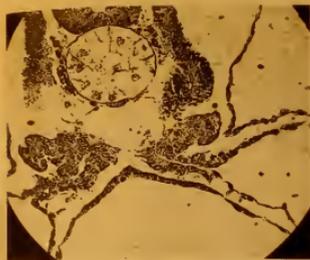
60



61



62



67



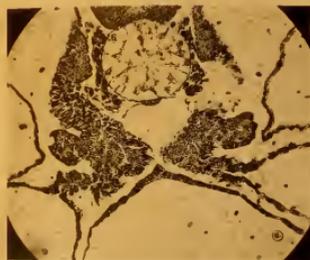
68



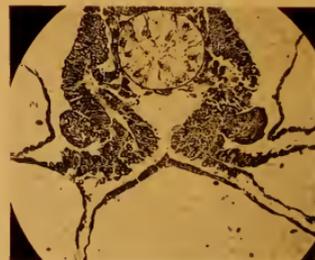
63



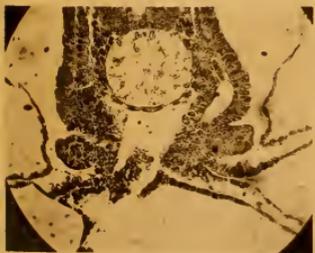
64



69



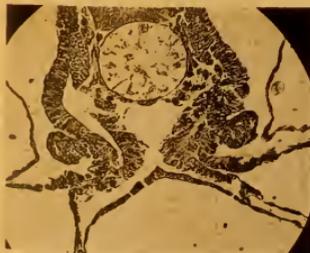
70



65



66



71



72

Burlend.





73



74



79



80



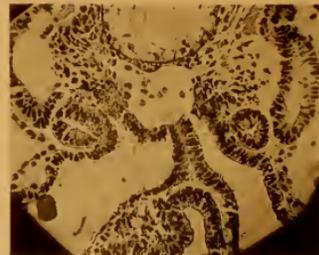
75



76



81



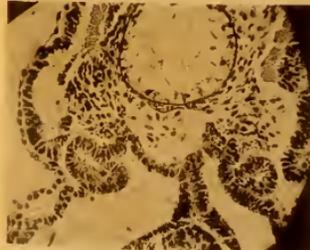
82



77



78



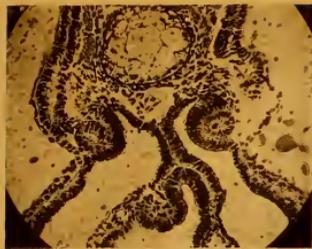
83



84

Burlend.

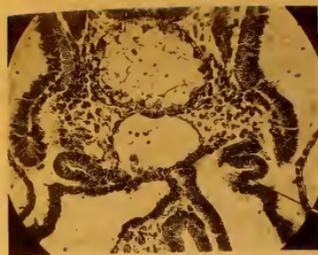




85



86



91



92



87



88



93



94



89



90



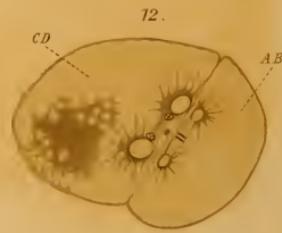
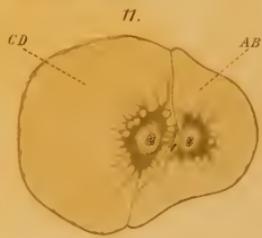
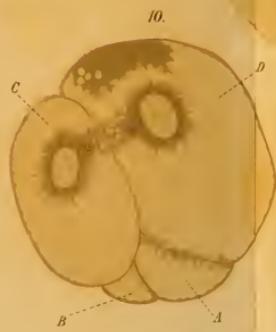
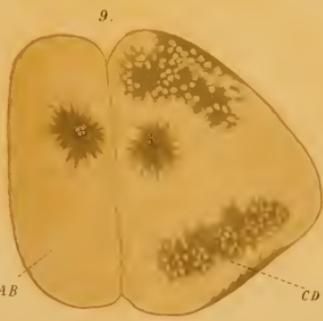
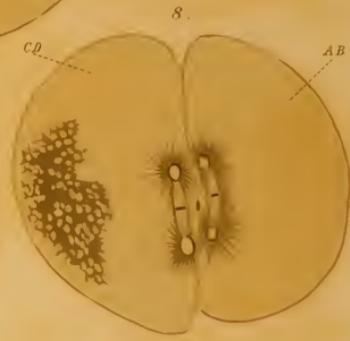
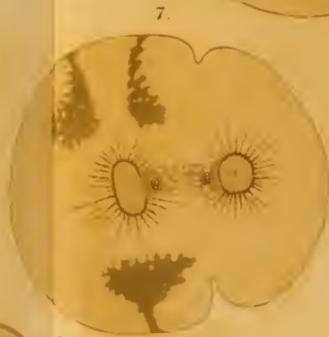
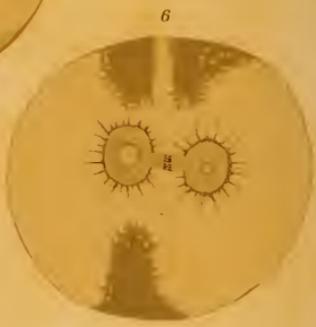
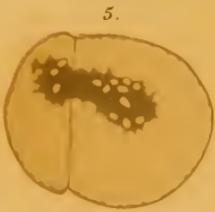
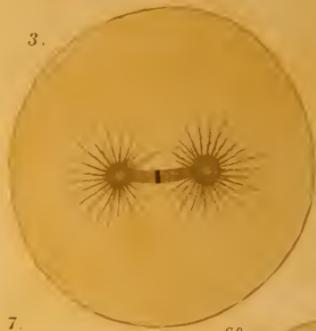
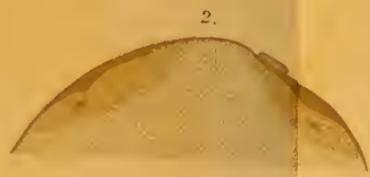
95



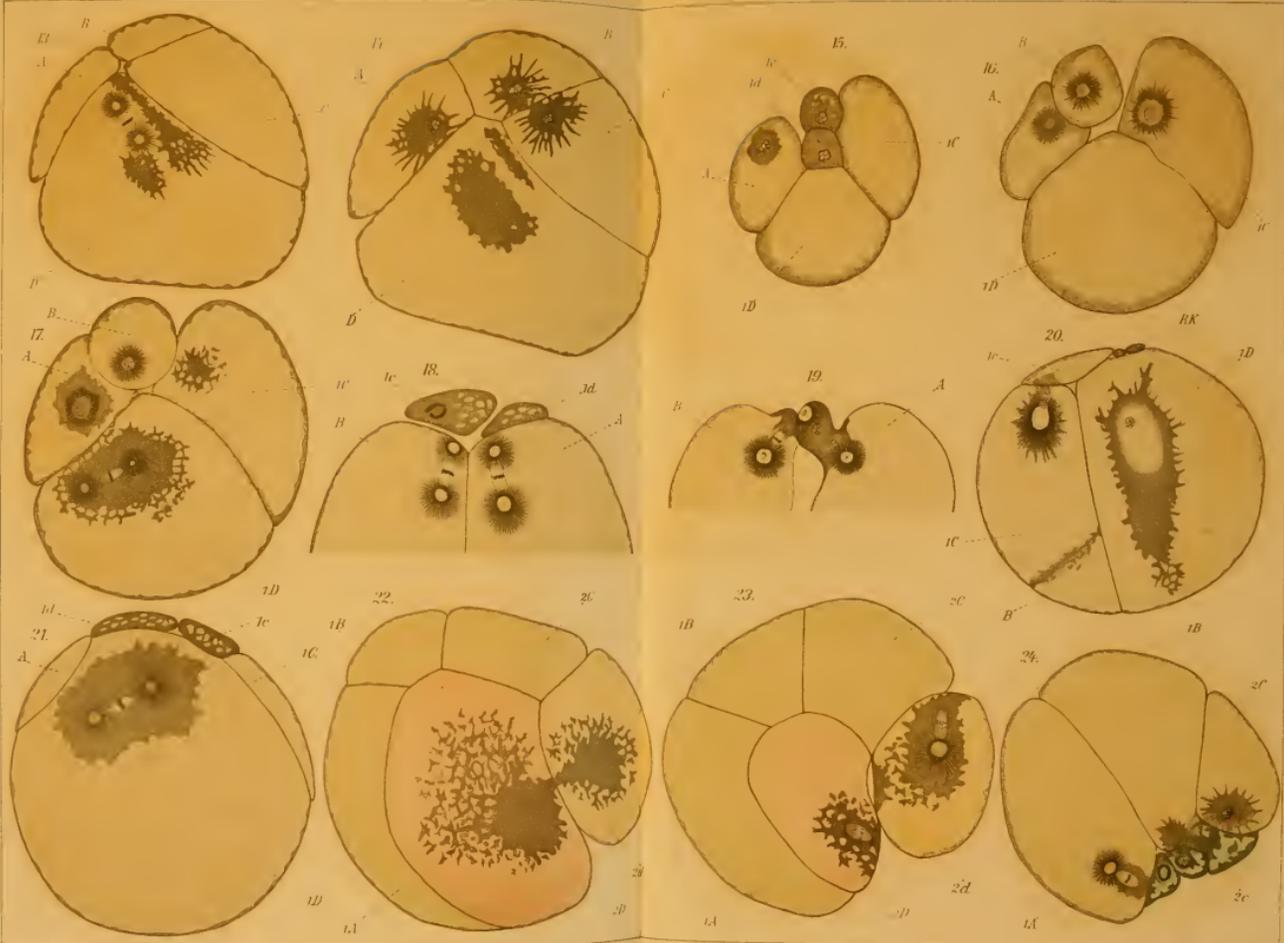
96

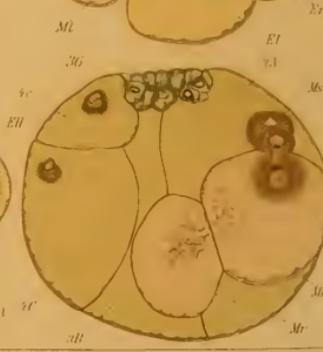
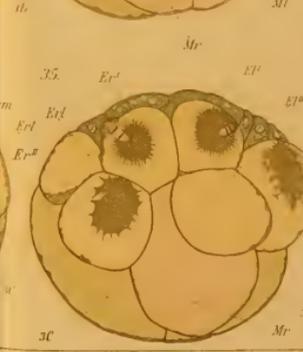
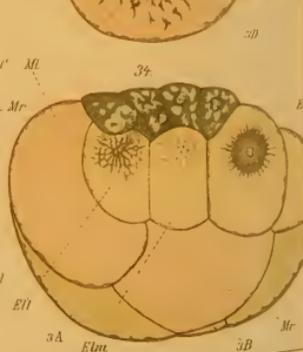
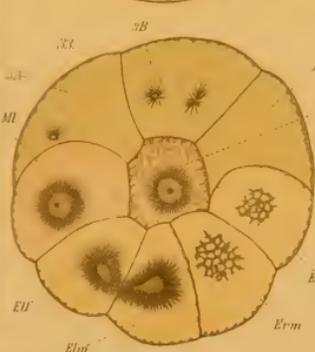
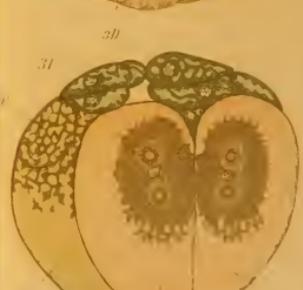
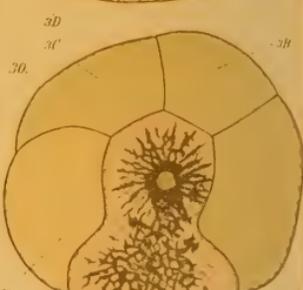
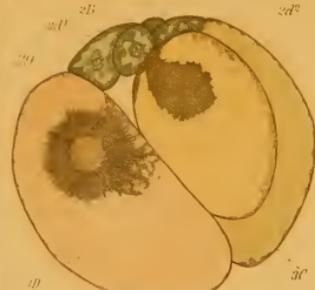
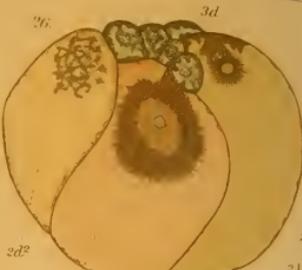
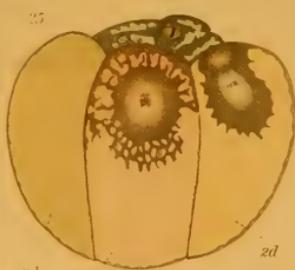
Burlend



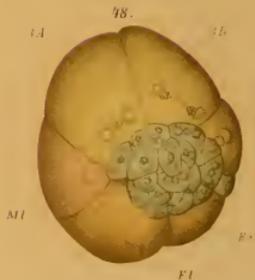
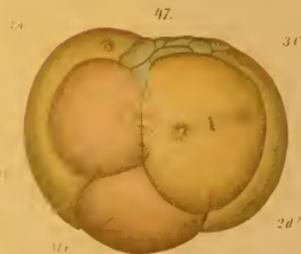
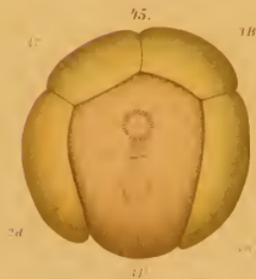
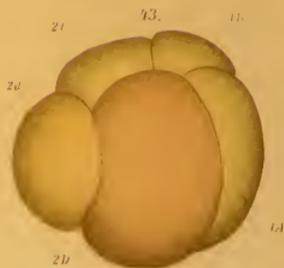
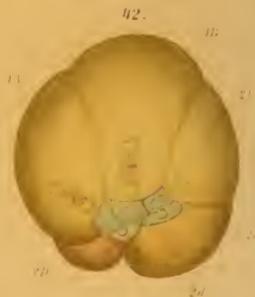
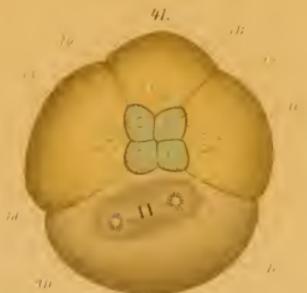
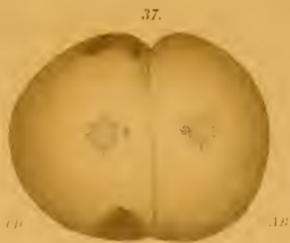




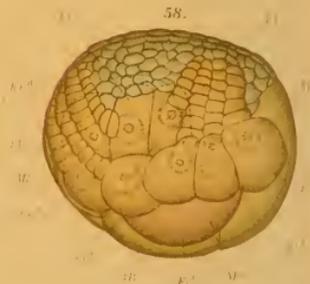
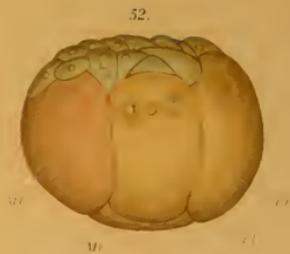
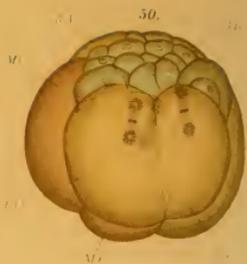
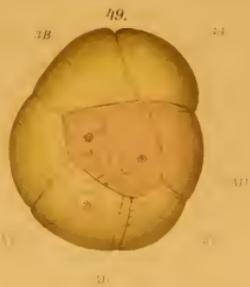


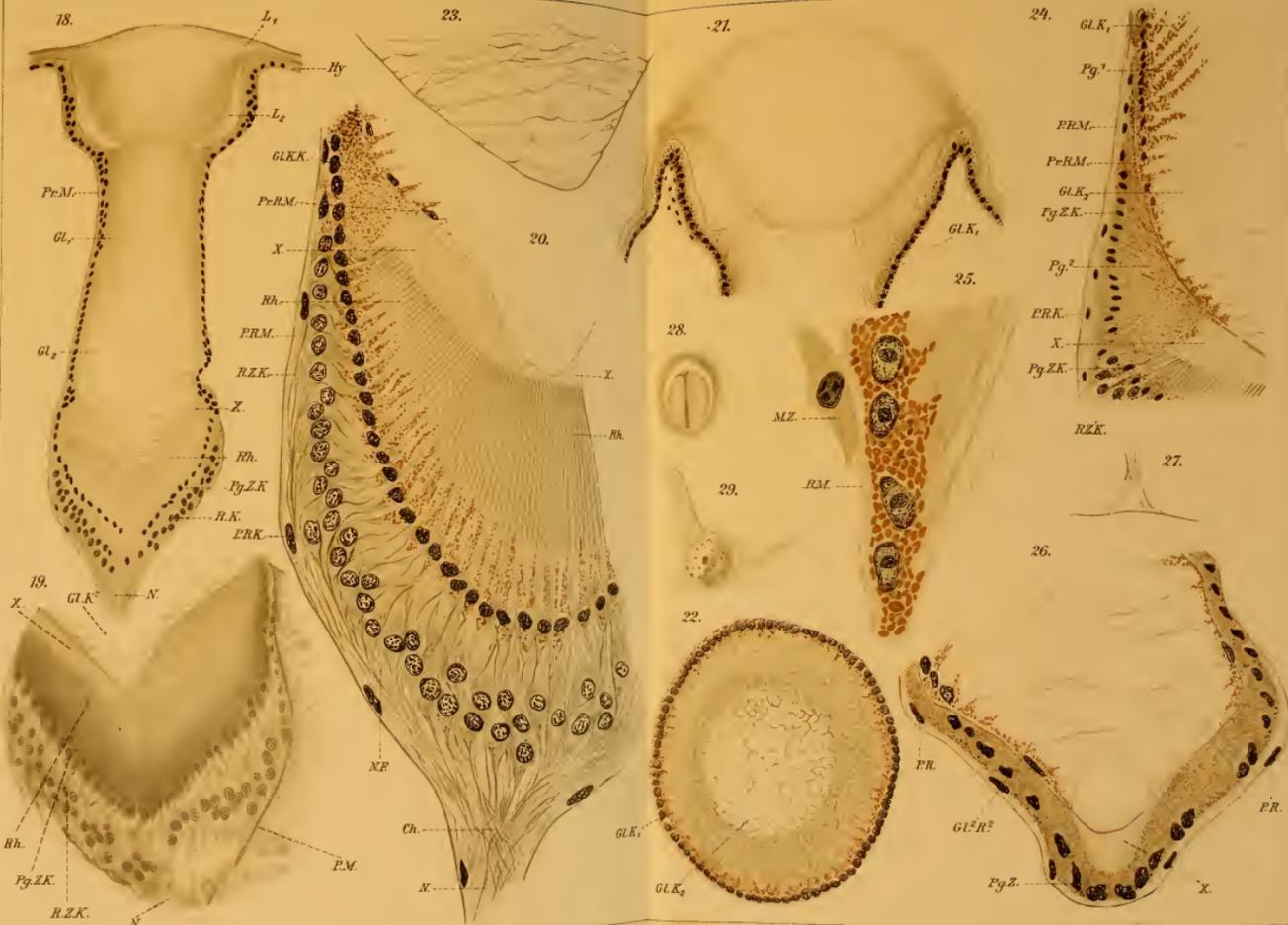


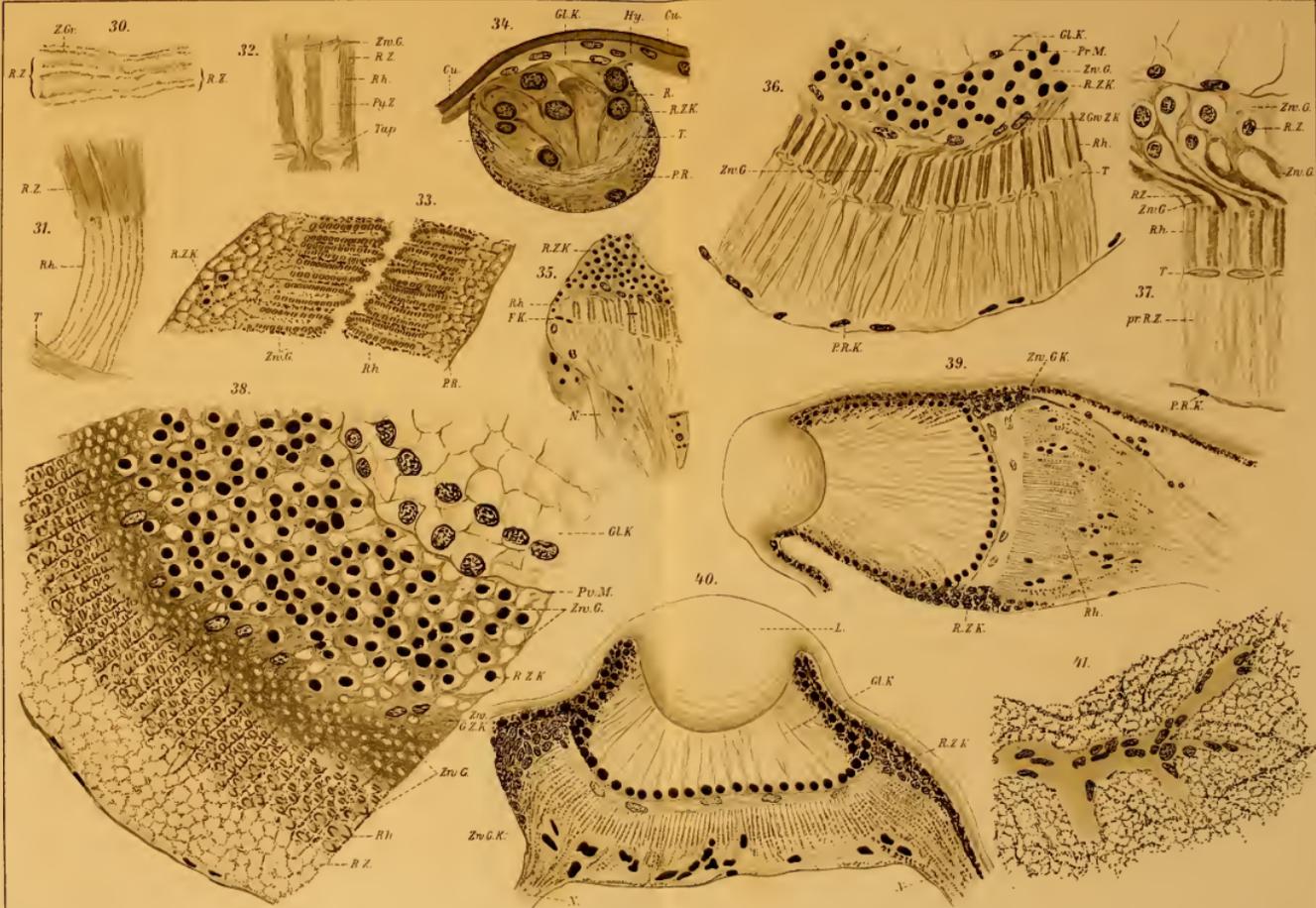












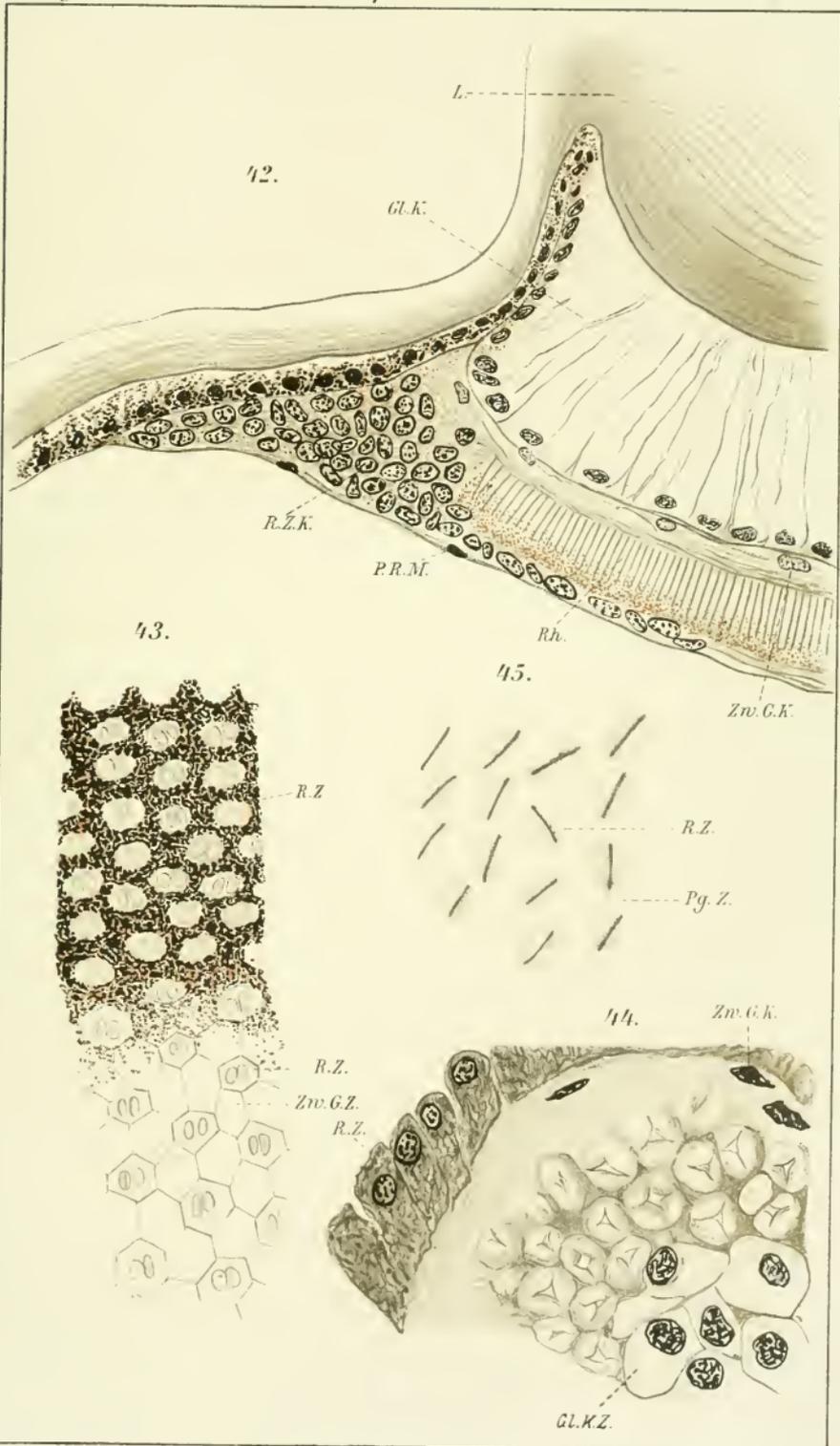






Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

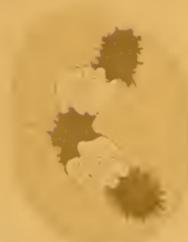


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.





Um
Fig. 16b.



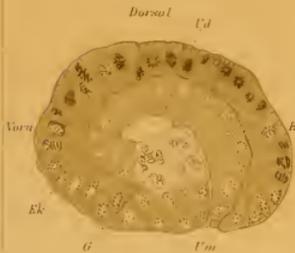
Fig. 16a.



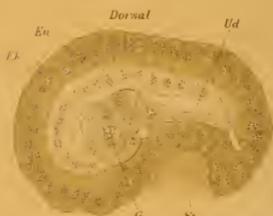
Fig. 16b.



Ventral
Fig. 20a.



Ventral
Fig. 17.



Ventral
Fig. 18.



Ventral
Fig. 20c.



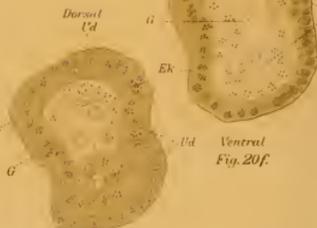
Ventral
Fig. 20b.



Ventral
Fig. 20d.



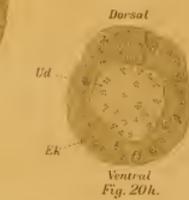
Ventral
Fig. 19.



Ventral
Fig. 20e.



Ventral
Fig. 20f.



Ventral
Fig. 20g.

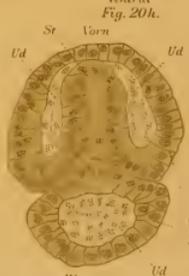
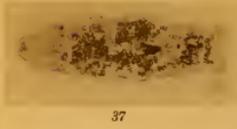
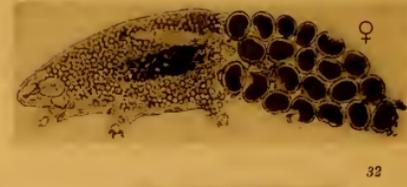
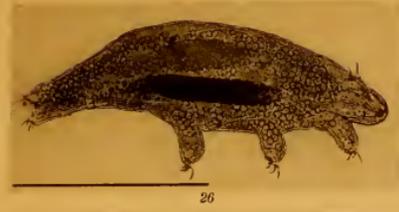
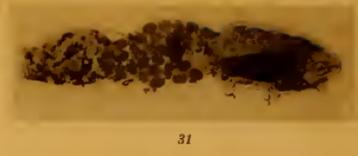


Fig. 21.



Fig. 22.











MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04644

